

Analyse de la dynamique de populations réintroduites de sonneur à ventre jaune (*Bombina Variegata*)

Auteur : Gillet, Lilly

Promoteur(s) : Dufrêne, Marc

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

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

Année académique : 2017-2018

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/5138>

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.

**ANALYSE DE LA DYNAMIQUE DE POPULATIONS
REINTRODUITES DE SONNEUR A VENTRE JAUNE
(*BOMBINA VARIEGATA*)**

GILLET LILLY

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

ANNEE ACADEMIQUE 2017-2018

PROMOTEUR: MARC DUFRÊNE

© 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.

**ANALYSE DE LA DYNAMIQUE DE POPULATIONS
REINTRODUITES DE SONNEUR A VENTRE JAUNE
(*BOMBINA VARIEGATA*)**

GILLET LILLY

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

ANNEE ACADEMIQUE 2017-2018

PROMOTEUR: MARC DUFRÊNE

Remerciements

Ce travail n'aurait pu avoir lieu sans l'implication de près ou de loin de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

Tout d'abord, mon promoteur, le professeur Marc Dufrêne qui est à l'origine de mon choix pour ce sujet, également pour son encadrement, ses conseils et sa bonne humeur.

Bien évidemment, je tiens à remercier fortement Thierry Kinet pour sa grande implication dans le projet et sa patience pour répondre à mes nombreuses questions. Tu as réussi en quelques mois à me plonger dans le monde de l'herpétofaune et je t'en remercie grandement.

Une tout grand merci à Natagora d'avoir soutenu ce projet et spécifiquement à Arnaud Laudelout qui y a contribué.

Même d'un autre continent une aide peut être apportée. Je remercie donc Hugo Cayuela pour tout le temps qu'il a consacré à ce projet, pour répondre aux nombreuses questions qui me taraudaient, mettre en place les modèles statistiques et pour ces quelques réunions réalisées en vidéo conférence malgré le décalage horaire.

Merci à La Défense de m'avoir permis d'accéder au Camp Roi Albert et d'autoriser les suivis du sonneur à ventre jaune dans sa plaine.

Je ne peux pas écrire cette section sans remercier chaleureusement Pascal Bily et Jean-Yves Grenson pour leur accueil et leur bonne humeur dans le camp militaire de Marche.

Tout cela ne serait pas possible sans le travail de nombreux bénévoles lors des recensements et je tiens particulièrement à les remercier pour leur investissement dans le projet. Ici, se trouve en quelques sortes les résultats de votre travail.

Merci à Serge Tiquet pour son accueil et ses explications sur le site protégé de la vallée de l'Ourthe.

Merci également à mes deux accompagnateurs de l'extrême, qui ont bravés les dénivelés et les ronces pour m'aider aux recensements des sonneurs à ventre jaune dans la population source, j'ai cité Nassim et ma maman.

Aussi, un grand merci à ma famille pour son soutien inébranlable dans tout ce que j'entreprends et tout au long de mon parcours scolaire.

Enfin j'aimerais particulièrement remercier celui qui a suivi ce travail du début jusqu'à la fin, qui l'a relu un nombre incalculable de fois et a subi mes fluctuations d'humeur allant de l'optimisme au défaitisme. Tu as toujours cru en moi alors merci Michaël !

Finalement, j'aimerais remercier plus globalement l'ensemble des personnes qui m'ont permis d'en arriver là aujourd'hui. Que ce soit derrière les bancs des auditoriums ou au sein de notre chère Alma Mater étudiante, j'ai beaucoup appris durant ces cinq dernières années et pour ça j'aimerais simplement vous dire « merci ».

Résumé

Dans la chute de biodiversité actuelle, les amphibiens sont particulièrement touchés. Un des outils utilisés de plus en plus en écologie de la conservation est la réintroduction, une opération encore discutée au vue des taux de réussite assez faibles. Pour le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), au bord de l'extinction en Belgique, un programme de réintroduction a été mis en place en 2008 au départ d'une dernière population connue dans la vallée de l'Ourthe. Dix ans après les premières réintroductions, un bilan est nécessaire pour évaluer le succès ou non de cette réintroduction grâce à un suivi de capture-marquage-recapture mené depuis 2009.

Sur base de l'hypothèse d'une population fermée et via le programme CAPTURE, ce bilan montre une chute inexplicquée des effectifs de la population source et une expansion démographique de la population réintroduite. Pour ces deux populations ainsi que pour une population de contrôle, les taux de survie estimés par un modèle mutli-event sont compris entre 40 et 50% chez les juvéniles puis montent à environ 80% chez les subadultes et les adultes. Contrairement à d'autres études, les individus réintroduits présentent ici une survie similaire à celle de leur progéniture née sur place. Les coordonnées GPS des lieux de capture permettent, grâce à l'estimation des coûts de déplacement et selon la capacité de déplacement de l'espèce, d'évaluer les mouvements potentiels. Ainsi, la médiane des déplacements est de 36 mètres et 92% des trajets parcourus sont inférieurs à 500 mètres. La majorité des mares se trouvent à proximité des zones de lâchers et sont connectées entres elles, hormis celles se trouvant de part et d'autre de la route principale.

Globalement, les individus se sont bien acclimatés au milieu et ont colonisé une grande partie du territoire. Toutefois, pour être considérée comme une réussite la population réintroduite doit se maintenir à long terme de manière autonome. Il est donc nécessaire de poursuivre le monitoring.

Mot clés : amphibiens, capture-marquage-recapture, réintroduction, sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), modèle mutli-event, programme CAPTURE, E-Surge

Abstract

In the current biodiversity lost, one of the most affected groups is amphibians. To cope with these issues, reintroductions are an important tool of conservation biology but their low rates of success are still sharply debated. A reintroduction program was implemented in 2008 for the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) in Belgium, where the species is nearly extinct, from the last population known in the country. Ten years after the first individuals reintroduced, an assessment of the success of this reintroduction is needed by analysing the results of a capture-recapture study, which began in 2009.

With program CAPTURE and the hypothesis of closed population, results show for the source population a marked and unexplained decline in the population size whereas a steadily growth is observed for the reintroduced population. For these two populations and for one other (a control population), age-dependent survival is quantified by using a multievent model. The survival rate is between 40 and 50% for juveniles and then reaches a peak of approximately 80% for subadults and adults. Unlike other studies, reintroduced individuals have a survival rate similar to their offspring, locally born. In addition, localisation data recorded in the field allows an assessment of potentials movements by estimating travel costs and species dispersal capacity. The trajectory's median is 36 meters and movements are less than 500 meters in 92% of cases. Most ponds are localised near reintroduction sites and are connected between them, except the ones situated from either side of the major road.

Overall, individuals are well adapted to their new site and colonize a large part of the area. However, to be considered as a successful reintroduction program the population needs to be a self-sustaining wild population. It is therefore necessary to continue population monitoring.

Keywords: amphibians, capture mark recapture, reintroduction, yellow-bellied toad (*Bombina variegata*), multievent model, program CAPTURE, E-Surge

Table des figures et des tableaux

Table des figures

Figure 1. Carte des localisations de sonneurs à ventre jaune (<i>Bombina variegata</i>) actuelles, potentielles et à venir d'ici fin 2018.....	3
Figure 2. Morphologie, dimorphisme sexuel et réflexe d'Unken du Sonneur à ventre jaune. (a) Face dorsale avec verrues ; (b) réflexe d'Unken ; (c) pupille en forme de cœur ; (d) patron ventrale d'un adulte ; (e) callosités nuptiales des mâles.....	5
Figure 3. Amplexus lombaire chez le sonneur à ventre jaune (vue ventrale).....	6
Figure 4. Illustration des différents stades de la vie du sonneur à ventre jaune. De gauche à droite : un jeune de l'année dont la métamorphose n'est pas encore terminée ; un juvénile ayant déjà passé un hiver ; le même individu adulte, au patron ventral entièrement visible.	7
Figure 5. Exemple de points d'eau favorables à la reproduction du sonneur à ventre jaune. Ici une ornière formée par le passage de véhicules militaires.....	8
Figure 6. Carte de l'aire de répartition du sonneur à ventre jaune.	10
Figure 7. Exemples fictifs de graphes paysagers. (a) Les nœuds sont des polygones et les liens des chemins de moindre coût, le graphe a été seuillé car seuls les liens noirs possède un coût inférieur à la capacité de déplacement des individus. (b) Les nœuds sont des points reliés entre eux par des liens directs, le graphe n'est pas pondéré. (c) Les nœuds sont des points pondérés et les liens sont directionnels.....	21
Figure 8. Carte descriptive du camp militaire de Marche-en-Famenne. Elle comprend le réseau de transport et les cours d'eau principaux ainsi que l'emplacement des mares jusqu'à 2016.	24
Figure 9. Illustration du fonctionnement du programme Wild-ID pour l'identification des paires d'images. Chaque paire de photos verticale est un « match » identifié par le programme. Les points à l'extrémité des lignes rouges sont les descripteurs SIFT identifié par le programme tandis que les lignes rouges relient les descripteurs jugés comme identiques. Les lignes vertes indique où le descripteur aurait dû se trouver dans l'image inférieure (plus la ligne est grande et plus l'erreur de parallaxe est importante). Plus la densité de lignes rouges est importante et la longueur des lignes vertes courtes, plus la qualité de l'ajustement est grande. Le score attribué pour l'ajustement sera donc plus élevé pour les photos de droite que celles de gauche ©Bolger et al.(2012).	29
Figure 10. Modèle utilisé pour l'estimation du taux de survie âge-dépendantes. En partant de l'état initial, les états sont mis à jour successivement au travers de différentes étapes. La première matrice prend en compte la probabilité de survivre, la deuxième de changer de stade, la troisième de changer d'état de reproduction et enfin la quatrième permet de lier les états aux événements. Dans chacune des matrices, le départ se fait à l'instant t-1 (les lignes) et l'arrivée au temps t (les colonnes).	33
Figure 11. Modèle utilisé pour l'estimation du taux de survie âge-dépendante des individus nés localement ou réintroduit. En partant de l'état initial, les états sont mis à jour successivement au travers de différentes étapes. La première matrice (STEP1) prend en compte la probabilité de survivre, la deuxième (STEP2) de changer de stade et la troisième (STEP3) de changer d'état de reproduction. Deux matrices lient les états aux événements, la première (EVENT1) qui permet d'évaluer le taux de capture et la suivante (EVENT2) qui relie les états aux codes des événements. Dans chacune des matrices, le départ se fait à l'instant t-1 (les lignes) et l'arrivée au temps t (les colonnes).	36
Figure 12. Graphique de l'évolution de la taille moyenne de la population réintroduite de Marche-en-Famenne entre 2011 à 2016, évaluée par la méthode de CMR. Le nombre d'individus (N) se trouve en	

ordonnées et les années en abscisse. Chaque valeur est accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.	42
Figure 13. Graphique de l'évolution de la taille de la population source de la vallée de l'Ourthe entre 2011 et 2018, évaluée par la méthode CMR. Le nombre d'individus (N) se trouve en ordonnées et les années en abscisse. Chaque valeur est accompagnée de son intervalle de confiance.	43
Figure 14. Evaluation de la probabilité de survie (en ordonnées) dans les populations de contrôle (points bleu foncés), « source » (points bleu clair) et introduite (points orange) en fonction de la classe d'âge, représentée en abscisse. Chaque probabilité est accompagnée de son intervalle de confiance à 95%. Le nombre d'individus identifiés et donc capturés au moins une fois dans chaque population est également indiqué (N).	44
Figure 15. La partie B représente l'estimation de la probabilité de survie (en ordonnées) pour les individus introduits (points rouge) et les individus nés localement (point jaune) en fonction de la classe d'âge, représentée en abscisse. Chaque probabilité est accompagnée de son intervalle de confiance à 95%. En A, les résultats obtenus grâce au premier modèle (cumul des individus introduits et nés sur place pour la population réintroduite) sont joints pour permettre les comparaisons. Le nombre d'individus identifiés (donc capturés au moins une fois) est également indiqué (N).	46
Figure 16. Carte du camp militaire de Marche-en-Famenne. Elle donne une représentation des distances pouvant être parcourues par les sonneurs, à partir des mares de recensement et de lâchers, en fonction du coût de déplacement au travers du milieu. Les surfaces jaunes correspondent aux distances présentant le même coût qu'un déplacement en forêt de 0 à 250 mètres, les zones orange de 251 à 500 mètres et les zones rouges de 501 à 1000 mètres. Les points bleus sont les mares de captures et de lâchers, les zones hachurées des polygones convexes correspondant aux différentes zones de lâchers. Les limites du camp sont représentées par une ligne rouge.	47
Figure 17. Graphique du nombre d'individus en fonction de la distance parcourue entre deux captures dans la population introduite.....	48

Table des tableaux

Tableau 1. Table du nombre d'individus relâchers en fonction de l'année et du stade entre 2008 et 2014.....	13
Tableau 2. Tableau de synthèse de la période d'étude et des sessions de recensement menées en fonction de la population et des années.....	34
Tableau 3. Tableau de synthèse du statut des individus (réintroduit R, né localement N ou incertain I) de la population de Marche-en-Famenne en fonction des années et de la classe d'âge, basé sur les informations des lâchers (Tableau 1.).	35
Tableau 1. Table du nombre d'individus lâchers en fonction de l'année et du stade entre 2008 et 2014.....	35
Tableau 4. Tableau reprenant les valeurs de résistance attribuées à chaque occupation du sol.	38
Tableau 5. Tableau reprenant pour chaque population la période étudiée durant laquelle des sessions de capture-recaptures ont été organisées, le nombre d'années où des recensements ont eu lieu et le nombre d'individus capturés au moins une fois pour chacune des classes d'âge (juvénile, subadulte ou adulte).	39
Tableau 6. Récapitulatif des données de CMR entre 2009 et 2016 dans la population réintroduite. La deuxième et la troisième colonne reprennent le nombre de captures et recaptures menées et les quatrième et cinquième colonnes contiennent le nombre d'individus nouvellement identifiés dans la	

population. Ensuite vient le nombre d'individus différents capturés durant l'année et la dernière colonne précise le nombre de sessions de recensement pratiquées au cours de l'année.....	40
Tableau 7. Répartition des captures en fonction des stades et du statut de la donnée (« 1 ^{ère} capture » ou « recapture ») entre 2009 et 2016 dans la population de Marche-en Famenne. Les totaux par stade et par année sont également indiqués.....	40
Tableau 8. Récapitulatif des données de CMR entre 2009 et 2018 dans la population source. La deuxième et la troisième colonne reprennent le nombre de captures et recaptures réalisées et les quatrième et cinquième colonnes contiennent le nombre d'individus nouvellement identifiés dans la population. Ensuite vient le nombre d'individu différents capturés durant l'année et la dernière colonne précise le nombre de sessions de recensement pratiquées au cours de l'année.....	41
Tableau 9. Répartition des captures en fonction du stade et du statut de la donnée (« 1 ^{ère} capture » ou « recapture ») entre 2011 et 2018 dans la population de la vallée de l'Ourthe. Les totaux par stade et par année sont également indiqués.	41
Tableau 10. Estimation des effectifs de la population réintroduite entre 2011 et 2016. Les informations suivantes sont renseignées : le modèle utilisé pour l'estimation, la moyenne estimée, les intervalles de confiance à 95% de la moyenne, le nombre d'individus différents capturés durant l'année, le nombre de captures et recaptures totales au cours de l'année (un individu peut y être comptabilisé plusieurs fois durant la même année) et le nombre de jours où des sessions de capture ont été organisées.	42
Tableau 11. Estimation des effectifs de la population source entre 2011 et 2018. Les informations suivantes sont renseignées : le modèle utilisé pour l'estimation, la moyenne estimée, les intervalles de confiance à 95% de la moyenne, le nombre d'individus différents capturés durant l'année, le nombre total de captures et recaptures au cours de l'année (un individu peut y être comptabilisé plusieurs fois durant la même année) et le nombre de jours où des sessions de capture ont été organisées.	44
Tableau 12. Tableau des probabilités γ de se reproduire à l'instant t selon le statut reproducteur des individus à l'instant $t-1$, pour la population de contrôle et la population introduite à un intervalle de temps intra-annuel. Chacune des valeurs est accompagnée de ses intervalles de confiance à 95%...	45
Tableau 13. Tableau des probabilités γ de se reproduire à l'instant t selon le statut reproducteur des individus à l'instant $t-1$, pour la population de contrôle et la population introduite à un intervalle de temps interannuel. Chacune des valeurs est accompagnée de ses intervalles de confiance à 95%. ...	45

Abréviations

IUCN – International Union for Conservation of Nature ou union internationale pour la conservation de la nature

CMR – Capture- Marquage-Recapture

SIFT – Scale-Invariant Feature Transform ou transformation de caractéristiques visuelles invariante à l'échelle

MAE – Méthodes Agro-Environnementales et Climatiques

Bd – *Batrachochytrium dendrobatidis*

DNF – Département de la Nature et des Forêts

DEMNA – Département de l'Etude du Milieu Naturel et Agricole

ISB – Programme d'Inventaire et de Surveillance de la Biodiversité

Table des matières

1.	Introduction.....	1
2.	Synthèse bibliographique.....	4
A.	Le sonneur à ventre jaune (<i>Bombina variegata</i>).....	4
I.	Taxonomie et morphologie	4
II.	Biologie et écologie	6
III.	Habitat	8
IV.	Dispersion.....	9
V.	Distribution.....	10
VI.	Statut et menaces.....	11
VII.	Le sonneur en Wallonie	12
B.	Techniques de recensement du sonneur	13
I.	Capture-marquage-recapture	15
C.	Réseau écologique.....	18
I.	La conception d'un graphe paysager	19
II.	Interprétation et visualisation.....	20
3.	Objectifs détaillés	22
4.	Matériels et méthodes	23
A.	Logiciels et programmes	23
B.	La zone d'étude	23
I.	Zone d'étude : camp militaire de Marche-en-Famenne	23
II.	Zone d'étude 2 : Site de la vallée de l'Ourthe	25
C.	Acquisition des données.....	25
I.	Matériel d'inventaire.....	25
II.	Technique d'inventaire.....	26
D.	Analyse des données	27
I.	Identification des individus	27
II.	Regroupement des mares	30
III.	Analyse démographique.....	31
IV.	Modélisation du réseau écologique par un graphe paysager	37
5.	Résultats.....	39
A.	Résultats généraux sur les sessions de captures.....	39

B.	Estimation de la taille des populations	42
C.	Estimation de la survie âge-dépendante pour les trois populations et comparaison entre elles 44	
D.	Estimation de la survie âge-dépendante des individus introduits et nés sur place dans la population de Marche-en-Famenne	46
E.	Graphe paysager.....	46
6.	Discussion	49
A.	Les recensements de CMR	49
I.	Le résultat des captures	49
II.	L'estimation des effectifs	51
III.	Estimations des paramètres démographiques et comparaison entre les trois populations 52	
IV.	Estimations des paramètres démographiques et comparaison entre les individus nés localement et introduits dans le camp de Marche	53
V.	Critiques de la méthode d'inventaire.....	54
B.	Graphe paysager.....	55
7.	Conclusion	57
8.	Pistes d'amélioration.....	58

1. Introduction

Actuellement et à travers le monde, la biodiversité est en déclin. En effet, de nombreuses pressions anthropiques telles que la pollution, la surexploitation ou les changements climatiques impactent la diversité des habitats et des espèces (Bourguignon, 2015). Aussi, la dégradation et la destruction des habitats causées essentiellement par l'agriculture, l'exploitation minière et l'urbanisation mènent à la fragmentation de nos écosystèmes naturels (Pichenot, 2008). Celle-ci est l'une des menaces principales pour la biodiversité globale (Haddad et al., 2015).

Un paysage fragmenté implique généralement deux processus liés : la perte et le morcellement de l'habitat (Fahrig, 2003). La disparition totale ou partielle d'un habitat a pour effet la réduction de la surface qu'il occupait dans le paysage mais dans certains cas, également des effectifs des espèces y étant associées. En outre, le morcellement conduit lui à un isolement des taches d'habitats (Joly, Morand, & Cohas, 2003; Pichenot, 2008). Une population réduite et isolée se trouve plus sensible aux processus stochastiques et bénéficie moins d'immigrations, son pool génétique se trouve alors affaibli, pouvant mener à de la consanguinité ou une dérive génétique (T. J C Beebee, 2005; Brown & Kodric-Brown, 2016; Joly et al., 2003; Pichenot, 2008).

Les amphibiens se trouvent particulièrement touchés par cette problématique (Buck, Scheessele, Relyea, & Blaustein, 2012; Cushman, 2006). En effet, leur cycle de vie les rend dépendant à la fois des milieux aquatiques (principalement pour la reproduction) mais également des milieux terrestres (pour la dispersion, l'hibernation et l'alimentation) (Hugo Cayuela, Lambrey, Vacher, & Miaud, 2015). Une estimation faite par Fischman et al. en 2005 suggère que plus de 40% des espèces d'amphibiens verraient leur population décliner ou s'éteindre. Les causes de ce déclin restent toutefois complexes et difficiles à identifier (Trevor J.C. Beebee & Griffiths, 2005; Buck et al., 2012). Les causes les plus citées sont, comme dit précédemment, la perte et la fragmentation des habitats mais également certaines maladies comme l'infection par le champignon *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) qui touche tous les continents abritant des amphibiens. Cette maladie, appelée la chytridiomycose, bloque le système respiratoire des individus et peut entraîner leur mort (Buck et al., 2012; Hugo Cayuela et al., 2015; Ribas et al., 2009).

Au niveau de la Wallonie, l'herpétofaune est également touchée. Parmi les 14 espèces d'amphibiens indigènes recensées, la tendance générale des populations est au déclin. Deux d'entre elles, le pélobate brun et la rainette arboricole, ont d'ailleurs disparus de nos régions depuis leur dernier recensement en 1987 et 1993 respectivement. Le cas du sonneur à ventre jaune, considéré durant un temps comme disparu, n'est pas meilleur avec seulement deux populations retrouvées en Belgique. Les effets de la perte d'habitats pour les amphibiens sont également cités à l'échelle nationale, les milieux aquatiques et terrestres propices et adjacents devenant de plus en plus rares. De plus, l'introduction au cours des dernières décennies de grenouilles exotiques n'améliore pas la situation étant donné qu'elles entrent en concurrence avec nos espèces indigènes (Jacob, 2007; Jacob et al., 2007). Trois espèces de grenouilles peuvent être citées : la grenouille rieuse, la grenouille de Bedriaga et la grenouille taureau. Malheureusement, parmi les espèces d'amphibiens en Belgique, seules ces trois exotiques sont actuellement en expansion, la première ayant fait son apparition il y a plus de trente ans tandis que les deux autres sont d'introductions plus récentes (Jacob, 2007; Jacob et al., 2007).

La conservation des amphibiens est particulièrement importante pour les écosystèmes car cette classe constitue un maillon essentiel de la chaîne trophique. En effet, ces animaux sont à la fois prédateurs et proies tant au niveau des milieux aquatiques que terrestres, permettant ainsi un flux d'énergie entre les invertébrés qu'ils consomment et les prédateurs qui les consomment (Blaustein & Kiesecker, 2002; Collins & Crump, 2009). Aussi, leurs sécrétions cutanées ont permis de nombreuses avancées dans les domaines médical et scientifique. Finalement, ils ont une valeur intrinsèque indépendamment des profits qu'ils apportent à l'Homme et doivent être conservés tout simplement d'un point de vue éthique (Collins & Crump, 2009; Tapley, Bradfield, Michaels, & Bungard, 2015).

C'est dans le but de lutter contre la dégradation des milieux et la chute de biodiversité (et donc également celle des amphibiens) que l'écologie de la conservation a vu le jour. Elle a pour objectif de comprendre, quantifier et améliorer la situation des espèces et cela par différents moyens (Trevor J.C. Beebee & Griffiths, 2005). En premier lieu, un monitoring des populations est nécessaire pour évaluer la tendance démographique de celles-ci et la gestion à mettre en place. Chez les amphibiens, l'une des interventions prioritaires est la protection, restauration et création d'habitats favorables à l'espèce. Cela concerne tant les milieux aquatiques que terrestres qui servent de corridors entre les points d'eau et les sites d'hivernage (Barbieri, Bernini, Guarino, & Venchi, 2004; D. M. Marsh & Trenham, 2001). Le creusement de mares dans le cadre des Méthodes Agro-Environnementales et Climatiques (MAE) est un bon exemple de ces pratiques. D'autres interventions sont également menées, comme la translocation d'œufs et de têtards en cas de sécheresse vers des zones encore humides ou des bassins artificiels, ou l'élevage puis réintroduction d'espèces dans des milieux où elles avaient disparu (Barbieri et al., 2004; Griffiths & Pavajeau, 2008; Snyder et al., 1996). En général, le succès d'une réintroduction est assez faible et demande un monitoring sur le long terme pour évaluer si la population peut se maintenir de manière naturelle dans le milieu (Fischer & Lindenmayer, 2000; Griffiths & Pavajeau, 2008). Chez les amphibiens, le succès des réintroductions est estimé à 50% (Germano & Bishop, 2008).

Dans le cadre de ce travail, la dynamique de populations réintroduites de *Bombina variegata* (L.), appelé communément sonneur à ventre jaune, est étudiée. Le but de cette analyse est d'évaluer la réussite de la réintroduction par l'estimation de la taille de la population, ainsi que de la survie âge-dépendante des individus. Une évaluation de la connectivité des mares sera également réalisée.

Cette espèce est étudiée car elle possède une histoire particulière en Wallonie, ayant pratiquement disparu, elle fait maintenant l'objet d'un programme de réintroduction. Elle jouit également d'une protection intégrale en Belgique grâce au décret « Natura 2000 » du 6 décembre 2001 (Annexe 1).

Historiquement, l'espèce était largement répandue au début du siècle dernier. Néanmoins, un déclin observé depuis déjà plusieurs décennies réduisit drastiquement ses effectifs jusqu'en 1985. A la fin du XX^{ème} siècle, la population vivant dans les forêts du Sart Tilman est l'une des dernières encore connues des naturalistes. Pourtant, entre 1985 et 1988, l'Université de Liège décide d'entreprendre des travaux d'extension sur ce site, détruisant par la même occasion les mares temporaires utilisées par le sonneur à ventre jaune. C'est grâce à l'action d'un naturaliste que quelques individus furent sauvés de justesse et préservés dans un jardin. Vers 1990, il les réintroduisit dans une ancienne carrière de la vallée de l'Ourthe où une cinquantaine de mares furent implantées progressivement. En 2006, un projet de réintroduction est mis sur pied par le groupe Raîenne de Natagora qui pendant deux ans va tout d'abord relâcher des individus au Sart Tilman puis entre 2008 et 2014 introduire

l'espèce dans le camp militaire de Marche-en-Famenne. Des individus ont été observés jusqu'en 2012 sur le site du Sart Tilman ce qui laisse espérer que de la reproduction naturelle a eu lieu. En dehors de ces trois sites, quatre nouvelles réintroductions sont en projet dans des sites protégés se trouvant entre Liège et Marche-en-Famenne, dont deux en cours en 2018 (Figure 1) (Jacob et al., 2007; Kinet, 2018; Laudelout & Kinet, 2013).

Même si les populations de sonneurs indigènes sont considérées comme éteintes, la subsistance de l'une ou l'autre petite population est toujours possible, comme le démontre les quelques observations suivantes. Entre 2005 et 2013 l'espèce a été observée dans les environs de Oignies et, plus récemment, sur le plateau des Tailles en 2016. Malheureusement, plus aucun individu n'a été observé depuis lors. Enfin, au niveau de la Baraque Michel quelques individus ont été aperçus en 2009 mais il s'agirait d'une réintroduction « sauvage » (Figure 1).

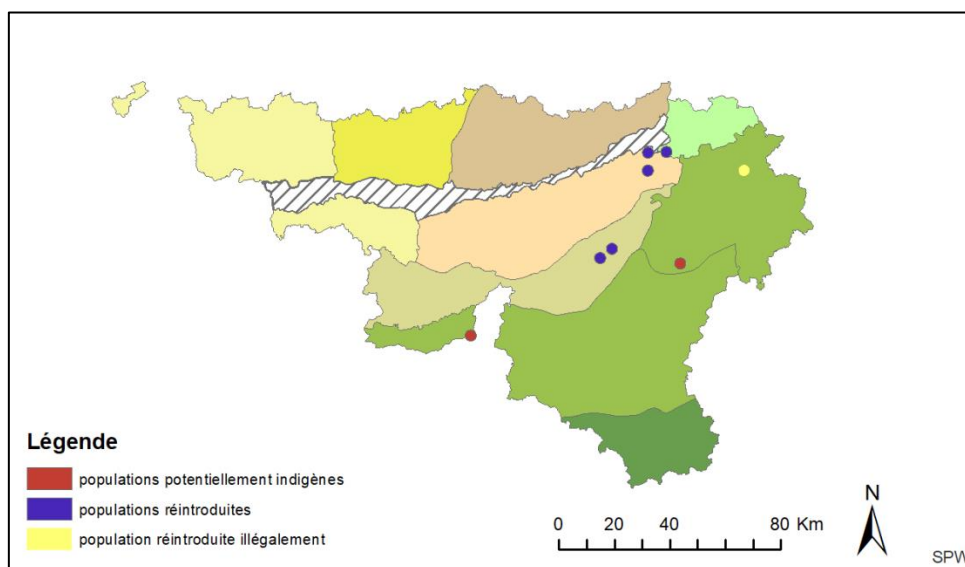


Figure 1. Carte des localisations de sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) actuelles, potentielles et à venir d'ici fin 2018.

Dans ce travail, une synthèse des connaissances actuelles sur le sonneur à ventre jaune, les différentes techniques de recensement et l'évaluation de la connectivité des mares va d'abord être présentée. Ensuite elle sera suivie par la définition des objectifs détaillés. Le matériel et méthodes sera quant à lui composé d'une description de la zone d'étude, des sessions de capture et de la manière dont seront traitées les données. Enfin, les résultats reprenant une estimation de la taille de la population, les taux de survie âge-dépendant et une cartographie de la connectivité des mares seront présentés puis discutés. Une conclusion clôturera l'ensemble.

2. Synthèse bibliographique

Cette section est scindée en trois parties distinctes. La première aura pour sujet l'espèce étudiée et ses caractéristiques, la seconde abordera les différentes méthodes de recensement utilisées pour cette espèce et traitera plus en détail les méthodes de capture-marquage-recapture. Enfin, la dernière partie sera consacrée aux réseaux écologiques et à leur modélisation (sur base de la théorie des graphes).

A. Le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*)

I. Taxonomie et morphologie

Le sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) est un Anoure¹ faisant partie de la famille des *Bombinatoridae* (Chemin, 2011). Seules deux espèces de sonneurs sont retrouvées en Europe et caractérisées par des pupilles en forme de cœur ainsi que par la couleur de leur ventre. En effet, le sonneur à ventre rouge également appelé *Bombina Bombina* possède une coloration ventrale rouge/orangée tandis que celle de *B. variegata* est jaune (Speybroeck, Beukema, Bok, & Van Der Voort, 2018). Une zone d'hybridation au centre de l'Europe existe, les individus hybrides possédant alors un mélange des caractéristiques des deux espèces (Speybroeck et al., 2018).

Trois sous-espèces sont généralement décrites : *B. v. variegata* (L.) qui est la plus répandue et que l'on retrouve de l'ouest au centre de l'Europe, *B. v. pachypus* (Bonaparte, 1838) rencontrée sur la péninsule italienne et *B. v. scabra* (Küster, 1843) dans la région des Balkans (Karis et al., 2017; Radojčić, Cvetković, Tomović, Džukić, & Kalezić, 2002; Speybroeck et al., 2018). Toutefois, une quatrième sous-espèce, dont le statut taxonomique reste partagé selon les auteurs, est parfois citée : *B. v. kolombatovici* (Bedriaga, 1980) dont la population se situerait en Dalmatie (Bülbül et al., 2016; Karis et al., 2017; Pichenot, 2008).

Le sonneur est un crapaud de petite taille mesurant entre 30 et 59 mm de l'extrémité du cloaque jusqu'au museau et dont la masse corporelle varie entre 2.5 et 15g (Chemin, 2011; Pichenot, 2008). Reconnaissable grâce à ses pupilles en formes de cœur (Figure 2c), le sonneur à ventre jaune arbore une coloration aposématique² ventrale. Des taches noires de formes variées sur un fond jaune permettent en effet de prévenir de sa toxicité (Figure 2d). A l'inverse, son dos gris-brun parsemé de verrues se confond généralement bien avec son environnement (coloration cryptique³) afin d'éviter sa détection (Figure 2a) (Chemin, 2011; Pichenot, 2008; L. F. Toledo & Haddad, 2009).

Chez *B. variegata*, la coloration aposématique est restreinte à des parties non visibles du corps lorsque l'animal se trouve au repos. En cas de stress ou de danger, l'individu prend alors une position appelée « réflexe d'Unken » (Figure 2b) c'est-à-dire qu'il se cabre pour laisser apparaître au niveau de ses mains et de ses pieds sa couleur jaune vive (Pichenot, 2008; L. F. Toledo & Haddad, 2009). Deux types de glandes peuvent être observés sur le sonneur : les glandes muqueuses et granuleuses. Les premières sont réparties sur tout le corps et produisent un mucus irritant en cas de contact avec

¹ Ils constituent l'ordre Anura, intégrant des amphibiens tels que les grenouilles, les crapauds, les rainettes et dont la caractéristique commune est d'être dépourvus de queue à l'état adulte et pourvus de membres postérieurs allongés adaptés au saut.

² Patron de coloration de couleur souvent vives et avertissant de la toxicité de l'animal. Son but est de dissuader les prédateurs.

³ Patron de coloration qui favorise la dissimulation de l'animal dans son milieu naturel.

les muqueuses humaines tandis que les secondes produisent un venin toxique jouant un rôle important pour la défense ainsi que d'autres fonctions encore peu étudiées (Pichenot, 2008; R. C. Toledo & Jared, 1995).

Un dimorphisme sexuel⁴ est présent chez le sonneur à ventre jaune, caractérisé à la fois par des traits permanents mais également par des caractéristiques saisonnières appelées traits sexuels secondaires (Di Cerbo & Biancardi, 2012). Tout d'abord, les verrues dorsales présentent chez les deux genres sont plus saillantes chez les mâles (Chemin, 2011; Di Cerbo & Biancardi, 2012; Pichenot, 2008). Egalement, l'étude de Rita et al. (2014) indique que le dimorphisme sexuel chez *B. variegata* serait fortement lié au comportement reproducteur. Pour cela, les mâles posséderaient des pattes antérieures et postérieures plus longues et robustes pour faciliter l'amplex⁵. Enfin, des callosités nuptiales noires apparaissent durant la saison de reproduction chez les mâles, au niveau des avant-bras et sur les pouces (Figure 2e).

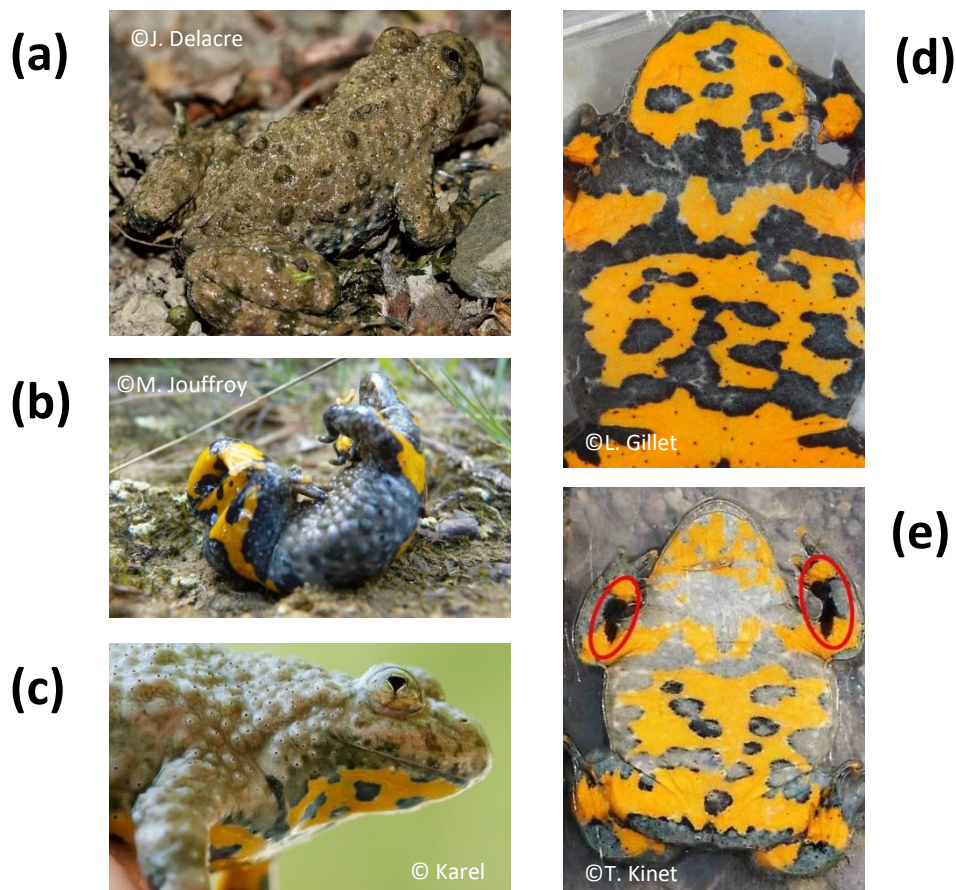


Figure 2. Morphologie, dimorphisme sexuel et réflexe d'Unken du Sonneur à ventre jaune. (a) Face dorsale avec verrues ; (b) réflexe d'Unken ; (c) pupille en forme de coeur ; (d) patron ventrale d'un adulte ; (e) callosités nuptiales des mâles.

⁴ Différences phénotypique entre les mâles et femelles matures sexuellement d'une même espèce

⁵ Étreinte sexuelle des amphibiens où le mâle agrippe la femelle avec ces pattes.

II. Biologie et écologie

Comme la plupart des amphibiens, les sonneurs possèdent un cycle de vie mêlant à la fois une phase terrestre et une phase aquatique (Cayuela et al., 2015). Lors de la saison de reproduction, qui peut s'étendre de mi-avril jusqu'à août, les adultes et principalement les mâles rejoignent les mares de reproduction dans lesquelles ils passeront la majeure partie de la saison (Cayuela et al., 2014; Chemin, 2011; Jacob et al., 2007). Les femelles et les immatures peuvent également stationner dans des mares plus grandes (parfois ombragées et végétalisées) afin de s'y nourrir ou de se reposer entre les épisodes de reproduction (Pichenot, 2008). Les mâles sont les plus actifs durant cette période, ils attirent les femelles dans les mares de reproduction en produisant un chant composé d'une note unique, qu'ils émettent tout en flottant sur l'eau et qui délimite leur territoire. Egalement, ils créent des ondes à la surface de l'eau avec leurs pattes postérieures et leurs chants pour communiquer leur présence aux autres mâles (Di Cerbo & Biancardi, 2004; Seidel, Yamashita, Choi, & Dittami, 2001; Speybroeck et al., 2018).

La synchronisation de la reproduction avec les pluies permet au sonneur à ventre jaune d'assurer un niveau d'eau suffisant dans les mares jusqu'à la métamorphose des jeunes (Di Cerbo & Biancardi, 2004; Hartel, Nemes, & Mara, 2007). En effet, chez *B. variegata* les périodes de reproduction ne sont pas fixées d'avance et vont dépendre de différents facteurs tels que les précipitations ou la température de l'eau. Cela est possible car les femelles présentent un développement continu des œufs (Hartel et al., 2007; Pichenot, 2008). La fécondation des ovules se fait dans l'eau suite à un amplexus lombaire⁶ (Figure 3) (Chemin, 2011; Speybroeck et al., 2018).

Les femelles fractionnent leurs pontes dans le temps et dans l'espace. De manière temporelle car elles peuvent pondre plusieurs fois au cours de leur vie mais aussi au sein d'une période de reproduction (Jacob et al., 2007). Selon Barandun, Reyer, & Anholt (1997), environ 12% des femelles se reproduisent une seconde fois au sein de la même saison de reproduction et la même proportion ne se reproduit pas. Et de manière spatiale car la ponte est déposée en petits amas de maximum 20 œufs par mare que les femelles accrochent principalement à la végétation immergée. Entre 100 et 340 œufs sont pondus par une femelle par an (Pichenot, 2008; Speybroeck et al., 2018).

Les œufs éclosent après une dizaine de jours et la métamorphose des têtards se déroule en 6 à 10 semaines en fonction des conditions environnementales, ils émergent donc à partir de juillet jusqu'au début de l'automne (Figure 4) (Jacob et al., 2007; Mirabile, Melletti, Venchi, & Bologna, 2009; Vacher, 2013). Durant la métamorphose, le patron ventral est assez variable et seules les taches situées dans la région du cou peuvent être utilisées pour tenter d'identifier les individus. Ce n'est qu'après la métamorphose que le dessin se précise et devient définitif suite au premier hiver (Figure 4) (Gollmann & Gollmann, 2011). Ces patrons sont uniques et permettent d'identifier un individu avec certitude même s'il est cependant possible que certaines taches grossissent avec l'âge



Figure 3. Amplexus lombaire chez le sonneur à ventre jaune (vue ventrale)

⁶ Technique d'accouplement où les pattes antérieures du mâle agrippent la taille de la femelle, juste au-dessus des membres postérieurs.

de l'animal (Figure 4) (Gollmann & Gollmann, 2011; ONF-MEDDE, 2016). Le stade subadulte est atteint après le deuxième hiver et celui d'adulte l'année suivante (Hugo Cayuela, 2018). La taille des individus peut également donner une information sur son stade, au-delà de 35mm en début de saison de reproduction les sonneurs peuvent être considérés comme adultes et capable de se reproduire (Boualit et al., n.d.). Les adultes atteignent la maturité sexuelle à l'âge de trois ans, parfois deux ans (Barandun et al., 1997; Jacob et al., 2007; Mirabile et al., 2009). C'est une espèce longévive qui peut survivre en milieu naturel jusqu'à seize ans et jusqu'à vingt-sept ans en captivité (Jacob et al., 2007; Mirabile et al., 2009).

Bombina variegata est itéropare, cela signifie que les individus se reproduisent plusieurs fois au cours de leur vie (Barandun & Reyer, 1998; Cayuela et al., 2014). Cette stratégie de reproduction a été sélectionnée au cours du temps afin de maximiser le succès reproducteur (Hartel et al., 2007). Un facteur important dans cette sélection est le taux de mortalité durant les différents stades du cycle de vie d'un individu. Dans le cas où la mortalité est forte lors de la phase aquatique (stades d'œuf et de têtard) tandis que les adultes bénéficient d'un taux de survie élevé et d'une longue durée de vie, la meilleure stratégie est de raccourcir au plus la phase aquatique (Cayuela et al., 2016b). Cela est possible car les adultes ont la possibilité d'attendre des conditions optimales de croissance (Barandun et al., 1997; Hartel et al., 2007). Dans le cas du sonneur, les adultes patientent jusqu'à ce que la température de l'eau soit assez élevée et que le niveau d'eau soit également suffisant. En effet, la durée de développement est inversement proportionnelle à la température de l'eau et la dessiccation des mares est la principale cause de mort au stade aquatique. Egalement, des mares temporaires sont sélectionnées comme sites de pontes car les prédateurs tels que les tritons y sont moins présents (Canessa, Oneto, Ottonello, Arillo, & Salvadio, 2013; Mirabile et al., 2009).

A ce jour, aucune étude spécifique portant sur le régime alimentaire du sonneur à ventre jaune n'a été faite dans nos régions. Il est toutefois décrit comme un opportuniste se nourrissant d'une grande variété d'invertébrés principalement terrestres (Ghiurcă & Zaharia, 2006; Jacob et al., 2007). Toutefois Ghiurcă & Zaharia (2006) ont analysé le contenu stomacal d'individus appartenant à des populations roumaines afin d'en déduire le régime alimentaire de l'espèce. Les trois ordres les plus consommés sont les Coléoptères, les Diptères et les Aranéides avec respectivement un nombre d'espèces représentant 23%, 21% et 13% du nombre total de taxons retrouvés. Les larves se nourrissent quant à elles de diatomées et d'algues (Jacob et al., 2007). Dans le cadre du projet de réintroduction, un élevage a été mené et les individus nourris grâce à la capture d'insectes attrapés au filet. Les mêmes constatations que celles citées ci-dessus ont été faites, les animaux se nourrissant d'une grande variété de proies.

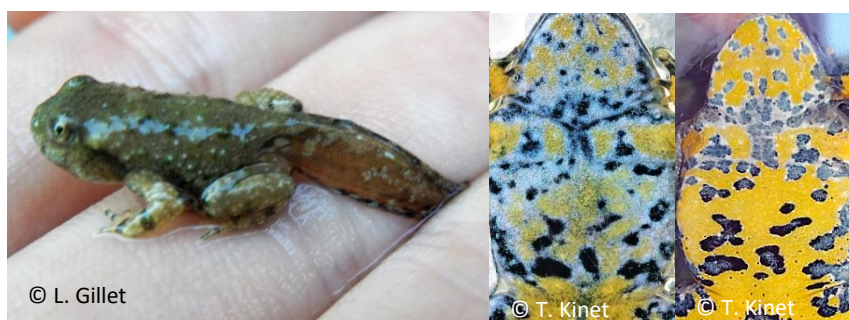


Figure 4. Illustration des différents stades de la vie du sonneur à ventre jaune. De gauche à droite : un jeune de l'année dont la métamorphose n'est pas encore terminée ; un juvénile ayant déjà passé un hiver ; le même individu adulte, au patron ventral entièrement visible.

III. Habitat

Espèce pionnière, le sonneur à ventre jaune est typique des zones perturbées ou nouvellement créées. Elle est retrouvée dans deux types d'habitat selon la saison : des habitats terrestres durant l'hivernage et principalement des habitats aquatiques durant la saison estivale (Chemin, 2011).

Les habitats du sonneur à ventre jaune sont répartis au sein de quatre grands milieux :

- Les plaines et prairies : *B. variegata* y colonise les petites mares, fossés, ornières des chemins agricoles ou zones de piétinement de la faune (Canessa et al., 2013; Hugo Cayuela, Cheylan, & Joly, 2011; Scheele et al., 2014).
- Les milieux forestiers : le sonneur profite des ornières créées par les engins forestiers ainsi que les trous formés après un chablis ou tout autre point d'eau stagnante (Hartel et al., 2007; Martin, Merouch, & Dupuy, 2001; Scheele et al., 2014).
- Les abords de torrents : ces milieux ne concernent que quelques populations du sud de la France qui se reproduisent dans des creux rocheux présents dans le lit majeur de torrents. Lors des crues, ces cavités se remplissent d'eau et offrent des sites favorables pour la reproduction de *B. variegata* (Cayuela et al., 2016a; Cayuela et al., 2011).
- Les zones anthropisées : elles regroupent des sites influencés par les activités de l'Homme tels que les carrières ou les zones de chantiers où le passage des engins et l'exploitation du sol peuvent former des points d'eau temporaires (Chemin, 2011).

Une hypothèse est faite quant à l'habitat d'origine du sonneur qui se trouverait dans les vallées inondables. Toutefois les perturbations anthropiques auraient permis à cette espèce de coloniser d'autres milieux. Actuellement, ce crapaud se retrouve majoritairement dans des habitats secondaires (et principalement forestier) suite aux pressions anthropiques et à l'aménagement des fonds de vallées (Jacob et al., 2007). Les milieux forestiers seraient même devenus les plus favorables à l'espèce car ils maintiennent une ambiance forestière qui diminue le risque de déshydratation en cas de sécheresse (Pichenot, 2008; Scheele et al., 2014).

Comme cité ci-dessus, les sites utilisés pour la reproduction sont très variables. Ce sont des points d'eau de petite taille, temporaires et essentiellement ensoleillés (Canessa et al., 2013; Cayuela et al., 2011). Ils sont généralement remplis par la pluie ce qui explique la dépendance de la reproduction de cette espèce aux précipitations (Barandun & Reyer, 1998). Les points d'eau perturbés ou temporaires sont privilégiés afin de limiter la présence de prédateur (Figure 5) (Barandun & Reyer, 1997). Ce crapaud s'adapte également très bien aux sites associés aux activités humaines comme le démontre une étude de Denoël (2004) menée en Grèce où 75% des individus avaient été retrouvés dans des habitats aquatiques artificiels. Finalement, dans le choix du site de reproduction, *B. variegata* favorisera d'abord les mares avec la plus haute température et le risque le plus faible de dessiccation que celui de la faible présence de prédateurs afin de maximiser le succès reproducteur (Barandun & Reyer, 1997; Canessa et al., 2013).

Durant la saison estivale, d'autres mares sont également utilisées. En effet, selon Pichenot (2008) le sonneur à ventre



Figure 5. Exemple de points d'eau favorables à la reproduction du sonneur à ventre jaune. Ici une ornière formée par le passage de véhicules militaires.

jaune utilise tout un réseau de pièces d'eau : certaines pour la reproduction mais également d'autres plus grandes et profondes, pouvant être ombragées et végétalisées pour l'alimentation et servir d'abris en cas de sécheresse (Chemin, 2011).

Une précision importante, dans le cadre de ce travail, les termes mares, ornières et points d'eau seront utilisés indifféremment dans le texte pour désigner les sites aquatiques occupés par le sonneur.

L'habitat terrestre utilisé par le sonneur à ventre jaune et celui entourant les mares ont jusqu'à ce jour été peu étudiés (Pichenot, 2008). Une étude de Martin et al. (2001) met en avant 7 variables environnementales entourant les mares et favorisant la présence du sonneur. Ce travail suggère qu'une forte densité de mares dans les 300 mètres et une couverture végétale n'excédant pas 25% du site favorisent la présence de l'espèce. Une autre étude citée par Pichenot (2008) corrèle la présence du sonneur à ventre jaune avec celle de végétaux herbacés ainsi que l'existence dans les 100 mètres de refuges terrestres potentiels. Par contre, l'augmentation de la profondeur des mares et la présence de constructions entraîneraient plutôt son absence.

IV. Dispersion

Tout d'abord, la dispersion est le déplacement d'un individu entre son lieu de naissance et un site de reproduction ou le mouvement entre des sites de reproduction successifs. (Cayuela, Bonnaire, & Besnard, à paraître; Tournier, Besnard, Tournier, & Cayuela, 2017). Le phénomène de dispersion est subdivisé en trois étapes interdépendantes : l'émigration (ou départ), les mouvements dans la matrice paysagère⁷ et l'immigration (ou arrivée). Chacune de ces sous-étapes étant dépendantes du compromis coûts-bénéfices de l'action (Boualit et al., n.d.; Bowler & Benton, 2005).

Tout au long de sa vie, le sonneur à ventre jaune va quitter (mars-avril) et retourner (septembre-octobre) annuellement vers un refuge hivernal (Mirabile et al., 2009; Speybroeck et al., 2018). De plus, au cours de la saison estivale, il va être dépendant des variations spatiales et temporelles de la disponibilité en eau et adaptera donc ses déplacements en fonction des ressources disponibles (Bowler & Benton, 2005; Clobert, Le Galliard, Cote, Meylan, & Massot, 2009; Tournier et al., 2017). Dans leur étude Boualit et al. (à paraître) démontrent que la dispersion de l'espèce ne se fait pas de manière aléatoire mais qu'elle est influencée par certains facteurs. Ici, la taille des sites (comprenant chacun plusieurs mares) et le niveau de perturbation était inversement proportionnel à la probabilité d'émigrer.

Les déplacements journaliers ou entre les mares sont généralement inférieurs à 100 m, même s'ils peuvent varier selon les auteurs (Beshkov & Jameson, 1980; Boualit et al., à paraître; Hartel, 2008). Les distances maximales enregistrées variaient quant à elles de 3 km à 11 km (Cayuela et al., à paraître; Pichenot, 2008; Szymura & Barton, 1991). Toutefois, ces résultats sont difficilement comparables car les distances de dispersion sont évaluées selon différentes méthodes et dans diverses matrices paysagères. De plus, si la composition du paysage est trop peu détaillée, il est compliqué de dissocier l'impact de la matrice paysagère sur la dispersion de la capacité réelle de déplacement des individus (Pichenot, 2008).

⁷ L'occupation du sol majoritaire dans un paysage et dans laquelle sont enclavées des taches d'habitats.

Des barrières sont également présentes dans l'environnement. Dans le cas des amphibiens les plus citées sont les routes, les cours d'eau, les zones bâties et les cultures intensives qui peuvent causer la mort directe, la déshydratation ou un phénomène d'évitement (Cayuela et al., à paraître; Gibbs, 1998; Herrmann, Babbitt, Baber, & Congalton, 2005). L'article de Cayuela et al. (à paraître) apporte des éléments intéressants sur l'impact des routes et la dispersion du sonneur à ventre jaune selon les différentes classes d'âge. Les routes auraient un impact négatif sur la dispersion de l'ensemble des individus. Les distances de dispersion, elles, diminueraient avec l'âge alors que le taux d'émigration augmenterait.

Ces résultats peuvent être expliqués par la faible persistance des sites de reproduction qui oblige les adultes à se déplacer fréquemment (Barandun & Reyer, 1998; Beshkov & Jameson, 1980). Cependant, certaines études ont montré une fidélité de la part des femelles à leur site de reproduction (Barandun & Reyer, 1998; Semlitsch, 2008). Les juvéniles et subadultes auraient tendance à se disperser plus loin, avant d'atteindre la maturité sexuelle, pour réduire les risques de consanguinité et permettre la colonisation de nouveaux milieux (Bowler & Benton, 2005; Cayuela et al., à paraître). Toutefois, leur taille définitive n'étant pas atteinte, leur capacité de déplacement est plus faible que celle des adultes et le nombre de déplacements pourrait s'en trouver restreint (Cayuela et al., à paraître; Chelgren, Rosenberg, Heppell, & Gitelman, 2006).

Enfin, chez les anoures il a été mentionné que les individus peuvent se diriger vers un point d'eau grâce à des indications olfactives (Semlitsch, 2008). Cette capacité a été vérifiée chez le sonneur à ventre jaune montrant que les odeurs provenant des pièces d'eau influençaient le choix des mares de reproduction (Cayuela, Lengagne, Joly, & Léna, 2017a; Cayuela, Lengagne, Kaufmann, Joly, & Léna, 2016e).

V. Distribution

L'aire de répartition de *B. v. variegata* couvre une grande partie de l'Europe, s'étendant de la France jusqu'à sa limite orientale au niveau des Carpates (Bülbül et al., 2016; Speybroeck et al., 2018). Sa limite septentrionale se situe au milieu de l'Allemagne et au sud des Pays-Bas (Pichenot, 2008). Au sud, elle couvre les Balkans et le nord de l'Italie (Figure 6) (Jacob et al., 2007). Le reste de l'Italie hormis la Sicile accueille quant à elle la sous-espèce *B. variegata pachypus*, parfois considérée comme une espèce différente *Bombina pachypus* (Barbieri et al., 2004; Chemin, 2011). L'espèce peut être retrouvée à des altitudes très variables allant de 100 m à plus de 2100 m (Barbieri et al., 2004; Chemin, 2011). Une réduction de cette aire, principalement à ses limites, est toutefois constatée avec la dégradation ou disparition de certaines populations dans l'ouest et le sud de la France ainsi que l'extinction des dernières populations naturelles en Belgique et au Luxembourg (Cayuela et al., 2015; Jacob et al., 2007; Wagner et al., 2017).



Figure 6. Carte de l'aire de répartition du sonneur à ventre jaune.

Comme cité ci-dessus, les populations naturelles présentes en Belgique sont supposées toutes éteintes. Actuellement, seulement deux sites accueillent avec certitudes des populations reproductrices de sonneurs : un premier dans les alentours de Liège qui abrite une population sauvée lors de la destruction de son habitat et déplacée sur ce nouveau site, un second à Marche-en-Famenne où réside une population qui est le fruit d'un élevage d'individus de la première population, qui y ont ensuite été relâchés. Plus de détails sur l'histoire du sonneur en Wallonie seront données ci-dessous (paragraphe VII).

Le sonneur à ventre jaune disparaît également dans les régions limitrophes à la Wallonie, le noyau le plus proche se situe maintenant dans la forêt de Verdun, en France (Jacob et al., 2007). Les points d'eau utilisés par ces sonneurs sont créés par l'activité forestière en place et présente une grande variabilité d'une année sur l'autre. En effet, entre 9 et 21% d'entre elles peuvent disparaître au cours d'une année. Au total, près de 189 sites de reproduction y ont été identifiés et de nombreux déplacements sont présents entre ces sites (Cayuela et al., 2016d).

VI. Statut et menaces

Le statut attribué par la liste rouge européenne de l'IUCN pour le sonneur à ventre jaune est de « Least Concern ». Ce statut est justifié par sa large distribution, sa tolérance à de nombreux habitats et à la faible probabilité de voir ses populations diminuer rapidement (UICN, 2009). Toutefois, la liste rouge des amphibiens de France métropolitaine lui attribue le statut de vulnérable en 2015 suite à la forte régression de ses populations (UICN, 2015). L'espèce est également listée dans les Annexes II et IV de la Directive Habitat (CEE 92/43) ainsi que dans l'Annexe II de la Convention de Berne (INPN, 2018) (Annexe 1). Ce déclin est particulièrement marqué dans le nord-ouest de son aire de répartition depuis déjà plus d'un siècle (Chemin, 2011; Jacob et al., 2007).

Différentes menaces touchent les populations de sonneurs, toutefois les causes de sa régression ne sont pas encore entièrement cernées et des études restent à mener (Barbieri et al., 2004; Hof, Araújo, Jetz, & Rahbek, 2011; Stagni et al., 2004). Tout d'abord, l'abandonnement de certaines activités peut être cité, modifiant le régime de perturbations et par la même occasion réduisant la création de milieux favorables aux sonneurs (Canessa et al., 2013). A contrario, l'intensification des activités humaines et l'aménagement des territoires peuvent également avoir un impact négatif (Barbieri et al., 2004). L'empierrement des chemins, l'intensification du réseau routier ou les pollutions biologiques en sont des exemples (Barbieri et al., 2004; Jacob et al., 2007). Aussi, l'infection par le champignon *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) touche de nombreux amphibiens et peut entraîner la mort (Buck et al., 2012; Ribas et al., 2009; Stagni et al., 2004). Jusqu'à ce jour, aucun cas n'a été rencontré dans les deux populations relictuelles de Belgique mais d'autres sont touchées (Canessa et al., 2013). Enfin, le changement climatique influe sur de nombreux facteurs qui touchent l'espèce et les amphibiens en général, une modification de l'aire de distribution des espèces est déjà visible et risque de s'accroître (Dolgener, Freudenberger, Schneeweiss, Ibsch, & Tiedemann, 2014; Hof et al., 2011).

Pour tenter de contrer ces menaces, différents projets ont vu le jour depuis déjà plusieurs années, tant de la part des autorités européennes que nationales ou régionales. Les premières actions datent de 1996 et les dernières ont été financées en 2016. Au total, plus d'une dizaine de projet Life ont déjà été menés et concernent principalement l'Allemagne, l'Italie, l'Autriche et le Luxembourg. Les

objectifs de ces projets sont souvent d'améliorer le statut de l'espèce en créant de nouveaux sites de reproduction et en aménageant l'habitat pour qu'il lui soit plus favorable. D'autres espèces sont également ciblées et profitent de ces actions. La création de réseaux écologiques plus connectés et la sensibilisation du public et des parties prenantes fait aussi souvent parti des buts poursuivis.

VII. Le sonneur en Wallonie

La régression de *B. variegata* a démarré il y a près d'un siècle en Wallonie, le nombre de sites accueillant l'espèce s'amenuisant année après année. En 1985, la colonie du Sart Tilman à Liège est l'une des dernières encore connues des scientifiques. Actuellement, toutes les stations indigènes sont supposées éteintes, même si la possibilité de quelques individus encore vivants ailleurs subsiste, comme nous le confirme la découverte de deux adultes dans le massif ardennais de l'Entre-Sambre-et-Meuse en 2005. Après cette découverte, la population ardennaise fut suivie par capture-marquage-recapture (CMR) jusqu'en 2013 et est supposée éteinte depuis lors (Jacob et al., 2007; Jeuniaux, 2000; Kinet, 2018).

Comme décrit par Jeuniaux (2000), en 1975 des sonneurs à ventre jaune sont encore présents sur le site du Sart Tilman dans de petits points d'eau, souvent creusés par des bombes lors de la seconde guerre mondiale. Entre 1985 et 1988, années des dernières observations, les travaux d'extension de l'Université de Liège vont toutefois détruire ces sites et seuls quelques individus seront sauvés in extremis par un naturaliste. Grâce à cette opération, quatre juvéniles et six adultes sont récupérés ainsi que deux pontes qui produiront nonante-quatre têtards. Cette petite population fut ensuite sauvegardée tout d'abord en semi-captivité dans un jardin avant d'être installée dans une ancienne carrière de la vallée de l'Ourthe vers 1990, tout cela de manière totalement secrète. Cette carrière fut aménagée par ce naturaliste en y implantant 46 mares artificielles de dimensions variables (Kinet, 2018).

Quand l'existence de cette population fut révélée, un programme de réintroduction fut lancé. En 2006, quelques prélèvements de larves sont réalisés et seront suivis en 2009 par l'élevage et la reproduction *ex situ* d'adultes. Les premiers relâchers ont lieu sur le site du Sart Tilman puis dans l'enceinte du Camp Roi Albert 1^{er} à Marche-en-Famenne à partir de 2008 (Kinet, 2018).

Entre 2006 et 2008, le programme de réintroduction a d'abord ciblé le site initial du Sart Tilman pour les lâchers. Au total, deux adultes, deux subadultes et 357 têtards et juvéniles ont été réintroduits dans des zones aux conditions favorables à l'espèce. Néanmoins, des difficultés de gestion ont conduit à l'abandon du projet sur ce site. Toutefois, le maintien d'une petite population sur ce site est possible après l'observation d'un adulte en 2012 (Kinet, 2018).

Les réintroductions dans le camp militaire ont eu lieu de 2008 à 2014 selon différentes modalités (Tableau 1). Un total de 7822 individus ont été réintroduit, allant de 167 à 2853 sonneurs selon les années (Laudelout & Kinet, 2013). Depuis 2009 les zones d'introduction sont suivies par CMR et depuis 2014 des recensements annuels sont organisés dans l'intégralité de la plaine d'exercice durant la saison de reproduction afin de suivre les individus par la méthode de capture-marquage-recapture.

Tableau 1. Table du nombre d'individus relâchés en fonction de l'année et du stade entre 2008 et 2014.

Année	Stade	Nombre d'individus
2008	Subadulte	20
2008	Têtard	147
2009	Juvenile	552
2009	Subadulte	1
2010	Têtard	1688
2011	subadulte	11
2011	Têtard	2841
2012	Têtard	2355
2013	Têtard	201
2013	adulte	1
2014	adulte	5

La population originelle située dans la vallée de l'Ourthe continue également d'être suivie par CMR depuis 2011. Alors que ses effectifs se portaient bien jusqu'en 2015 (avec une population estimée à 300 individus en 2013), un net déclin est constaté depuis les trois dernières années de recensement et est toujours inexpliqué.

B. Techniques de recensement du sonneur

Le recensement d'une population fait référence aux études visant à estimer la taille de cette population ou d'une partie de celle-ci. Pour cela, des comptages (directs ou indirects) sont faits et permettent d'évaluer l'abondance et/ou les caractéristiques de la population (Dodd, Loman, Cogălniceanu, & Puky, 2012; Pellet & Schmidt, 2005).

Diverses méthodes existent pour étudier une population d'amphibiens. La méthode sélectionnée dépendra toutefois de l'espèce cible, des objectifs poursuivis et des ressources disponibles (en temps, argent, matériel et main d'œuvre) ainsi que de la taille de la zone d'étude (Cogălniceanu, Hartel, & Plâiasu, 2006; Sutherland, 2006).

Dans le cas du sonneur à ventre jaune, les inventaires se font durant la saison estivale (avril à août) au niveau des mares de reproduction. Durant cette période, les individus sont faciles à observer et recenser (Cayuela et al., 2014; Cayuela et al., 2017a).

Quelques techniques de comptage incomplet⁸ utilisées chez les amphibiens :

- Le piégeage par barrières de dérivations et pièges à fosse : Cette technique est pratiquée dans le cas d'amphibiens accomplissant une migration périodique vers un point d'eau. Une barrière d'une hauteur de 30-40 cm est enfoncée sur au moins 20 cm et entoure préférentiellement un site de reproduction. Les pièges sont creusés dans le sol, dans et hors de l'enclos. Les individus voulant quitter ou se rendre dans la pièce d'eau longent alors les barrières jusqu'à tomber dans

⁸ Comptage où seule une partie des individus est recensée, la taille et les paramètres de population sont ensuite estimés via des modèles.

l'un des pièges. Ce procédé peut être utilisé pour estimer la taille d'une population via une analyse CMR (capture-marquage-recapture) ou pour caractériser la population ainsi que ses migrations. Son désavantage est sa charge de travail importante que ce soit pour l'installation, l'entretien ou le relevé des pièges une à deux fois par jour (Ryan, Philippi, & Leiden, 2002; Schmidt & Anholt, 1999; Sutherland, 2006).

- Le piégeage : Cette méthode est employée pour des animaux vivants groupés ou se regroupant au niveau de mares de reproduction. Les pièges sont placés dans l'eau ou sur le sol, il en existe de nombreuses sortes. Les pièges à entonnoir par exemple permettent l'entrée d'individus mais pas leur sortie tandis que les pièges terrestres peuvent être de simple trous dans le sol (comme cité ci-dessus) ou des objets sous lesquels les animaux se réfugient. Cet outil est souvent utilisé dans le cas de capture-marquage-recapture mais il faut toutefois rester conscient du possible biais dû au comportement des animaux qui peut influencer le taux de recapture. Cette méthode est simple et peu coûteuse mais parfois chronophage car les pièges doivent être vérifiés régulièrement (Dodd et al., 2012; Ryan et al., 2002; Sutherland, 2006).
- La capture au filet ou à la main : Elle est pratiquée dans le cas d'amphibiens se regroupant sur leurs sites de reproduction. Les points d'eau sont échantillonnés en attrapant à la main ou au filet le maximum d'individus, en journée ou de nuit selon l'espèce. La taille de la population peut ensuite être estimée via une étude CMR. Ce procédé est simple et bon marché mais des dommages peuvent être causés aux animaux et à leur habitat en cas de mauvaise manipulation du filet (Cayuela et al., 2014; Sutherland, 2006).
- Le comptage direct : Ce type de procédé peut être mis en place dans le cas d'une espèce relativement abondante sur un site. Une ou plusieurs personnes suivent un parcours prédéfini ou recherchent des individus selon une contrainte de temps (qui permet de fixer l'effort d'échantillonnage pour comparer ensuite les résultats). Les individus sont soit directement observés soit comptés via d'autres indices tels que le nombre de mâles chantant ou des preuves de reproduction (œufs). Cela peut être fait de jour ou de nuit à la lampe. En cas de capture, une étude CMR est possible. Ses avantages sont sa simplicité de mise en place et ses faibles coûts mais elle demande du temps. Enfin, l'estimation de l'abondance de la population grâce aux chants et aux œufs peuvent amener des biais car tous les mâles ne chantent pas ou des femelles peuvent ne pas pondre ou au contraire pratiquer la ponte fractionnée (Pellet & Schmidt, 2005; Schmidt, 2005; Sutherland, 2006).
- L'ADN environnemental : Cette méthode permet, sur base d'échantillons du milieu aquatique, de détecter la présence d'une espèce cible sans besoin de contact visuel ou sonore avec elle. Les fragments d'ADN présents dans l'eau sont analysés afin de déceler la présence ou non d'individus dans les jours précédents, la persistance de l'ADN dans l'eau étant d'approximativement deux semaines. Pour les espèces cryptiques ou difficilement observables cette méthode est plus efficiente en temps et ressources, par contre elle peut coûter plus cher. Par contre, les périodes d'échantillonnage doivent être bien réfléchies pour être synchronisées au cycle de vie de l'espèce. Aussi, la densité de la population influence la détectabilité de l'ADN (Dejean et al., 2011; McKee et al., 2015; Schmidt, Kéry, Ursenbacher, Hyman, & Collins, 2013).

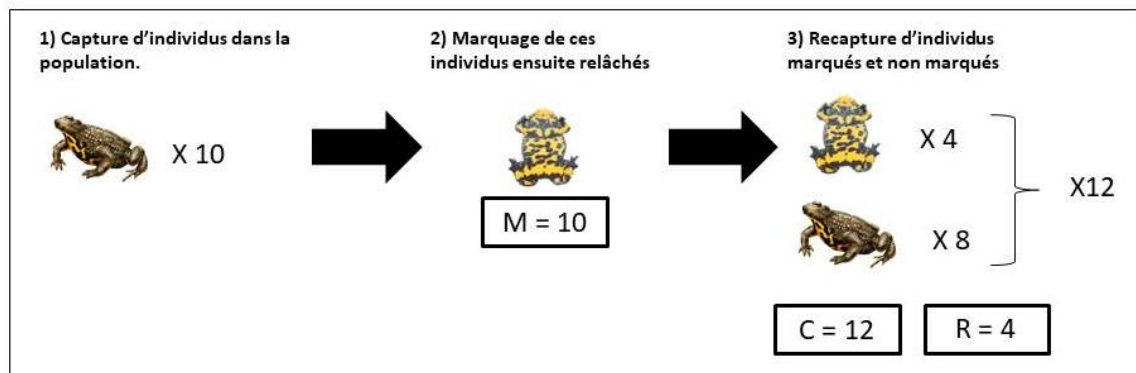
Quelle que soit la méthode choisie, la détection d'un animal sera influencée par différents facteurs intrinsèques à l'espèce, à la procédure mise en place ou à l'environnement, entraînant une réduction de la probabilité de détection. Afin de limiter ces sources d'erreur, une standardisation de la méthode est nécessaire de manière à minimiser la variabilité de la probabilité de détection (Dodd et al., 2012; Schmidt et al., 2013).

Des modèles ne nécessitant qu'un comptage partiel de la population ont donc été mis en place pour estimer la détectabilité des individus et ensuite en déduire les effectifs. Aussi, dans le cas où la détectabilité ne peut pas être estimée, des indices liés à la taille de la population sont calculés (Sutherland, 2006).

Dans cette étude, le modèle de capture-marquage-recapture a été utilisé, une section lui est donc consacrée pour mieux l'appréhender.

I. Capture-marquage-recapture

Cette méthode se compose de plusieurs grandes étapes. Au sein d'une population, des individus sont capturés lors d'une session de recensement via l'une des méthodes citées précédemment. Ensuite, les individus sont marqués ou identifiés puis relâchés. Après un certain temps leur permettant de se mélanger aux individus non marqués, un autre recensement est fait. Ce procédé est ensuite répété plusieurs fois au cours d'une année, voire de plusieurs années (Dodd et al., 2012; Pollock, 2000).



Pour comprendre les principes de calcul de CMR prenons l'exemple ci-dessus. Lors de la première session de capture, dix individus sont marqués (M). Une fois relâchés et après un certain temps, une deuxième session de capture a lieu où douze individus sont capturés (C) et dont quatre étaient déjà marqués (R). L'équation suivante se base sur différentes hypothèses :

- La population est considérée comme fermée.
- Le marquage des individus n'influence pas le taux survie.
- Le marquage des individus n'influence pas le taux de recapture.
- Le taux de recapture est identique pour chaque individu
- La dispersion des individus après la capture se fait de manière homogène dans la population.

De ce fait, la proportion d'individus marqués dans la population totale est égale à la proportion d'individus marqués dans l'échantillon d'individus recapturés (Pollock, 2000).

Équation 1. Estimation des effectifs de la population par la méthode de CMR.

$$\frac{M}{N} = \frac{R}{C} \Leftrightarrow \hat{N} = \frac{M * C}{R}$$

Avec N l'effectif total de la population

Or $\frac{R}{C}$ peut être défini comme le taux de capture (p) ce qui donne (Dodd et al., 2012) :

Équation 2. Estimation simplifiée des effectifs de la population par la méthode de CMR

$$\hat{N} = \frac{M}{\hat{p}}$$

Dans notre exemple et dans le respect des hypothèses de base d'une population close, l'estimation de l'effectif de la population sera donc de trente individus.

Cette méthode permet le suivi de nombreux individus et est généralement appliquée à des espèces longévives. Chaque individu se voit attribuer une histoire de captures suite à leurs observations répétées (Cayuela, Pradel, Joly, & Besnard, 2017b; Dodd et al., 2012).

Deux applications sont possibles avec les méthodes de CMR :

- Une estimation de la taille de la population sur base des données récoltées au cours de la même année (pas de temps intra-annuel).
- Une estimation des paramètres démographiques caractérisant la population sur base des données interannuelles. Des paramètres tels que le taux de survie, le taux de fécondité ou le recrutement peuvent être calculés (ONF-MEDDE, 2016).

Toutefois, il est rare que toutes ces hypothèses soient vérifiées et de nombreux modèles ont donc été produits afin de prendre en compte ses variabilités. Par exemple, le taux de capture est rarement identiques entre les individus, les conditions climatiques influencent également beaucoup les probabilités de capture. Si ces variables ne sont pas considérées dans le modèle, les estimations faites seront alors moins précises (Cayuela, 2018; McCallum, 1999; Sutherland, 2006).

Une autre possibilité est que la population ne puisse pas être considérée fermée. En effet, dans certains cas, les gains (émigrations ou naissance) ou pertes (immigrations ou morts) au cours d'une année de recensement ne peuvent être négligés et la population est alors considérée comme ouverte. Excepté la condition que la population soit fermée, l'ensemble des hypothèses citées plus haut sont d'applications pour les populations ouvertes (Sutherland, 2006).

Des modèles spécifiques aux populations ouvertes existent pour estimer les effectifs ou les paramètres démographiques. L'une des complications avec ce type de modèle est que la taille de la population varie d'une session de capture à l'autre et donc la proportion d'individus marqués également. L'un de ces modèles est la méthode de Jolly-Seber qui estime les mêmes paramètres que ceux des populations fermées à l'instant t mais aussi B_i , le nombre d'individus gagnés par la population entre t et t+1 et ϕ_i , la probabilité de survivre entre l'instant t et t+1 (McCallum, 1999).

La reconnaissance des individus

En ce qui concerne le marquage des individus, il existe différentes méthodes. L'idéal serait d'utiliser une technique de marquage sans effet sur la santé et le comportement de l'animal, qui reste visible durant toute la durée de l'étude et qui soit simple et peu coûteuse. Malheureusement, il est difficile de rassembler tous ces critères et le choix dépendra donc de l'espèce et des moyens disponibles (Elgue, Pereira, Achaval-Coppes, & Maneyro, 2014). En outre, ce marquage doit être unique et permettre d'identifier un individu marqué sans hésitation. Egalement, il doit respecter les hypothèses avancées plus haut. Pour les amphibiens, les deux techniques principalement retrouvées dans la littérature, sont le sectionnement d'un morceau d'orteil ou la photo-identification sur base d'une caractéristique unique à chaque individu, naturellement présente chez l'animal.

Une technique couramment utilisée chez les amphibiens est celle nommée « toe clipping » qui consiste en l'enlèvement d'une partie d'un ou plusieurs orteils afin de former une combinaison unique pour reconnaître les individus précédemment capturés (Caorsi, Santos, & Grant, 2012; Corrêa, 2013). Toutefois, cette méthode a longtemps été débattue. En effet, elle implique un dommage physique et un stress à l'animal qui pourrait influencer son comportement et son taux de survie, mais également pour son côté peu éthique (Dodd et al., 2012; Hartel & Nemes, 2006). Les hypothèses de travail ne seraient alors plus vérifiées et les résultats obtenus biaisés (May, 2004). De nombreuses études se sont alors penchées sur l'impact du « toe clipping » et divers résultats ont été obtenus. Certains ont démontré la chute de 3 à 30% du taux de recapture selon le nombre d'orteils sectionnés tandis que d'autres n'ont obtenu aucun effet négatif sur la recapture (Funk, Donnelly, & Lips, 2005; May, 2004). Cette méthode reste toutefois rapide, simple et peu chère (Caorsi et al., 2012; Corrêa, 2013).

Une autre technique est d'utiliser des photos de caractéristiques naturellement présentes chez les individus afin de les identifier. Il est par exemple possible d'identifier un amphibien selon le positionnement de ses verrues ou grâce à des tâches présentes sur leur corps (Sutherland, 2006). Cette technique évite tous les problèmes éthiques soulevés par le « toe clipping » mais n'est malheureusement pas applicable à toutes les espèces (Caorsi et al., 2012; Elgue et al., 2014). De plus, la caractéristique utilisée pour l'identification doit rester visible et stable tout au long de la vie de l'animal ou au moins toute la durée de l'étude (Gollmann & Gollmann, 2011). Une autre contrainte est la qualité des photos qui doit être optimale afin d'éviter des erreurs d'identification. Enfin, cette méthode reste simple et peu coûteuse (Caorsi et al., 2012).

Dans le cas de la photo-identification, la gestion d'une petite base de données reste assez simple. Cependant, avec l'augmentation du nombre de sessions de capture et d'individus, le nombre de photos à traiter devient rapidement élevé et l'identification à vue longue et fastidieuse. Pour remédier à ce problème, des logiciels de traitement d'images ont été mis au point afin de faciliter les identifications (Caorsi et al., 2012; ONF-MEDDE, 2016). Le logiciel cité comme le plus fiable est ExtractCompare qui a été mis au point par l'Université de Cambridge mais celui-ci a l'inconvénient d'être payant (ONF-MEDDE, 2016). D'autres logiciels ont dès lors été mis au point, comme Wild ID et I³S (Elgue et al., 2014; Mettouris, Megremis, & Giokas, 2016; Sannolo, Gatti, Mangiacotti, Scali, & Sacchi, 2016).

C. Réseau écologique

Comme le dénoncent de nombreux auteurs, la fragmentation et la disparition des milieux sont parmi les causes principales de la régression des espèces. En effet, des taches d'habitat se retrouvent peu à peu isolées les unes des autres dans une matrice paysagère distincte (Decout, Manel, Miaud, & Luque, 2010; Graitson & Jacob, 2001; Van Buskirk, 2012). Pour s'adapter, quelques espèces ont adopté une dynamique de métapopulation, c'est-à-dire qu'à l'échelle du paysage plusieurs populations spatialement distinctes interagissent via des migrations et des transferts de gènes. Cette dynamique a pour but de maintenir un certain flux démographique garantissant la diversité génétique de chacune des populations (Foltête, Clauzel, Girardet, Tournant, & Vuidel, 2012; Hanski & Gaggiotti, 2004). Le succès de ces migrations est toutefois dépendant des caractéristiques de la matrice environnante. La couverture du sol peut par exemple influencer le choix d'un individu à s'engager ou pas dans la matrice paysagère, la vitesse de son déplacement et enfin le succès de sa migration. Les éléments linéaires tels que les routes ou cours d'eau peuvent quant à eux agir comme des barrières infranchissables (Clauzel, Girardet, & Foltête, 2013; Cline & Hunter, 2014; Decout et al., 2010). Les écologues se sont donc mis à travailler à des échelles de plus en plus larges, englobant l'ensemble du paysage et ses caractéristiques (D. Marsh, 2008; D. Urban & Timothy, 2001). Pour cela, de nouveaux outils ont été utilisés permettant de modéliser les réseaux écologiques.

Un réseau écologique peut être défini comme un ensemble de taches appartenant au même type d'écosystème, spatialement reliées par des corridors à travers lesquels les individus peuvent migrer (Opdam, Steingröver, & Rooij, 2006). Ces réseaux sont liés mais ne doivent pas être confondus avec la connectivité paysagère. Effectivement, il s'agit dans ce cas d'une unité mesurable informant sur la facilité ou non de se déplacer entre les taches, contrairement aux réseaux qui sont des représentations de la configuration spatiale de certains écosystèmes dans le paysage (Decout et al., 2010; Foltête et al., 2012).

La théorie des graphes est utilisée pour modéliser les réseaux écologiques. Il s'agit à l'origine d'une branche des mathématiques maintenant employée dans de nombreux autres domaines dont celui de la biologie de la conservation et de l'écologie du paysage (Clauzel et al., 2013; D. L. Urban, Minor, Treml, & Schick, 2009). Les graphes sont composés d'un ensemble de nœuds reliés entre eux par des liens auxquels des valeurs de connectivité peuvent être attribuées. En écologie, ces graphes sont appelés « graphes paysagers », les nœuds étant la représentation des sites de présence de l'espèce et les liens celles des migrations potentielles entre chaque paire de nœuds. Ces graphes donnent donc une représentation graphique synthétique du réseau écologique étudié (Clauzel, Bannwarth, & Foltete, 2015; Clauzel et al., 2013; Galpern, Manseau, & Fall, 2011).

Au cours de la dernière décennie, les graphes paysagers ont fait l'objet de nombreuses applications (Galpern et al., 2011; Mcrae et al., 2008). Ils permettent par exemple de quantifier l'impact des modifications de gestion du milieu sur la connectivité, d'identifier les points forts et faibles du réseau afin de l'améliorer ou encore d'évaluer l'impact de certaines infrastructures présentes dans le paysage (Clauzel et al., 2015; Galpern et al., 2011; D. L. Urban et al., 2009).

I. La conception d'un graphe paysager

Avant toute chose, il est important de bien définir ce que représenteront les nœuds et les liens. Pour cela, deux approches sont possibles :

- Une approche « habitat » : un type de milieu est choisi et l'ensemble du graphe est construit en fonction de lui, sans prendre en compte une espèce précise.
- Une approche « espèce » : une espèce cible est sélectionnée et toute la construction du graphe se fait en fonction de son mode de vie et des milieux qu'elle exploite (Foltête et al., 2012).

Dans la suite de cette partie, seule l'approche espèce sera décrite étant donné que seule cette approche sera utilisée dans le cadre de ce travail, avec pour espèce cible le sonneur à ventre jaune.

La carte paysagère

En premier lieu, la constitution d'une carte paysagère est nécessaire. Elle peut provenir d'une carte d'occupation du sol ou être le résultat du rassemblement de plusieurs couches décrivant différents éléments du paysage. (Foltête et al., 2012; Joly et al., 2003).

Le choix des nœuds

Chaque nœud est défini à l'emplacement d'une tache du paysage où l'espèce étudiée a été observée ou qui possède les caractéristiques favorables à la présence de l'espèce. Ils peuvent être représentés sous forme de données raster⁹ par une ou plusieurs cellules regroupées, ou sous forme vectorielle par des polygones ou des points (Figure 7). Dans le cas des polygones, l'utilisation de leur centroïde pour calculer les distances entre nœuds n'est pas recommandée. En effet, elle peut amener un biais selon la forme du polygone et il est donc préférable de mesurer la longueur des liens à partir des lisières des taches (Urban 2009, Galpern 2011 et Foltete 2012 et Clauzel 2013).

Aussi, les nœuds peuvent être pondérés afin de mettre en avant certaines caractéristiques de ces taches (Figure 7c). Des informations telles que la superficie, la présence ou absence de l'espèce ou la taille de la population transparaissent alors sur le graphe paysager (Galpern et al., 2011; D. L. Urban et al., 2009).

La définition des liens

Les liens sont créés entre des nœuds si une migration entre ceux-ci est réalisable, c'est-à-dire si la capacité de déplacement de l'espèce au travers de la matrice est égale ou supérieure au coût de ce déplacement. Deux nœuds liés sont alors dits connectés (Foltête et al., 2012; D. L. Urban et al., 2009). Selon la métrique spatiale sélectionnée pour calculer le coût de déplacement, différents types de liens peuvent être créés :

- Les liens directs : ils sont tracés selon la distance euclidienne la plus courte. Les déplacements dans la matrice paysagère sont donc supposés uniformes, quelle que soit la couverture du sol (Figure 7b). Ce type de liens peut être appliqué dans le cas des oiseaux par exemple (Foltête et al., 2012; Galpern et al., 2011).

⁹ Un raster est composé d'une matrice de cellules (ou pixels) organisées en grille dans laquelle chaque cellule contient une valeur représentant des informations. (source : <https://desktop.arcgis.com>)

- Les chemins de moindre coût : les liens sont tracés en fonction de la perméabilité de la matrice paysagère aux migrations de l'espèce par l'utilisation d'une couche de friction. Cette couche peut être définie comme une carte de type raster où chacune des cellules se voit attribuer une valeur correspondant à la difficulté de traverser cette même cellule (Decout et al., 2010; Joly et al., 2003). Ces valeurs sont estimées sur base de la littérature et de travaux menés sur l'espèce étudiée. Elle prend en considération la dépense énergétique nécessaire ainsi que le risque de mortalité durant la traversée (Ray, Lehmann, & Joly, 2002). En effet, le coût de déplacement n'est pas uniforme et dépend de la couverture du sol et de la distance à parcourir (Clauzel et al., 2013; Joly et al., 2003).
Le coût des différents chemins est ensuite calculé par addition des valeurs des cellules traversées, celui de moindre coût est sélectionné (Figure 7a) (Joly et al., 2003).
- La théorie des circuits : elle se base sur le fonctionnement des circuits électriques. Le graphe paysager obtenu possède la même structure que précédemment à la seule différence que les liens représentent des résistances aux mouvements. Des liens multiples entre deux sites sont également possibles dans ce modèle, la résistance entre deux taches diminuant avec l'augmentation du nombre de liens créés. Ce modèle prend donc en compte tant les chemins de moindre coût ou de distance minimum mais également tous les chemins alternatifs franchissables par les individus (Mcrae et al., 2008).

Comme cité ci-dessus, les liens peuvent être simples ou multiples selon la méthode utilisée. Egalement, une valeur est parfois attribuée aux liens comme sa longueur ou la probabilité de dispersion via ce lien. Enfin, les liens peuvent être directionnels pour indiquer la direction dans laquelle a lieu le déplacement (Figure 7c) (Galpern et al., 2011).

Après toutes ces étapes, seuls les liens valides seront sélectionnés, c'est-à-dire ceux dont la distance est potentiellement franchissable par l'espèce. Pour cela, la capacité maximale de dispersion des individus doit être estimée afin de fournir un seuil maximum que les liens ne peuvent dépasser (Foltête et al., 2012).

II. Interprétation et visualisation

Toute la réalisation et l'exploitation des graphes paysagers nécessitent l'utilisation des Systèmes d'Information Géographique (SIG).

Une fois réalisé, le graphe paysager donne un résumé assez intuitif de la connectivité du paysage. Des nœuds reliés entre eux mèneront à l'appellation de « graphe connecté » tandis que la présence d'îlots isolés amènera à un « graphe déconnecté ». L'une des informations pouvant être tirée des graphes paysagers est la manière dont le réseau écologique change en fonction de la valeur des paramètres encodés. La modification de la capacité de dispersion ou des valeurs de résistance de la couche de friction peuvent effectivement entraîner des changements dans la connectivité du réseau.

Les graphes paysagers offrent également la possibilité de mesurer des métriques décrivant la connectivité du réseau. De nombreuses métriques existent, pouvant s'appliquer aux différents niveaux du graphe : soit à son ensemble, à certaines de ses composantes ou à chaque élément individuellement.

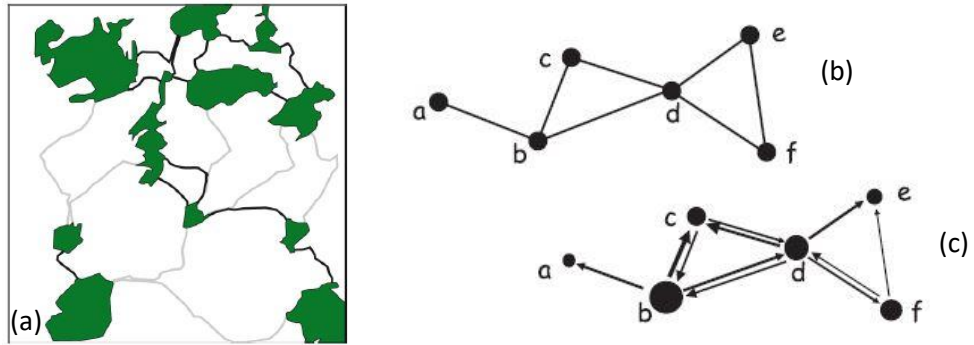


Figure 7. Exemples fictifs de graphes paysagers. (a) Les nœuds sont des polygones et les liens des chemins de moindre coût, le graphe a été seuillé car seuls les liens noirs possèdent un coût inférieur à la capacité de déplacement des individus. (b) Les nœuds sont des points reliés entre eux par des liens directs, le graphe n'est pas pondéré. (c) Les nœuds sont des points pondérés et les liens sont directionnels.

3. Objectifs détaillés

Ce travail s'inscrit dans le cadre du programme d'Inventaire et de Surveillance de la Biodiversité (ISB) en Wallonie mis en place en 1989. Une partie de ces suivis concerne les populations d'amphibiens dont celles du sonneur à ventre jaune. Un rapport annuel doit être envoyé au DEMNA (Département de l'Etude du Milieu Naturel et Agricole) afin de contribuer à l'état des lieux demandé par la Directive Habitat (Annexe 1). Pour le sonneur, ces suivis concernent actuellement deux sites en Wallonie : celui de la vallée de l'Ourthe et celui du camp militaire de Marche-en-Famenne.

Les objectifs de ce travail sont les suivants. Premièrement, estimer l'évolution de la taille de la population de chacun des sites. Ensuite, la dynamique de population de sonneurs à ventre jaune réintroduite à Marche-en-Famenne va être étudiée, puis comparée à celle de la population originelle de la vallée de l'Ourthe ainsi qu'à une population présente près de Verdun (France). La comparaison des patrons de survie de la population de Marche avec ceux de la population originelle et d'une population n'ayant jamais été déplacée et se portant bien permettra d'estimer la réussite de la réintroduction. Aussi, pour savoir si les individus nés de reproduction naturelle dans le camp sont mieux adaptés que ceux relâchés, leur survie âge-dépendante va être estimée et comparée.

Enfin, le réseau écologique du sonneur à ventre jaune dans le camp militaire va être modélisé à l'aide d'un graphe paysager. Il permettra de déterminer si les différents sites de relâchers sont connectés et permettent des migrations entre eux ainsi que d'évaluer les déplacements potentiels de l'espèce dans la plaine.

4. Matériels et méthodes

A. Logiciels et programmes

L'analyse des photos dans le but de l'identification des individus a été réalisée à l'aide du software Wild-ID. Dans le cas où la taille des individus n'était pas prise directement sur le terrain, cette mesure a été prise avec ImageJ. Les analyses statistiques ont été faites grâce au programme E-SURGE ainsi qu'au programme CAPTURE dans MARK.

Les analyses cartographiques pour la construction du graphe paysager ont été réalisées à l'aide du programme AcrGIS v10.3.

B. La zone d'étude

I. Zone d'étude : camp militaire de Marche-en-Famenne

Cette zone d'étude se compose de l'ensemble du Camp Roi Albert 1^{er} hormis les zones urbanisées utilisées par les militaires. Ce camp chevauche deux provinces (Namur et Luxembourg) et trois communes (Marche-en-Famenne, Hotton et Somme-Leuze) et est inclus dans la région de la Famenne. La température moyenne annuelle est de 9.2°C avec des précipitations annuelles de 975.7mm. Le mois le plus chaud est juillet avec une température moyenne de 17.2°C pour des précipitations qui restent toutefois abondantes (84.2mm). Enfin, la carte des principaux types de sols de Wallonie indique que la zone d'étude est composée majoritairement de sols argileux à drainage naturel favorable à assez pauvre et de sols limono-caillouteux à charge schisteuse et à drainage naturel principalement favorable.

Le camp couvre une superficie d'environ 2800 ha dont 2715 en Natura 2000 au titre de Site de Grand Intérêt Biologique. Différents milieux au potentiel biologique intéressant y sont retrouvés : des pelouses silicoles, des friches, des haies et fourrés, des prairies semi-naturelles et des massifs forestiers dominés par la chênaie-charmaie. La zone est également traversée par un cours d'eau, la Marchette dans la partie nord du site, quelques stations d'aulnaie-frênaie rivulaire sont visibles le long de son cours. De nombreuses zones humides sont aussi présentes, composées d'eau stagnantes, de mares et d'ornières principalement créées par le passage d'engins militaires tels que les chars.

Entre 2006 et 2010, le camp a fait l'objet d'un projet Life « camps militaire ». La finalité de ce programme était la restauration et la mise en place d'une gestion des habitats naturels présents dans les trois camps militaires de Wallonie. En effet, ces zones étant fermées au public et peu touchées par l'intensification des pratiques agricoles depuis plusieurs décennies, elles ont su garder une grande variété de milieux et une richesse floristique et faunistique souvent rare. Par exemple, de nombreux couples de pie-grièche écorcheur sont recensés à Marche-en-Famenne, ainsi qu'une grande diversité de lépidoptères et les quatre espèces de tritons indigènes en Wallonie. Dans le cas du Camp Roi Albert 1^{er}, une réouverture des milieux connaissant une colonisation arborée a été faite. Actuellement ces zones sont maintenues ouvertes grâce au gyrobroyage et aux passages occasionnels d'un troupeau de moutons.

Les mares à sonneurs à ventre jaune sont réparties dans différentes zones du camp. Beaucoup d'entre elles sont situées dans les alentours des mares de lâchers initiaux. Toutefois, certaines se trouvent maintenant dans des mares plus éloignées. On en compte en moyenne plus de 100, le plus souvent recensées dans des ornières formées sur les chemins de terre.

Le site est géré par le Département de la Nature et des Forêts (DNF), en collaboration avec les autorités militaires et avec pour objectif principal le maintien et le développement de la biodiversité. Les mares de reproduction du sonneur sont perturbées plus ou moins régulièrement, en fonction du passage de véhicules motorisés, notamment chenillés, principalement lors d'exercices militaires. La présence du sonneur à ventre jaune est prise en compte dans la mise en œuvre du plan de gestion du site, bien que certaines pratiques du personnel militaire (empierrement de chemins ou arasage de talus schisteux par ex.) puissent entraîner des diminutions localisées des habitats favorables. Dans la mesure du possible, ces destructions sont toutefois compensées par la création d'habitats nouveaux, principalement le creusement de mares.

Enfin, le camp est traversé par de nombreuses routes de différents types, des chemins de terre, des chemins empierrés et des routes asphaltées ou bétonnées. Aussi, une route de béton (nommée « Tank Track ») d'une largeur de neuf mètres fait office d'axe principal et le tour de la plaine.

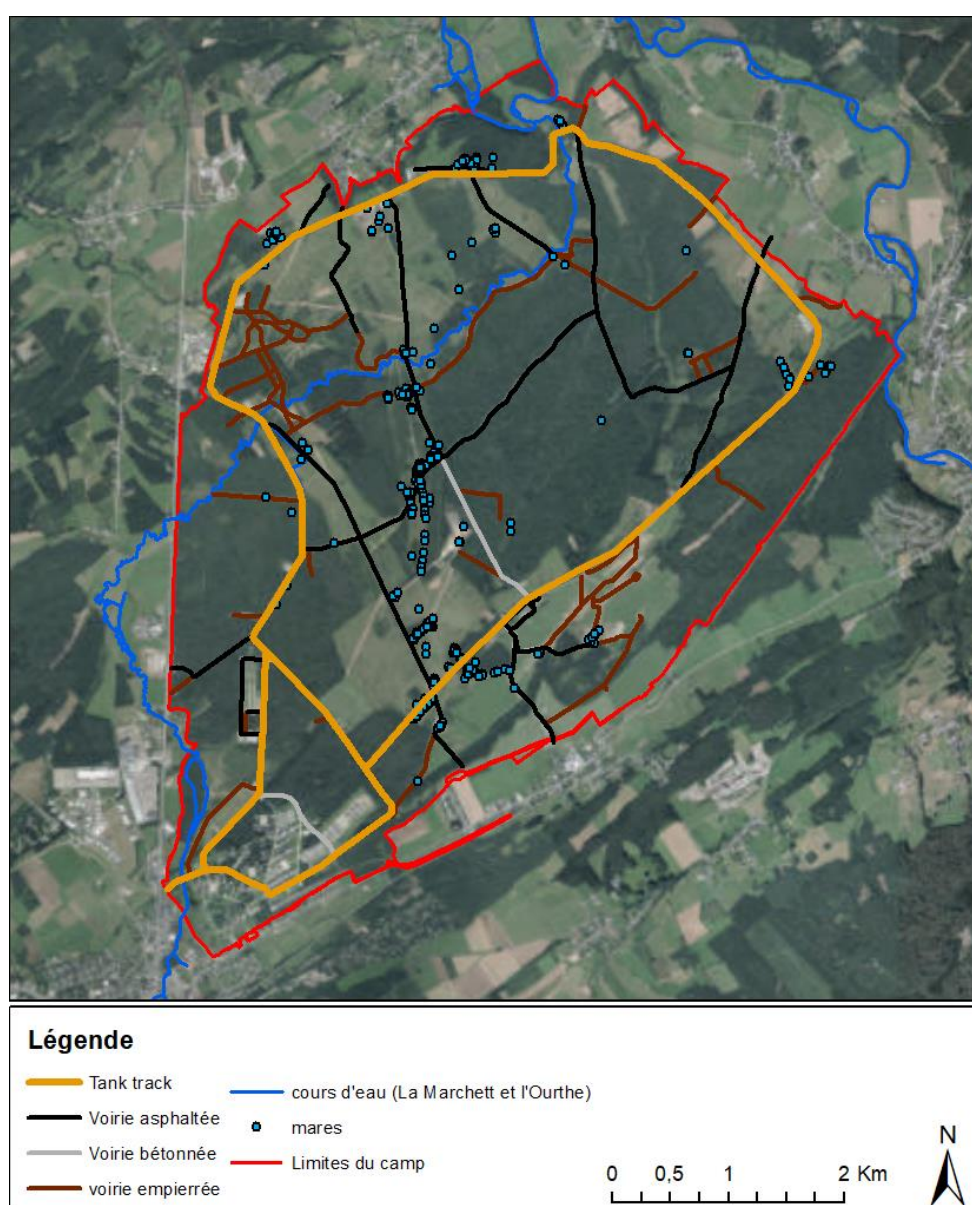


Figure 8. Carte descriptive du camp militaire de Marche-en-Famenne. Elle comprend le réseau de transport et les cours d'eau principaux ainsi que l'emplacement des mares jusqu'à 2016.

II. Zone d'étude 2 : Site de la vallée de l'Ourthe

Cette deuxième zone est le site où ont été déplacés les sonneurs à ventre jaune du Sart Tilman. Il s'agit d'une ancienne carrière colonisée en partie par des ligneux et où une cinquantaine de mares artificielles ont été implantées progressivement. Elle appartient à Natagora et possède maintenant un statut de Réserve naturelle.

Les informations concernant la localisation précise du site ne sont pas rendues publiques. Il peut toutefois être dit qu'il se situe dans la vallée de l'Ourthe, proche de la ville de Liège. La température moyenne annuelle est de 9.7°C pour des précipitations moyennes de 934,5 mm. Le mois le plus chaud est également juillet avec une température moyenne de 17.8°C et des précipitations qui restent abondantes (84 mm). Malheureusement, la carte des principaux types de sols de Wallonie classe la zone en « sols artificiels ou non cartographiés » ce qui n'apporte pas de réelle information sur la zone.

Le site est composé de quatre paliers principaux où sont réparties les mares. Le palier inférieur est situé à une altitude d'environ 90 mètres et contient sept mares. Le deuxième palier est lui situé à 141 mètres d'altitude et renferme huit mares. Le troisième palier est le principal car 27 mares y sont regroupées, il se situe à 149 mètres d'altitude. Enfin, le dernier palier culmine à environ 165 mètres d'altitudes et rassemble les cinq dernières mares. L'ensemble des points d'eau sont artificiels. Il s'agit soit du sol creusé puis recouvert d'une bâche pour rendre le fond imperméable ou de mares en plastique intégrées dans le sol et de différentes tailles. Au cours de l'année, elles sont soumises aux conditions naturelles et les mares se remplissent et se vident en fonction des précipitations. Toutefois, leur localisation ne varie pas et elles peuvent être localisées avec précision à chaque recensement.

Le site est géré par Natagora depuis 2010 afin de relever les espèces présentes et d'entretenir le milieu. Pour le sonneur à ventre jaune, le pourtour des mares est maintenu ouvert afin qu'elles soient ensoleillées et des curages sont également entrepris à l'occasion. D'autres espèces d'amphibiens et de reptiles sont également rencontrées, par exemple les quatre espèces de tritons indigènes en Wallonie (depuis l'introduction de triton crêté sur le site), la coronelle lisse, des couleuvres à collier ou l'alyte accoucheur.

C. Acquisition des données

I. Matériel d'inventaire

Peu de matériel est demandé lors des journées de recensement. Les animaux sont principalement attrapés à la main ou à l'aide d'un filet si le point d'eau est grand.

En dehors du matériel de capture, il est nécessaire d'avoir des seaux dans lesquels stocker les individus provenant de la même mare (un ou plusieurs seaux par mare), des boîtiers CD dans lesquels sont placés les individus afin d'obtenir un patron ventral plat et comparable entre les sessions, et enfin un appareil photo pour photographier les patrons ventraux.

Dans cette étude, une latte est également utilisée pour mesurer les sonneurs directement sur le terrain. Cette latte peut aussi être placée sur la photo pour permettre une mesure ultérieure.

Pour Marche, un GPS localise la position de chacune des mares accueillant le crapaud ce qui n'est pas nécessaire dans la vallée de l'Ourthe car les points d'eau sont permanents et identifiés par un code.

II. Technique d'inventaire

La technique d'inventaire utilisée est la capture directe à la main ou au filet. Celle-ci a été sélectionnée car *B. variegata* est une espèce facile à attraper et dont les individus se regroupent dans les mares durant la période de reproduction. Aussi, c'est une méthode facile à mettre en place et peu coûteuse. Dans le cas de cette population, le piégeage est impossible car cela demande un relevé des pièges journaliers, ce qui est irréalisable dans un camp militaire où les accès sont limités en cas de manœuvres dans la plaine d'exercices. Enfin, l'utilisation d'ADN environnementale ou de comptage direct ne donne pas d'information sur l'histoire de vie des individus.

Entre 2009 et 2013, les inventaires étaient effectués par deux personnes en charge du projet, essentiellement dans et autour des zones de lâchers des années précédentes. Toutefois, au vu de l'expansion de la population tant du point de vue de l'effectif que du nombre de mares colonisées, l'aide de bénévoles fut requise afin de réaliser des inventaires coordonnés sur l'entièreté de la plaine militaire en une seule journée. Egalement, en 2014, un travail de fin d'étude fut réalisé dans le but de dresser un premier bilan de l'état de la population (Deschaseaux, 2014).

Les premiers recensements peuvent avoir lieu à partir de fin avril et s'étendre jusqu'à fin août, début septembre et ont lieu en journée (13h-20h). Un minimum de quatre jours de recensements sont programmés chaque année. Les périodes les plus propices à un recensement de sonneurs à ventre jaunes sont les jours chauds et ensoleillés qui suivent des précipitations abondantes (Hartel et al., 2007; Pichenot, 2008). Malheureusement, l'entrée dans le camp étant restrictive, les dates de recensement doivent être bloquées à l'avance, ce qui ne garantit pas des conditions climatiques optimales. Cette variation météorologique entraîne à son tour une hétérogénéité dans les taux de captures des différentes journées de recensement.

Actuellement, la zone d'étude est subdivisée en six zones pouvant être facilement délimitées sur le terrain grâce à des éléments du paysage (routes, cours d'eau, lisière forestière). Chaque groupe composé de trois à cinq personnes se voit attribuer l'une de ces zones et l'arpente entièrement à la recherche de points d'eau. Il faut en moyenne six heures aux groupes pour parcourir toute une zone, cela étant variable selon le nombre d'individus rencontrés, les conditions météorologiques (qui influencent le nombre de points d'eau temporaires rencontrés), l'accessibilité en voiture, etc.

Lorsqu'un point d'eau est rencontré et qu'il abrite des sonneurs à ventre jaune, un seau est rempli d'eau et l'ensemble des individus y sont déposés. Pour capturer un maximum d'individus, il est demandé d'attendre un peu après avoir capturé les premiers sonneurs afin de laisser à ceux cachés dans le fond ou sur les berges le temps de sortir. Ensuite, différentes données sont récoltées :

- Des informations globales : Chaque fiche de terrain doit comporter la date, le nom des observateurs et le numéro de la zone parcourue.
- La localisation de la mare : les coordonnées sont prises à l'aide d'un GPS et recopiées sur la fiche de terrain.
- Le stade : Pour les individus qui ont déjà passé un hiver, il est estimé grâce à la taille de l'animal et à l'apparition totale ou partielle de son patron ventral. Trois stades peuvent être identifiés par leur taille moyenne : les juvéniles (22-29 mm), les subadultes (30-34 mm) et les adultes (>35 mm). De plus, la capture durant l'un des deux premiers stades permet de connaître l'année de naissance de l'animal. Un animal garde le même stade tout au long d'une saison de reproduction et ne change qu'après le passage d'un hiver. Pour les jeunes de

l'année et les pontes, les données qui suivent ne sont pas récoltées et seule leur présence est indiquée sur les fiches.

- Le sexe : le sexage n'est possible que sur les individus adultes. Les mâles sont reconnus grâce à leurs callosités nuptiales noires apparaissant au niveau des avant-bras durant la période de reproduction.
- La taille : elle correspond à la longueur (en mm) séparant le sommet du museau de l'extrémité du cloaque. Elle est prise directement sur le terrain ou a posteriori grâce à une photo où la latte est visible, permettant ainsi de fixer l'échelle de la photo à l'aide du programme ImageJ.
- Une photo : elle permet l'identification ultérieure des individus sur base de leur patron ventral unique. Pour que les photos soient comparables entre sessions de captures, une standardisation est nécessaire. Les individus sont placés dans des boîtiers CD, plusieurs photos sont prises de chaque individu (sélection par après de la meilleure) sur lesquelles apparaît l'entièreté du corps de l'animal. La photo doit être prise parallèlement au boîtier afin d'éviter les erreurs de parallaxe¹⁰. Les reflets sont également à éviter.
- Les caractéristiques particulières : l'amputation d'un membre ou les malformations sont également renseignées sur les fiches de terrain.

Une fois ces données prises sur chacun des individus, ils sont relâchés. Les rassembler tous dans des seaux et ne les libérer qu'une fois les mesures prises permet d'éviter les doubles captures.

Entre chaque journée de capture le matériel ayant été en contact avec les animaux ou l'eau des mares doit être désinfecté. Cela est nécessaire pour éviter la dispersion d'agents pathogènes entre les sites (ONF-MEDDE, 2016). Si les sessions sont espacées dans le temps, le séchage du matériel durant plusieurs jours permet également de se débarrasser de ces pathogènes.

La technique d'inventaire de la vallée de l'Ourthe est semblable à celle de Marche-en-Famenne à la différence près que les inventaires sont fait sans l'aide de bénévoles (car le site est beaucoup plus petit) et que la localisation des mares ne demande pas de GPS car les points d'eau sont permanents. Un code composé de chiffres et de lettres a été attribué à chaque mare afin de les identifier.

D. Analyse des données

I. Identification des individus

Afin de permettre l'analyse des données via la méthode de capture-marquage-recapture, les individus doivent être identifiés. Comme dans beaucoup de travaux sur le sonneur à ventre jaune, son patron ventral va être utilisé pour l'identification (Cayuela et al., 2015; Cruickshank & Schmidt, 2017; Tournier et al., 2017). L'utilisation de caractéristiques naturelles est possible chez cet amphibien car le patron ventral reste invariant dans le temps chez un individu une fois le stade juvénile atteint, mais présente également une grande variabilité entre individus permettant ainsi une identification certaine (Cruickshank & Schmidt, 2017; Gollmann & Gollmann, 2011; Mettouris et al., 2016). De plus, au vu du statut de l'espèce, il est préférable d'éviter les méthodes invasives pouvant entraîner des risques pour leur santé (Caorsi et al., 2012; Sannolo et al., 2016; Vörös, Szalay, & Barabas, 2007). La photo-identification offre ainsi l'avantage de ne pas impacter le taux de survie et de réduire l'influence sur le taux de recapture et le comportement de l'animal, même si un léger

¹⁰ Une erreur de parallaxe est due à la position de l'observateur par rapport à l'objet qu'il perçoit.

stress peut être entraîné lors de la capture et de la manipulation des amphibiens (Cruickshank & Schmidt, 2017; ONF-MEDDE, 2016). Cette méthode est simple à mettre en œuvre, rapide et peu coûteuse et ne limite pas le nombre d'individus marqués (Caorsi et al., 2012; Elgue et al., 2014; Vörös et al., 2007).

Au total, 1488 photos d'identification ont été prises à Marche-en-Famenne et 1287 à Esneux. Elles ont ensuite été triées à l'aide d'un logiciel de traitement d'images. L'utilisation de ce genre de programme réduit considérablement le temps de travail d'identification et diminue aussi le risque d'erreur par rapport à un tri manuel (Caorsi et al., 2012; Mettouris et al., 2016; Sannolo et al., 2016).

Le software Wild-ID a été utilisé pour les traitements d'images. Ce programme se base sur l'utilisation d'un opérateur appelé « scale-invariant feature transform » (SIFT) qui peut être traduit par « transformation de caractéristiques visuelles invariantes à l'échelle » (Bolger, Vance, Morrison, & Farid, 2011; Cruickshank & Schmidt, 2017). Cet opérateur SIFT fonctionne sur base de l'identification et de l'extraction de caractéristiques d'image invariantes à l'échelle, à la rotation et partiellement au changement de luminosité (Bolger, Morrison, Vance, Lee, & Farid, 2012; Lowe, 2004). Ce sont ces caractéristiques, appelées « descripteurs SIFT », qui sont comparées par paire de photos pour estimer leur similitude (Figure 9). Cette invariance à l'échelle et à la rotation permet de réduire le temps de prétraitement des images en n'imposant pas une échelle de prise de vue par exemple (Bolger et al., 2012, 2011).

Pour chaque paire d'images, quatre étapes peuvent être identifiées (Bolger et al., 2012) :

- 1) Tout d'abord, l'extraction des descripteurs SIFT de chaque image.
- 2) Ensuite, la comparaison des descripteurs SIFT par paires de photos. Tous les descripteurs de la photo 1 sont comparés aux descripteurs de la photo 2 et le programme tente de minimiser la distance euclidienne entre tous les descripteurs, sans prendre en compte l'orientation.
- 3) Lorsque durant l'étape deux, des photos sont considérées comme potentiellement appariées une vérification géométrique est faite. Trois points sont choisis de manière aléatoire parmi ceux ayant une correspondance entre les deux photos afin de former un triangle. Ensuite, la longueur des côtés du triangle et les angles qu'ils forment sont comparés entre les deux photos. Cette analyse de triplet de points est répétée de nombreuses fois pour chaque paire d'images. Les triplets validés sont enregistrés après chaque itération.
- 4) Finalement, la qualité de l'ajustement est évalué par la proportion de triplets correctement appariés durant l'étape trois.

Une fois l'ensemble des paires analysé, les photos sont présentées une à une à l'utilisateur. Pour chaque individu à identifier, vingt photos ayant obtenu le score d'appariement le plus élevé sont proposées à l'utilisateur comme « match » potentiel. Le choix final est donc laissé à l'utilisateur qui peut décider de valider la correspondance ou de rejeter l'ensemble des propositions et de considérer l'individu comme nouveau dans la population.

Ce software a été choisi tout d'abord car il est gratuit, contrairement à d'autres logiciels tels qu'ExtractCompare. Ensuite, comme expliqué dans la description du programme, il peut travailler avec des photos d'échelles différentes ce qui est un vrai atout dans cette étude car les photos sont prises par des bénévoles et sont donc très variables (Lowe, 2004). Dans plusieurs travaux ayant testé son fonctionnement, il ressort que l'algorithme fonctionne bien dans le cas d'espèces présentant un

patron bien distinct, tel que celui de *Bombina variegata* (Cruickshank & Schmidt, 2017; Elgue et al., 2014; Matthé et al., 2017).

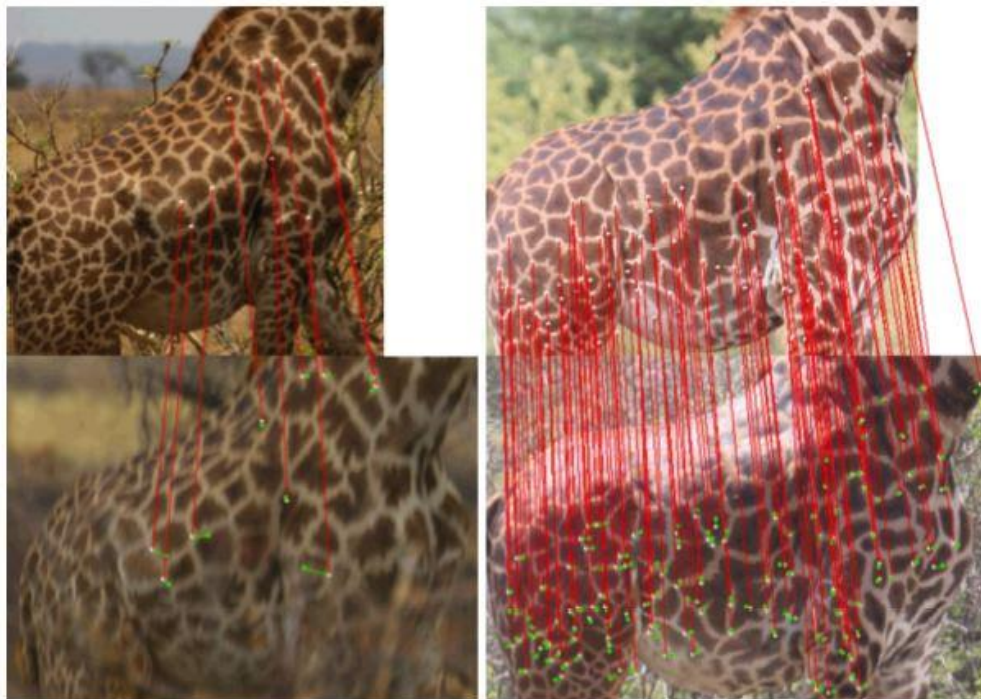


Figure 9. Illustration du fonctionnement du programme Wild-ID pour l'identification des paires d'images. Chaque paire de photos verticale est un « match » identifié par le programme. Les points à l'extrémité des lignes rouges sont les descripteurs SIFT identifiés par le programme tandis que les lignes rouges relient les descripteurs jugés comme identiques. Les lignes vertes indiquent où le descripteur aurait dû se trouver dans l'image inférieure (plus la ligne est grande et plus l'erreur de parallaxe est importante). Plus la densité de lignes rouges est importante et la longueur des lignes vertes courtes, plus la qualité de l'ajustement est grande. Le score attribué pour l'ajustement sera donc plus élevé pour les photos de droite que celles de gauche ©Bolger et al.(2012).

L'étude de Cruickshank & Schmidt (2017) a évalué la performance de l'algorithme de Wild-ID pour l'espèce *B. variegata*. Leurs résultats furent très encourageants car 91.6% des photos reconnues se trouvaient être la première proposition du programme. Ce chiffre est toutefois à relativiser car les photos utilisées étaient très standardisées, ce qui favorise les performances du logiciel. Ce software a également montré de bons résultats pour d'autres espèces d'amphibiens (Elgue et al., 2014; Mettouris et al., 2016).

L'entièreté de chaque photo étant comparée, et non pas seulement le patron ventral, l'arrière-plan de celles-ci a été réduit au maximum afin d'augmenter le taux de reconnaissance et minimiser les erreurs (Mettouris et al., 2016). Deux types d'erreur peuvent survenir dans la photo-identification. Tout d'abord les faux positifs, c'est-à-dire le cas où deux individus sont identifiés comme identiques alors qu'en réalité ils sont différents. Ce type d'erreur sous-estime le nombre d'individus réellement existants. Ensuite, les faux négatifs qui sont dus à l'identification d'un individu comme étant nouveau alors qu'en réalité il ne l'est pas. Ce type d'erreur surestime le nombre d'individus réellement existants et réduit l'estimation du taux de capture (Hastings, Hiby, & Small, 2008). Ces erreurs peuvent être d'origine humaine ou informatique. Dans le cas de Wild-ID, c'est l'opérateur qui valide l'existence d'un « match », ce qui restreint les erreurs de faux positifs (Elgue et al., 2014; Mettouris et al., 2016).

Il est néanmoins indiqué dans l'article de Caorsi et al. (2012) et de Matthé et al. (2017) que les performances peuvent diminuer avec l'augmentation du nombre d'images. Pour atténuer ce phénomène, la base de données contenant une photo de référence pour chaque individu (avec lesquelles sont comparées les images des recensements) a été divisée en deux. Les photos à traiter sont donc passées dans chacune de ces bases.

Pour terminer cette section, il est important de rappeler qu'un grand soin doit être apporté à l'identification, car des erreurs entraîneraient un biais dans toutes les estimations faites a posteriori.

II. Regroupement des mares

Lors de la prise de données, un point GPS est pris au niveau de chacune des mares visitées présentant des sonneurs à ventre jaune, donnant ainsi accès à la localisation de chaque individu pour chaque date de recensement. Un problème est cependant rencontré car une même mare peut être enregistrée sous des coordonnées différentes à chacune des sessions de captures selon la précision du GPS et l'endroit où la mesure est prise (où le point est enregistré). En effet, les mares sont représentées de manière cartographique par des points alors qu'elles sont en réalité des surfaces. Selon l'endroit où les coordonnées sont prises (une extrémité où l'autre), une différence de plusieurs mètres peut donc être constatée et créer des agrégats de points au niveau cartographique.

De plus, les points d'eau recensés sont de types temporaires et perturbés et varient donc d'une année à l'autre, voire au cours d'une même saison. A chacun de leurs passages, les véhicules façonnent aussi un peu différemment les ornières qui peuvent ensuite être reliées ou séparées selon les précipitations survenues. L'ensemble de ces facteurs entraînent donc la fluctuation de la forme et de la taille des points d'eau au cours du temps.

Pour ces raisons, la localisation des individus n'a pas été décrite par mares mais plutôt par sites. Un site est composé soit d'un point GPS unique, c'est-à-dire un point d'eau isolé, soit d'un regroupement de points proches (inférieur à une vingtaine de mètres) pouvant être un ensemble de mares très proches ou un point d'eau unique possédant plusieurs coordonnées. Au sein d'un site, les points d'eau sont considérés comme homogènes car le régime de perturbation y est supposé identique. Aussi, le coût de déplacement d'une mare à l'autre au sein de ces sites peut être négligé au vu des faibles distances qui séparent les points d'eau.

La création des sites est faite avec le logiciel ArcGIS de manière manuelle. Différents paramètres sont pris en compte pour faire ces regroupements :

- La couverture du sol : des points situés dans des types de milieux différents sont toujours définis comme des sites différents.
- La présence de routes : les routes empierrées, goudronnées ou bétonnées sont considérées comme des barrières qui clivent le milieu tandis que les routes de terres sont, elles, plutôt propices à la présence du sonneur à ventre jaune grâce aux ornières qu'elles offrent et n'entraînent pas la création de deux sites distincts.
- La distance entre les points : enfin les points séparés par une distance euclidienne de plus de vingt mètres sont séparés. Cette valeur discriminante a été sélectionnée grâce aux informations récoltées sur le terrain sur la taille des points d'eau et des distances qui les séparent. Mais aussi selon les objectifs du travail qui ne sont pas de connaître les

déplacements entre mares adjacentes mais plutôt de voir les déplacements potentiels à une plus large échelle.

La couche reprenant la couverture du sol a été fournie par l'agent DNF en charge du camp. L'orthophotos de 2016 trouvée sur WalOnMap a également été utilisée.

III. Analyse démographique

Tout d'abord, il est à préciser que l'ensemble des analyses concernant l'estimation de la survie âge-dépendante sont réalisées avec l'aide d'Hugo Cayuela, biostatisticien, sur le programme E-SURGE par un modèle multi-event (Choquet, Rouan, & Pradel, 2009) spécialement mis au point. De plus, la population a été considérée comme fermée pour l'estimation de l'effectif des populations. Les naissances et l'immigration peuvent être négligés car seuls les individus âgés d'au moins un an sont recensés et pris dans le modèle. Aussi, comme aucune population n'est connue dans les alentours, les immigrations sont supposées impossibles. Pour la mortalité, c'est plus compliqué car certains individus peuvent mourir au cours d'une année de recensement. Toutefois, cette espèce est toxique et possède donc peu de prédateurs une fois le stade subadulte ou adulte atteint (Pichenot, 2008; R. C. Toledo & Jared, 1995). Aussi, c'est durant l'hiver que les taux de mortalité sont les plus élevés car les anoues supportent mal les grands froids (Jacob et al., 2007). Enfin il reste l'émigration qui ne peut pas être estimée dans cette étude et qui sera donc négligée, entraînant avec la mortalité un certain biais dans les estimations faites.

Estimation de l'évolution de la taille des populations

Grâce aux données récoltées, l'évolution de la taille de la population est estimée pour les deux populations suivies de Wallonie. Pour cela, le programme CAPTURE implémenté dans MARK est utilisé et fournit une estimation de la taille de la population pour chaque année de recensement avec leurs intervalles de confiance à 95%.

Pour ces analyses, une base de données décrivant l'histoire de vie de chaque individu est nécessaire. Un individu capturé est codé par un « 1 » alors qu'une non-capture d'un individu déjà précédemment capturé est codée par un « 0 ». La supposition d'une population close est faite pour chaque année de recensement. Cette hypothèse permet d'utiliser des modèles d'analyse de populations fermées qui sont bien plus simples que ceux des populations ouvertes, où des paramètres tels que le taux d'immigration ou d'émigration doivent être estimés (McCallum, 1999; Sutherland, 2006), données qui ne sont pas disponibles dans ce type d'étude.

Dans le cas de la population source, les individus prélevés afin d'être mis en élevage sont retirés de la base de données. S'ils y étaient laissés, le programme assimilerait leur disparition à de la mortalité ou de la non capture.

Dans le programme CAPTURE, différents modèles d'analyse de populations fermées sont disponibles (Chao, Lee, & Jeng, 1992; Cooch & White, 2006):

- M(0) : Il estime les effectifs de la population en faisant l'hypothèse d'un taux de capture constant entre les sessions et les individus.
- M(t) : Il estime les effectifs de la population en incluant un taux de capture variable selon les jours de recensements.

- M(h) : Il estime les effectifs de la population en intégrant un taux de capture variable entre les individus.
- M(b) : Il estime les effectifs de la population en supposant que le taux de capture varie après la première capture.
- M(th), M(bh), M(tb) et M(tbh) : modèles qui croisent les caractéristiques des trois modèles précédents en faisant varier le taux de capture selon la date de recensement, l'individu et la première capture.

L'ensemble des modèles vont être testés par le programme et un critère de sélection leur est attribué grâce à l'option « Appropriate », excepté le modèle M(tbh) qui ne sait pas être utilisé sur le programme CAPTURE et le modèle M(0) qui est exclu dès le départ car il s'agit d'une estimation des effectifs dans des conditions supposées idéales. Ensuite, celui possédant le critère le plus élevé sera sélectionné pour les analyses.

Modèle 1 : Estimation de la survie âge-dépendante pour trois populations et comparaison entre elles

Ensuite la survie âge-dépendante est quantifiée pour trois populations :

- Une population « source » : la population de la vallée de l'Ourthe.
- Une population réintroduite : la population du camp Militaire de Marche-en-Famenne.
- Une population de contrôle : la population de la forêt de Verdun. Elle est en place depuis longtemps et n'a jamais été déplacée. De plus, ses effectifs se portent bien, ce qui permettra d'avoir une base de comparaison pour les deux autres estimations. Ces données ont été récupérées d'une analyse précédente faite par Cayuela et al. (2016d).

Pour permettre ces estimations, un modèle de capture-marquage-recapture multi-event a été mis au point. Dans ce type de modèle, une distinction est faite entre les états et les événements (Lagrange, Pradel, Bêlisle, & Gimenez, 2014; Pradel, 2005). Les événements reflètent ce qui est vu sur le terrain et sont codés pour former l'histoire de capture d'un individu tandis que l'état est l'état réel de l'individu (Cayuela, Pradel, et al., 2017b). Par exemple, si durant l'année t un individu adulte n'est pas capturé dans les mares de reproduction (l'événement = non capturé) différents états peuvent être possibles : soit il ne se reproduit pas, soit il se reproduit mais n'a pas été capturé, soit il est mort. L'observation d'événements entraîne donc une certaine incertitude quant à l'état réel des individus. Les modèles multi-event servent à modéliser cette incertitude par l'utilisation d'un modèle de Markov caché¹¹ (Pradel, 2005).

Dans ce travail, cinq états sont étudiés et donnent une indication sur le stade de l'individu et sur le statut reproducteur des adultes : les juvéniles (J), les subadultes (S), les adultes reproducteurs (b), les adultes non reproducteur (nb) et les individus morts (d). Aussi, quatre événements sont codés pour former les histoires de captures : « 0 » pour les individus non capturés, « 1 » pour les juvéniles, « 2 » pour les subadultes et « 3 » pour les adultes. Les adultes participant à la reproduction sont le plus souvent capturés au niveau des mares de reproduction qui sont recensées à plusieurs reprises au cours d'une année. Tandis que les adultes ne prenant pas part à la reproduction sont situés en milieu

¹¹ Modèle statistique où le système modélisé est un processus de Markov de paramètres inconnus. Ce type de processus fait une prédiction de l'état futur uniquement à partir de l'état présent, la prédiction n'est pas rendue plus précise avec la précision des états passés. C'est-à-dire que la probabilité des états futurs ne dépend que des états présents et pas des états passés.

terrestre ou dans les mares d'estivage, ils ne sont donc pas capturés. Dans le cas où un individu adulte ne participe pas à la reproduction, et n'est alors pas capturé, il est considéré comme émigrant temporaire. Quand la probabilité de capture n'est pas homogène entre les états, ici selon le statut reproducteur, un modèle de type « robust design » est utilisé pour permettre l'estimation de paramètres de population (Muths, Scherer, Corn, & Lambert, 2016; Pollock, 1982).

Le modèle utilisé considère plusieurs probabilités de se reproduire, une intra-annuelle et une interannuelle. La première est la probabilité de changer ou garder le même statut reproducteur entre deux sessions de captures tandis que la seconde correspond au changement de statut reproducteur entre deux années. Aussi, la probabilité de survie intra-annuelle des individus est paramétrée à 1.

Au départ, lors de leur première capture, les individus peuvent se trouver parmi trois états initiaux (juvénile, subadulte ou adulte reproducteur) (Figure 10). Les statuts des individus sont ensuite mis à jour à chaque pas de temps par différentes matrices : celle de survie, de la transition de stade et du statut reproducteur (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Les modifications d'états entre l'instant -1 et t sont donc subdivisées en trois étapes. Les états de l'instant $t-1$ sont retrouvés au niveau des lignes et ceux de l'instant t au niveau des colonnes. Chacune des matrices est conditionnelle des précédentes, c'est-à-dire que l'état à l'instant t d'une matrice se retrouve à l'instant $t-1$ de la matrice suivante. Par exemple, si un juvénile meurt, son état passe de « J » à « d » dans la première matrice. Ensuite, dans les deux matrices suivantes, son état initial (donc dans les lignes) sera de « d ».

Initial states of departure					
J	S	Ab	Anb		
[i1	i2	1 - (i1 + i2)	0]		

STEP1: survival					
J	S	Ab	Anb	d	
J	φ	0	0	0	$1 - \varphi$
S	0	φ	0	0	$1 - \varphi$
Ab	0	0	φ	0	$1 - \varphi$
Anb	0	0	0	φ	$1 - \varphi$
d	0	0	0	0	1

STEP2: age transition					
J	S	Ab	Anb	d	
J	$1 - \alpha$	α	0	0	0
S	0	$1 - \alpha$	α	0	0
Ab	0	0	1	0	0
Anb	0	0	0	1	0
d	0	0	0	0	1

STEP3: breeding					
J	S	Ab	Anb	d	
J	1	0	0	0	0
S	0	1	0	0	0
Ab	0	0	γ	$1 - \gamma$	0
Anb	0	0	γ	$1 - \gamma$	0
d	0	0	0	0	1

Events					
	0	1	2	3	
J	$1 - p$	p	0	0	
S	$1 - p$	0	p	0	
Ab	$1 - p$	0	0	p	
Anb	1	0	0	0	
d	1	0	0	0	

Figure 10. Modèle utilisé pour l'estimation du taux de survie âge-dépendantes. En partant de l'état initial, les états sont mis à jour successivement au travers de différentes étapes. La première matrice prend en compte la probabilité de survivre, la deuxième de changer de stade, la troisième de changer d'état de reproduction et enfin la quatrième permet de lier les états aux événements. Dans chacune des matrices, le départ se fait à l'instant $t-1$ (les lignes) et l'arrivée au temps t (les colonnes).

La première matrice met à jour l'information sur la survie. Les individus ont la probabilité φ de survivre et $1 - \varphi$ de mourir (STEP1, Figure 10). Une valeur différente de φ est estimée pour chaque ligne afin de connaître la survie de chaque stade, toutefois une contrainte est ajoutée au modèle afin que cette valeur soit identique pour les lignes trois et quatre car la probabilité de survie est estimée pour l'ensemble des adultes, indépendamment de leur genre. La deuxième étape actualise l'information sur l'âge de l'individu (son stade). Seuls les juvéniles et les subadultes peuvent changer de stade avec une probabilité α ou rester dans la même classe d'âge avec une probabilité $1 - \alpha$ (STEP2, Figure 10). La dernière étape concerne le changement de statut reproducteur des adultes. Un individu adulte peut être retrouvé avec une probabilité γ dans une mare de reproduction ou avec une probabilité $1 - \gamma$ de ne pas se reproduire cette année-là (STEP3, Figure 10). Le statut reproducteur à l'instant t va dépendre de ce statut à l'instant $t-1$ (en se basant sur un modèle de

Markov), une valeur différente va donc être estimée pour la probabilité γ des lignes trois et quatre. La dernière matrice (Events, Figure 10) lie l'ensemble des événements observables avec les états des individus. Un individu peut être recapturé ou non avec une probabilité p ou $1 - p$ respectivement. Le taux de recapture variant en fonction de la classe d'âge, une valeur différente de p est estimée pour les trois premières lignes. Les adultes ne se reproduisant pas ne peuvent quant à eux pas être recapturés.

Les bases de données provenant des deux populations (source et réintroduite) contiennent un nombre d'années d'étude et de sessions de capture différents. Chacune de ces bases de données a donc été traitée séparément avec son propre modèle.

Tableau 2. Tableau de synthèse de la période d'étude et des sessions de recensement menées en fonction de la population et des années.

Populations	période d'étude	période (années)	nombre de jours de recensement par année							
			2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
contrôle	2012-2016	5	-	-	-	3	3	3	3	3
source	2011-2016	6	-	-	5	3	3	2	1	2
réintroduite	2009-2016	8	2	4	9	9	12	10	4	5

Le modèle suivant a été construit [$\phi(A)$, $\alpha(A)$, $\gamma_{\text{intra}}(S)$, $\gamma_{\text{inter}}(S)$, $p(A + Y)$]. Il traduit les différents paramètres qui influenceraient les probabilités de survie, de transition de classe d'âge, de changement de statut reproducteur et de recapture. Les hypothèses suivantes sont faites : la survie ϕ varierait en fonction de l'âge (A), le changement de statut reproducteur (γ_{intra} ou γ_{inter}) dépendrait du statut reproducteur en $t - 1$ (S) et le taux de capture différerait selon la classe d'âge (A) et l'année (Y).

La survie ainsi que les autres probabilités présentes dans le modèle sont finalement estimées pour chaque population et chaque classe d'âge et sont accompagnées de leurs intervalles de confiance à 95%.

Modèle 2 : Estimation de la survie âge-dépendante des individus introduits et nés sur place dans la population de Marche-en-Famenne

Dans cette partie, la survie âge-dépendante des individus relâchés ou nés naturellement dans le camp va être estimée et comparée. Les individus relâchés au stade adulte ou subadulte sont pris en photo afin de pouvoir les reconnaître ultérieurement. Toutefois, la majorité des individus introduits sont de têtards ou des jeunes métamorphosés de l'année ce qui ne permet pas de les identifier grâce à leur patron ventral (Tableau 1). De ce fait, pour la majorité des individus, le statut « local » ou « né localement » ne peut pas être déterminé certaines années et un statut « incertain » leur est attribué. Le **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** ci-dessous illustre l'attribution des statuts aux individus avec en parallèle les informations des relâchers du Tableau 1. En 2008 et 2009, seuls des individus réintroduits étaient présents car la reproduction n'était pas encore en place. Les juvéniles de 2010 ont tous été considérés comme nés localement car en 2009 aucun têtard n'a été relâché sur le site. Le statut des juvéniles à l'année t est retrouvé au stade subadulte à l'année $t+1$ puis est transmis à toutes les années suivantes du stade adulte.

Dans le cas où des individus au statut incertain sont des juvéniles ou des subadultes, leur année de naissance peut être déduite. Ensuite, avec la localisation de leur lieu de capture il est possible d'évaluer s'ils proviennent de lâchers ou de reproduction naturelle, les dates et lieux des réintroductions étant connus (Tableau 1). Grâce à cela, une estimation de l'origine de chaque individu des stades juvénile et subadulte est faite. Pour les adultes restants, un modèle multi-event de capture-recapture a été utilisé pour estimer leur statut.

Tableau 3. Tableau de synthèse du statut des individus (réintroduit R, né localement N ou incertain I) de la population de Marche-en-Famenne en fonction des années et de la classe d'âge, basé sur les informations des lâchers (Tableau 1.).

	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
adulte		R	R	R	I	I	I	I	I
subadulte	R	R	R	N	I	I	I	I	N
juvénile		R	N	I	I	I	I	N	N

Tableau 4. Table du nombre d'individus lâchers en fonction de l'année et du stade entre 2008 et 2014

Année	Stade	Nombre d'individus
2008	Subadulte	20
2008	Têtard	147
2009	Juvénile	552
2009	Subadulte	1
2010	Têtard	1688
2011	subadulte	11
2011	Têtard	2841
2012	Têtard	2355
2013	Têtard	201
2013	adulte	1
2014	adulte	5

Tout comme dans la partie précédente, un modèle multi-event de capture-marquage-recapture est utilisé en prenant cette fois en compte l'incertitude quant à l'origine de certains individus dans les estimations de survie. Le modèle contient neuf états différents identifiés selon la classe d'âge (juvénile « J », subadulte « S » et adulte « A »), le statut de réintroduit (T), le statut de local (L) et le statut reproducteur des adultes (reproducteur « b » et non reproducteur « nb »). Il inclut également huit événements codés pour former les histoires de captures. Dans le cas des individus réintroduits : « 1 » pour les juvéniles, « 2 » pour les subadultes et « 3 » pour les adultes. Pour les locaux : « 4 » pour les juvéniles, « 5 » pour les subadultes et « 6 » pour les adultes. Le code « 7 » est attribué aux individus au statut incertain et « 0 » aux non capturés.

Les trois étapes qui composent le modèle précédent sont également retrouvées ici mais avec des matrices comportant neuf états au départ et à l'arrivée (Figure 11). Tout d'abord la matrice de survie est appliquée (STEP1, Figure 11). En plus de dépendre de l'âge de l'individu, une contrainte est

ajoutée au modèle pour que la probabilité ϕ tienne compte du statut de réintroduit (rangs 1 à 4) et de né localement (rangs 5 à 8). Viens ensuite, la matrice de la transition de classe d'âge qui fonctionne de la même manière que dans le modèle 1 (STEP2, Figure 11), puis la matrice du changement de statut reproducteur (STEP3, Figure 11). Comme pour la survie, une contrainte est ajoutée pour l'estimation de la probabilité des adultes de changer de statut reproducteur pour tenir compte du statut de réintroduit (rangs 3 et 4) et de né localement (rangs 7 et 8). En plus des trois matrices précédentes, deux autres décrivant les événements sont utilisées dans ce modèle. La première concerne les différentes observations intermédiaires qui décrivent l'historique de capture (EVENT1, Figure 11). Les individus sont recapturés avec une probabilité p ou non recapturés (préfixe « ns » dans le code) avec une probabilité $1 - p$. Le statut réintroduit ou non va être pris en compte dans l'estimation en ajoutant une contrainte sur les rangs 1 à 3 et 5 à 7.

Initial states of departure																																
	JT	ST	ATb	ATnb	JL	SL	ALb			ALnb																						
	[i1	i2	i3	0	i4	i5	1 - (i1 + i2 + i3 + i4 + i5)			0]																						
STEP1: survival											STEP2: age transition											STEP3: breeding										
JT	ST	ATb	ATnb	JL	SL	ALb	ALnb	d	JT	ST	ATb	ATnb	JL	SL	ALb	ALnb	d	JT	ST	ATb	ATnb	JL	SL	ALb	ALnb	d						
JT	φ	0	0	0	0	0	0	0	1 - φ	JT	$1 - \alpha$	ST	α	0	0	0	0	JT	1	0	0	0	0	0	0	0						
ST	0	φ	0	0	0	0	0	0	1 - φ	ST	0	$1 - \alpha$	α	0	0	0	0	ST	0	1	0	0	0	0	0	0						
ATb	0	0	φ	0	0	0	0	0	1 - φ	ATb	0	0	1	0	0	0	0	ATb	0	0	γ	$1 - \gamma$	0	0	0	0						
ATnb	0	0	0	φ	0	0	0	0	1 - φ	ATnb	0	0	0	1	0	0	0	ATnb	0	0	γ	$1 - \gamma$	0	0	0	0						
JL	0	0	0	0	φ	0	0	0	1 - φ	JL	0	0	0	0	$1 - \alpha$	α	0	JL	0	0	0	0	1	0	0	0						
SL	0	0	0	0	0	φ	0	0	1 - φ	SL	0	0	0	0	0	$1 - \alpha$	α	SL	0	0	0	0	0	1	0	0						
ALb	0	0	0	0	0	0	φ	0	1 - φ	ALb	0	0	0	0	0	0	1	ALb	0	0	0	0	0	0	γ	$1 - \gamma$						
ALnb	0	0	0	0	0	0	0	φ	1 - φ	ALnb	0	0	0	0	0	0	0	ALnb	0	0	0	0	0	0	γ	$1 - \gamma$						
d	0	0	0	0	0	0	0	0	1	d	0	0	0	0	0	0	1	d	0	0	0	0	0	0	0	1						
EVENT1: recapture													EVENT2: assignment																			
nsJT	JT	nsST	ST	nsATb	ATb	ATnb	nsJL	JL	nsSL	SL	nsALb	ALb	ALnb	d	0	1	2	3	4	5	6	7										
JT	$1 - p$	p	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	nsJT	1	0	0	0	0	0	0	0									
ST	0	0	$1 - p$	p	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	JT	0	1	0	0	0	0	0	0									
ATb	0	0	0	0	$1 - p$	p	0	0	0	0	0	0	0	0	nsST	1	0	0	0	0	0	0	0									
ATnb	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	ST	0	0	1	0	0	0	0	0									
JL	0	0	0	0	0	0	0	$1 - p$	p	0	0	0	0	0	nsATb	1	0	0	0	0	0	0	0									
SL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - p$	p	0	0	0	ATb	0	0	0	$1 - \beta$	0	0	0	β									
ALb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - p$	p	0	ATnb	1	0	0	0	0	0	0	0									
ALnb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	nsJL	1	0	0	0	0	0	0	0									
d	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	JL	0	0	0	0	1	0	0	0									
															nsSL	1	0	0	0	0	0	0	0									
															SL	0	0	0	0	0	1	0	0									
															nsALb	1	0	0	0	0	0	0	0									
															ALb	0	0	0	0	0	0	$1 - \beta$	β									
															ALnb	1	0	0	0	0	0	0	0									
															d	1	0	0	0	0	0	0	0									

Figure 11. Modèle utilisé pour l'estimation du taux de survie âge-dépendante des individus nés localement ou réintroduit. En partant de l'état initial, les états sont mis à jour successivement au travers de différentes étapes. La première matrice (STEP1) prend en compte la probabilité de survivre, la deuxième (STEP2) de changer de stade et la troisième (STEP3) de changer d'état de reproduction. Deux matrices lient les états aux événements, la première (EVENT1) qui permet d'évaluer le taux de capture et la suivante (EVENT2) qui relie les états aux codes des événements. Dans chacune des matrices, le départ se fait à l'instant $t-1$ (les lignes) et l'arrivée au temps t (les colonnes).

Le modèle suivant a été utilisé afin d'estimer les valeurs de probabilités de survie, de se reproduire et d'être recapturé : $[\phi(A \times T), \alpha(A), \gamma_{intra}(S \times T), \gamma_{inter}(S \times T), p(A \times T + Y), \beta(\cdot)]$. Dans ce modèle, plusieurs paramètres sont supposés avoir un effet sur ces probabilités : la classe d'âge (A), le statut de né localement ou réintroduit (T), le statut reproducteur en $t - 1$ (S) et l'année (Y). Tout d'abord, la survie serait influencée à la fois par l'âge mais également par le statut introduit ou né localement de l'individu. Ensuite, il sera estimé si le statut reproducteur au temps t est influencé par ce même

statut en $t - 1$ et s'il diffère entre les individus provenant d'une réintroduction ou nés naturellement dans le camp, cela à un pas de temps interannuel et intra-annuel. Enfin, une hypothèse est faite selon laquelle la recapture serait influencée par l'âge et le statut d'origine des individus ainsi que selon l'année.

Finalement, la survie ainsi que les autres probabilités présentes dans le modèle sont estimées pour chaque statut d'origine (né localement ou introduit) et chaque classe d'âge et sont accompagnées de leurs intervalles de confiance à 95%.

IV. Modélisation du réseau écologique par un graphe paysager

Dans ce présent travail, les sites créés précédemment vont être utilisés comme nœuds autour desquels des zones de déplacements vont être modélisées. Pour cela, l'outil « Minimum bounding geometry » de ArcGIS est utilisé afin de regrouper les points GPS appartenant au même site au sein du plus petit polygone convexe délimitant les entités.

Les liens seront eux définis via la création d'une couche de friction puis d'une couche de distance de coût et formés de zones de déplacements. Ces zones représentent la superficie dans laquelle les individus peuvent se mouvoir à partir d'une mare. Cette opération se fera également avec l'aide du programme ArcGIS.

La création du graphe paysager peut être scindée en deux étapes :

1) La création de la couche de friction

Une couche de friction peut être définie comme une matrice de perméabilité qui décrit la capacité d'une espèce à se déplacer dans la matrice paysagère. Elle est composée d'une couche de type raster où chacune des cellules se voit attribuer une valeur en fonction de l'énergie dépensée durant le déplacement et des risques de mortalité qui y sont liés.

Lors de la conception de cette matrice, plusieurs couches cartographiques ont été utilisées en plus de celle des sites. Tout d'abord, un shapefile de la couverture du sol au sein du Camp Roi Albert qui décrit les différents milieux rencontrés sur le site en précisant le type de peuplement forestier, de milieu ouvert, les routes et les cultures. Une couche cartographique décrivant le réseau routier avec plus de précision a également été employée afin de connaître le type de revêtement présent (béton, asphalte, pierre ou terre). Enfin, une couche du réseau hydrographique détaillant les cours d'eau selon leur catégorie a été superposée. L'ensemble de ces couches ont été fournies par l'agent DNF en charge du camp.

L'attribution de valeurs de résistance aux milieux s'est basée sur la littérature scientifique et l'avis d'experts. Des valeurs contrastées ont été choisies comme le recommandent les résultats obtenus par Clauzel et al. (2013). Des valeurs faibles ont été attribuées aux milieux favorables, entre 1 et 10. Les milieux forestiers ont une résistance légèrement inférieure aux milieux ouverts car la végétation ligneuse maintient une ambiance forestière qui réduit le risque de dessiccation lors du déplacement. Ensuite, d'autres milieux peuvent être décrits comme contraignants pour la dispersion et possèdent donc des valeurs plus élevées allant de 100 à 500. Il s'agit par exemple de cultures, de mises à blanc ou de petites routes, des milieux qui augmentent les risques de dessiccation et de prédation par le peu de caches qu'ils offrent. Pour finir il y a les barrières à la dispersion que sont les routes

principales ou les grands cours d'eau qui se verront attribuer les valeurs de résistance les plus élevées (Cayuela et al., à paraître; Cline & Hunter, 2014; Ray et al., 2002).

Tableau 5. Tableau reprenant les valeurs de résistance attribuées à chaque occupation du sol.

Valeur de résistance	influence	Description des milieux
1	favorable	mares/sites
8	favorable	forêts feuillues d'âge multiple, Chênaie charmaie, forêts mixtes et forêts résineuses
10	favorable	milieux ouverts, landes, pelouses mésophiles, chemins de terre
100	contraignant	cultures, mises à blanc, cours d'eau non classé
500	contraignant	routes en béton (<9m), asphalte et terre
1000	barrière	Tank Track, cours d'eau de catégorie 1 et 2

Une fois les valeurs de résistance attribuées, les couches sont soudées via l'outil « merge » de ArcGIS puis rasterisées en fonction de la valeur attribuée. L'ensemble des grilles ont été produites avec une résolution de 2 mètres.

2) La distance de coût et les zones de dispersion

La couche des sites et celle de friction sont ensuite utilisées pour obtenir une grille de sortie avec l'aide de l'outil « distance de coût » d'ArcGIS. La grille en question est celle des coûts cumulés, c'est-à-dire un raster auquel une valeur est attribuée à chaque cellule. Cette valeur correspond au coût cumulé du déplacement de cette cellule vers la source (l'un des sites) la plus proche. Ces valeurs sont donc des coûts par unité de distance, elles prennent en compte la distance géographique parcourue mais aussi la valeur de résistance de chacune des cellules traversées.

Les zones de dispersion sont ensuite délimitées sur base du coût maximum de déplacement. Celui-ci est déduit de la capacité de déplacement des individus, c'est-à-dire la distance maximale que peut parcourir l'espèce dans un milieu donné. Ensuite, pour obtenir ce coût maximum, il suffit de multiplier la capacité de déplacement (en mètres) par le coût du milieu concerné (coût par unité de distance). La valeur obtenue constitue le seuil d'énergie au-delà duquel les animaux ne sont plus capables de se déplacer (Ray et al., 2002).

Afin d'évaluer les changements de connexion entre les mares en fonction de la capacité potentielle de déplacement du sonneur, trois valeurs seuils sont calculées sur base d'une capacité de dispersion de 500m, 1 km et 2km sélectionnée à partir de la littérature. Le réseau est ensuite modélisé. Lorsque deux zones de dispersion se rejoignent (chacune appartenant à une mare différente), cela signifie que les échanges d'individus entre ces deux nœuds sont possibles.

5. Résultats

Dans cette section, les résultats obtenus sont scindés en cinq parties. La première donne une vue d'ensemble des données récoltées durant toutes les années d'étude. Celles-ci ont servi à faire les différentes analyses. Ensuite, les résultats de l'estimation de la taille des populations « source » et réintroduite selon les années sont présentés. Les deux parties suivantes sont consacrées aux estimations de la survie âge-dépendante ainsi qu'aux autres probabilités estimées conjointement (par exemple celle de se reproduire). Tout d'abord dans les trois populations (contrôle, source et réintroduite), ensuite seulement dans la population de Marche-en-Famenne en fonction du statut « né localement » ou « réintroduit » des individus. Enfin, la modélisation du graphe paysager sera présentée.

A. Résultats généraux sur les sessions de captures

L'ensemble des paramètres démographiques sont estimés sur la base des données résumées ci-dessous. Le **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** reprend, pour chaque population, la période d'étude couverte par les différentes analyses, le nombre d'années où des recensements ont eu lieu et le nombre d'individus capturés au moins une fois pour chaque classe d'âge. C'est-à-dire qu'un individu capturé trois fois au même stade n'est comptabilisé qu'une fois dans cette même classe d'âge alors que s'il est capturé trois fois dans une classe ontogénétique différente, il sera compté une fois dans chacune d'elles. Toutefois, pour la population source, l'estimation des effectifs a été réalisée jusqu'à l'année 2018 car les années 2014, 2015 et 2016 n'ont pu fournir d'estimations au vu du peu de jours de recensement effectués ces années. L'ajout des deux années suivantes permet d'avoir une idée sur la tendance la plus récente des effectifs de la population.

Tableau 6. Tableau reprenant pour chaque population la période étudiée durant laquelle des sessions de capture-recaptures ont été organisées, le nombre d'années où des recensements ont eu lieu et le nombre d'individus capturés au moins une fois pour chacune des classes d'âge (juvénile, subadulte ou adulte).

Population	Période d'étude	Nombre d'année de recensement	Nombre de juvéniles identifiés	Nombre de subadultes identifiés	Nombre d'adultes identifiés
Contrôle	2012-2016	5	2708	2724	4764
Source	2011-2016	6	53	79	235
	2011-2018	8	62	83	247
réintroduite	2009-2016	8	219	214	323

La population réintroduite de Marche-en-Famenne

Au total, 635 individus ont été identifiés dans la population de Marche-en-Famenne sur un total de 1488 données de captures (Tableau 7). Le tableau suivant reprend dans les deuxième et troisième colonnes le nombre total d'individus capturés ou recapturés au cours de la période d'étude. Les quatrième et cinquième colonnes indiquent quant à elles le nombre d'individus identifiés pour la première fois dans la population au cours du temps. La colonne suivante indique le nombre d'individus différents capturés au cours de chaque année. Enfin, la dernière colonne informe sur le nombre de sessions de captures organisées au cours de l'année. En 2012 par exemple, 156 captures ont eu lieu parmi lesquelles 66 individus étaient différents et 45 d'entre eux n'avaient jamais été attrapés.

Tableau 7. Récapitulatif des données de CMR entre 2009 et 2016 dans la population réintroduite. La deuxième et la troisième colonne reprennent le nombre de captures et recaptures menées et les quatrième et cinquième colonnes contiennent le nombre d'individus nouvellement identifiés dans la population. Ensuite vient le nombre d'individus différents capturés durant l'année et la dernière colonne précise le nombre de sessions de recensement pratiquées au cours de l'année.

	Nombre de captures et recaptures		Nombre de nouveaux individus identifiés		Nombre d'individus capturés	Nombre de journées de recensement
	relatif	cumulés	relatif	cumulés		
2009	4	4	4	4	4	2
2010	14	18	8	12	8	4
2011	73	91	37	49	42	9
2012	156	247	45	94	66	9
2013	307	554	112	206	149	12
2014	453	1007	128	334	207	10
2015	143	1150	82	416	124	4
2016	338	1488	219	635	258	5

Dans le Tableau 8 sont reprises les informations de captures et recaptures selon les années et les stades, la ligne « 1^{ère} capture » reprend la somme des individus ayant été capturés pour la première fois dans le stade concerné. L'observation d'une deuxième capture de ce même individu dans la même classe d'âge est alors renseigné dans la ligne « recapture ». Comme les juvéniles et les subadultes ne restent dans leur classe ontogénétique qu'une année, l'ensemble des données de la ligne « recapture » concernent des individus recensés dans la ligne « 1^{ère} capture » de cette même classe à la même année. Aussi, un individu recensé trois fois à des stades différents sera repris trois fois dans la table, une fois dans chaque classe d'âge dans la ligne « 1^{ère} capture ».

Tableau 8. Répartition des captures en fonction des stades et du statut de la donnée (« 1^{ère} capture » ou « recapture ») entre 2009 et 2016 dans la population de Marche-en Famenne. Les totaux par stade et par année sont également indiqués.

Stades		2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Total général
juvénile	1 ^{ère} capture	4	4	9	22	42	29	21	88	219
	recapture	0	2	0	33	17	27	3	26	108
subadulte	1 ^{ère} capture	0	4	28	14	40	41	39	48	214
	recapture	0	4	21	12	38	50	4	19	148
adulte	1 ^{ère} capture	0	0	5	26	47	103	42	100	323
	recapture	0	0	10	49	123	203	34	57	476
Total général		4	14	73	156	307	453	143	338	1488

La population « source » de la vallée de l'Ourthe

Jusqu'en 2016, un total de 290 individus ont été identifiés dans la population de la vallée de l'Ourthe sur un total de 1286 données de captures (Tableau 9Figure 8). Jusqu'en 2018, 305 individus ont été déterminés sur base de 1452 photos. Le Tableau 9 reprend dans les deuxième et troisième colonnes

le nombre total d'individus capturés ou recapturés au cours de la période d'étude. Les quatrième et cinquième colonnes indiquent quant à elles le nombre d'individus identifiés pour la première fois dans la population au cours du temps. La colonne suivante indique le nombre d'individus différents capturés au cours de chaque année Enfin, la dernière colonne informe sur le nombre de sessions de captures organisées au cours de l'année. Par exemple pour l'année 2014, 255 captures (ou recaptures) ont eu lieu parmi lesquelles 164 individus étaient différents, dont 42 qui n'avaient jamais été identifiés.

Une forte diminution est constatée à partir de 2015, tant du nombre total de captures que du nombre d'individus identifiés.

Tableau 9. Récapitulatif des données de CMR entre 2009 et 2018 dans la population source. La deuxième et la troisième colonne reprennent le nombre de captures et recaptures réalisées et les quatrième et cinquième colonnes contiennent le nombre d'individus nouvellement identifiés dans la population. Ensuite vient le nombre d'individu différents capturés durant l'année et la dernière colonne précise le nombre de sessions de recensement pratiquées au cours de l'année.

	nombre de captures et recaptures		nombre de nouveaux individus identifiés		nombre d'individus capturés	nombre de journées de recensement
	relatif	cumulés	relatif	cumulés		
2011	338	338	139	139	139	5
2012	262	600	22	161	117	3
2013	326	926	76	237	176	3
2014	255	1181	42	279	164	2
2015	61	1242	1	280	61	1
2016	44	1286	10	290	36	2
2017	36	1322	4	294	25	3
2018	130	1452	11	305	38	6

Le Tableau 10 résume l'ensemble des captures pratiquées entre 2011 et 2016 dans la population de la vallée de l'Ourthe. Il reprend pour chaque stade le nombre d'individus capturés pour la première fois ainsi que toutes les recaptures des individus précédemment identifiés dans cette même classe d'âge. Il a été réalisé sur le même principe que le Tableau 8.

Tableau 10. Répartition des captures en fonction du stade et du statut de la donnée (« 1^{ère} capture » ou « recapture ») entre 2011 et 2018 dans la population de la vallée de l'Ourthe. Les totaux par stade et par année sont également indiqués.

stade		2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	Total général
juvéniles	1ère capture	1	5	37	9	0	1	2	7	62
	recapture	0	9	24	5	0	0	0	10	48
subadultes	1ère capture	22	1	42	7	1	6	1	3	83
	recapture	25	1	41	4	0	1	0	10	82
adultes	1ère capture	116	31	5	71	5	7	6	6	247
	recapture	174	215	177	159	55	29	27	94	930
Total général		338	262	326	255	61	44	36	130	1452

B. Estimation de la taille des populations

Les estimations des effectifs des populations sont faites par année sans précision de la classe d'âge car le nombre de captures par stade n'est pas suffisant pour effectuer des analyses séparées.

La population réintroduite de Marche-en-Famenne

Tout d'abord, pour Marche-en-Famenne, les effectifs sont estimés à partir de l'année 2011 car les captures pratiquées durant les deux années précédentes ne sont pas assez nombreuses pour permettre une estimation de la taille de la population.

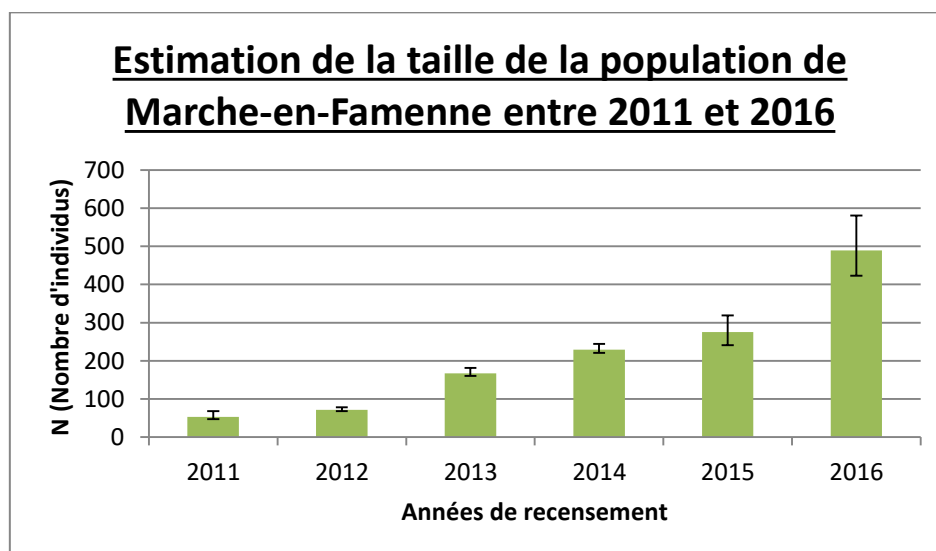


Figure 12. Graphique de l'évolution de la taille moyenne de la population réintroduite de Marche-en-Famenne entre 2011 à 2016, évaluée par la méthode de CMR. Le nombre d'individus (N) se trouve en ordonnées et les années en abscisse. Chaque valeur est accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.

Le graphique présenté à la Figure 12 montre une augmentation constante de la taille de la population avec le temps. Un réel accroissement est visible à partir de l'année 2013, soit cinq ans après les premières introductions. Ensuite, la population a plus que triplé pour arriver à une estimation de presque 500 individus en 2016.

Tableau 11. Estimation des effectifs de la population réintroduite entre 2011 et 2016. Les informations suivantes sont renseignées : le modèle utilisé pour l'estimation, la moyenne estimée, les intervalles de confiance à 95% de la moyenne, le nombre d'individus différents capturés durant l'année, le nombre de captures et recaptures totales au cours de l'année (un individu peut y être comptabilisé plusieurs fois durant la même année) et le nombre de jours où des sessions de capture ont été organisées.

	Modèle utilisé	Estimation des effectifs	Intervalles de confiance (95%)	Nombre d'individus capturés	Total des captures et recaptures	Nombre de jours de recensement
2011	M(t)	53	[47-68]	42	73	9
2012	M(t)	71	[68-78]	66	156	9
2013	M(t)	167	[160-181]	149	307	12
2014	M(t)	229	[221-244]	207	453	10
2015	M(h)	275	[241-319]	124	143	4
2016	M(t)	489	[423-581]	258	338	5

Le Tableau 11 contient les estimations par année des effectifs de la population accompagnées de leurs intervalles de confiance. Un résumé des captures est également fourni avec le nombre de sessions organisées chaque année. Par exemple en 2015, le nombre de captures et recaptures totales est de 143 parmi lesquelles 124 nouveaux individus ont été identifiés. Globalement, le modèle $M(t)$ a été le plus utilisé lors des analyses, il prend en compte la variabilité du taux de capture entre les sessions. Seule l'année 2015 ne permettait pas une estimation précise des effectifs avec ce modèle et le modèle $M(h)$, qui prend en compte la variabilité du taux de capture entre les individus, a alors été sélectionné (Chao et al., 1992).

La population « source » de la vallée de l'Ourthe

Dans le cas de la population source située dans la vallée de l'Ourthe, les effectifs sont estimés de 2011 à 2018. Cependant, les estimations n'ont pu être faites pour les années 2014, 2015 et 2016 car le nombre de jours de recensement était trop faible et dès lors ne permettait pas une estimation fiable. Les données des années 2017 et 2018 ont donc été utilisées afin de montrer l'évolution récente des effectifs qui présentent une forte régression depuis plusieurs années (Figure 13).

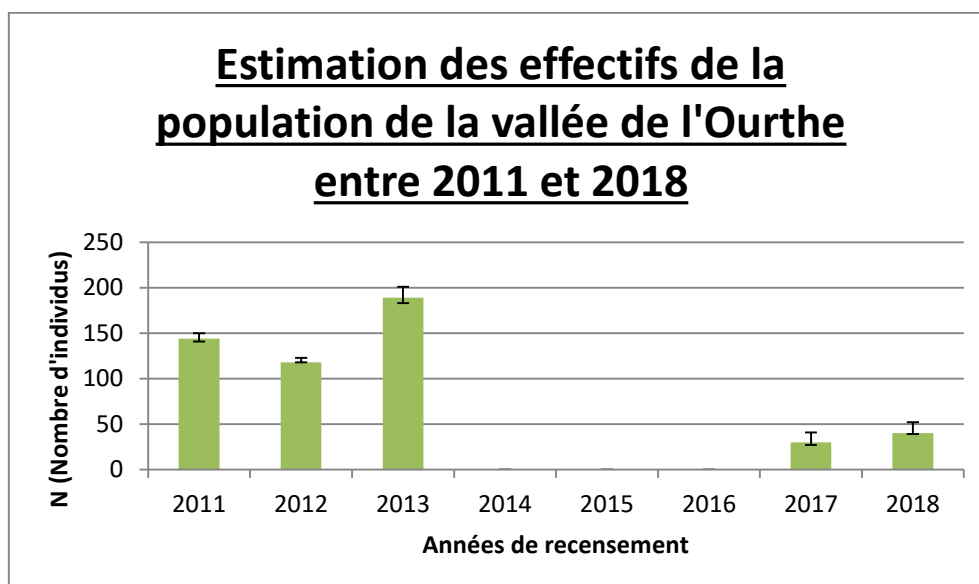


Figure 13. Graphique de l'évolution de la taille de la population source de la vallée de l'Ourthe entre 2011 et 2018, évaluée par la méthode CMR. Le nombre d'individus (N) se trouve en ordonnées et les années en abscisse. Chaque valeur est accompagnée de son intervalle de confiance.

Le Tableau 12 renseigne sur les mêmes paramètres que le Tableau 11. Le modèle $M(t)$, qui tient compte de la variabilité du taux de capture entre les sessions, a été utilisé pour toutes les estimations, lorsque l'analyse était possible (Chao et al., 1992). Le nombre d'individus différents capturés par année est faible à partir de 2015 malgré un échantillonnage plus intense réalisé lors des deux dernières années.

Tableau 12. Estimation des effectifs de la population source entre 2011 et 2018. Les informations suivantes sont renseignées : le modèle utilisé pour l'estimation, la moyenne estimée, les intervalles de confiance à 95% de la moyenne, le nombre d'individus différents capturés durant l'année, le nombre total de captures et recaptures au cours de l'année (un individu peut y être comptabilisé plusieurs fois durant la même année) et le nombre de jours où des sessions de capture ont été organisées.

	modèle	Estimation des effectifs	Intervalles de confiance (95%)	nombre d'individus capturés	Total des captures et recaptures	Nombre de jours de recensement
2011	M(t)	144	[141-150]	139	338	5
2012	M(t)	118	[118-123]	117	262	3
2013	M(t)	189	[183-201]	176	326	3
2014	-	-	-	164	255	2
2015	-	-	-	61	61	1
2016	-	-	-	36	44	2
2017	M(t)	30	[27-41]	25	36	3
2018	M(t)	40	[39-52]	38	130	6

C. Estimation de la survie âge-dépendante pour les trois populations et comparaison entre elles

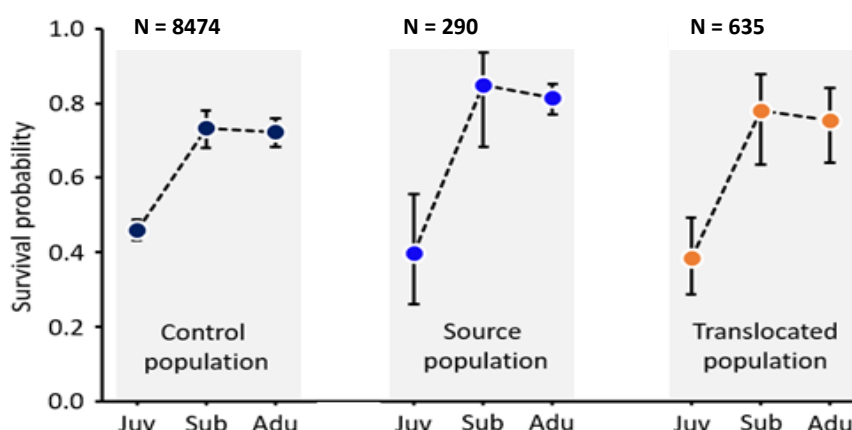


Figure 14. Evaluation de la probabilité de survie (en ordonnées) dans les populations de contrôle (points bleu foncés), « source » (points bleu clair) et introduite (points orange) en fonction de la classe d'âge, représentée en abscisse. Chaque probabilité est accompagnée de son intervalle de confiance à 95%. Le nombre d'individus identifiés et donc capturés au moins une fois dans chaque population est également indiqué (N).

Tout d'abord, dans la Figure 14, l'évolution de la probabilité de survie en fonction de la classe d'âge et de la population est représentée. Il est intéressant de remarquer que le patron de l'évolution de survie reste semblable dans les trois populations et cela, quelle que soit la classe. Aussi, le taux de survie augmente fortement avec l'âge entre le stade juvénile et subadulte. Entre les deux classes d'âge suivantes, cette probabilité reste presque stable, à nouveau dans les trois populations. Enfin, les intervalles de confiance sont plus étroits dans la population de contrôle que dans les deux autres, excepté pour les adultes de la population « source ».

Parallèlement à ce graphe, des informations sur les taux de recapture sont obtenues. Le taux le plus élevé est observé dans la population source. Au niveau des stades, les subadultes possèdent le taux de recapture le plus faible dans les trois populations.

L'estimation de la probabilité de changer de statut reproducteur n'a pu être faite que pour les populations de contrôle et réintroduite. Dans la population « source », la probabilité d'être reproducteur à l'instant t n'était pas expliquée par ce même statut en $t - 1$ et ne pouvait donc être estimée par un modèle de Markov.

Le Tableau 13. Tableau des probabilités γ de se reproduire à l'instant t selon le statut reproducteur des individus à l'instant $t-1$, pour la population de contrôle et la population introduite à un intervalle de temps intra-annuel. Chacune des valeurs est accompagnée de ses intervalles de confiance à 95%. Tableau 13 reprend les valeurs de la probabilité γ (de participer à la reproduction) en fonction du statut reproducteur des individus à l'instant $t-1$ dans les deux populations. Une échelle intra-annuelle est choisie dans ce tableau ce qui signifie que les instants $t-1$ et t représentent des sessions de recensements successives au cours de la même année de suivi. Les chiffres indiquent que les individus qui se trouvent en $t-1$ dans une mare de reproduction ont une plus grande probabilité de s'y retrouver à nouveau à l'instant t , et cela dans les deux populations.

Tableau 13. Tableau des probabilités γ de se reproduire à l'instant t selon le statut reproducteur des individus à l'instant $t-1$, pour la population de contrôle et la population introduite à un intervalle de temps intra-annuel. Chacune des valeurs est accompagnée de ses intervalles de confiance à 95%.

Population	Individu reproducteur (Ab) à l'instant $t-1$		Individu non reproducteur (Anb) à l'instant $t-1$	
	Probabilité γ	95% CI	Probabilité γ	95% CI
Contrôle	0.80	0.75-0.84	0.06	0.03-0.12
Introduite	0.70	0.61-0.78	0.14	0.10-0.18

À un pas de temps interannuel, les mêmes constatations sont faites dans le Tableau 14, mais de manière moins marquée. Les individus qui ne participaient pas à la reproduction en $t-1$ sont moins souvent retrouvés dans les mares de reproduction l'année suivante (en t) que ceux qui s'y trouvaient déjà.

Tableau 14. Tableau des probabilités γ de se reproduire à l'instant t selon le statut reproducteur des individus à l'instant $t-1$, pour la population de contrôle et la population introduite à un intervalle de temps interannuel. Chacune des valeurs est accompagnée de ses intervalles de confiance à 95%.

Population	Individu reproducteur (Ab) à l'instant $t-1$		Individu non reproducteur (Anb) à l'instant $t-1$	
	Probabilité γ	95% CI	Probabilité γ	95% CI
Contrôle	0.64	0.59-0.69	0.39	0.30-0.49
Introduite	0.21	0.11-0.34	0.13	0.06-0.27

D. Estimation de la survie âge-dépendante des individus introduits et nés sur place dans la population de Marche-en-Famenne

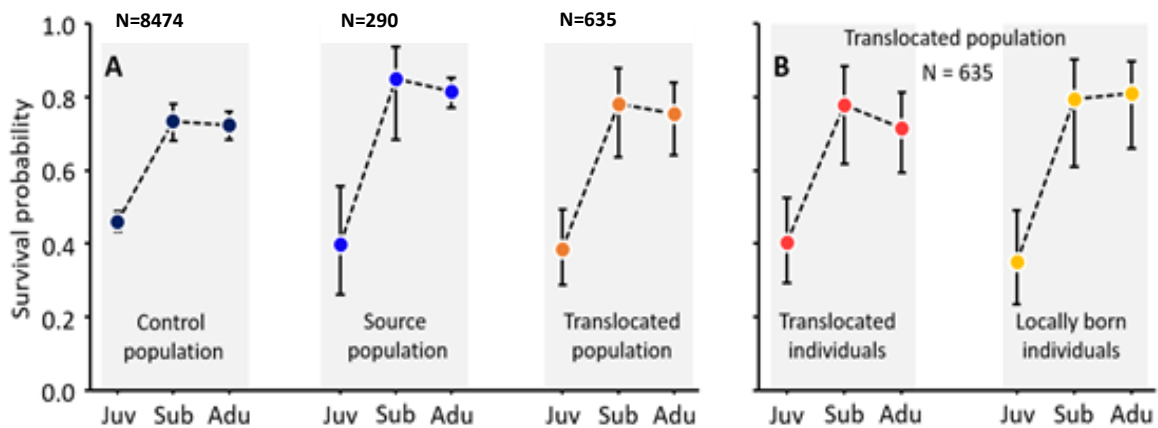


Figure 15. La partie B représente l'estimation de la probabilité de survie (en ordonnées) pour les individus introduits (points rouge) et les individus nés localement (point jaune) en fonction de la classe d'âge, représentée en abscisse. Chaque probabilité est accompagnée de son intervalle de confiance à 95%. En A, les résultats obtenus grâce au premier modèle (cumul des individus introduits et nés sur place pour la population réintroduite) sont joints pour permettre les comparaisons. Le nombre d'individus identifiés (donc capturés au moins une fois) est également indiqué (N).

La Figure 15 reprend l'évolution du taux de survie de la population de Marche-en-Famenne en fonction de la classe d'âge et selon qu'ils soient nés de manière naturelle dans le camp ou réintroduits. Ces deux estimations ont des patrons plutôt semblables entre elles et aux trois estimations précédentes. Une augmentation importante de la probabilité est à nouveau observée lors du passage du stade juvénile au stade subadulte.

Globalement, les individus réintroduits ne semblent pas présenter une mortalité plus importante. Seul le stade adulte voit sa survie diminuer par rapport aux individus nés localement.

E. Graphe paysager

Dans la Figure 16, une représentation des distances potentielles de dispersion du sonneur à ventre jaune est fournie. Les zones jaunes autour de chaque mare correspondent aux distances dont le coût est inférieur ou égal à un déplacement de 250 mètres ou moins en milieu forestier. Le coût attribué pour la traversée d'une cellule du raster (d'une résolution de deux mètres) appartenant au milieu forestier étant de 8, ces déplacements ont donc un coût maximal de 1000. Deux mares se trouvant dans la même matrice jaune sont donc éloignées d'une distance maximale de 500 mètres. Les zones orange et rouges ont été déterminées via le même procédé mais avec des distances de coût de 2000 (donc 500 mètres en milieu forestier) et de 4000 (1 km en milieu forestier). Deux mares reliées par une matrice orange se trouvent donc éloignées d'une distance maximale de 1 km. Dans le cas d'une matrice rouge la distance entre les mares est de 2 km ou moins.

Le Tank Track agit comme une barrière au déplacement sur l'ensemble de sa longueur tandis que les autres routes peuvent être traversées par les sonneurs à ventre jaune mais seulement à un coût élevé.

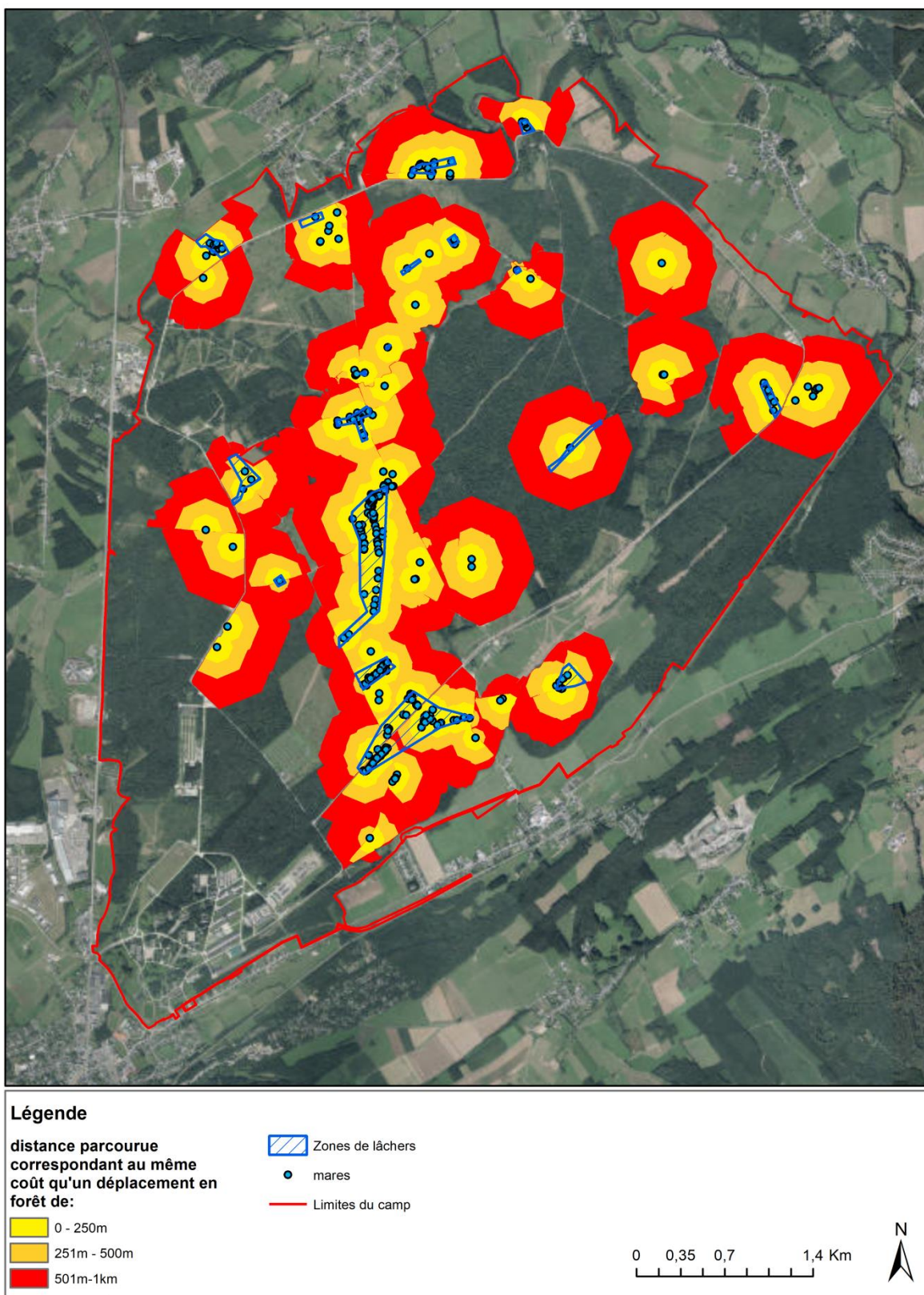


Figure 16. Carte du camp militaire de Marche-en-Famenne. Elle donne une représentation des distances pouvant être parcourues par les sonneurs, à partir des mares de recensement et de lâchers, en fonction du coût de déplacement au travers du milieu. Les surfaces jaunes correspondent aux distances présentant le même coût qu'un déplacement en forêt de 0 à 250 mètres, les zones orange de 251 à 500 mètres et les zones rouges de 501 à 1000 mètres. Les points bleus sont les mares de captures et de lâchers, les zones hachurées des polygones convexes correspondant aux différentes zones de lâchers. Les limites du camp sont représentées par une ligne rouge.

Dans le graphique de la Figure 17, le nombre d'individus en fonction de la distance qu'ils parcourent entre deux captures est représenté. Les distances inférieures à 20 mètres sont considérées comme des déplacements nuls. Sans ces valeurs, la médiane des déplacements est de 36 mètres et 92% des trajets parcourus sont inférieurs à 500 mètres. La majorité des sonneurs à ventre jaune effectuent de faibles déplacements, inférieurs à 100 mètres. C'est-à-dire que les animaux restent préférentiellement dans les zones jaunes de la Figure 16.

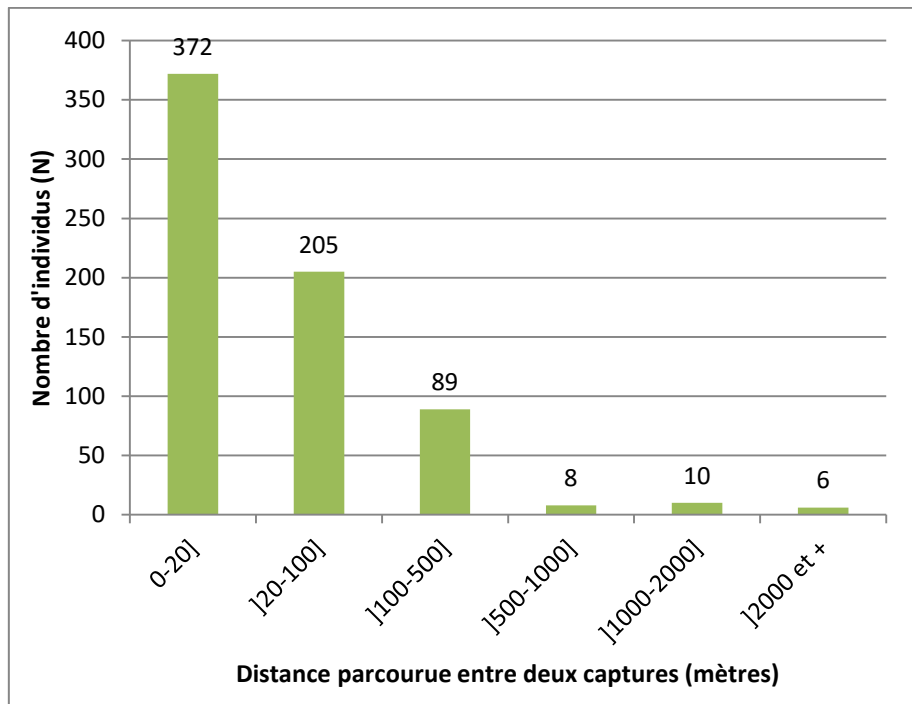


Figure 17. Graphique du nombre d'individus en fonction de la distance parcourue entre deux captures dans la population introduite

6. Discussion

A. Les recensements de CMR

La période d'étude s'est terminée à l'année 2016 pour l'estimation des taux de survie alors que d'autres sessions de capture ont eu lieu les années suivantes, dans les trois populations. Cette limitation de la période d'étude est contrainte par la population introduite de Marche-en-Famenne pour laquelle la précision des identifications avec le programme Wild-ID s'est vue diminuer durant l'analyse des photos de 2016. En effet, à plusieurs reprises des individus présentant un patron particulièrement reconnaissable ont été identifiés à l'œil nu mais pas par le programme, ce qui laisse supposer que d'autres erreurs de faux négatifs peuvent être présentes. Ce type d'erreur est cité dans la littérature et serait dû à l'augmentation du nombre de photos à traiter (Caorsi et al., 2012; Matthé et al., 2017). Dès lors, pour ne pas biaiser les résultats, l'identification a été arrêtée après l'année 2016 pour cette population. Des erreurs du type faux négatif entraînent la création de nouveaux individus en réalité déjà existants dans la base de données et la diminution du taux de capture lors des analyses (Hastings et al., 2008). Afin de limiter ces erreurs, l'ensemble des photos de référence des individus a été analysé une seconde fois au travers d'une base de données divisée en deux pour réduire de moitié le nombre total de photos à trier par le programme lors des analyses. Le désavantage de cette seconde analyse est le doublement du temps de travail car les photos à identifier doivent être passées dans deux bases de données, donc être analysées deux fois.

Pour les prochaines études faites par Natagora sur la population, l'utilisation du programme ExtractCompare a été évoquée dans le but de nettoyer le jeu de données avant de faire des analyses.

La fin de la période d'étude a été calquée sur celle de Marche pour les deux autres populations, dans le but d'obtenir une période d'étude et des résultats comparables dans le temps.

I. Le résultat des captures

Tout d'abord, et pour les trois populations, la part échantillonnée est relativement importante avec 8474 individus identifiés à Verdun, 635 à Marche et 290 (305 jusqu'en 2018) pour la vallée de l'Ourthe.

Il est observable dans les tableaux 6 et 8 que le nombre d'individus capturés varie d'une année à l'autre mais également d'une journée de recensement à l'autre. Le nombre d'animaux détectés est bien sûr fonction de la taille réelle de la population mais aussi du taux de capture, comme l'indique l'Équation 2. Dans des conditions idéales, le taux de capture tend vers une valeur constante afin que le nombre d'animaux marqués soit proportionnel à la taille de la population. Cependant, cette hypothèse est rarement, voir jamais, rencontrée sur le terrain étant donné que dans des conditions réelles, plusieurs facteurs modifient la probabilité de détection (Dodd et al., 2012; Schmidt et al., 2013). Tout d'abord, les individus ne sont pas détectables toute l'année. Chez les amphibiens, la période la plus propice est celle de la reproduction car une fois dans leur habitat terrestre, il est difficile de les repérer (ONF-MEDDE, 2016). De même, des fluctuations sont aussi visibles au cours de la saison avec des mâles arrivant souvent plus tôt dans les mares de reproduction que les femelles et les immatures (Di Cerbo & Biancardi, 2004). Aussi, les conditions climatiques sont imprévisibles et peuvent entraîner de fortes modifications du taux de captures avec notamment la fluctuation des ressources en eau disponibles (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2009; Dodd et al., 2012). Cette année 2018 est un bon exemple de ce phénomène, la longue vague de chaleur (qui s'étend de début juin à mi-août) a asséché la majorité des points d'eau du camp et réduit fortement les sites sur

lesquels les bénévoles recensent habituellement le sonneur à ventre jaune. Ce phénomène entraîne donc une baisse de la détection mais également une forte mortalité des pontes et des têtards qui impactera le nombre de juvéniles l'année prochaine (Cayuela et al., 2016a). L'espèce a néanmoins l'avantage d'être itéropare, ce qui lui permettra de se reproduire les années suivantes et de réduire les impacts des années défavorables sur la reproduction (Cayuela et al., 2014).

Aussi, dans cette étude, l'effort de capture n'est pas constant dans le temps. Pour la population de Marche-en-Famenne, le nombre de journées de recensement varie entre quatre et douze tandis qu'une à six journées de captures ont été organisées dans la vallée de l'Ourthe. Dans le cas où le nombre de sessions tombe à deux, il devient difficile d'obtenir des résultats. En plus de limiter les chances de détecter certains individus par la réduction du temps consacré à la recherche, la période à laquelle ces quelques sessions sont placées va également influencer les résultats obtenus au vu des facteurs expliqués ci-dessus. Si une seule session est menée, il n'est tout simplement pas possible d'évaluer la taille de la population car la probabilité de capture ne peut pas être évaluée (Équation 2). Dans la littérature, le nombre d'occasions de capture doit généralement être au minimum de trois et ces occasions doivent être réparties sur l'ensemble de la période de présence des sonneurs à l'eau (ONF-MEDDE, 2016; Sutherland, 2006).

La population introduite de Marche-en-Famenne

Avec les années, la tendance générale qui ressort du tableau 6 est l'accroissement, que ce soit au niveau du nombre total de captures et recaptures ou de nouveaux individus identifiés. L'année 2015 présente des chiffres un peu inférieurs, plusieurs hypothèses peuvent l'expliquer. Tout d'abord, elle ne présente que quatre jours de recensements. Également, cette année a connu de fortes chaleurs et peu de précipitation au début de l'été, ce qui a pu assécher certaines ornières et de ce fait, réduire le nombre d'individus observables durant les sessions (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2009; Dodd et al., 2012). Enfin, en août, l'une des sessions s'est déroulée sous la pluie par temps frais, des conditions qui ne sont pas optimales pour la capture du sonneur (Hartel et al., 2007; Pichenot, 2008). L'année 2016, elle, présente un grand nombre de nouveaux individus. Cette information est cependant à relativiser car des erreurs de faux négatifs sont susceptibles d'être encore présentes dans le jeu de données et de gonfler le nombre d'individus différents identifiés sur le site. Aussi, ce chiffre est peut-être le résultat du peu de nouveaux individus détectés l'année précédente. Une partie des nouveaux individus de 2016 serait donc simplement des individus de 2015 non capturés.

Au niveau des captures par stade, les adultes représentent approximativement 50% des animaux capturés ou recapturés tandis que les juvéniles et subadultes se partagent presque équitablement les cinquante autres pourcents. Le sonneur étant une espèce longévive qui peut vivre facilement plus de dix ans dans la nature, le nombre d'adultes devrait s'accroître pendant un certain temps jusqu'à arriver à la fin de la durée de vie des premiers adultes de la population (Jacob et al., 2007; Mirabile et al., 2009). Les effectifs devraient ensuite se stabiliser, le recrutement de nouveaux adultes compensant leur mortalité.

Un taux de mortalité important est supposé durant la métamorphose et le premier hiver. Au total, plusieurs milliers de têtards sont relâchés dans le camp mais moins d'une centaine de juvéniles sont recapturés l'année suivant leur introduction sur le site. Des constatations similaires sont faites dans la littérature et les causes de cette mortalité sont souvent multiples et mal identifiées (Parlato & Armstrong, 2013; Vonesh & De la Cruz, 2002).

La population source de la vallée de l'Ourthe

Dans les captures du site de la vallée de l'Ourthe, une forte diminution est perçue à partir de 2015. A première vue, ces résultats pourraient sembler corrélés à la réduction de l'effort d'échantillonnage car les nombres de jours de recensement ne sont que de un en 2015 et deux en 2016. Cependant, l'année 2014 n'avait aussi été échantillonnée que durant deux journées et le total de ses captures est bien plus élevé. Aussi, les années 2017 et 2018 ont été évaluées afin de connaître la tendance après 2016 et celle-ci n'est pas meilleure. Pour l'année 2018, il ne faut pas se fier aux 130 captures et recaptures qui ont eu lieu car en réalité seuls 38 individus différents ont été détectés sur six journées de capture.

Dès la première année de recensement, le nombre d'adultes dans les captures est élevé car la population est déjà en place depuis près de 20 ans dans la carrière. Cette classe d'âge représente à elle seule 81 % des captures et recaptures sur le site. Les juvéniles et subadultes correspondent quant à eux à 8% et 11% du total des captures et recaptures respectivement. A partir de 2015, les captures chutent drastiquement et cela dans les trois classes ontogénétiques, puis restent faibles jusqu'à maintenant. Néanmoins, une légère hausse du nombre de juvéniles est visible en 2018 et renseigne sur l'existence actuelle de reproduction naturelle.

Cette soudaine régression n'est à ce jour toujours pas expliquée et de nombreuses théories ont été évoquées. Par exemple, les différents prélèvements dans la population suite à de multiples projets (le projet de Marche-en-Famenne, un projet au Grand-Duché du Luxembourg et certains individus en élevage à Pairi Daïza pour de futures réintroductions) pourraient avoir fragilisé la structure de la population. Aussi, l'hypothèse de vol d'individus par des personnes ayant réussi à trouver le site a été avancée. Un point à prendre en considération est toutefois que la situation de la population n'a pas l'air de s'être améliorée depuis quatre ans, ce qui laisse à penser que le ou les facteurs impactant les effectifs sont toujours existants. La présence de tritons dans les mares pourrait expliquer la mortalité des jeunes stades de l'espèce et donc le peu de juvéniles capturés mais elle n'expliquerait pas la disparition de nombreux adultes.

II. L'estimation des effectifs

Deux modèles différents ont été utilisés lors de l'estimation des effectifs des deux populations. Le premier est le modèle $M(t)$ qui permet de prendre en compte la variabilité du taux de capture entre les sessions de recensement. Les facteurs qui peuvent entraîner cette variabilité ont été abordés précédemment. Le second, qui a été utilisé une fois dans la population de Marche-en-Famenne en 2015, est $M(h)$ et il tient compte de la variabilité du taux de capture entre les individus pour faire ces estimations.

L'utilisation du programme CAPTURE et de modèles de populations closes entraînent le respect d'hypothèses assez fortes sur la population. Néanmoins, l'utilisation de modèles ouverts est complexe et demande de faire des hypothèses toutes aussi fortes avec des taux de naissance, mortalité, immigration et émigration supposés constants (Besnard & Duguet, 2012). L'emploi de modèles de populations fermées permet donc de donner une idée de l'évolution de la taille de la population, et de faire apparaître des tendances dans les effectifs. Il faut cependant garder en tête lors de l'interprétation de ces résultats qu'ils négligent de nombreuses variables pourtant présentes sur le terrain.

Aussi, un point qui peut être discuté est l'utilisation de plusieurs modèles pour l'estimation des effectifs. L'utilisation de l'option « Appropriate » permet au programme de désigner à l'utilisateur le modèle le plus adéquat pour le jeu de données. Dans cette étude, la structure des données varie beaucoup d'une année à l'autre (nombre de jours de recensement, d'individus capturés) et les biais d'échantillonnage ne sont pas constants. Dans le cas d'une présélection du modèle, ces fluctuations vont affecter sa capacité à détecter le type de variabilité présent dans le jeu de données (Cayuela, 2018). Pour limiter ces biais, qui ne peuvent de toute façon pas être entièrement évités, l'adéquation d'un modèle avec chaque année a donc été adoptée.

Pour la population réintroduite de Marche-en-Famenne, comme le laissait penser le nombre de captures, la population est en expansion démographique. Un accroissement plus fort est visible à partir de 2013, soit cinq ans après les premières réintroductions sur le site. Une telle croissance montre bien que l'espèce s'est bien adaptée à son milieu et que des reproductions naturelles sont largement présentes car malgré la fin des lâchers en 2014, la population continue de s'accroître et des juvéniles sont observés en 2015 et 2016. Il reste toutefois à vérifier, grâce à l'estimation des taux de survie, que les individus nés dans le camp ont une probabilité de survie suffisante pour permettre la viabilité de l'espèce sur le site à long terme.

Dans la population source, trois années n'ont pas pu être étudiées à cause du manque de journées de recensement. Afin de permettre une estimation de la tendance des effectifs, les années 2017 et 2018 ont été ajoutées aux analyses. La régression est très marquée, la population a perdu entre la moitié et les trois quart de ses effectifs en quelques années et la situation n'a pas l'air de s'arranger avec le temps. Malgré un effort d'échantillonnage plus élevé en 2018 et donc une plus grande précision de l'estimation, les effectifs estimés ne sont pas rassurants car la population semble avoir du mal à se rétablir à son niveau antérieur. Un suivi attentif dans les années à venir est nécessaire afin de détecter une éventuelle amélioration ou de prévoir une gestion du milieu différente afin de favoriser le rétablissement de l'espèce sur le site.

III. Estimations des paramètres démographiques et comparaison entre les trois populations

Tout d'abord, dans les trois populations, la survie augmente avec l'âge. D'abord de manière très nette entre le stade juvénile et subadulte puis reste relativement stable entre les deux classes d'âge suivantes. Les mêmes types de patrons ont été observés en France dans plusieurs populations (Cayuela et al., 2016b). L'amélioration des chances de survie avec l'âge et donc la taille des individus a été plusieurs fois corroborée dans la littérature. Une taille plus importante entraîne une fitness plus élevée et réduit les risques de dessiccation que rencontrent les individus plus jeunes (Altwegg & Reyer, 2003; Cayuela et al., 2016c). Ces résultats corréler les stratégies utilisées par les organismes itéropares (tels que le sonneur à ventre jaune) qui favorisent une longue durée de vie des adultes pour être capable d'attendre des conditions favorables pour la reproduction (Cayuela et al., 2016b; Schmidt, Hödl, & Schaub, 2012). Aussi, les valeurs de survie pour les trois classes ontogénétiques sont du même ordre de grandeur dans les trois populations. La survie des individus dans le camp est donc semblable à celle d'une population qui n'a jamais été déplacée et qui se porte bien.

Les résultats obtenus pour la population source sont assez étonnants étant donné que les effectifs et les captures sont en fortes régressions depuis 2015. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce résultat. Tout d'abord, la baisse du taux de survie n'est pas détectée par le modèle car la

période temporelle étudiée est écourtée, les années 2017 et 2018 n'étant pas étudiées dans le modèle. Les individus qui ne sont pas capturés en 2015 et 2016 seraient donc considérés comme ne participant simplement pas à la reproduction durant ces années ou comme n'étant pas capturés dû à une réduction du taux de capture (moins de sessions de capture pour ces deux années). Autrement, ces résultats peuvent informer que le problème rencontré par la population ne vient pas du taux de survie des adultes mais plutôt du recrutement de nouveaux individus. La natalité ne compenserait plus la mortalité et donc les effectifs diminueraient.

IV. Estimations des paramètres démographiques et comparaison entre les individus nés localement et introduits dans le camp de Marche

Le patron général de l'évolution de la survie entre les différents stades pour les individus au statut d'origine « nés localement » et « introduit » reste assez semblable à ceux précédemment évalués. La comparaison des valeurs de survies entre les sonneurs à ventre jaune au statut d'origine différent montre que pour les deux premiers stades ontogénétiques les individus ont des valeurs de survie proches. Pour les adultes, la survie chute légèrement chez les introduits mais en prenant en compte les valeurs d'intervalles de confiance de l'estimation, celle-ci comprend la valeur des individus nés localement.

Ces résultats démontrent que les individus introduits tout comme leurs descendants se sont bien adaptés au milieu. Provenant au départ d'une ancienne carrière boisée accueillant des mares artificielles, les individus ont dû s'acclimater à un environnement moins escarpé composé d'une mosaïque de forêts et de milieux ouverts, traversés par de nombreux chemins, où les points d'eau majoritaires sont des ornières formées par le passage de véhicules. Pour beaucoup d'espèces, les premières années sur le site de réintroduction entraînent des mortalités importantes (Parlato & Armstrong, 2013; Roe, Frank, Gibson, Attum, & Kingsbury, 2010).

Plusieurs hypothèses peuvent être soulevées pour expliquer une acclimatation aussi rapide des individus. Tout d'abord, c'est une espèce considérée comme pionnière qui utilise une grande variété d'habitats et fréquente des points d'eau temporaires souvent perturbés. Sa capacité d'adaptation est donc naturellement élevée (Barandun & Reyer, 1997; Canessa et al., 2013; Chemin, 2011; Martin et al., 2001). Comme cité précédemment, une mortalité importante est supposée avant d'atteindre le stade juvénile. Dès lors, la sélection naturelle des individus les mieux adaptés au milieu s'est peut-être faite avant le stade juvénile. Ce type de mortalité n'est pas repris dans le modèle utilisé pour les analyses mais est considéré comme élevé dans d'autres études (Vonesh & De la Cruz, 2002; Werner, 1986).

Pour considérer une translocation comme réussie, la population nouvellement installée doit être viable et assurer la pérennité de l'espèce dans le temps de manière autonome. La mortalité des adultes nécessite donc d'être compensée par la survie des jeunes individus (Germano & Bishop, 2008; Jule, Leaver, & Lea, 2008). Pour évaluer cela, la population doit être suivie durant une période assez longue pour permettre à une génération d'être remplacée par ses descendants (Germano & Bishop, 2008; Whiteside, Sage, & Madden, 2015). Le sonneur à ventre jaune est une espèce longévive qui vit en moyenne plus de dix ans dans la nature, les suivis devront donc porter sur au moins une dizaine d'années à partir de la naissance des premiers individus nés sur place. Toutefois, les résultats actuels montrent une population en pleine croissance avec des individus nés dans le camp possédant des taux de survie similaires à ceux d'autres populations limitrophes. Jusqu'à

maintenant, la translocation peut donc être considérée comme une réussite et donne de bons espoirs quant à son succès sur le long terme.

V. Critiques de la méthode d'inventaire

La mise en place et le suivi sur le terrain d'une méthodologie permet de standardiser la prise de données pour réduire la variabilité du taux de capture tout en maximisant la détection des individus (Schmidt, 2005). Dans les deux populations de *B. variegata* suivies en Wallonie, la méthode de capture utilisée est la capture à la main ou au filet. Cette espèce est facile à attraper car la plupart des individus sont peu craintifs et se trouvent dans des points d'eau de petites dimensions, facilement accessibles (Cayuela et al., 2016c; Pichenot, 2008). La capture directe des individus a un avantage particulièrement important dans le suivi des sites car elle ne demande pas de revenir à plusieurs reprises sur les lieux, ce qu'oblige le piégeage. Le camp militaire est une zone fermée au public dont l'accès est donc restrictif.

Pour tirer avantage du regroupement des sonneurs à ventre jaune dans les points d'eau lors de la saison de reproduction, la période de suivi s'étend de début avril à fin septembre (Cayuela et al., 2014; Jacob et al., 2007). Les individus sortent plus précocement dans la population de la vallée de l'Ourthe, pour celle de Marche les suivis ne commencent qu'à partir de fin juin.

Les sessions de capture sont préférentiellement organisées lors des journées ensoleillées qui suivent des précipitations afin de favoriser la détection d'animaux. En effet, ces conditions assurent au sonneur à ventre jaune de rencontrer des températures élevées et un niveau d'eau suffisant dans les ornières pour maximiser la survie de leur progéniture (Cayuela et al., 2014; Di Cerbo & Biancardi, 2004; Hartel et al., 2007). Cependant, la sélection à l'avance des journées de recensement dans le cas de la population introduite entraîne la variabilité du taux de capture car les conditions environnementales varient souvent d'une session à l'autre. Sur ce site, il est toutefois difficile de faire autrement vu les conditions particulières de localisation de la population. Pour les autres populations, dont celles en projet actuellement, la date de recensement est un critère auquel il faut faire attention car elle permet de standardiser la méthode et cela de manière assez simple (ONF-MEDDE, 2016).

Lors de la capture, la conservation des individus dans des seaux jusqu'à la prise de données (taille, sexage, photo) de l'ensemble des individus d'une zone permet assez simplement de réduire les doubles comptages. L'utilisation de boîtiers CD pour prendre les photos des patrons ventraux standardise également les images et permet une comparaison plus aisée. Dans le cas où l'observateur prend plusieurs photos de chaque patron, la qualité des clichés est souvent supérieure tant du point de vue du positionnement de l'animal que de la qualité de l'image car une sélection peut être faite. En effet, les animaux bougent dans le boîtier ce qui peut déformer le patron et compliquer l'identification.

Du point de vue de l'étendue du site, dans la population de la vallée de l'Ourthe, l'ensemble peut être parcouru en une journée ou en quelques heures selon les effectifs rencontrés. De plus, les mares sont fixes et donc toutes inventoriées à chaque passage. Dans le camp militaire, la plaine d'exercice est subdivisée en plusieurs zones de recensement. Chacune d'elle est attribuée à un groupe de bénévoles qui l'arpentent durant une après-midi à la recherche de points d'eau. Cette méthode permet de couvrir une superficie maximale en un temps minimum. Aussi, tous les points d'eau rencontrés sont observés pour détecter la présence potentielle de l'espèce. Il arrive cependant que

l'ensemble des points d'eau ne soient pas recensés durant les périodes humides car des mares temporaires peuvent potentiellement se former en chaque point du camp.

La participation de bénévoles est indispensable dans le cadre des recensements au sein du site de la population introduite. Ils réduisent considérablement le temps de travail en écourtant à une journée le temps nécessaire pour l'inventaire. Cela est bien mieux que d'étaler un recensement sur plusieurs jours durant lesquels les individus peuvent se déplacer et les conditions climatiques changer, entraînant une variabilité du taux de capture entre les jours (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2009). Le recours à des bénévoles a toutefois des désavantages car certains ne parcourent pas l'ensemble de la zone et se restreignent à visiter seulement les mares où le sonneur a été retrouvé les sessions précédentes. Pour les photos, la qualité est également très variable d'un opérateur à l'autre ce qui rend le travail d'identification plus compliqué et réduit les performances du programme Wild-ID (Annexe avec des photos de mauvaises qualités). Aussi, certaines personnes observent pour la première fois des sonneurs et savent difficilement évaluer le stade ou le sexe des individus, menant parfois à des erreurs.

B. Graphe paysager

L'évolution de la capacité de dispersion attribuée au sonneur dans la Figure 16 montre bien que celle-ci a une grande influence sur la connexion des mares entre elles. Dans le cas où le déplacement possède un coût maximal de 1000 (zones jaunes), beaucoup de mares se voient isolées dans la matrice paysagère ou forment de petits groupes autour des zones de lâchers. Quand le coût maximal de déplacement est estimé à 2000 (ajout des zones orange) les mares deviennent beaucoup plus connectées. Un grand corridor peut être potentiellement présent entre le nord et le sud du camp, entrecoupé à ses extrémités par la présence du Tank Track. Enfin, quand la capacité de déplacement des individus correspond à une distance de coût de 4000 (ajout des zones rouges) l'ensemble des mares sont connectées à l'exception des points d'eau situés à l'extérieure du Tank Track, des mares du côté Est et une au Sud-Ouest.

Quelle que soit la capacité maximale de déplacement attribuée à l'espèce, le Tank Track représente à chaque fois une barrière infranchissable pour la dispersion du sonneur. De manière générale, les routes ont un effet négatif sur les populations d'amphibiens. Elles causent tout d'abord une mortalité directe en cas de collision entre l'animal et un véhicule (Cayuela et al., à paraître; Herrmann et al., 2005). Mais aussi, l'absence de végétation augmente les risques de prédation et de dessiccation cutanée lors de la traversée (Cline & Hunter, 2014). Le coût de la traversée est donc très élevé et peut entraîner des comportements d'évitement, les bénéfices de la traversée étant inférieurs aux coûts. Les autres routes (bétonnées, asphaltées ou empierrées) ne semblent pas agir comme des barrières mais plutôt comme des freins au déplacement. Ces routes peuvent être franchies mais majoritairement dans l'hypothèse de la capacité de déplacement maximale la plus élevée. Une caractéristique qui pourrait réduire l'impact des routes au sein du camp militaire comparativement au réseau routier extérieur est que le trafic y est beaucoup moins dense.

Sur base des indications fournies par le graphique de la Figure 17, une tendance marquée de faibles déplacements est visible et confirmée par la valeur de la médiane. La majorité des individus ne se déplacent pas ou de moins de vingt mètres entre deux captures. Seuls quelques individus entreprennent des déplacements plus conséquents. L'observation détaillée des données montre que la majorité des déplacements supérieurs à 1 km ont été réalisés en quelques jours (parfois un

seul). De plus, la plupart de ces longs déplacements ont eu lieu en 2013, lors de mêmes journées de recensement. Ces données aberrantes sont donc plus que probablement issues d'erreurs de localisation.

En comparaison des valeurs obtenues dans la Figure 17, il est possible d'estimer que les déplacements principaux au sein du camp sont limités aux zones cartographiées en jaune et oranges dans la Figure 16. Les animaux se sont peu déplacés depuis leur réintroduction dans le milieu et restent dans les alentours de zones de relâchers.

Les chiffres retrouvés dans la littérature sur les distances de déplacements corroborent ceux obtenus dans la population de Marche-en-Famenne. Les déplacements majoritaires se situeraient entre 20 mètres et 200 mètres tandis que des déplacements plus longs, s'apparentant à une sorte de dispersion, se feraient sur des distances comprises entre 450 et 700 mètres (Beshkov & Jameson, 1980; Cayuela et al., à paraître; Hartel, 2008). Les faibles déplacements retrouvés peuvent aussi étayer la fidélité des individus à leur site de reproduction. Ce comportement permet aux individus de tirer avantage d'un point d'eau qu'ils savent favorable pour la reproduction et qui reste stable dans le temps (dont le niveau d'eau reste suffisant durant une longue période) plutôt que de rechercher un nouveau site chaque année (Barandun & Reyer, 1998; Semlitsch, 2008). Ce type de comportement est bien sûr dépendant des conditions environnementales. Lorsqu'un site présente une grande variabilité au niveau des points d'eau ou lors des années de sécheresse, les déplacements peuvent se voir allongés par la recherche de ressources en eau suffisantes (Barandun & Reyer, 1998; Pichenot, 2008).

7. Conclusion

L'objectif principal de ce travail était d'évaluer le statut actuel de l'espèce *Bombina variegata* en Wallonie au travers de l'étude des deux sites suivis dans cette région : un localisé dans la vallée de l'Ourthe et l'autre au sein du Camp Roi Albert.

Pour le premier, l'évolution des effectifs montre une chute démographique importante et qui ne présente pas d'amélioration jusqu'à ce jour. Ses causes restent inexpliquées et semblent toucher l'ensemble des classes d'âge mais principalement les juvéniles et les subadultes. Si les taux de survie par stade estimés (qui sont actuellement similaires à ceux d'autres populations limitrophes) restent stables dans le futur, il est probable qu'une amélioration soit visible dans les années à venir. Cependant, sa situation reste préoccupante et nécessite d'être suivie.

Pour le second site, une étude plus approfondie a été menée afin d'évaluer le succès de la réintroduction commencée il y a 10 ans. Les effectifs sont en plein accroissement et ont pratiquement triplé en quatre ans. Les taux de survies des classes ontogénétiques des individus nés localement et réintroduits sont semblables entre eux et par rapport à ceux retrouvés dans d'autres populations de l'Ouest de l'Europe. Les individus réintroduits ne semblent donc pas atteints de mortalité particulièrement importante par rapport à leurs descendants ce qui traduit une bonne adaptation au milieu. Pour considérer cette réintroduction comme un succès, il doit être démontré que la population se maintient dans le temps de manière autonome, l'arrivée de juvéniles comblant les mortalités adultes. Jusqu'en 2016, la réintroduction peut donc être considérée comme une réussite mais pour parler de succès, une échelle de temps plus importante devra être étudiée. Pour cela, le suivi doit être au moins aussi long que la durée de vie moyenne des individus afin de vérifier que l'ensemble des individus introduits se font bien remplacer par des individus nés localement.

Une modélisation du réseau de mares a également été menée. Elle prend en compte les caractéristiques du milieu impactant le déplacement des animaux mais aussi la capacité maximale de déplacement des individus. Elle montre un grand couloir dans lequel les animaux peuvent migrer de l'extrémité Nord à l'extrémité Sud du camp et des mares plus isolées sur les côtés Ouest et Est, le tout entrecoupé par le Tank Track qui forme une barrière potentielle pour le sonneur à ventre jaune. La dispersion s'est principalement faite dans les alentours des zones de lâchers avec toutefois quelques événements de dispersion plus importants. Les distances parcourues entre les captures restent cependant faibles ce qui laisse supposer une certaine fidélité des individus pour leur site de reproduction.

L'ensemble des résultats confortent la bonne installation de l'espèce sur le site que ce soit au niveau démographique ou spatial. Différents facteurs favorisent le succès d'une réintroduction et ils sont souvent spécifiques à l'espèce cible. Dans ce programme, un milieu en adéquation avec la biologie de l'espèce a été choisi. Il présente de nombreuses mares et des perturbations suffisantes pour renouveler et maintenir les mares à un stade peu végétalisés et il est compris dans le réseau Natura 2000. Aussi, le milieu est peu anthropisé et permet donc des migrations au travers de la plaine. Enfin, un nombre important d'individus ont été relâchés permettant malgré la forte mortalité des stades aquatiques de parvenir à un nombre suffisant de métamorphosés.

8. Pistes d'amélioration

D'abord, pour optimiser la prise de données, l'utilisation de papier millimétré comme arrière-plan des photos permettrait de toujours être capable de mesurer la taille des individus (contrairement à ce qui arrive lorsque les bénévoles ne placent pas de latte sur la photo) et uniformiserait l'arrière-plan des images. Comme décrit dans l'analyse du programme Wild-ID, celui-ci compare l'entièreté des photos c'est-à-dire que des arrière-plans différents réduisent le taux de correspondance entre deux images même si celles-ci montrent le même patron ventral (Mettouris et al., 2016). Aussi, l'organisation d'un minimum de quatre sessions de recensement pour chaque population devrait être instaurée.

Ensuite, une fiche technique décrivant la méthode et la manière dont les données doivent être récoltées peut être mise en place. Elle permettrait à l'ensemble des bénévoles de se remémorer la méthodologie tout au long de la journée en cas d'hésitation. Elle expliquerait également la manière de reconnaître un mâle d'une femelle et comment distinguer les trois classes d'âge, tout cela illustré par des photos.

Depuis 2016, les chars à chenilles ne sont plus utilisés par l'armée belge dans le Camp Roi Albert. Jusqu'à maintenant, le nombre d'ornières ne semble pas affecté par ce changement car le passage de véhicules à roues par temps humide dans les chemins en terre en maintient un certain nombre. Cependant, vu le poids moins conséquent de ces véhicules, les ornières sont moins profondes. Le camp sert toutefois fréquemment pour des exercices d'unités de chars d'autres pays. Au vu des résultats obtenus dans ce travail, la population de sonneurs ne semble, à ce stade, pas impactée mais un suivi à plus long terme paraît néanmoins nécessaire. Aussi, d'autres espèces dépendantes de mares plus profondes (par exemple les tritons) pourraient se trouver affectées par ce changement (Jacob et al., 2007).

Un élément qui reste très méconnu chez *Bombina variegata* est le type d'habitat terrestre que l'espèce utilise durant l'hiver. Une étude intéressante consisterait à étudier par radio tracking quelques individus pour connaître leurs déplacements en dehors des périodes de reproduction. Ce type de suivi est aujourd'hui possible grâce à la forte miniaturisation des équipements qui peuvent être installés sur des individus de petites tailles (Naef-Daenzer, Früh, Stalder, Welti, & Weise, 2005; Rowley & Alford, 2007). Vu les difficultés d'accès au site, ce genre d'analyse ne pourrait toutefois pas être mené dans le camp militaire de Marche car elle demande un suivi régulier où l'opérateur se déplace dans le milieu avec une antenne pour repérer la localisation des individus marqués. Les populations en projet de réintroduction en Wallonie pourraient faire l'objet de ce genre d'étude, offrant des sites plus accessibles qu'une zone militaire. Également, ce protocole pourrait être implémenté au sein de la population de la vallée de l'Ourthe. Son plus gros défaut reste toutefois son coût élevé et son application ne pourrait se faire que sur des individus adultes car le poids du matériel ne peut pas dépasser 10% de la masse de l'animal (Rowley & Alford, 2007).

Annexes

Annexe 1 : Législation

Source : <http://biodiversite.wallonie.be/fr/accueil.html?IDC=6> consulté le 12/06/18

1. Convention internationale

Convention de Berne ou Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe.

Annexe II – Espèces de faune strictement protégées

Pour les espèces de faune figurant en annexe, il est interdit : «

- Toutes formes de capture intentionnelles, de détention ou de mise à mort intentionnelle ;
- La détérioration ou la destruction intentionnelles des sites de reproduction ou des aires de repos ;
- La perturbation intentionnelle de la faune sauvage, notamment durant la période de reproduction, de dépendance et d'hibernation, pour autant que la perturbation ait un effet significatif eu égard aux objectifs de la présente Convention ;
- La destruction ou le ramassage intentionnels des œufs dans la nature ou leur détention, même vides ;
- La détention et le commerce interne de ces animaux, vivants ou morts, y compris des animaux naturalisés, et de toute partie ou de tout produit, facilement identifiables, obtenus à partir de l'animal, lorsque cette mesure contribue à l'efficacité des dispositions du présent article. »

2. Directives européennes

Directive 92/45/CEE « habitats » concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages

Annexe II – Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation (ZSC).

Annexe IV – Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire qui nécessitent une protection stricte. La directive interdit : «

- Toute forme de capture ou de mise à mort intentionnelle de spécimens de ces espèces dans la nature ;
- La perturbation intentionnelle de ces espèces notamment durant la période de reproduction, de dépendance, d'hibernation et de migration ;
- La destruction ou le ramassage intentionnels des œufs dans la nature ;
- La détérioration ou la destruction des sites de reproduction ou des aires de repos. »

3. Législation régionale

Loi de la Conservation de la Nature – elle concerne la protection des espèces, sites et biotopes et prend en compte les Directives européennes et Convention internationales.

Cette espèce est mentionnée dans l'Annexe 2a du **décret du 6 décembre 2001** modifiant la **Loi du 12 juillet 1973** de la Conservation de la Nature qui indique (Article 2) que cette espèce est **intégralement protégée** (espèce strictement protégées en vertu de l'annexe IVa de la Directive 92/43/CEE et de l'annexe II de la Convention de Berne). Cette protection implique l'interdiction :

- 1° De capturer et de mettre à mort intentionnellement des spécimens de ces espèces dans la nature ;
- 2° de perturber intentionnellement ces espèces, notamment durant les périodes de reproduction, de dépendance, d'hibernation et de migration ;
- 3° de détruire ou de ramasser intentionnellement dans la nature ou de détenir des oeufs de ces espèces ;
- 4° de détériorer ou de détruire les sites de reproduction, les aires de repos ou tout habitat naturel où vivent ces espèces à un des stades de leur cycle biologique ;
- 5° de naturaliser, de collectionner ou de vendre les spécimens qui seraient trouvés blessés, malades ou morts ;
- 6° de détenir, transporter, échanger, vendre ou acheter, offrir aux fins de vente ou d'échange, céder à titre gratuit les spécimens de ces espèces prélevés dans la nature, y compris les animaux naturalisés, à l'exception de ceux qui auraient été prélevés légalement avant la date d'entrée en vigueur de la présente disposition ainsi qu'à l'exception de celles de ces opérations qui sont constitutives d'une importation, d'une exportation ou d'un transit d'espèces animales non indigènes et de leurs dépouilles ;
- 7° d'exposer dans des lieux publics les spécimens.

Les interdictions visées aux points 1°, 2°, 5°, 6° et 7° de l'alinéa précédent s'appliquent à tous les stades de la vie des espèces animales visées par le présent article, y compris les oeufs, nids ou parties de ceux-ci ou des spécimens ».

Des dérogations sont toutefois possibles et détaillées dans les **articles 5 et 5bis** de la loi de la Conservation de la Nature du 12 juillet 1973.

Bibliographie

- Altwegg, R., & Reyer, H. (2003). Patterns of Natural Selection on Size at Metamorphosis in Water Frogs. *Evolution*, 57(4), 872–882.
- Barandun, J., & Reyer, H.-U. (1998). Reproductive Ecology of *Bombina variegata*: Habitat Use. *Copeia*, 1998(2), 497. <https://doi.org/10.2307/1447450>
- Barandun, J., Reyer, H.-U., & Anholt, B. (1997). Reproductive ecology of *Bombina variegata*: aspects of life history. *Amphibia-Reptilia*, 18(4), 347–355. <https://doi.org/10.1163/156853897X00404>
- Barandun, J., & Reyer, H. U. (1997). Reproductive ecology of *Bombina variegata* : characterisation of spawning ponds. *Amphibia-Reptilia*, 18, 143–154.
- Barbieri, F., Bernini, F., Guarino, F. M., & Venchi, A. (2004). Distribution and conservation status of *Bombina variegata* in Italy (amphibia, bombinatoridae). *Italian Journal of Zoology*, 71(May), 83–90. <https://doi.org/10.1080/11250003.2004.9525541>
- Beebee, T. J. C. (2005). Conservation genetics of amphibians. *Heredity*, 95(6), 423–427. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800736>
- Beebee, T. J. C., & Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125(3), 271–285. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.009>
- Beshkov, V. A., & Jameson, D. L. (1980). Movement and Abundance of the Yellow-Bellied Toad *Bombina variegata*. *Herpetologica*, 36(4), 365–370.
- Besnard, A., & Duguet, M. (2012). *Etude des populations de sonneurs à ventre jaune en Alsace bossue*.
- Blaustein, A. R., & Kiesecker, J. M. (2002). Complexity in conservation : Lessons from the global decline of amphibian populations Complexity in conservation : lessons from the global. *Ecology Letters*, 5, 597–608. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00352.x>
- Bolger, D. T., Morrison, T. A., Vance, B., Lee, D., & Farid, H. (2012). A computer-assisted system for photographic mark-recapture analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 813–822. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00212.x>
- Bolger, D. T., Vance, B., Morrison, T. A., & Farid, H. (2011). Wild- - ID User Guide : Pattern Extraction and Matching Software for Computer- - Assisted Photographic Mark- -, 1–12.
- Boualit, L., Pichenot, J., Besnard, A., Helder, R., Joly, P., & Cayuela, H. (à paraître). Environmentally mediated reproductive success predicts breeding dispersal decisions in an early successional amphibian. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/349621>
- Bourguignon, D. (2015). *Protéger la biodiversité - La politique de l'Union et les accords internationaux* (Vol. 175). <https://doi.org/10.2861/772426>
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(2), 205–225. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (2016). Turnover Rates in Insular Biogeography : Effect of Immigration on Extinction. *Ecological Society of America Stable*, 58(2), 445–449.

- Buck, J. C., Scheessele, E. A., Relyea, R. A., & Blaustein, A. R. (2012). The effects of multiple stressors on wetland communities: Pesticides, pathogens and competing amphibians. *Freshwater Biology*, 57(1), 61–73. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02695.x>
- Bülbül, U., Kurnaz, M., Eroğlu, A. İ., Szymura, J. M., Koç, H., & Kutrup, B. (2016). First record of *Bombina variegata* (L., 1758) (Anura: Bombinatoridae) from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 40(4), 630–636. <https://doi.org/10.3906/zoo-1508-40>
- Canessa, S., Oneto, F., Ottonello, D., Arillo, A., & Salvidio, S. (2013). Land abandonment may reduce disturbance and affect the breeding sites of an Endangered amphibian in northern Italy. *Oryx*, 47(2), 280–287. <https://doi.org/10.1017/S0030605311001542>
- Caorsi, V. Z., Santos, R. R., & Grant, T. (2012). Clip or Snap? An Evaluation of Toe-Clipping and Photo-Identification Methods for Identifying Individual Southern Red-Bellied Toads, *Melanophryniscus cambaraensis*. *South American Journal of Herpetology*, 7(2), 79–84. <https://doi.org/10.2994/057.007.0210>
- Cayuela, H. (2018). *Communication personnelle*.
- Cayuela, H., Arsovski, D., Bonnaire, E., Duguet, R., Joly, P., & Besnard, A. (2016a). The impact of severe drought on survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian. *Ecosphere*, 7(2), 1–12. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1246>
- Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J. M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitaud, S., ... Besnard, A. (2016b). Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology*, 97(4), 980–991. <https://doi.org/10.1890/15-0693.1>
- Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J. M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitaud, S., ... Besnard, A. (2016c). Demographic responses to weather fluctuations are context dependent in a long-lived amphibian. *Global Change Biology*, 22(8), 2676–2687. <https://doi.org/10.1111/gcb.13290>
- Cayuela, H., Besnard, A., Bonnaire, E., Perret, H., Rivoalen, J., Miaud, C., & Joly, P. (2014). To breed or not to breed: Past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia*, 176(1), 107–116. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3003-x>
- Cayuela, H., Bonnaire, E., & Besnard, A. (à paraître). Toads and roads: transport infrastructure severely impacts dispersal regardless of life stage. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/349639>
- Cayuela, H., Boualit, L., Arsovski, D., Bonnaire, E., Pichenot, J., Bellec, A., ... Besnard, A. (2016d). Does habitat unpredictability promote the evolution of a colonizer syndrome in amphibian metapopulations? *Ecology*, 97(10), 2658–2670. <https://doi.org/10.1002/ecy.1489>
- Cayuela, H., Cheylan, M., & Joly, P. (2011). The best of a harsh lot in a specialized species: Breeding habitat use by the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) on rocky riverbanks. *Amphibia Reptilia*, 32(4), 533–539. <https://doi.org/10.1163/156853811X614461>
- Cayuela, H., Lambrey, J., Vacher, J. P., & Miaud, C. (2015). Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape. *Population Ecology*, 57(2), 433–443. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0483-4>
- Cayuela, H., Lengagne, T., Joly, P., & Léna, J. P. (2017a). Females trade off the uncertainty of breeding resource suitability with male quality during mate choice in an anuran. *Animal Behaviour*, 123, 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.11.002>

- Cayuela, H., Lengagne, T., Kaufmann, B., Joly, P., & Léna, J.-P. (2016e). Larval competition risk shapes male–male competition and mating behavior in an anuran. *Behavioral Ecology*, 1–8. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw100>
- Cayuela, H., Pradel, R., Joly, P., & Besnard, A. (2017b). Analysing movement behaviour and dynamic space-use strategies among habitats using multi-event capture-recapture modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(9), 1124–1132. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12717>
- Chao, A., Lee, S.-M., & Jeng, S.-L. (1992). Estimating Population Size for Capture-Recapture Data When Capture Probabilities Vary by Time and Individual Animal. *Biometrics*, 48(1), 201–216.
- Chelgren, N. D., Rosenberg, D. K., Heppell, S. S., & Gitelman, A. I. (2006). Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration. *Ecological Applications*, 16(1), 250–261.
- Chemin, S. (2011). *Plan national d'actions en faveur du sonneur à ventre jaune Bombina variegata 2011-2015*.
- Choquet, R., Rouan, L., & Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models. In Thomson, D. L. et al (eds), *Modeling demographic processes in marked populations*. Springer (pp. 845–865). <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8>
- Clauzel, C., Bannwarth, C., & Foltete, J. C. (2015). Integrating regional-scale connectivity in habitat restoration: An application for amphibian conservation in eastern France. *Journal for Nature Conservation*, 23, 98–107. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.07.001>
- Clauzel, C., Girardet, X., & Foltête, J. C. (2013). Impact assessment of a high-speed railway line on species distribution: Application to the European tree frog (*Hyla arborea*) in Franche-Comté. *Journal of Environmental Management*, 127, 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.04.018>
- Cline, B. B., & Hunter, M. L. (2014). Different open-canopy vegetation types affect matrix permeability for a dispersing forest amphibian. *Journal of Applied Ecology*, 51(2), 319–329. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12197>
- Clobert, J., Le Galliard, J. F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12(3), 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>
- Cogălniceanu, D., Hartel, T., & Plâiasu, R. (2006). Establishing an amphibian monitoring program in two protected areas of Romania. *Herpetologica*, 31–34.
- Collins, J. P., & Crump, M. L. (2009). *Extinction in our times*. New York: Oxford University Press.
- Cooch, E., & White, G. (2006). *Program MARK: a gentle introduction* (18th ed.). <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Corrêa, D. T. (2013). Population declines: Toe-clipping vital to amphibian research. *Nature*, 493(7432), 305. <https://doi.org/10.1038/493305e>
- Cruickshank, S. S., & Schmidt, B. R. (2017). Error rates and variation between observers are reduced with the use of photographic matching software for capture-recapture studies. *Amphibia Reptilia*, 38(3), 315–325. <https://doi.org/10.1163/15685381-00003112>
- Cushman, S. A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and

- prospectus. *Biological Conservation*, 128(2), 231–240.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.031>
- Decout, S., Manel, S., Miaud, C., & Luque, S. (2010). Connectivity and landscape patterns in human dominated landscape: a case study with the common frog *Rana temporaria*, 13.
- Dejean, T., Valentini, A., Duparc, A., Pellier-Cuit, S., Pompanon, F., Taberlet, P., & Miaud, C. (2011). Persistence of environmental DNA in freshwater ecosystems. *PLoS ONE*, 6(8), 8–11.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023398>
- Denoël, M. (2004). Distribution and characteristics of aquatic habitats of newts and Yellow-bellied Toads in the district of Ioannina (Epirus, Greece). *Herpetozoa*, 17, 49–64.
- Deschaseaux, A. (2014). *Evaluation de la réussite d ' une opération de réintroduction du Sonneur à ventre jaune (Bombina variegata)*.
- Di Cerbo, A. R., & Biancardi, C. M. (2004). Seasonal activity and thermobiology of *Bombina v. variegata* in lombardy (seriana valley, northern Italy). *Italian Journal of Zoology*, 71, 143–146.
<https://doi.org/10.1080/11250000409356623>
- Di Cerbo, A. R., & Biancardi, C. M. (2012). Are there real sexual morphometric differences in yellow-bellied toads (*Bombina* spp.; *Bombinatoridae*)? *Amphibia Reptilia*, 33(2), 171–183.
<https://doi.org/10.1163/156853812X634062>
- Dodd, C. K., Loman, J., Cogălniceanu, D., & Puky, M. (2012). Monitoring amphibian populations. In *Amphibian biology* (pp. 3577–3635).
- Dolgener, N., Freudenberger, L., Schneeweiss, N., Ibisch, P. L., & Tiedemann, R. (2014). Projecting current and potential future distribution of the Fire-bellied toad *Bombina bombina* under climate change in north-eastern Germany. *Regional Environmental Change*, 14(3), 1063–1072.
<https://doi.org/10.1007/s10113-013-0468-9>
- Elgue, E., Pereira, G., Achaval-Coppes, F., & Maneyro, R. (2014). Validity of photo-identification technique to analyze natural markings in *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa*, 13(1), 59–66. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v13i1p59-66>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics*, 34, 487–515.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations, 96, 1–11.
- Fischman, D., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., ... Street, M. (2005). Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide, (January).
<https://doi.org/10.1126/science.1103538>
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Girardet, X., Tournant, P., & Vuidel, G. (2012). La modélisation des réseaux écologiques par les graphes paysagers. Méthodes et outils. *Revue Internationale de Géomatique*, 22(4), 641–658. <https://doi.org/10.3166/rig.22.641-658>
- Funk, W. C., Donnelly, M. A., & Lips, K. R. (2005). Alternative views of amphibian toe-clipping. *Nature*, 433(7023), 193. <https://doi.org/10.1038/433193c>

- Galpern, P., Manseau, M., & Fall, A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144(1), 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.002>
- Germano, J. M., & Bishop, P. J. (2008). Suitability of amphibians and reptiles for translocation. *Conservation Biology*, 23(1), 7–15. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01123.x>
- Ghiurcă, D., & Zaharia, L. (2006). Data regarding the trophic spectrum of some population of *Bombina variegata* from Bacău County. *North-Western Journal of Zoology*, 1(table 2), 15–24.
- Gibbs, J. P. (1998). Amphibian Movements in response to forest edges, movements roads, and streambeds in Southern New England. *Journal of Wildlife Management*, 62(2), 584–589.
- Gollmann, G., & Gollmann, B. (2011). Ontogenetic change of colour pattern in *Bombina variegata* :implications for individual identification. *Herpetology Notes*, 4, 333–335. Retrieved from http://www.herpetologynotes.seh-herpetology.org/Volume4_PDFs/Gollmann&Gollmann_Herpetology_Notes_Volume4_pages333-335.pdf
- Graitson, E., & Jacob, J.-P. (2001). La restauration du maillage écologique : une nécessité pour assurer la conservation de l’herpétofaune en Wallonie. *Natura Mosana*, 54(2), 21–36.
- Griffiths, R. A., & Pavajeau, L. (2008). Captive breeding, reintroduction, and the conservation of amphibians. *Conservation Biology*, 22(4), 852–861. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00967.x>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth ’ s ecosystems. *Applied Ecology*, (March), 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (2004). *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. (I. Hanski & O. E. Gaggiotti, Eds.). Burlington, MA : Elsevier.
- Hartel, T. (2008). Movement activity in a *Bombina variegata* population from a deciduous forested landscape. *North-Western Journal of Zoology*, 4(1), 79–90.
- Hartel, T., & Nemes, S. (2006). Assessing the effect of toe clipping on the Yellow bellied toads. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 52(4), 359–366.
- Hartel, T., Nemes, S., & Mara, G. (2007). Breeding phenology and spatio-temporal dynamics of pond use by the yellow-bellied toad (*bombina variegata*) population: The importance of pond availability and duration. *Acta Zoologica Lituanica*, 17(1), 56–63. <https://doi.org/10.1080/13921657.2007.10512816>
- Hastings, K. K., Hiby, L. a., & Small, R. J. (2008). Evaluation of a Computer-assisted Photograph-matching System to Monitor Naturally Marked Harbor Seals at Tugidak Island, Alaska. *Journal of Mammalogy*, 89(5), 1201–1211. <https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-151.1>
- Herrmann, H. L., Babbitt, K. J., Baber, M. J., & Congalton, R. G. (2005). Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biological Conservation*, 123(2), 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.025>
- Hof, C., Araújo, M. B., Jetz, W., & Rahbek, C. (2011). Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*, 480(7378), 516–519. <https://doi.org/10.1038/nature10650>

- INPN Inventaire National du Patrimoine Naturel. (2018). Retrieved June 12, 2018, from https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/212/tab/statut
- Jacob, J.-P. (2007). *La faune, la flore et les habitats - chapitre 12 : Les Amphibiens*.
- Jacob, J.-P., Percsy, C., de Wavrin, H., Graitson, E., Kinet, T., Denoël, M., ... Remacle, A. (2007). *Amphibiens et reptiles de Wallonie*. (C. Delbeuck, Ed.), *Aves - Région Wallonne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW - DGRNE), Série "Faune - Flore - Habitats"* (Vol. 2). Namur.
- Jeuniaux, C. (2000). *Histoire d'un patrimoine naturel liégeois : LE SART TILMAN* (Travaux n°). Région Wallonne.
- Joly, P., Morand, C., & Cohas, A. (2003). Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 132–139. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00050-7](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00050-7)
- Jule, K. R., Leaver, L. A., & Lea, S. E. G. (2008). The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: A review and analysis. *Biological Conservation*, 141, 355–363. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.11.007>
- Karis, M., Veith, M., Gocmen, B., Oguz, M. A., Sener, D., & Kurt, B. (2017). Genetic confirmation of the occurrence and notes on the ecology of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia: Bombinatoridae) in the European part of Turkey. *Herpetological Bulletin*, (139), 25–27.
- Kinet, T. (2018). *Communications personnelles*. Région Wallonne.
- Lagrange, P., Pradel, R., Bélisle, M., & Gimenez, O. (2014). Estimating dispersal among numerous sites using capture — recapture data. *Ecology*, 95(8), 2316–2323.
- Laudelout, A., & Kinet, T. (2013). *Introduction du Sonneur à ventre jaune Bombina variegata dans le camp militaire de Marche . Bilan des actions pour la période 2007-2013*.
- Lowe, D. G. (2004). Distinctive Image Features from Scale-Invariant Keypoints. *International Journal of Computer Vision*, 60(2), 91–110. <https://doi.org/10.1023/B:VISI.0000029664.99615.94>
- Marsh, D. (2008). Metapopulation viability analysis for amphibians. *Animal Conservation*, 11(6), 463–465. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00223.x>
- Marsh, D. M., & Trenham, P. C. (2001). Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology*, 15(1), 40–49. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.00129.x>
- Martin, R., Merouch, A., & Dupuy, G. (2001). Gestion du Crapaud sonneur à ventre jaune. Résultats préliminaires en Forêt Domaniale de l'Allier. *Rev. For. Fr.*, 53, 176–183. Retrieved from http://documents.irevues.inist.fr/bitstream/handle/2042/5293/176_184.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Matthé, M., Sannolo, M., Winiarski, K., Spitzen - van der Sluijs, A., Goedbloed, D., Steinfartz, S., & Stachow, U. (2017). Comparison of photo-matching algorithms commonly used for photographic capture–recapture studies. *Ecology and Evolution*, 7(15), 5861–5872. <https://doi.org/10.1002/ece3.3140>
- May, R. M. (2004). Ethics and amphibians. *Nature*, 431, 403. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0201>
- McCallum, H. (1999). *Population Parameters: Estimation for Ecological Models*. <https://doi.org/10.1002/9780470757468>

- McKee, A. M., Calhoun, D. L., Barichivich, W. J., Spear, S. F., Goldberg, C. S., & Glenn, T. C. (2015). Assessment of Environmental DNA for Detecting Presence of Imperiled Aquatic Amphibian Species in Isolated Wetlands. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 6(2), 498–510. <https://doi.org/10.3996/042014-JFWM-034>
- Mcrae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H., Shah, V. B., Mcrae, B. H., Dickson, B. G., ... Shah, V. B. (2008). Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology , Evolution , and Conservation. *Ecology*, 89(10), 2712–2724.
- Mettouris, O., Megremis, G., & Giokas, S. (2016). A newt does not change its spots: using pattern mapping for the identification of individuals in large populations of newt species. *Ecological Research*, 31(3), 483–489. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1346-y>
- Mirabile, M., Melletti, M., Venchi, A., & Bologna, M. a. (2009). The reproduction of the Apennine yellow-bellied toad (<l>Bombina pachypus</l>) in central Italy. *Amphibia-Reptilia*, 30(3), 303–312. <https://doi.org/10.1163/156853809788795100>
- Muths, E., Scherer, R. D., Corn, P. S., & Lambert, B. A. (2016). Estimation of Temporary Emigration in Male Toads. *Ecology*, 87(4), 1048–1056.
- Naef-Daenzer, B., Früh, D., Stalder, M., Welti, P., & Weise, E. (2005). Miniaturization (0 . 2 · g) and evaluation of attachment techniques of telemetry transmitters. *The Journal of Experimental Biology*, 208(1), 4063–4068. <https://doi.org/10.1242/jeb.01870>
- ONF-MEDDE. (2016). Synthèse de la methode de suivi de population par C.M.R. appliquée au Sonneur à ventre jaune, 23.
- Opdam, P., Steingröver, E., & Rooij, S. Van. (2006). Ecological networks: A spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 75(3–4), 322–332. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2005.02.015>
- Parlato, E. H., & Armstrong, D. P. (2013). Predicting post-release establishment using data from multiple reintroductions. *Biological Conservation*, 160, 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.013>
- Pellet, J., & Schmidt, B. R. (2005). Monitoring distributions using call surveys: Estimating site occupancy, detection probabilities and inferring absence. *Biological Conservation*, 123(1), 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.005>
- Pichenot, J. (2008). *Contribution à la Biologie de la Conservation du Sonneur à ventre jaune (Bombina variegata L.) Ecologie spatiale et approche multi-échelles de la sélection de l'habitat en limite septentrionale de son aire de répartition*. Université de Reims Champagne-Ardenne.
- Pollock, K. H. (1982). A capture-recapture sampling design robust to unequal catchability.
- Pollock, K. H. (2000). Capture-Recapture Models. *Journal of the American Statistical Association*, 95, 449, 293–296. Retrieved from <https://doi.org/10.1080/01621459.2000.10473926>
- Pradel, R. (2005). Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61(2), 442–447. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00318.x>
- Radojčić, J. M., Cvetković, D. D., Tomović, L. M., Džukić, G. V., & Kalezić, M. L. (2002). Sexual dimorphism in fire-bellied toads Bombina spp. from the central Balkans. *Folia Zoologica*, 51(2), 129–140.

- Ray, N., Lehmann, A., & Joly, P. (2002). Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2143–2165. Retrieved from <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Modeling+spatial+distribution+of+amphibian+populations:+a+GIS+approach+based+on+habitat+matrix+permeability#0>
- Ribas, L., Li, M. S., Doddington, B. J., Robert, J., Seidel, J. A., Simon Kroll, J., ... Fisher, M. C. (2009). Expression profiling the temperature-dependent amphibian response to infection by batrachochytrium dendrobatidis. *PLoS ONE*, 4(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008408>
- Rita, A., Cerbo, D., Biancardi, C. M., Rita, A., Cerbo, D. I., & Massimo, C. (2014). New life for old specimens : studies on yellow-bellied toad collections CODE, 77–80.
- Roe, J. H., Frank, M. R., Gibson, S. E., Attum, O., & Kingsbury, B. A. (2010). No place like home : an experimental comparison of reintroduction strategies using snakes. *Journal of Applied Ecology*, 47, 1253–1261. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01886.x>
- Rowley, J. J. L., & Alford, R. A. (2007). Techniques for tracking amphibians : The effects of tag attachment , and harmonic direction finding versus radio telemetry. *Amphibia-Reptilia*, 28, 367–376.
- Ryan, T., Philippi, T., & Leiden, Y. (2002). Monitoring herpetofauna in a managed forest landscape: effects of habitat types and census techniques. *Forest Ecology and ...*, 167, 83–90.
- Sannolo, M., Gatti, F., Mangiacotti, M., Scali, S., & Sacchi, R. (2016). Photo-identification in amphibian studies : a test of I³S Pattern. *Acta Herpetologica*, 11(1), 63–68. <https://doi.org/10.13128/Acta>
- Scheele, B. C., Boyd, C. E., Fischer, J., Fletcher, A. W., Hanspach, J., & Hartel, T. (2014). Identifying core habitat before it's too late: The case of *Bombina variegata*, an internationally endangered amphibian. *Biodiversity and Conservation*, 23(3), 775–780. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0624-7>
- Schmidt, B. R. (2005). Monitoring the distribution of pond-breeding amphibians when species are detected imperfectly. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(6), 681–692. <https://doi.org/10.1002/aqc.740>
- Schmidt, B. R., & Anholt, B. R. (1999). Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia*, 20(1), 97–108. <https://doi.org/10.1163/156853899X00114>
- Schmidt, B. R., Hödl, W., & Schaub, M. (2012). From metamorphosis to maturity in complex life cycles: Equal performance of different juvenile life history pathways. *Ecology*, 93(3), 657–667. <https://doi.org/10.1890/11-0892.1>
- Schmidt, B. R., Kéry, M., Ursenbacher, S., Hyman, O. J., & Collins, J. P. (2013). Site occupancy models in the analysis of environmental DNA presence/absence surveys: A case study of an emerging amphibian pathogen. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(7), 646–653. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12052>
- Seidel, B., Yamashita, M., Choi, I. H., & Dittami, J. (2001). Water wave communication in the genus *bombina* (amphibia). *Advances in Space Research*, 28(4), 589–594. [https://doi.org/10.1016/S0273-1177\(01\)00386-6](https://doi.org/10.1016/S0273-1177(01)00386-6)
- Semlitsch, R. D. (2008). Differentiating Migration and Dispersal Processes for Pond-Breeding Amphibians. *Journal of Wildlife Management*, 72(1), 260–267. <https://doi.org/10.2193/2007->

- Snyder, N. F. R., Derrickson, S. R., Beissinger, S. R., Wiley, J. W., Smith, T. B., Toone, W. D., & Miller, B. (1996). Limitations of captive breeding in endangered species recovery. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10020338.x>
- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., & Van Der Voort, J. (2018). *Guide Delachaux des amphibiens et reptiles de France et d'Europe*. (Paris : Delachaux et Niestlé, Ed.).
- Stagni, G., Dall'olio, R., Fusini, U., Mazzotti, S., Scoccianti, C., & Serra, A. (2004). Declining populations of apennine yellow-bellied toad *Bombina orientalis* in the northern apennines (Italy): Is *Bombina orientalis* the main cause? *Italian Journal of Zoology*, 71(SUPPL.2), 151–154. <https://doi.org/10.1080/11250000409356625>
- Sutherland, W. J. (2006). *Ecological census techniques : a handbook*. (C. U. Press, Ed.) (2e éd.).
- Szymura, J. M., & Barton, N. H. (1991). The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina orientalis* and *B. variegata* : comparisons between transects and between loci. *Evolution*, 45(2), 237–261.
- Tapley, B., Bradfield, K. S., Michaels, C., & Bungard, M. (2015). Amphibians and conservation breeding programmes: do all threatened amphibians belong on the ark? *Biodiversity and Conservation*, 24(11), 2625–2646. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0966-9>
- Toledo, L. F., & Haddad, C. F. B. (2009). Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. *International Journal of Zoology*, 2009. <https://doi.org/10.1155/2009/910892>
- Toledo, R. C., & Jared, C. (1995). Cutaneous granular glands and amphibian venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 111(1), 1–29. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)98515-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)98515-1)
- Tournier, E., Besnard, A., Tournier, V., & Cayuela, H. (2017). Manipulating waterbody hydroperiod affects movement behaviour and occupancy dynamics in an amphibian. *Freshwater Biology*, 62(10), 1768–1782. <https://doi.org/10.1111/fwb.12988>
- UICN. (2015). *La liste rouge des espèces menacées en France - Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*.
- UICN Red List of Threatened Species. (2009). Retrieved June 12, 2018, from <http://www.iucnredlist.org/details/54451/0>
- Urban, D. L., Minor, E. S., Treml, E. A., & Schick, R. S. (2009). Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters*, 12(3), 260–273. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01271.x>
- Urban, D., & Timothy, K. (2001). Landscape Connectivity : A Graph-Theoretic Perspective. *Ecology*, 82(5), 1205–1218.
- Vacher, J. (2013). Le sonneur à ventre jaune (*Bombina orientalis*) en Alsace : statut, menaces et plan régional d'actions. *CICONIA*, 37, 52–62.
- Van Buskirk, J. (2012). Permeability of the landscape matrix between amphibian breeding sites. *Ecology and Evolution*, 2(12), 3160–3167. <https://doi.org/10.1002/ece3.424>
- Vonesh, J. R., & De la Cruz, O. (2002). Complex life cycles and density dependence: Assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. *Oecologia*, 133(3), 325–333.

<https://doi.org/10.1007/s00442-002-1039-9>

- Vörös, J., Szalay, F., & Barabas, L. (2007). two European Bombina A new method for quantitative pattern analysis applied to two european bombina species. *Herpetological Journal*, 17, 97–103.
- Wagner, N., Neubeck, C., Guicking, D., Finke, L., Wittich, M., Weising, K., ... Veith, M. (2017). No evidence for effects of infection with the amphibian chytrid fungus on populations of yellow-bellied toads. *Diseases of Aquatic Organisms*, 123(1), 55–65. <https://doi.org/10.3354/dao03090>
- Werner, E. E. (1986). Amphibian Metamorphosis: Growth Rate, Predation Risk, and the Optimal Size at Transformation. *The American Naturalist*, 128(3), 319–341. <https://doi.org/10.1086/284565>
- Whiteside, M. A., Sage, R., & Madden, J. R. (2015). Diet complexity in early life affects survival in released pheasants by altering foraging efficiency , food choice , handling skills and gut morphology. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1480–1489. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12401>