

RAPPORT D'ÉTUDE



**Étude démographique de la population de
Pélobate cultripède sur deux zones humides du
bassin versant Calavon-Coulon**

Vaucluse

Septembre 2022



Rapport d'étude

Étude démographique de la population de Pélobate cultripède sur deux zones humides du bassin versant du Calavon-Coulon

Rapport annexe de l'étude en faveur de la préservation et de la restauration des mares et réseaux de mares de la trame turquoise du bassin versant du Calavon-Coulon

Vaucluse

Coordination :

Florence MENETRIER – CEN PACA, Responsable du pôle Vaucluse
Jérôme BRICHARD – PNR du Luberon, Chargé de mission zones humides

Document réalisé par :

Sophie FAVRE-REGUILLON - CEN PACA, Chargée de mission zones humides Vaucluse
Julien RENET – CEN PACA, Chargé de mission herpétologie
Florence MENETRIER – CEN PACA, Responsable du pôle Vaucluse
William TRAVERS – CEN PACA, Chargé de mission
Jérôme BRICHARD – PNR du Luberon, Chargé de mission zones humides

Collaboration scientifique :

Pauline PRIOL - StatiPop scientific consulting
Aurélien Besnard (CEFE – CNRS)



Relecture réalisée par :

Florence MENETRIER – CEN PACA, Responsable du pôle Vaucluse
Jérôme BRICHARD – PNR du Luberon, Chargé de mission zones humides

Équipe de terrain :

- CEN PACA :

Sophie FAVRE-REGUILLON – CEN PACA, Chargée de mission zones humides Vaucluse
Julien RENET – CEN PACA, Chargé de mission herpétologie
Théo DOKHELAR – CEN PACA, Service civique
Mathilde DUSSAC – CEN PACA, Chargée de mission
Laura GRANATO – CEN PACA, Chargée de mission
Florence MENETRIER – CEN PACA, Responsable de pôle
Florian PLAULT – CEN PACA, Chargé de mission
Mathilde POISSENOT – CEN PACA, Chargée de mission
Audrey RATIE – CEN PACA, stagiaire
Giacomo ROSA – CEN PACA, Service civique
Félix THIRION – CEN PACA, Service civique
Amanda XERES – CEN PACA, Service civique
Camille ZARATIEGUI – CEN PACA, Service civique

- PNRL :

Jérôme BRICHARD – PNR Luberon, Chargé de mission zones humides
Julien BAUDAT – PNR Luberon, Chargé d'étude Faune
Aline SALVAUDON - PNR Luberon, Responsable de pôle BGRN
Florian PATOUILLARD - PNR Luberon, Service civique (2019)
Chloé DEYNA - PNR Luberon, Apprenti (2019 / 2020)
Sébastien CENTANNI - PNR Luberon, Service civique (2019)
Lucie SCHAAD - PNR Luberon, Service civique (2021)
Arthur HAY - PNR Luberon, Stagiaire (2020)

- STATIPOP :

Pauline PRIOL - StatiPop scientific consulting

- Les bénévoles :

Arthur BRICHARD
Stéphanie CAPPELLANO
Clément DURET
Nicolas FUENTO
Fanny GUILLAUD
Vincent HALLOT
Robin LHUILLIER
Vincent MARTY
Cindy MONNET
David TATIN
Coline VEROT

Date de réalisation de l'étude : Septembre 2018 à Avril 2022

Date de rédaction du rapport : 19 septembre 2022

Photo de couverture : Pélobate cultripède (*Pelobates cultripedes*) ©J. Renet | CEN PACA

Ce travail a été réalisé grâce au soutien financier des partenaires suivants :



Citation recommandée :

CEN PACA, PNR Luberon, 2022. *Étude démographique de la population de Pélobate cultripède sur deux zones humides du bassin versant du Calavon-Coulon* - Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur, Parc naturel régional du Luberon. Vaucluse, 48 pages.

Table des matières

Préambule	7
1. Matériel et Méthodes	9
1.1. Sites d'études	9
1.2. Détermination du sexe et des classes d'âge	9
1.3. Technique de marquage	9
1.4. Évaluation du taux de faux négatifs (FNT) et du taux de rétention des PIT-tags (TRPT)	10
1.5. Évaluation de l'effet du marquage sur la masse des individus	11
1.6. Standardisation de la masse des individus	11
1.7. Analyses statistiques en lien avec la variation de la masse	12
2. Analyses démographiques	12
2.1. Effort et méthode d'échantillonnage	12
2.2. Test d'hypothèses de fermeture	14
2.2.1. Hétérogénéité de capture	14
2.2.2. Dynamique saisonnière de population	14
2.2.3. Robust-design Pradel Survival and Seniority	14
2.2.4. Robust-design Pollock	15
2.2.5. Rythme d'activité nocturne des populations	16
2.3. Analyses spatiales	17
3. Résultats	18
3.1. Rétention des PIT-tags (PTRR) et taux de faux négatifs (FNT)	18
3.2. Evolution de la masse corporelle	19
3.3. Effet du sexe et du temps sur la différence de masse	19
3.4. Estimation des paramètres démographiques sur le site du Plan	20
3.4.1. Robust-design Pradel, Survie et Séniorité	20
3.4.2. Robust-design Pollock	23
3.4.3. Rythme d'activité nocturne de la population du Plan	25
3.5. Estimation des paramètres démographiques sur le site des Tours	28
3.5.1. Robust-design Pradel, Survie et Séniorité	28
3.6. Patterns spatiaux	31
3.6.1. Le site du Plan	31
3.6.2. Le site des Tours	34
4. Discussion	37
4.1. Evaluation de la fiabilité et de l'effet du PIT-tagging	37
4.2. Effectifs et dynamique de population	38
4.2.1. Probabilité de capture	38
4.2.2. Migrations temporaires	38
4.2.3. Survie et recrutement	39
4.3. Patterns spatiaux	40
Conclusion et perspectives	41
Bibliographie	42

Table des illustrations et cartes

Tableau 1 : Effort de capture saisonnier (nombre de session de capture) sur le site du Plan entre 2019 et 2021.....	13
Tableau 2: Effort de capture saisonnier (sombre de session de capture) sur le site des Tours entre 2019 et 2021.....	13
Tableau 3 : Analyse du GLM - différentiel de masse entre la capture et la recapture chez les adultes et les juvéniles. Analyse I, l'évaluation du différentiel de masse des adultes varie en fonction du sexe et du nombre de jours entre la capture et la recapture. Analyse II, l'évaluation du différentiel de masse juvénile varie en fonction du nombre de jours entre la capture et la recapture. Les caractères gras indiquent les valeurs significatives.	19
Tableau 4 : Dix premiers modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) pour la population de Pélobate cultripède du Plan, ajustés et classés selon le critère Akaike (AICc).	20
Tableau 5 : Dix premiers modèles "Robust-design Pollock" (Pollock et al. 1990) pour la population de Pélobate cultripède du Plan, ajustés et classés selon le critère Akaike (AICc).....	23
Tableau 6 : Modèles "Multi-états" (Nichols et al. 1994) pour la population de Pélobate cultripède du Plan, ajustés et classés selon le critère Akaike (AICc).	24
Tableau 7 : Dix premiers modèles "Robust-design Pollock" (Pollock et al. 1990) ajustés par nuit pour la population de Pélobate cultripède du Plan, ajustés et classés selon le critère Akaike (AICc).	25
Tableau 8 : Dix premiers modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) pour la population de Pélobate cultripède des Tours, ajustés et classés selon le critère Akaike (AICc).....	28
Tableau 9 : récapitulatif des distances maximales parcourues en mètres sur le site du Plan	32
Tableau 10 : Résumé des résultats de l'estimation obtenue avec la méthode AKDE pour quatre individus du site du Plan. Les AKDE à 95% correspondent aux estimations du domaine vital tandis que les AKDE à 50% représentent les estimations de la zone centrale (core area). Les intervalles de confiance inférieurs et supérieurs pour les AKDE à 50 % et 95 % sont également indiqués. Les valeurs sont exprimées en m ²	33
Tableau 11 : récapitulatif des distances maximales parcourues en mètres sur le site des Tours	35
Tableau 12 : Résumé des résultats de l'estimation obtenue avec la méthode AKDE pour trois individus du site des Tours. Les AKDE à 95% correspondent aux estimations du domaine vital tandis que les AKDE à 50% représentent les estimations de la zone centrale (core area). Les intervalles de confiance inférieurs et supérieurs pour les AKDE à 50 % et 95 % sont également indiqués. Les valeurs sont exprimées en m ²	36
Carte 1 : localisation des sites d'étude Les Tours et Le Plan	9
Figure 1 : Pose d'un transpondeur RFID sous la peau de la face interne de la cuisse d'un pélobate cultripède adulte. © Stéphanie Cappellano	10
Figure 2 : Lecture de l'identifiant d'un transpondeur avec le lecteur RFID RS100 V8 © David Tatin Orbisterre	10
Figure 3 : Appariement visuel utilisé pour évaluer le taux de rétention des PIT-tags chez <i>Pelobates cultripes</i> . Première capture (a) et dernière recapture (b) d'une femelle adulte (PIT-tag ID : 4631445), à environ 7 mois d'intervalle. Première capture (printemps 2019 ; c) et dernière capture (d) d'un individu juvénile (PIT-tag ID : 4631337) à environ 7 mois d'intervalle. Les flèches rouges indiquent les taches dorsales distinctives. (Photos : Julien Renet).....	18

Figure 4 : Boxplot indiquant la variation de la masse corporelle de <i>Pelobates cultripedes</i> entre la première capture et la dernière recapture pour les trois groupes considérés (femelles, mâles et juvéniles).....	19
Figure 5 : Probabilités de captures estimées par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) et leurs intervalles de confiance à 95% (IC) pour la population Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	21
Figure 6 : Probabilités de survies estimées par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) et leurs intervalles de confiance à 95% (IC) pour la population Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	21
Figure 7 : Probabilités de recrutement estimées par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) et leurs intervalles de confiance à 95% (IC) pour la population Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	22
Figure 8 : Effectifs estimés par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) et leurs intervalles de confiance à 95% (IC) pour la population Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	23
Figure 9 : Probabilité de survie estimée par les modèles "Multi-état" (Nichols et al., 1994) et leurs intervalles de confiance à 95% (IC) pour la population de Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	25
Figure 10 : Probabilités de captures nocturnes estimées par les modèles "Robust-design Pollock" (Pollock et al., 1990 ; Kendall et al. 1997) pour la population Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	26
Figure 11 : Probabilités de survies saisonnières estimées par les modèles "Robust-design de Pollock" (Pollock et al. 1990) incluant les sessions intra-nuit, pour la population de Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	27
Figure 12 : Effectifs nocturnes estimés par les modèles "Robust-design Pollock" (Pollock et al., 1990 ; Kendall et al. 1997) pour la population Pélobate cultripède du Plan entre 2019 et 2021.....	28
Figure 13 : Probabilités de captures saisonnières estimées par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) pour la population Pélobate cultripède des Tours entre 2019 et 2021.....	29
Figure 14 : Probabilités de survies saisonnières estimées par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) pour la population Pélobate cultripède des Tours entre 2019 et 2021.....	30
Figure 15 : Effectifs saisonniers estimés par les modèles "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996) pour la population Pélobate cultripède des Tours entre 2019 et 2021.....	31
Figure 16 : distribution des géolocalisations de pélobates cultripèdes enregistrées sur le site du Plan entre 2019 et 2021 (captures et recaptures confondues). Les surfaces en bleu représentent le quadrat d'étude. La surface délimitée par une bordure rouge représente la seule et unique mare de reproduction pour l'espèce.....	32
Figure 17 : Boxplot des distances maximales parcourues par les femelles et les mâles sur le site du Plan .	33
Figure 18 : pHREML wAKDEc à 95% (et leurs IC à 95%) pour les quatre individus étudiés. Les axes de la longitude (x) et de la latitude (y) sont en mètres.....	34
Figure 19 : Distribution des géolocalisations de pélobate cultripède sur le site de Tours. Les points orange concernent la rive gauche du Calavon. Les points jaunes concernent la rive droite.....	35
Figure 20 : Boxplot des distances maximales parcourues par les femelles et les mâles sur le site des Tours.....	36
Figure 21 : pHREML wAKDEc à 95% (et leurs IC à 95%) pour les trois individus étudiés. Les axes de la longitude (x) et de la latitude (y) sont en mètres.....	37

Préambule

La Terre est actuellement confrontée à une sixième extinction biologique de masse, qui se produit à un rythme tel qu'elle a été décrite comme une « annihilation biologique » (Ceballos *et al.*, 2017). Les activités humaines sont directement responsables de cette perte dramatique d'espèces, notamment par la destruction ou la dégradation des écosystèmes. Les zones humides font partie des écosystèmes qui ont subi les taux de dégradation ou de disparition les plus élevés au monde au cours du siècle dernier (Brinson & Malvárez, 2002). Elles ont été affectées par une série d'impacts : infrastructures hydrauliques, extraction d'eau, pollution, surexploitation de la pêche et introduction d'espèces exotiques (Dudgeon *et al.*, 2006). Les zones humides d'eau douce sont des points chauds de la biodiversité qui abritent environ 10 % de toutes les espèces connues et environ un tiers des espèces de vertébrés (Strayer & Dudgeon, 2010). Leur conservation présente donc un défi majeur.

Parmi les espèces aquatiques ou semi aquatiques, les amphibiens font partie des vertébrés les plus touchés par cette « crise de la biodiversité » (McCallum, 2007). En région PACA, le Pélobate cultripède présente un état de conservation très défavorable du fait de la disparition et de la fragmentation de ses habitats de prédilection notamment dans le département de Vaucluse (Durand 2015). Cette situation critique lui vaut de figurer dans la liste rouge parmi les trois espèces d'amphibiens les plus menacées d'extinction de la région (catégorie : En Danger) (Marchand *et al.*, 2017). Espèce bio-indicatrice de la qualité des habitats terrestres (pelouse, milieux secs, etc.) et aquatiques (zone humide exempt de poisson, présence de végétation pour la fixation des œufs, etc.) le Pélobate cultripède est souvent associé à une communauté d'amphibien diversifiée. Du fait d'un manque probable de potentiel adaptatif, les perturbations d'origine anthropique et naturelle sont susceptibles d'affaiblir encore davantage les populations régionales de cette espèce et plus largement l'ensemble de la communauté d'amphibien.

Les connaissances relatives à la dynamique des populations de Pélobate cultripède sont faibles. Elles sont toutefois essentielles pour évaluer l'état de conservation des populations et détecter les paramètres limitants leur viabilité. La récolte de données et leur analyse robuste permet de préconiser des mesures de conservation pertinentes afin de réduire le risque d'extinction.

Dans le cadre de **l'étude en faveur de la préservation et de la restauration des mares et réseaux de mares de la trame turquoise du bassin versant du Calavon-Coulon**, deux populations « modèles » de Pélobate cultripède ont été suivies durant 3 ans. Le présent document est le fruit de de travail issu d'une collaboration étroite entre le Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CEN PACA) et le Parc naturel régional du Luberon (PNRL) avec l'appui scientifique des équipes de structure et laboratoire de recherche (CEFE CNRS et Statipop).

Cette étude a nécessité de mobiliser des moyens humains conséquents afin de déployer les investigations de terrains sur 3 années. **Toutes les personnes qui se sont investies sur le programme, et particulièrement les nombreux bénévoles, sont très chaleureusement remerciés.**



Pélobate cultripède (*Pelobates cultripès*) ©J. Renet | CEN PACA

1. Matériel et Méthodes

1.1. Sites d'études

Deux sites ont été sélectionnés pour la réalisation de cette étude. Le site du Plan localisé sur la commune d'Oppède (43°51'26", 5°09'09") et le site des Tours localisé sur la commune de Goult (43°51'33", 5°16'46").



CARTE 1 : LOCALISATION DES SITES D'ETUDE LES TOURS ET LE PLAN

Le Plan

La zone d'étude couvre 14,5 ha et se compose d'une mare, qui est une ancienne gravière en bordure du Calavon, entourée de terres agricoles. La partie cultivée des terres agricoles est caractérisée par des cultures de vignes et de lavandes sur un sol meuble qui favorise la persistance d'une population importante de *P. cultripes*.

Les Tours

La zone d'étude couvre environ 21 ha. Elle se compose d'une ripisylve composée de clairières à végétation rase et d'un réseau de 6 mares d'origine artificielle sur les bords du Calavon. Le site se compose également de pelouse sèche et de parcelles agricoles cultivées essentiellement en maraîchage.

1.2. Détermination du sexe et des classes d'âge

Nous avons déterminé le sexe des adultes à partir de la présence d'un coussinet glandulaire sur la face dorsale du bras chez les mâles (Eggert & Guyétant 1999). Nous avons mesuré la longueur museau-cloaque (ou SVL) à l'aide d'un pied à coulisse (Wiha dialMax, précision de 0,1 mm) et la masse corporelle à l'aide d'une balance à ressort (100 g, précision de 0,3 g ; Pesola).

Nous avons défini deux classes d'âge sur la base de l'analyse squelettochronologique de Leclair et al. 2005, qui considèrent les adultes matures comme les individus ayant une SVL ≥ 40 mm et les juvéniles comme ceux avec une SVL allant de 34 à 39 mm. Nous avons marqué et photographié tous les individus ≥ 34 mm. Notre base de données comprend des adultes ≥ 43 mm SVL et des juvéniles 34-39 mm SVL. Les individus < 34 mm SVL étaient trop petits pour être marqués.

1.3. Technique de marquage

Les individus capturés ont été marqués avec des transpondeurs (PIT-tags RFID) de 1,4 x 9 mm (standard, 134,2 khz ; Biolog-ID SAS). Chaque PIT-tags comporte un code unique. Le poids des PIT-tags était de 0,03 g, représentant 0,09 % (intervalle 0,04-0,60 %) de la masse corporelle moyenne des crapauds. Nous avons inséré des PIT-tags avec des aiguilles stériles à usage unique sous la peau de la face interne de la cuisse vers l'extérieur le long du fémur pour éviter les organes vitaux (Fig. 1). Nous avons contrôlé les PIT-tags avec le lecteur RFID RS100 V8 (Biolog-ID SAS, Bernay, France) qui permet la lecture d'un code unique (Fig. 2). Un second marquage a été réalisé à l'aide de photographies dorsales des individus d'une résolution de 2400x3200 pixels (modèle TG-3, Olympus).



FIGURE 1 : POSE D'UN TRANSPONDEUR RFID SOUS LA PEAU DE LA FACE INTERNE DE LA CUISSE D'UN PELOBATE CULTRIPÈDE ADULTE. © STEPHANIE CAPPELLANO



FIGURE 2 : LECTURE DE L'IDENTIFIANT D'UN TRANSPONDEUR AVEC LE LECTEUR RFID RS100 V8 © DAVID TATIN ORBISTERRE

1.4. Évaluation du taux de faux négatifs (FNT) et du taux de rétention des PIT-tags (TRPT)

Les PIT-tags utilisant la technologie RFID est l'une des méthodes les plus utilisées pour le marquage de la faune et n'a montré aucun effet négatif à long terme (Elbin & Burger 1994 ; Gibbons & Andrews 2004 ; Skov et al. 2020).

Néanmoins, les PIT-tags injectés dans la cavité cœlomique ou par voie sous-cutanée peuvent être rejeté par la plaie ouverte après l'injection, à travers la paroi corporelle ou à travers l'intestin (Jepsen et al. 2002). La perte des PIT-tags peut alors conduire à des faux négatifs dues à l'impossibilité d'identifier les individus recapturés, avec des répercussions conséquentes sur la fiabilité des paramètres démographiques estimés (Morrison et al. 2011 ; Johansson et al. 2020).

De plus, même si la plupart des études n'ont pas montré d'effets physiologiques négatifs à long terme du PIT-tagging, des troubles de la croissance et de la survie ont été observés chez plusieurs espèces de poissons (Baras et al. 2000 ; Ruetz et al. 2006 ; Tiffan et al. 2015).

Il s'est donc avéré indispensable d'évaluer la fiabilité et l'effet du PIT-tagging sur un échantillon de la population capturée de *Pelobates cultripes*. Pour ce faire nous avons évalué (1) le taux de faux négatifs d'individus marqués, (2) le taux de rétention des PIT-tags et (3) l'effet de cette méthode de marquage sur la masse des individus.

Pour évaluer le FNT et le TRPT (c'est-à-dire tester la fiabilité du PIT-tagging) chez le *P. cultripes*, nous avons utilisé la photo-identification par appariement visuel de motif dorsal (Kenyon et al. 2009; Ferner 2010; Smith et al. 2018), qui se caractérise par des taches uniques pour chaque crapaud.

Cette méthode d'identification individuelle a été utilisée avec succès chez l'espèce congénère *P. fuscus*, dont le motif dorsal présente les mêmes caractéristiques que celui de *P. cultripes* (Jehle & Hödl 1998).

Le FNT mesure la probabilité qu'un événement de recapture soit classé à tort comme une nouvelle capture en raison d'une perte potentielle d'un PIT-tag. Ce taux est défini comme le rapport entre le nombre de faux négatifs et le nombre total de tentatives d'identification (Sacchi et al. 2016). Le TRPT est la proportion d'individus recapturés qui ont conservé leur PIT-tag.

Pour détecter les PIT-tags manquants, nous avons créé une base de données de 372 photos théoriquement uniques d'individus marqués (239 adultes et 133 juvéniles), identifiés par des PIT-tags. Pour détecter d'éventuelles erreurs d'attribution dans la base de données (c'est-à-dire qu'un individu marqué est considéré comme une nouvelle capture, bien qu'il ait été précédemment capturé, avant la perte de son PIT-tags), deux observateurs expérimentés (Giacomo Rosa et Julien Renet) ont comparé visuellement les images une par une indépendamment. Pour évaluer le TRPT, les deux mêmes observateurs ont comparé visuellement les images de 101 individus recapturés (77 adultes et 24 juvéniles) aux 372 individus de la base de données.

1.5. Évaluation de l'effet du marquage sur la masse des individus

Pour tester l'effet du PIT-tagging sur l'état physiologique des individus, nous nous sommes concentrés sur la masse corporelle, qui représente une composante importante de la fitness (Peig & Green 2009). Nous avons restreint l'analyse sur les adultes capturés durant l'automne (23 septembre au 4 novembre 2019) pour réduire les biais dus à la production d'œufs, qui implique un gain de masse au printemps. La période de reproduction chez *P. cultripes* s'étend généralement de février à avril (Gutiérrez-Rodríguez et al. 2017) et se caractérise par des variations de masse corporelle dues à l'investissement pour la reproduction comme c'est le cas pour la plupart des amphibiens (Kuramoto 1978). Nous n'avons considéré que les individus adultes capturés pour la première fois à l'automne (15 mâles et 22 femelles), mais nous avons utilisé les données collectées sur les juvéniles (16 individus), sexuellement immatures, pour toute la période de l'étude. Pour chaque individu, nous avons comparé les mesures (museau cloaque et masse) de la première à la dernière capture pour examiner l'effet du marquage sur la plus longue période possible. Au moment de la première capture, la masse corporelle initiale moyenne était de 33,3 g pour les mâles, 52,47 g pour les femelles et 8,66 g pour les juvéniles.

1.6. Standardisation de la masse des individus

Pour standardiser et analyser les données de masse corporelle, nous avons utilisé le scale mass index (SMI), un indice de la condition corporelle basé sur la relation entre la masse et un prédicteur linéaire de la taille des individus, tenant compte de la croissance allométrique (Peig & Green 2009) et calculé comme suit :

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

où M est la masse de l'individu i et L représente la longueur museau cloaque de l'individu i. L0 est la valeur museau cloaque moyenne de la population étudiée ; bSMA est l'exposant d'échelle estimé par la régression SMA de M sur L à partir de l'équation de puissance linéarisée $\ln M = \ln a + b (\ln L)$; M'i est la masse prévue pour l'individu i lorsque la mesure corporelle linéaire est normalisée à L0. Parmi de nombreux indices de condition, le SMI s'est avéré plus fiable que d'autres méthodes, en particulier celles basées sur les résidus obtenus à partir de la régression de la masse sur la longueur du corps, chez de nombreux taxons (Peig & Green 2009, 2010; Kraft et al. 2019). Dans le cas spécifique des amphibiens, le SMI peut être considéré comme un indice robuste des réserves énergétiques et de l'état de santé des individus (MacCracken & Stebbings 2012 ; Brodeur et al. 2020).

1.7. Analyses statistiques en lien avec la variation de la masse

Pour identifier la différence entre la masse de la première capture et celle de la dernière recapture, nous avons utilisé, pour toutes les analyses, les valeurs SMI calculées pour chaque individu. Tout d'abord, nous avons utilisé le test Shapiro-Wilk (SW) pour vérifier la normalité des échantillons. Pour tester si des individus du même sexe (c'est-à-dire intra-sexe) avaient perdu ou gagné de la masse de manière significative, nous avons effectué des tests t appariés (ou des tests de Wilcoxon lorsque le test de normalité de Shapiro-Wilk a échoué ; Blair & Higgins 1985 ; Yue & Pilon 2004). Nous avons testé les hypothèses de tous les tests statistiques. Nous avons testé toutes les analyses pour la significativité statistique à $\alpha = 0,05$. Pour étudier la différence de masse (c'est-à-dire la masse corporelle de la dernière recapture – masse corporelle de la première capture) pour les mâles, les femelles et les juvéniles, et pour vérifier si le nombre de jours entre les captures et la recapture affectait cette variable, nous avons utilisé deux modèles linéaires (GLM) (Glonck & McCullagh 1995) avec une distribution de Poisson et une fonction de lien log sur l'ensemble de données. Le premier modèle a testé les effets de l'intersexe et du nombre de jours sur la masse corporelle des adultes entre la capture et la recapture, tandis que le second GLM a testé l'effet du nombre de jours sur les juvéniles.

Pour chaque GLM, nous avons utilisé des Goodness of Fit tests (GoF) pour vérifier si les modèles étaient ajustés aux données, en calculant le paramètre de dispersion et le Pseudo-R2. Nous avons effectué un Chi-squared test pour vérifier si la surdispersion ou la sous-dispersion était significative et, dans le cas d'une surdispersion, nous avons utilisé une distribution binomiale négative pour les deux modèles, en suivant la même procédure pour les GoF.

Nous avons effectué toutes les analyses avec le logiciel R.3.6.0 (R Development Core Team 2018). Nous avons calculé l'exposant d'échelle bSMA directement en utilisant le package « smart » (Warton et al. 2012). Nous avons utilisé les autres fonctions des packages « MASS » (Venables & Ripley 2002) et « stats » (Chambers & Hastie 1992).

2. Analyses démographiques

2.1. Effort et méthode d'échantillonnage

Toutes les sessions de terrain ont été menées la nuit à raison d'un minimum de 10 sessions par an (5 sessions au printemps et 5 sessions l'automne) sur le site du Plan et sur celui des Tours. Les pélobates cultripède ont été détectés à vue à l'aide de lampes frontales (puissance d'environ 700 lumens) durant leur déplacement terrestre. Ils ont été capturés à la main. La position des individus est géoréférencés à l'aide d'un GPS. La plupart des individus du site du Plan ont toutefois été rattachés à un secteur ou une parcelle agricole.

- **Le site du Plan**

Le site du Plan a été divisé en deux zones (sud et nord). Trois intra-sessions d'une durée d'1h30 min. ont été systématiquement engagées par deux équipes (une équipe par secteur) composés d'un minimum de deux observateurs expérimentés. Le temps de prospection a été divisé par le nombre d'observateurs présents sur le site d'étude. Exemple : si une équipe est composée de deux « observateurs » alors la durée de la session sera de 45 min. Si trois « observateurs », 30 min. etc. Durant le marquage des individus, le chronomètre est suspendu. Il est réactivé avec le retour à la prospection.

Un total de 31 sessions ont été effectuées sur le site du Plan, 10 en 2019, 11 en 2020 et 10 en 2021 (Tab. 1).

TABLEAU 1 : EFFORT DE CAPTURE SAISONNIER (NOMBRE DE SESSION DE CAPTURE) SUR LE SITE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

	2019		2020		2021	
Effort de capture	Printemps	Automne	Printemps	Automne	Printemps	Automne
Nombre de nuits de capture	4	6	6	5	5	5
Dates	Avril (2, 3, 11, 23)	Septembre (23) Octobre (1, 15, 18) Novembre (4)	Mars (23) Avril (2, 11, 19, 21, 28)	Septembre (24) Octobre (2, 6, 23, 10)	Février (23) Mars (6) Avril (10, 11, 26)	Octobre (4, 5, 19, 20, 30)

Le jeu de données du Plan consiste en 2101 captures réparties sur 93 sessions (31*3 sessions intra-nuits) (1075 de femelles, 833 de mâles et 193 de juvéniles) de 742 individus différents (316 femelles adultes, 279 mâles adultes et 147 immatures) ; en regroupant les sessions intra-nocturnes, le jeu de données sur 31 nuits consiste en 1496 captures (729 femelles, 591 mâles et 176 immatures).

- **Le site des Tours**

Le site des Tours a été divisé en deux grands secteurs caractérisés par les rives gauche et droite du Calavon. Lors de chaque visite du site, deux prospections d'une durée de 45 min. à deux observateurs ont été réalisées sur chacune des deux rives. Soit un total de 90 min. de prospection active en rive droite et en rive gauche.

Un total de 26 sessions ont été effectuées sur le site des Tours, 6 en 2019, 11 en 2020 et 9 en 2021 (Tab. 2).

TABLEAU 2 : EFFORT DE CAPTURE SAISONNIER (NOMBRE DE SESSION DE CAPTURE) SUR LE SITE DES TOURS ENTRE 2019 ET 2021.

	2019		2020		2021	
Effort de capture	Printemps	Automne	Printemps	Automne	Printemps	Automne
Nombre de nuits de capture	3	3	6	5	5	4
Dates	Avril (9, 10, 16)	Octobre (15, 24, 30)	Février (29) Mars (5) Avril (13, 19, 20, 27)	Septembre (22) Octobre (4, 22, 28) Novembre (2)	Mars (26) Avril (3, 10, 16, 21)	Octobre (31) Novembre (2, 10, 11)

Le jeu de données des Tours consiste en 263 captures réparties sur 52 sessions (26*2 sessions intra-nuits) (166 de femelles, 91 de mâles et 6 de juvéniles) de 111 individus différents (64 femelles adultes, 43 mâles adultes et 4 immatures) ; en regroupant les sessions intra-nocturnes, le jeu de données sur 26 nuits consiste en 234 captures (148 de femelles, 81 de mâles et 5 de juvéniles).

Les deux populations ont été traitées à part dans les analyses.

2.2. Test d'hypothèses de fermeture

Les modèles utilisés considérant les sessions intra-saisonnières fermées, un test d'hypothèse de fermeture de population (Stanley & Burnham 1999), a été réalisé sur chaque site (sessions intra-nocturnes ayant été fusionnées) avant modélisation en utilisant le programme CloseTest (Stanley & Richards, 2011) afin de vérifier la validité de cette hypothèse. Ces tests valident l'hypothèse de fermeture pour quatre des six saisons sur le site du Plan et les six saisons sur le site des Tours (Le Plan $X^2_{\text{printemps}2019} = 6,50$, $p = 0,16$; $X^2_{\text{automne}2019} = 28,52$, $p = 0,00$; $X^2_{\text{printemps}2020} = 34,48$, $p = 0,00$, $X^2_{\text{automne}2020} = 10,52$, $X^2_{\text{printemps}2021} = 10,66$, $p = 0,06$, $X^2_{\text{automne}2021} = 8,17$, $p = 0,15$; Les Tours $X^2_{\text{printemps}2019} = 0,57$, $p = 0,45$; $X^2_{\text{automne}2019} = 0,04$, $p = 0,84$; $X^2_{\text{printemps}2020} = 9,75$, $p = 0,20$, $X^2_{\text{automne}2020} = 2,16$, $p = 0,832$, $X^2_{\text{printemps}2021} = 7,16$, $p = 0,21$, $X^2_{\text{automne}2021} = 3,19$, $p = 0,20$), nous permettant d'utiliser les modèles Robust-Design envisagés.

2.2.1. Hétérogénéité de capture

Avant modélisation des probabilités de capture et recapture, les données ont été analysées par saison (en regroupant les sessions intra-nuits en une information) sous le logiciel MARK (White & Burnham 1999) à l'aide du programme CAPTURE (Otis *et al.*, 1978) afin de d'examiner l'éventuelle présence d'hétérogénéité de capture (différence de probabilité de capture entre les individus de sexe ou d'âge différents par exemple) ou de trap-dépendance (fuite ou attractivité suite à la première capture) dans les données. La procédure de sélection de modèle n'a révélé aucune trap-dépendance dans les probabilités de capture des individus sur les deux sites. Les paramètres de probabilités de capture et de recapture seront donc considérés égaux pour simplifier les modèles.

2.2.2. Dynamique saisonnière de population

Le cycle d'activité étant bi-phasique chez cette espèce (Duguet & Melki, 2003), les sessions ont été regroupées en deux périodes pour les analyses, mars à avril pour une période de reproduction printanière et de septembre à novembre pour une période de reproduction automnale. Seuls les adultes ont été considérés dans les modèles statistiques pour un meilleur respect des hypothèses des modèles (notamment l'identité entre les individus notamment de la probabilité de survie et des probabilités de capture), les juvéniles présentant souvent une survie et une probabilité de capture différentes aux adultes (Pollock, 1982). Pour ces analyses, les données intra-nuits ont été regroupées en une information unique pour ne constituer qu'une session par nuit.

2.2.3. Robust-design Pradel Survival and Seniority

Les données ont été analysées à l'aide de Modèles dits de "Robust-design Pradel Survival and Seniority" (Pradel 1996, Pradel *et al.* 2009), basés sur deux séries temporelles d'échantillonnage emboîtées l'une dans l'autre, à l'aide du logiciel MARK (White & Burnham 1999), pour lesquelles les périodes secondaires (sessions intra-saisonnières) sont considérées fermées (hypothèses validées en partie par le test d'hypothèse de fermeture ci-dessus) et les périodes inter-saisonnières dites primaires, sont considérées ouvertes aux échanges, entrées et sorties. Ces modèles Robust-design considérés, permettent de modéliser les probabilités de capture, la survie apparente annuelle (la probabilité qu'un individu survive et reste sur le site d'une saison à l'autre) et la séniorité (probabilité qu'un individu présente une saison l'ait déjà été la saison précédente). La séniorité nous permet par conséquent d'obtenir indirectement le taux de recrutement saisonnier (1-séniorité). Ces modèles permettent également des estimations d'effectifs par saison.

Taux de capture et de recapture (p et c)

Afin de minimiser le nombre de paramètres, le nombre de données étant relativement limité, nous avons considéré les taux de capture et de recapture identiques. Cette hypothèse est crédible puisqu'aucune trap-dépendance n'a été détecté à l'échelle de la saison (voir ci-dessus). Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces taux étaient variables selon la saison (noté « saison » dans les modèles), variable selon la saison et le sexe (saison + sexe), variable selon la saison et l'année (saison + an), ou variables selon la saison, le sexe et l'année (saison + sexe + an).

Probabilité de survie (S) et de séniorité (G)

Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces probabilités étaient constants (.), variables selon l'année (an), la saison (saison), la période printanière ou automnale (P/A), variable selon le sexe (sex), ou variables selon diverses combinaisons (saison + sex ; saison + an, saison * sex ; saison * sex + an ; P/A + sex ; P/A + an ; P/A * sex ; P/A * sex + an).

Nombre d'individus manqués (f_0)

Nous avons considéré le nombre d'individus manqués dans la population dépendant de la saison en fonction du sexe (saison*sex).

Le nombre de modèles utilisant toutes les combinaisons possibles étant très important (676 modèles), nous avons procédé par étapes. Nous avons d'abord testé le modèle le plus complexe, et simplifié les co-variables sur les probabilités de capture/recapture. Puis, en gardant le(s) meilleur(s) modèle(s) sur la probabilité de capture, nous avons testé les différentes hypothèses sur la séniorité puis sur la survie. 34 modèles ont ainsi été ajustés pour le site du Plan et 28 pour le site des Tours, dans Mark, à l'aide d'algorithmes de maximum de vraisemblance et comparés selon le critère d'Aikake corrigé pour les petits effectifs (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). Lorsque plusieurs modèles étaient équivalents ($\Delta AICc < 2$), le poids d'AIC et une procédure de « model averaging » (moyenne des estimations des modèles pondérées par la pertinence relative des modèles) ont été utilisés afin d'obtenir les estimations moyennes (Burnham & Anderson, 2002). Toutes les estimations sont présentées \pm leur intervalle de confiance à 95%.

2.2.4. Robust-design Pollock

Les données ont également été analysées pour le Plan seulement, à l'aide de Modèles dits "Robust-design de Pollock" (Pollock *et al.*, 1990 ; Kendall *et al.* 1997) avec le logiciel MARK (White & Burnham 1999). Ces modèles de type « Robust-design » permettent de considérer que certains individus ne sont pas disponibles à la capture lors de certaines sessions car considérés comme absent de la zone d'étude, ils sont appelés émigrants temporaires. Ce choix est justifié par le fait que tous les individus ne sont pas nécessairement présents sur les sites de reproduction aux deux saisons de reproduction chez l'espèce étudiée (Priol, 2015). Il existe deux paramètres différents pour décrire ces phénomènes d'émigration temporaire. Y' qui représente la probabilité qu'un pélobate sorti de la zone d'étude reste dehors et Y'' qui représente la probabilité d'émigrer pour un pélobate qui était présent la saison d'avant. Les probabilités de capture deviennent alors les probabilités de capturer les individus actifs et les estimations d'effectifs, les effectifs actifs à chaque saison.

Nous avons repris les variables retenues sur le meilleur modèle de Pradel précédant soit $F_0(\text{saison} * \text{sexe})$, $p(\text{saison} + \text{sexe})$ ou $(\text{saison} + \text{sexe} + \text{an})$ et $S(\text{saison} * \text{sexe})$ et avons modélisés les nouveaux paramètres d'émigration temporaire.

Probabilité d'émigration (Y') et d'immigration (Y'')

Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces probabilités étaient constants (.), variables selon la période printanière ou automnale (P/A), variable selon le sexe (sex), ou variables selon la période saisonnière et le sexe (P/A + sex) ou selon la période saisonnière en fonction du sexe (P/A * sex). Les données étaient insuffisantes pour tester l'effet de la saison sur ces modèles complexes.

21 modèles ont ainsi été ajustés pour le site du Plan, dans Mark, à l'aide d'algorithmes de maximum de vraisemblance et comparés selon le critère d'Aikaïke corrigé pour les petits effectifs (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). Lorsque plusieurs modèles étaient équivalents ($\Delta AICc < 2$), le poids d'AIC et une procédure de « model averaging » (moyenne des estimations des modèles pondérées par la pertinence relative des modèles) ont été utilisés afin d'obtenir les estimés moyens (Burnham & Anderson, 2002). Toutes les estimations sont présentées \pm leur intervalle de confiance à 95%.

Survie et modèles multi-état

Les données de CMR du Plan, incluant les individus juvéniles, ont été analysées avec des Modèles dits de "Multi-états" (Nichols *et al.*, 1994) avec le logiciel MARK (White & Burnham 1999), pour lesquels les états considérés étaient les classes d'âges à savoir, adulte ou juvénile. Pour construire ces modèles, toutes les données intra-saison ont été regroupées pour construire une base de données comportant une seule information saisonnière. Ces modèles Multi-états permettent de modéliser les probabilités de survie et de transition entre états tout en prenant en compte les variations éventuelles de probabilités de recapture entre ces états.

Taux de recapture (p)

Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces taux étaient variables selon la saison (saison) ou variables selon la saison et l'âge de l'individu (saison + âge).

Probabilité de survie (S) et de séniorité (G)

Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces probabilités étaient constantes (\cdot), variables selon la saison (saison), la période printanière ou automnale (P/A), variable selon l'âge (age), ou variables selon la saison et l'âge (saison + age) ou selon la période printanière et l'âge (P/A + age).

Probabilité de Transition (Psi)

La probabilité de transition est la probabilité pour un individu de passer de l'état juvénile à adulte (la transition inverse ayant été forcée à zéro). Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces probabilités étaient constantes (\cdot), variables selon la saison (saison) ou la période printanière ou automnale (P/A). Pour la modélisation, nous avons procédé par étapes. Nous avons d'abord testé le modèle le plus complexe, et simplifié les co-variables sur les probabilités de recapture. Puis, en gardant le meilleur modèle obtenu sur la probabilité de recapture, nous avons testé les différentes hypothèses sur la probabilité de transition entre états puis sur la survie. 8 modèles ont ainsi été ajustés pour le site du Plan, dans Mark, à l'aide d'algorithmes de maximum de vraisemblance et comparés selon le critère d'Aikaïke corrigé pour les petits effectifs (AICc) (Burnham & Anderson, 2002).

2.2.5. Rythme d'activité nocturne des populations

Afin de mieux comprendre l'activité des animaux et grâce aux sessions intra-nuit, les données du Plan ont également pu être analysées à l'aide de Modèles dits "Robust-design de Pollock" (Pollock *et al.*, 1990 ; Kendall *et al.* 1997) pour estimer des effectifs nocturnes. Ces modèles de type « Robust-design » permettent de considérer que certains individus ne sont pas disponibles à la capture lors de certaines sessions car considérés comme absent de la zone d'étude, ils sont appelés émigrants temporaires.

Taux de capture et de recapture (p et c)

Afin de minimiser le nombre de paramètres, le nombre de données étant relativement limité, nous avons considéré les taux de capture et de recapture identiques. Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces taux étaient variables selon la nuit (nuit), variable selon la nuit et le sexe (nuit + sexe), variable selon la nuit et la saison (nuit + saison), ou variables selon la nuit, le sexe et la saison (nuit + sexe + saison).

Probabilité de survie (S)

Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces probabilités étaient constantes (.), variables selon la saison (saison), la période printanière ou automnale (P/A), variable selon le sexe (sexe), ou variables selon diverses combinaisons de ces effets (saison + sexe ; saison * sexe ; P/A + sexe ; P/A * sexe). Les probabilités de survie inter-nuit au sein d'une même saison ont été forcées à être égales à 1.

Nombre d'individus manqués (fo)

Nous avons considéré le nombre d'individus manqués dans la population dépendant de la saison en interaction avec le sexe (saison*sexe).

Probabilité d'émigration (Y') et d'immigration (1-Y')

Nous avons comparé des modèles pour lesquels ces probabilités étaient constantes (.), variables selon la période printanière ou automnale (P/A), variable selon le sexe (sexe), ou variables selon la période saisonnière et le sexe (P/A + sexe) ou selon la période saisonnière en fonction du sexe (P/A * sexe).

Le nombre de modèles utilisant toutes les combinaisons possibles étant très important, nous avons procédé par étapes. Nous avons d'abord testé le modèle le plus complexe, et simplifié les co-variables sur les probabilités de capture/recapture. Puis, en gardant le(s) meilleur(s) modèle(s) sur la probabilité de capture, nous avons testé les différentes hypothèses sur les probabilités de migration puis sur la survie. 24 modèles ont ainsi été ajustés pour le site du Plan, dans Mark, à l'aide d'algorithmes de maximum de vraisemblance et comparés selon le critère d'Aikake corrigé pour les petits effectifs (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). Lorsque plusieurs modèles étaient équivalents ($\Delta AICc < 2$), le poids d'AIC et une procédure de « model averaging » (moyenne des estimations des modèles pondérées par la pertinence relative des modèles) ont été utilisés afin d'obtenir les estimations moyennes (Burnham & Anderson, 2002). Toutes les estimations sont présentées \pm leur intervalle de confiance à 95%.

2.3. Analyses spatiales

Les analyses spatiales ont été réalisées à partir de localisations GPS cumulées durant les 3 années (2019-2021) du suivi.

Les patterns spatiaux ont été évalués à l'aide de la méthode AKDE (Autocorrelated Kernel Density Estimation) (Fleming et al. 2015). Cette méthode d'estimation du domaine vital basée sur la modélisation des mouvements en temps continu représente un estimateur plus fiable que le polygone convexe minimum traditionnel (MCP) et l'estimation de la densité du noyau (KDE). En effet, les MCP et les KDE n'abordent pas adéquatement l'interdépendance des points (Fleming et al. 2015). Les AKDE sont robustes face à une faible standardisation des données (par exemple l'irrégularité de l'échantillonnage) et une faible taille d'échantillon (Fleming et al. 2019 ; Averill-Murray et al. 2020). Il est nécessaire toutefois d'obtenir un nombre de géolocalisation par individu suffisamment élevé (≥ 15 localisations GPS) pour appliquer l'analyse. Ainsi, l'analyse concerne 1 mâle et 2 femelles adultes sur le site des Tours et 4 femelles adultes sur le site du Plan.

Les patterns spatiaux à 95 % et la zone centrale (core area) à 50 % des individus ont été calculées. La zone centrale représente la partie du domaine vital la plus fréquemment occupée (c'est-à-dire un pattern de points groupés) (Powell et al. 1997). Des corrections pour le plan d'échantillonnage irrégulier et la faible taille de l'échantillon ont été effectuées à l'aide des méthodes pHREML (perturbative Hybrid Residual Maximum Likelihood estimation) et wAKDEc (weighted AKDE) en suivant les directives proposées par Silva et al. (2021). La méthode pHREML vise à atténuer les biais de faible taille d'échantillon tandis que wAKDEc a été utilisé pour corriger les irrégularités dans la conception de l'échantillonnage (c'est-à-dire les données manquantes ou l'irrégularité dans la fréquence d'échantillonnage) (Fleming et al. 2019 ; Silva et al. 2021).

La méthode de bootstrap paramétrique a été appliquée en plus de la méthode pHREML wAKDEc sur chaque individu avec une taille d'échantillonnage effective extrêmement petite (degré de liberté < 5) afin de réduire

les biais mentionnés ci-dessus (Fleming et al. 2019; Silva et al. 2021). La taille effective de l'échantillon est caractérisée par la durée du suivi divisée par le nombre de traversées du domaine vital effectuées par l'animal.

Afin d'évaluer le potentiel de dispersion du pélobate cultripède, les distances maximales parcourues ont été calculées pour 87 femelles et 58 mâles sur le site du Plan et 36 femelles et 20 mâles sur le site des Tours. En raison de la non-normalité des données, un test non paramétrique de Wilcoxon a été appliqué pour comparer les distances parcourues par les mâles et les femelles au sein de chaque site.

Les analyses ont été réalisées sur QGIS version 3.16.9 et R version 3.5.2 (R Core Team 2019) en utilisant le package ctm (Fleming & Calabrese 2019).

3. Résultats

3.1. Rétention des PIT-tags (PTRR) et taux de faux négatifs (FNT)

Aucun changement dans les motifs dorsaux des adultes n'a été constaté (Fig. 3). Nous avons néanmoins constaté une évolution des motifs chez les juvéniles, bien qu'ils soient encore facilement reconnaissables (Fig. 3). La comparaison visuelle des 372 individus marqués a révélé un PTRR de 100% (sur 101 individus recapturés) et un FNT de zéro. Ces résultats indiquent qu'aucun individu n'a été marqué plusieurs fois. Les 77 adultes et les 24 juvéniles recapturés au moins une fois dans l'année ont conservé leurs PIT-tags pendant toute la durée de l'étude. Le temps de rétention maximal connu des PIT-tags était de 238 jours (c'est-à-dire près de 8 mois).

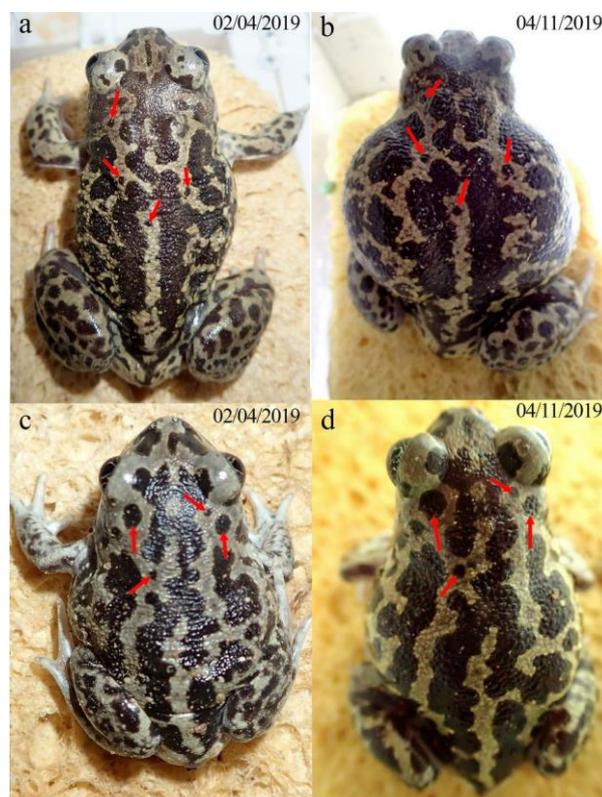


FIGURE 3 : APPARIEMENT VISUEL UTILISÉ POUR ÉVALUER LE TAUX DE RÉTENTION DES PIT-TAGS CHEZ *PELOBATES CULTRIPES*. PREMIÈRE CAPTURE (A) ET DERNIÈRE RECAPTURE (B) D'UNE FEMELLE ADULTE (PIT-TAG ID : 4631445), À ENVIRON 7 MOIS D'INTERVALLE. PREMIÈRE CAPTURE (PRINTEMPS 2019) ; C) ET DERNIÈRE CAPTURE (D) D'UN INDIVIDU JUVÉNILLE (PIT-TAG ID : 4631337) À ENVIRON 7 MOIS D'INTERVALLE. LES FLECHES ROUGES INDIQUENT LES TACHES DORSALES DISTINCTIVES. (PHOTOS : JULIEN RENET).

3.2. Evolution de la masse corporelle

L'indice de masse corporelle est normalement distribué pour les mâles et les femelles lors de la première et dernière capture (test de Shapiro-Wilk, mâles capturés : $SW = 0,92$, $P = 0,211$; mâles recapturés : $SW = 0,98$, $P = 0,985$; femelles capturées : $SW = 0,96$, $P = 0,594$; femelles recapturés : $SW = 0,97$, $P = 0,805$). En revanche, la masse corporelle n'est pas normalement distribuée pour les juvéniles (juvéniles capturés : $SW = 0,88$, $P = 0,041$; juvéniles recapturés : $SW = 0,91$, $P = 0,133$). La masse corporelle n'a pas différencié significativement entre la première et la dernière capture que ce soit pour les femelles ($t = 1,94$, $df = 21$, $P = 0,067$) (Fig. 4) ou pour les mâles ($t = 0,84$, $df = 14$, $P = 0,417$) (Fig. 4). La différence moyenne de masse corporelle est de $3,39$ g ($\pm 1,751$ g d'erreur standard) pour les femelles et de $1,35$ g ($\pm 1,621$ g) pour les mâles. La masse corporelle des juvéniles a augmenté significativement ($V = 136$, $P < 0,001$, $n = 16$) avec une différence moyenne de $6,87$ g ($\pm 0,691$ g) entre la première et la dernière capture (Fig. 4).

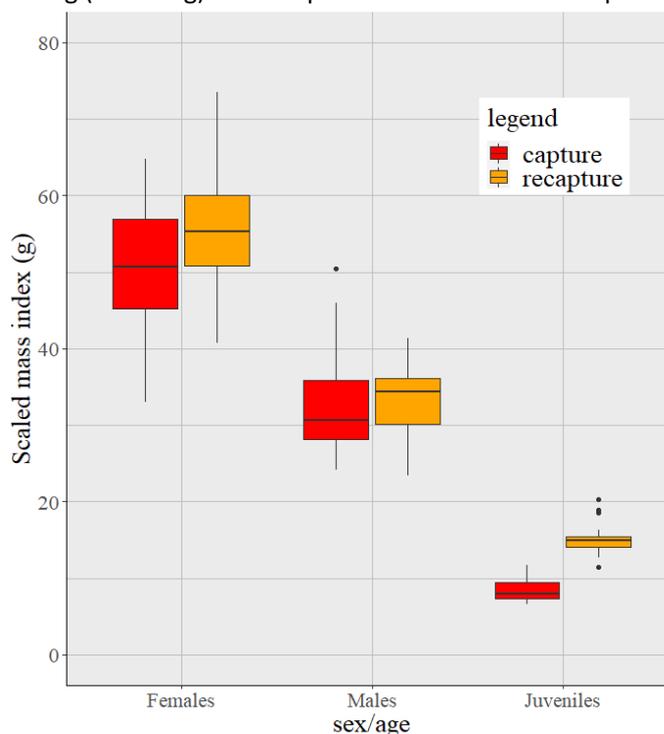


FIGURE 4 : BOXPLOT INDIQUANT LA VARIATION DE LA MASSE CORPORELLE DE *PELOBATES CULTRIPES* ENTRE LA PREMIERE CAPTURE ET LA DERNIERE RECAPTURE POUR LES TROIS GROUPES CONSIDERES (FEMELLES, MALES ET JUVENILES).

3.3. Effet du sexe et du temps sur la différence de masse

Le délai moyen entre la première capture et la dernière recapture est de $19,02$ j ($\pm 10,06$ j) pour les adultes et de $134,19$ jours ($\pm 89,30$ j) pour les juvéniles. Pour les adultes, l'effet du temps n'est pas significatif (Tab. 3, Analyse I). À l'inverse, il y a un effet sexuel négatif considérable pour les mâles étant donné qu'ils ont une différence de masse inférieure à celle des femelles (Tab. 3). Pour les juvéniles, l'effet du temps est significatif (Tab. 3, analyse II). Le différentiel de masse a augmenté à mesure que le temps entre la capture et la recapture s'est allongé. Il est lié à la croissance des individus. Ce modèle a été ajusté aux données et a expliqué 34 % des données (Tab 3, analyse II).

TABEAU 3 : ANALYSE DU GLM - DIFFERENTIEL DE MASSE ENTRE LA CAPTURE ET LA RECAPTURE CHEZ LES ADULTES ET LES JUVENILES. ANALYSE I, L'EVALUATION DU DIFFERENTIEL DE MASSE DES ADULTES VARIE EN FONCTION DU SEXE ET DU NOMBRE DE JOURS ENTRE LA CAPTURE ET LA RECAPTURE. ANALYSE II, L'EVALUATION DU DIFFERENTIEL DE MASSE JUVENILE VARIE EN FONCTION DU NOMBRE DE JOURS ENTRE LA CAPTURE ET LA RECAPTURE. LES CARACTERES GRAS INDIQUENT LES VALEURS SIGNIFICATIVES.

Analyse	Paramètre	Estimation	Erreur type	P	Paramètre de dispersion ϕ	Pseudo-R2
I	Intercept	0.93849	0.3464	< 0.007	1.20 $P > 0.190$	0.17
	Sexe	-0.6921	0.3104	< 0.026		
	Jour	0.0212	0.0143	> 0.139		
II	Intercept	1.0200	0.3381	< 0.003	1.31	0.34
	Day	0.0060	0.0020	< 0.002	$P > 0.192$	

3.4. Estimation des paramètres démographiques sur le site du Plan

3.4.1. Robust-design Pradel, Survie et Séniorité

A l'issue de la procédure de sélection de modèle Pradel Survival and Seniority, cinq modèles sont considérés équivalents ($\Delta AICc < 2$) et représentent 0,72 du poids d'Akaike (Tab. 4). Ces modèles considèrent une probabilité de capture fonction de la saison, du sexe et de l'année, une probabilité de survie et de séniorité dépendantes de la saison en fonction du sexe.

TABLEAU 4 : DIX PREMIERS MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN, AJUSTES ET CLASSES SELON LE CRITERE AKAIKE (AICc).

Modèle	AICc	$\Delta AICc$	Poids AICc	Nombre de paramètres
S(saison*sex) G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2097,61	0,00	0,21	39
S(P/A*sex+an)G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2097,95	0,34	0,18	35
S(P/A+sex+an)G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2098,20	0,59	0,16	34
S(P/A+an)G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2099,29	1,68	0,09	33
S(saison*sex+an) G(saison*sex+an) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	2099,58	1,98	0,08	38
S(saison*sex+an) G(saison*sex+an) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2099,74	2,13	0,07	40
S(saison*sex+an) G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2099,74	2,13	0,07	40
S(saison+sex) G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2100,20	2,59	0,06	35
S(saison) G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2101,18	3,57	0,04	34
S(P/A*sex) G(saison*sex) p=c(saison+sex+an) Fo(saison*sex)	2102,86	5,25	0,02	33

Les probabilités de capture estimées varient en fonction des saisons de capture et du sexe des individus (Fig. 5). En moyenne autour de 0,17, elles varient entre 0,07 (IC 0,06 – 0,09) et 0,22 (IC 0,18 - 0,27) et sont systématiquement plus importantes pour les femelles que pour les mâles. Ces probabilités augmentent avec le temps au sein de chaque année, et la présence d'une session supplémentaire au printemps 2020 n'a pas eu de conséquence sur l'efficacité de capture (Fig. 5).

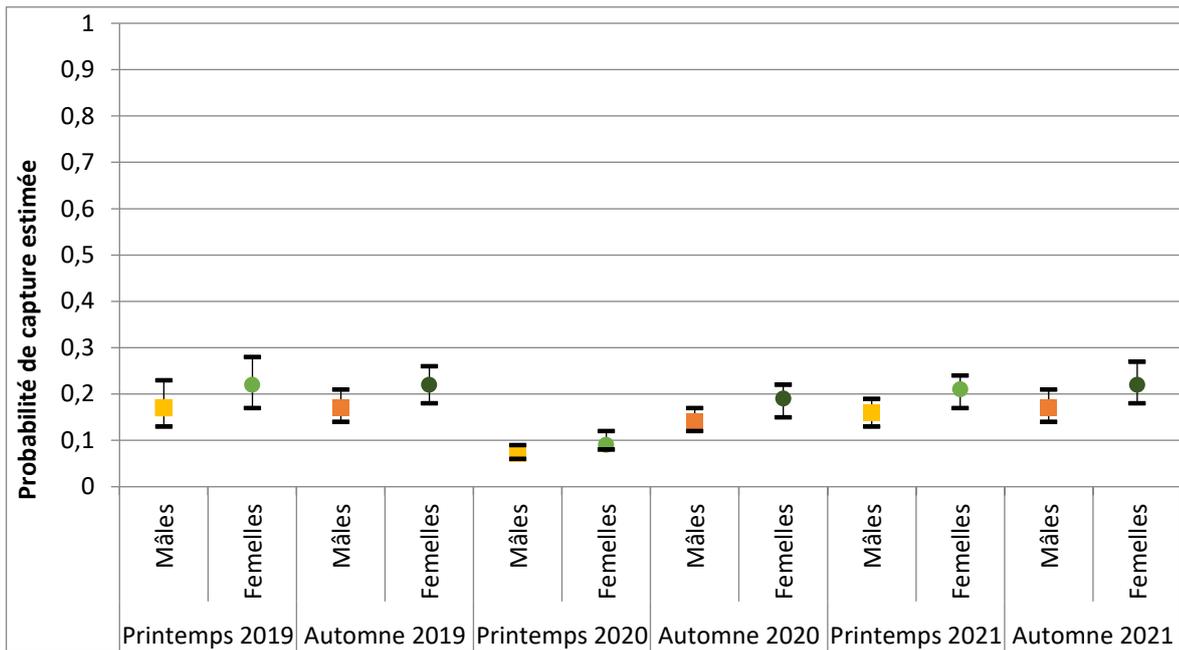


FIGURE 5 : PROBABILITES DE CAPTURES ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) ET LEURS INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% (IC) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

Les probabilités de survie estimées varient en fonction des saisons et du sexe des individus (Fig. 6). En moyenne estimées autour de 0,62 (IC 0,43 – 0,75), elles semblent plus importantes pour les mâles (0,65, IC 0,44 – 0,80) que pour les femelles (0,60, IC 0,42 – 0,70), surtout entre le printemps et l'automne. Les survies hivernales sont largement supérieures (0,80, IC 0,56 – 0,92) aux survies estivales (0,50, IC 0,36 – 0,64).

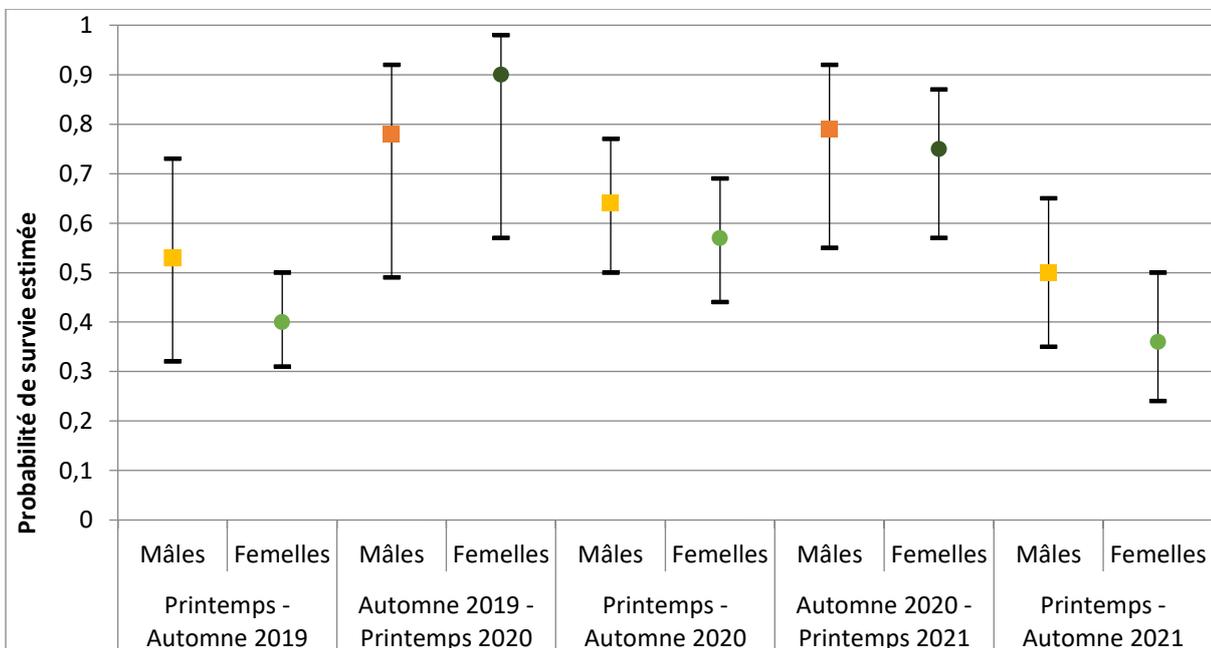


FIGURE 6 : PROBABILITES DE SURVIES ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) ET LEURS INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% (IC) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

La procédure de sélection de modèle montre un effet de la saison et du sexe sur la probabilité de séniorité. Le taux de recrutement calculé à partir de ces estimations est en moyenne de 0,40 (IC 0,28 – 0,56), estimé autour de 0,44 (IC 0,32 – 0,57) pour les mâles et de 0,37 (0,23 – 0,55) pour les femelles. Il varie selon les saisons sans similarité d'une année à l'autre (Fig. 7).

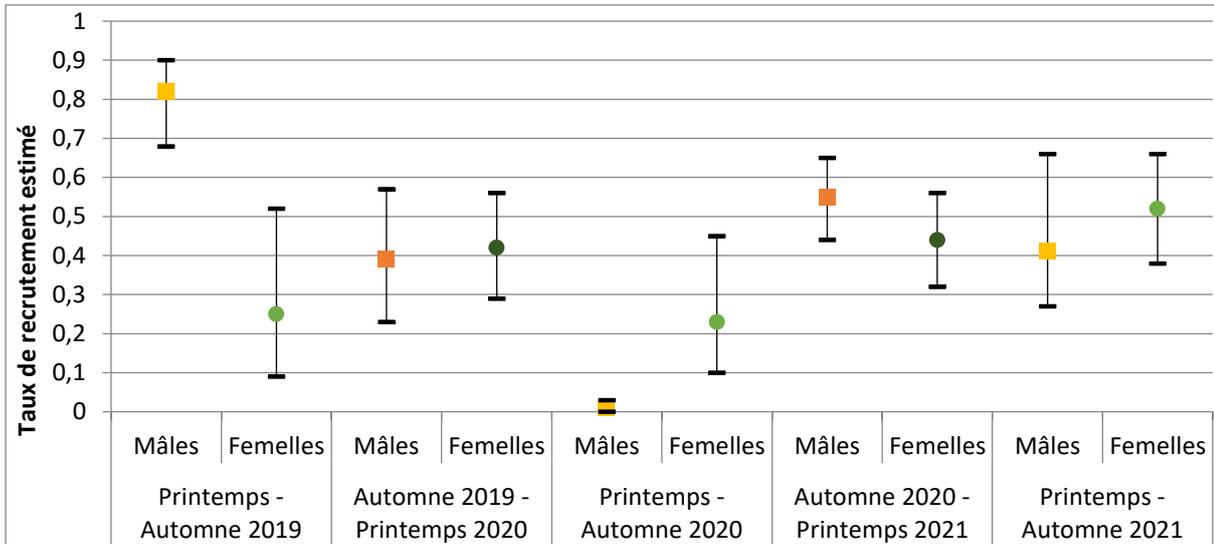


FIGURE 7 : PROBABILITES DE RECRUTEMENT ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) ET LEURS INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% (IC) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

Les estimations d'abondance varient de 217 (IC 177-257) à 335 (IC 381-390) individus adultes et montrent des effectifs en augmentation au cours de la période d'étude présentant des intervalles de confiance relativement précis dès les premières saisons de suivis (Fig. 8). Les effectifs totaux saisonniers, sont plus importants au printemps qu'à l'automne avec des sex-ratios tantôt en faveur des femelles (printemps 2019), tantôt à l'équilibre (Printemps et automne 2020) et tantôt en faveur des mâles (automne 2019, printemps et automne 2021).

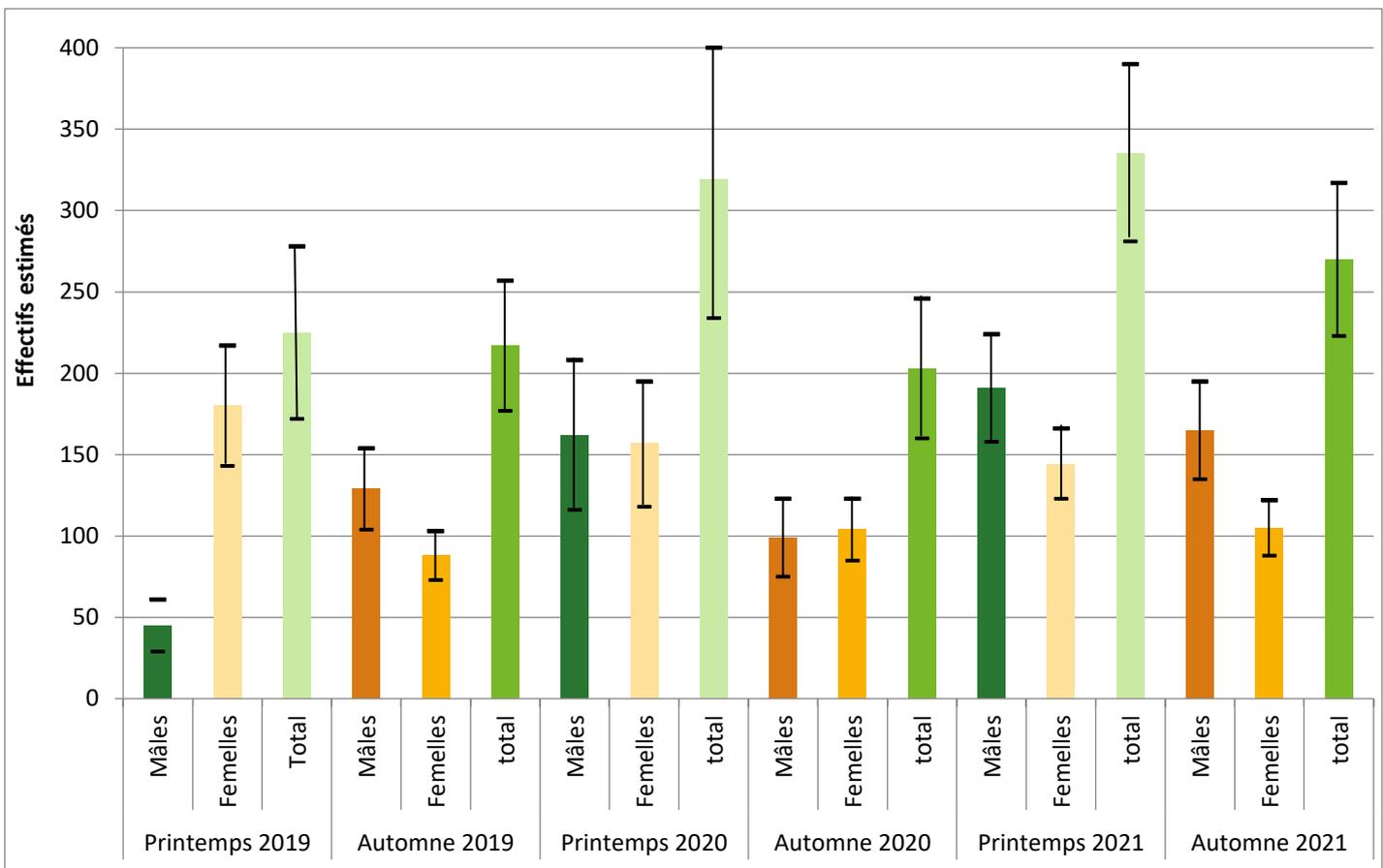


FIGURE 8 : EFFECTIFS ESTIMÉS PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) ET LEURS INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% (IC) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPÈDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

3.4.2. Robust-design Pollock

A l'issue de la procédure de sélection de modèle de Pollock, deux modèles sont considérés équivalents ($\Delta AICc < 2$) et représentent 0,51 du poids d'Akaike (Tab. 5). Ces modèles considèrent une probabilité de capture en fonction de la saison et du sexe, une probabilité de survie dépendantes de la saison en fonction du sexe et des probabilités d'émigration/immigration constante ou dépendante de la période saisonnière.

TABEAU 5 : DIX PREMIERS MODELES "ROBUST-DESIGN POLLOCK" (POLLOCK ET AL. 1990) POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPÈDE DU PLAN, AJUSTES ET CLASSES SELON LE CRITERE AKAIKE (AICc).

Modèle	AICc	$\Delta AICc$	Poids AICc	Nombre de paramètres
S(saison*sex) Y''(P/A) Y'(P/A) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	65,03	0,00	0,29	34
S(saison*sex) Y''(.) Y'(P/A) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	65,55	0,52	0,22	33
S(saison*sex) Y''(sex) Y'(P/A) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	67,51	2,48	0,08	34
S(saison*sex) Y''(P/A*sex) Y'(P/A) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	68,63	3,60	0,05	36
S(saison*sex) Y''(P/A+sex) Y'(P/A) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	68,77	3,74	0,04	36
S(saison*sex) Y''(.) Y'(P/A*sex) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	69,05	4,02	0,04	35
S(saison*sex) Y''(.) Y'(P/A+sex) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	69,05	4,02	0,04	35
S(saison*sex) Y''(P/A) Y'(P/A+sex) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	69,26	4,23	0,03	36
S(saison*sex) Y''(P/A) Y'(P/A*sex) p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	69,26	4,33	0,03	36
S(saison*sex) Y''(P/A) Y'(.). p=c(saison+sex) Fo(saison*sex)	69,36	5,21	0,03	33

Les estimations des probabilités de capture et les estimations d'effectifs sont très similaires aux estimations issues des modèles Pradel.

Les estimations de probabilités d'émigration sont en moyenne estimées à 0,24 (IC 0,17 – 0,33), à 0,47 (IC 0,33 – 0,61) entre le printemps et l'automne suivant et 0,17 (IC 0,04 – 0,45) entre l'automne et le printemps suivant. Les estimations de probabilités de rester dehors pour les individus qui étaient sortis de la zone, entre l'automne et le printemps suivant sont de 0,71 (IC 0,39 – 0,90) et entre le printemps et l'automne suivant de 1. Autrement dit, un individu a beaucoup plus de chance d'être contacté au printemps qu'à l'automne.

Survie adulte et juvénile

A l'issue de la procédure de sélection de modèle Multi-états, un modèle prédomine ($\Delta AICc < 2$) et représentent 0,75 du poids d'Akaike (Tab. 6). Ce modèle considère une probabilité de recapture en fonction de la saison, une probabilité de survie dépendantes de la saison en fonction de l'âge une probabilité de transition de l'âge juvénile à l'âge adulte dépendante de la saison.

TABLEAU 6 : MODELES "MULTI-ETATS" (NICHOLS ET AL. 1994) POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN, AJUSTES ET CLASSES SELON LE CRITERE AKAIKE (AICc).

Modèle	AICc	$\Delta AICc$	Poids AICc	Nombre de paramètres
S(saison*age) c(saison) Psi(saison)	1798,02	0,00	0,75	17
S(saison) c(saison) Psi(saison)	1800,98	2,96	0,17	12
S(P/A*age) c(saison) Psi(saison)	1802,89	4,87	0,07	12
S(saison*age) c(saison) Psi(P/A)	1806,75	8,73	0,01	15
S(saison*age) c(saison*age) Psi(saison)	1815,94	17,92	0,00	20
S(age) c(saison) Psi(saison)	1892,02	94,00	0,00	11
S(P/A) c(saison) Psi(saison)	1893,58	95,56	0,00	11
S(.) c(saison) Psi(saison)	1896,01	97,99	0,00	11

Les probabilités de recapture ne sont pas différentes entre les adultes et les juvéniles selon les modèles multi-états, elles sont estimées entre 0,42 (IC 0,33 – 0,53) et 0,78 (IC 0,71 – 0,84).

Les probabilités de survie estimées varient en fonction des saisons et de l'âge des individus (Fig. 9). Elles sont plus élevées pour les adultes que pour les juvéniles et plus élevées en hiver qu'au printemps (0,50 pour les juvéniles au printemps et 0,86 en hiver et 0,52 pour les adultes au printemps contre 0,90 en hiver).

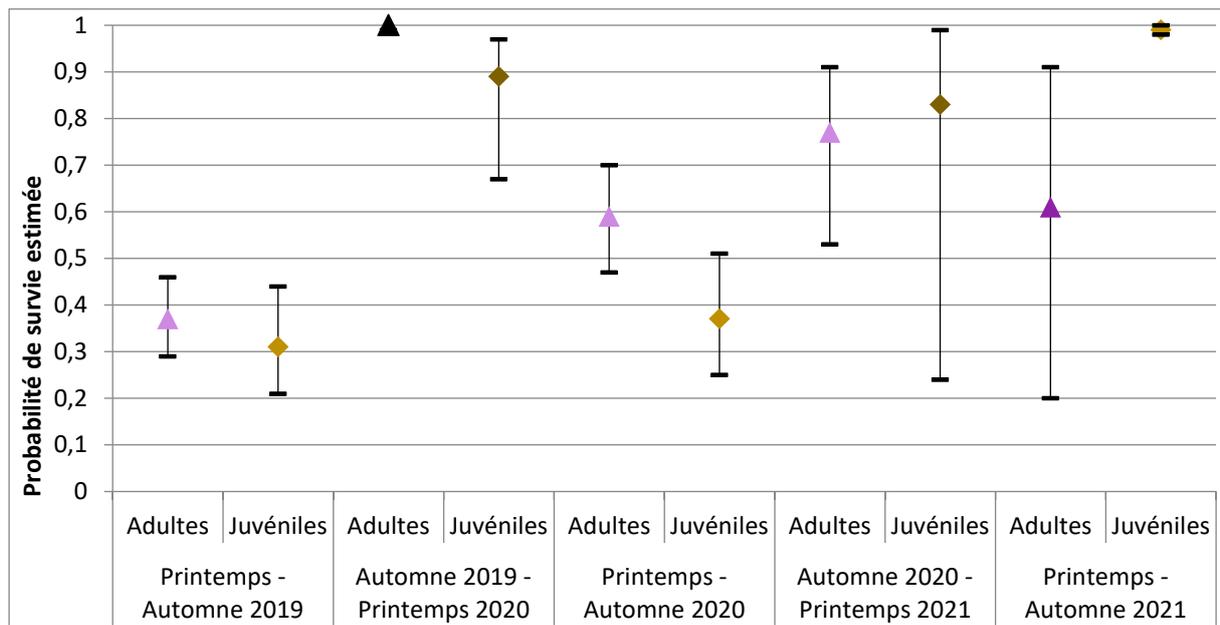


FIGURE 9 : PROBABILITE DE SURVIE ESTIMEE PAR LES MODELES "MULTI-ETAT" (NICHOLS ET AL., 1994) ET LEURS INTERVALLES DE CONFIANCE A 95% (IC) POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

La probabilité de transiter d'un état juvénile à un état adulte pour un pélobate est plus élevée entre le printemps et l'automne suivant (0,79 ; IC 0,64 – 0,89) qu'entre l'automne et le printemps suivant (0,13 ; IC 0,06 – 0,25).

3.4.3. Rythme d'activité nocturne de la population du Plan

A l'issue de la procédure de sélection de modèle Pollock, cinq modèles sont considérés équivalents ($\Delta AICc < 2$) et représentent 0,77 du poids d'Akaike (Tab. 7). Ces modèles considèrent une probabilité de capture fonction de la nuit et du sexe des individus, une probabilité de survie dépendantes de la saison et du sexe et des probabilités d'émigration/immigration dépendante de la période saisonnière ou constantes dans le temps.

TABEAU 7 : DIX PREMIERS MODELES "ROBUST-DESIGN POLLOCK" (POLLOCK ET AL. 1990) AJUSTES PAR NUIT POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN, AJUSTES ET CLASSES SELON LE CRITERE AKAIKE (AICc).

Modèle	AICc	$\Delta AICc$	Poids AICc	Nombre de paramètres
S(saison*sexe) Y''(P/A) Y'(.). p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3122,00	0,00	0,24	105
S(saison) Y''(P/A) Y'(.). p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3122,65	0,65	0,17	100
S(saison + sexe) Y''(P/A) Y'(.). p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3123,20	1,20	0,13	101
S(saison*sexe) Y''(P/A) Y'(P/A) p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3123,31	1,30	0,13	107
S(saison) Y''(P/A) Y'(P/A) p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3123,86	1,86	0,10	102
S(saison*sexe) Y''(P/A) Y'(sexe) p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3124,20	2,20	0,08	106
S(saison + sexe) Y''(P/A) Y'(P/A) p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3124,42	2,42	0,07	103
S(saison*sexe) Y''(P/A) Y'(P/A + sexe) p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3125,51	3,50	0,04	108
S(P/A*sexe) Y''(P/A) Y'(.). p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3129,01	7,01	0,01	99
S(saison*sexe) Y''(P/A) Y'(P/A*sexe) p=c(nuit + sexe) Fo(nuit*sex)	3129,30	7,30	0,01	110

Les estimations de probabilités de capture nocturnes sont variables d'une nuit à l'autre (Fig. 10). Elles sont systématiquement plus élevées pour les femelles que pour les mâles. En moyenne estimées à 0,32 (IC 0,24

– 0,42), elles varient de 0,01 (IC 0 – 0,1) à 0,6 (IC 0,56 – 0,71). Ces estimations seraient intéressantes à mettre en lien avec les données météorologiques prises sur le terrain à l'aide des data loggers, afin de tenter d'expliquer ces variations. On remarque que les estimations augmentent régulièrement avec le temps au sein de chaque saison. Malgré trois prospections d'1h30 par nuit à deux observateurs, ces données signifient que nous avons près de 70% de chance de manquer les individus actifs.

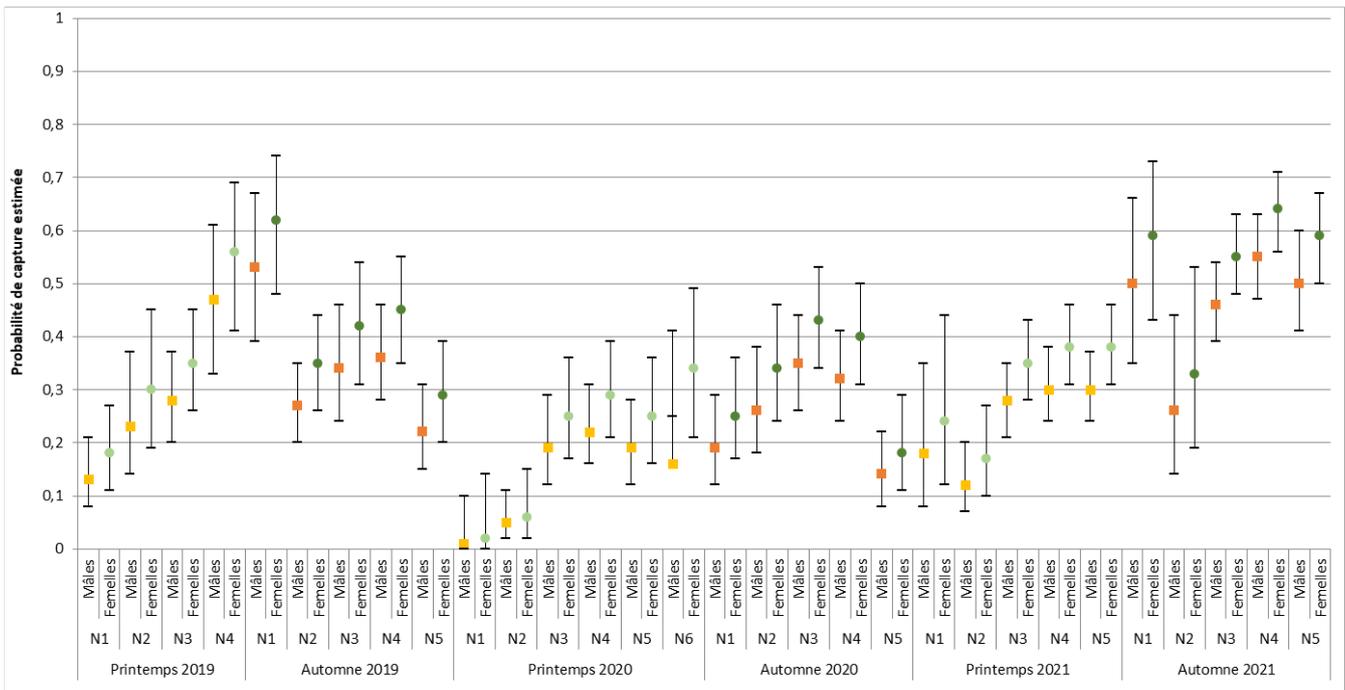


FIGURE 10 : PROBABILITES DE CAPTURES NOCTURNES ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN POLLOCK" (POLLOCK ET AL., 1990 ; KENDALL ET AL. 1997) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

Les probabilités de survie estimées varient en fonction des nuits et du sexe des individus (Fig. 11). En moyenne estimées autour de 0,66 (IC0,43 – 0,80), elles sont légèrement plus importantes pour les mâles que pour les femelles. Elles suivent globalement le même patron avec des valeurs très similaires aux paramètres estimés par les modèles Robust-Design de Pradel. Les survies hivernales sont également ici supérieures aux survies estivales.

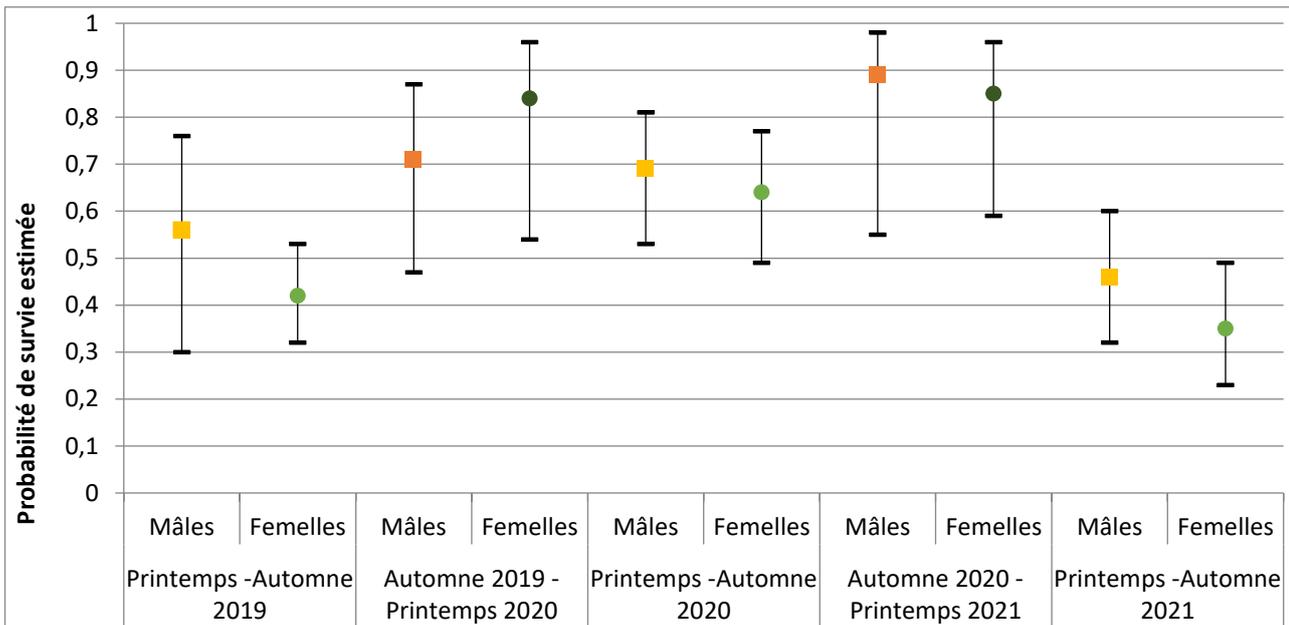


FIGURE 11 : PROBABILITES DE SURVIES SAISONNIERES ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN DE POLLOCK" (POLLOCK ET AL. 1990) INCLUANT LES SESSIONS INTRA-NUIT, POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

Les estimations de probabilités d'émigration sont en moyenne estimées à 0,66 (IC 0,62 – 0,70), entre deux nuits d'une même saison et à 0,82 (IC 0,69 – 0,90) entre deux saisons, peu importe lesquelles. Les estimations de probabilités de rester dehors pour les individus qui étaient sortis de la zone, entre deux nuits sont de 0,79 (IC 0,76 – 0,82), entre le printemps et l'automne sont de 0,81 (IC 0,72 – 0,87) et entre l'automne et le printemps suivant sont de 0,90 (IC 0,75 – 0,97). Autrement dit, un individu a plus de chance selon ces modèles également d'être contacté au printemps qu'à l'automne.

Les estimations d'effectifs nocturnes obtenues par ces modèles sont relativement précises exceptées trois estimations printanières. Elles oscillent entre une vingtaine et une centaine d'individus, avec un sex-ratio relativement équilibré.

Les effectifs nocturnes comme les saisonniers sont plus importants au printemps qu'à l'automne (Fig. 12).

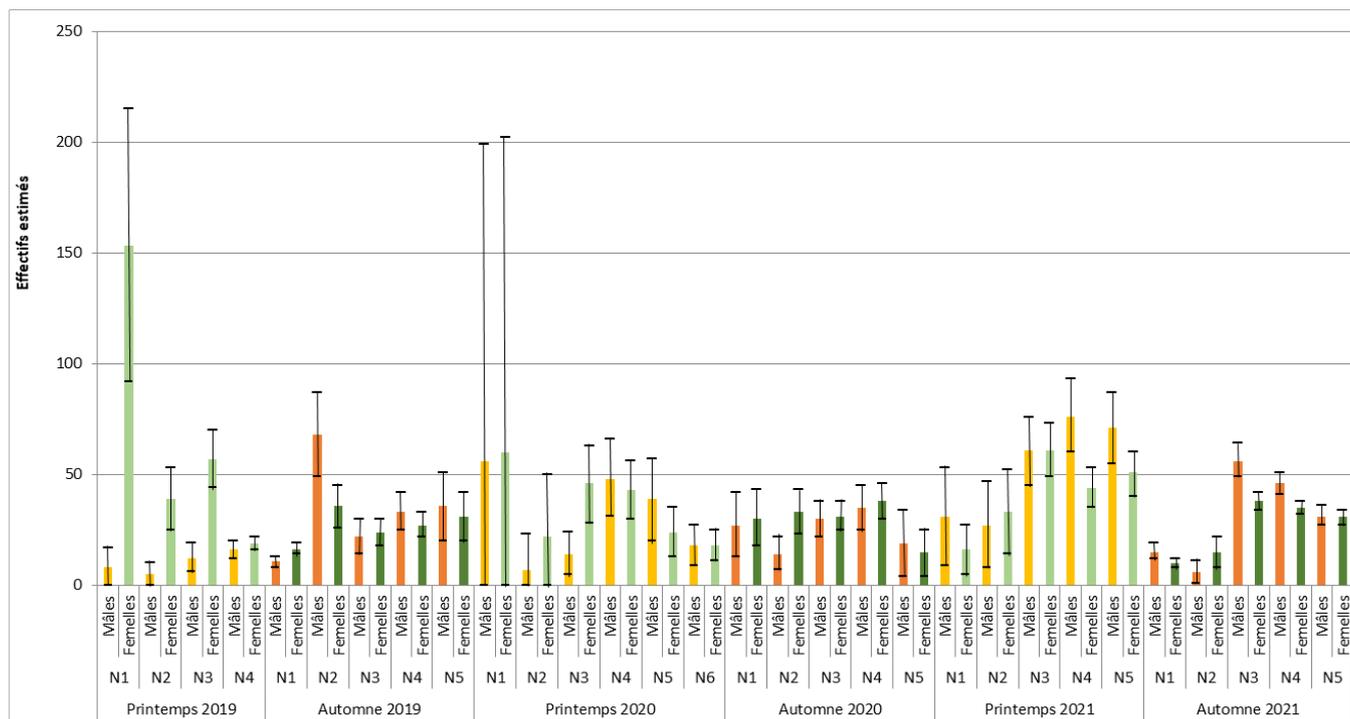


FIGURE 12 : EFFECTIFS NOCTURNES ESTIMÉS PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN POLLOCK" (POLLOCK ET AL., 1990 ; KENDALL ET AL. 1997) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021.

3.5. Estimation des paramètres démographiques sur le site des Tours

3.5.1. Robust-design Pradel, Survie et Séniorité

A l'issue de la procédure de sélection de modèle Pradel Survival and Seniority, un modèle explique mieux les données et représente 0,49 du poids d'Akaike (Tab. 8). Ce modèle considère une probabilité de capture fonction de la saison, une probabilité de survie dépendante de la saison et du sexe des individus et une séniorité dépendante du sexe des individus.

TABLEAU 8 : DIX PREMIERS MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) POUR LA POPULATION DE PELOBATE CULTRIPEDE DES TOURS, AJUSTES ET CLASSES SELON LE CRITERE AKAIKE (AICc).

Modèle	AICc	ΔAICc	Poids AICc	Nombre de paramètres
S(saison+sex) G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	926,79	0,00	0,49	24
S(saison*sex) G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	929,51	2,72	0,13	26
S(P/A*sex+an)G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	929,88	3,09	0,11	25
S(saison*sex)G(.) p=c(saison) Fo(saison*sex)	931,34	4,55	0,05	25
S(saison) G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	931,49	4,70	0,05	23
S(an) G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	931,71	4,92	0,04	22
S(saison*sex) G(P/A+sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	931,81	5,02	0,04	27
S(P/A+an) G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	932,42	5,63	0,03	23
S(saison*sex) G(P/A) p=c(saison) Fo(saison*sex)	933,70	6,91	0,02	26
S(saison+an) G(sex) p=c(saison) Fo(saison*sex)	933,98	7,19	0,01	24

Les probabilités de capture estimées varient en fonction des saisons de capture (Fig. 13). En moyenne autour de 0,11, elles varient entre 0,06 (IC 0,03 – 0,12) et 0,18 (IC 0,10 - 0,31). Les probabilités semblent augmenter régulièrement au cours de l'étude, les variations saisonnières ne montrent pas de patron similaire d'une année sur l'autre, et le nombre de sessions réalisées ne semble pas expliquer à lui seul les variations de probabilité de capture des individus (Fig. 13).

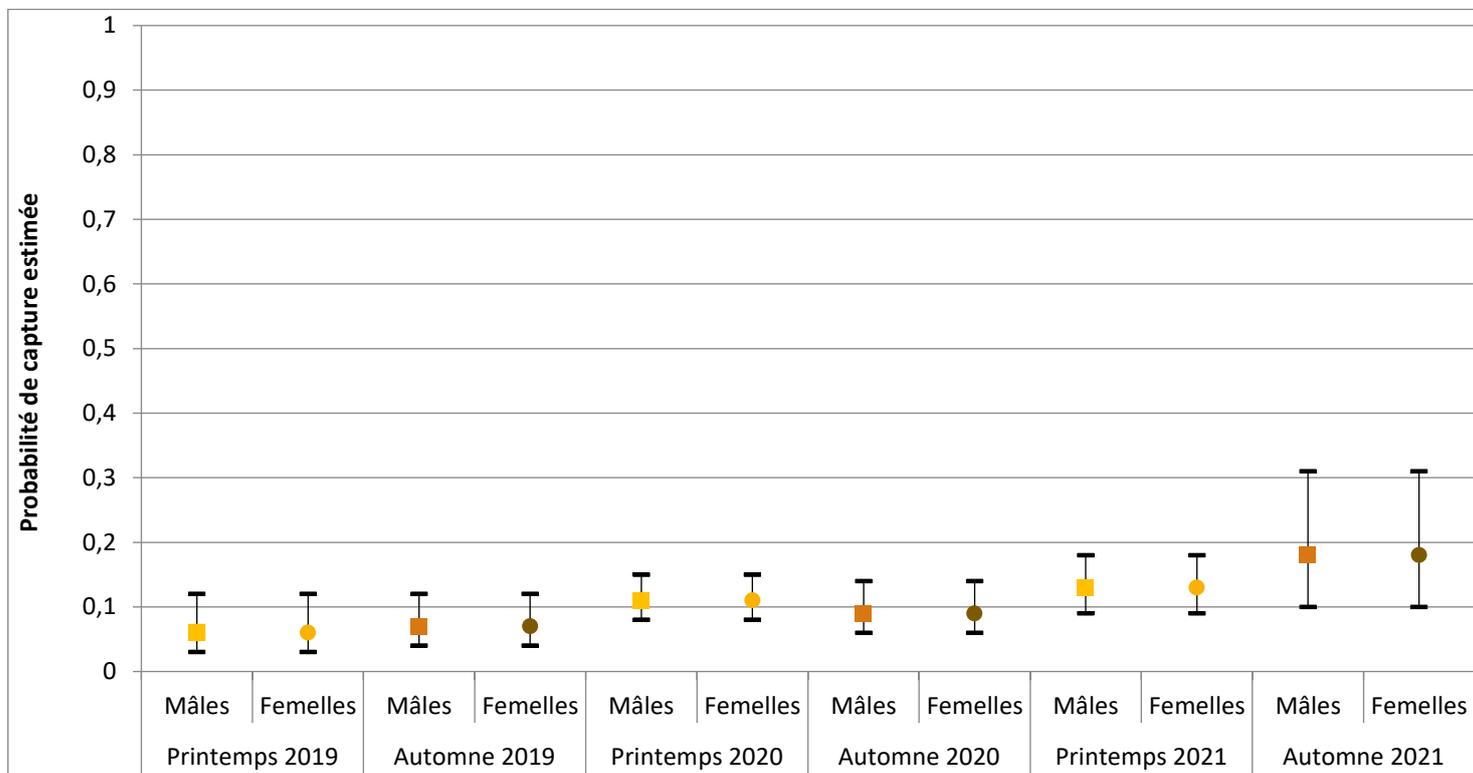


FIGURE 13 : PROBABILITES DE CAPTURES SAISONNIERES ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DES TOURS ENTRE 2019 ET 2021.

Les probabilités de survie estimées varient en fonction des saisons et du sexe des individus (Fig. 14). En moyenne estimées autour de 0,84 (IC 0,70 – 0,92), elles sont plus importantes pour les femelles (0,88, IC 0,72 – 0,96) que pour les mâles (0,70, IC 0,50 – 0,84), à toutes les saisons. Les estimations sont cependant assez peu précises et présentent des intervalles de confiance relativement larges. Les estimations autour de 1 révèlent probablement des problèmes de convergence des modèles du fait du peu d'individus recapturés au cours des saisons.

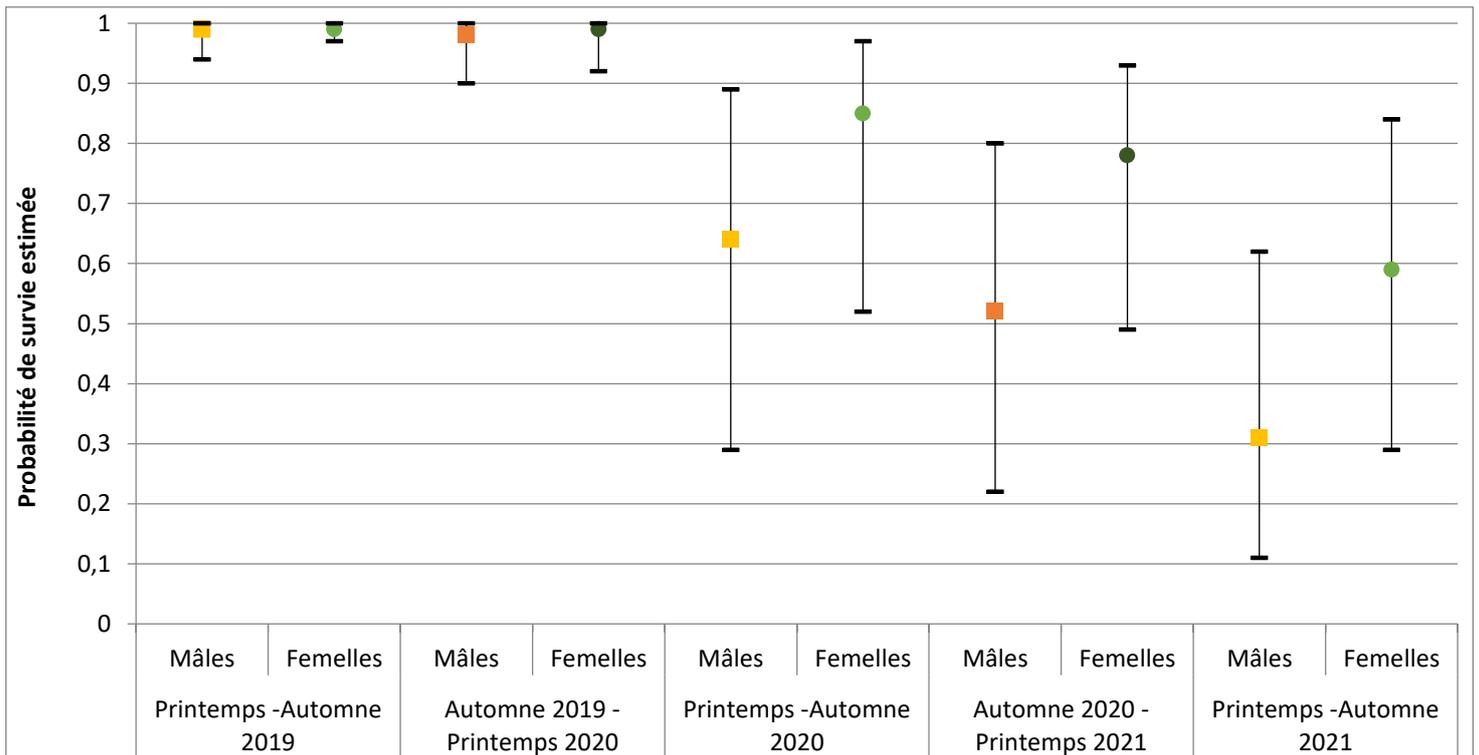


FIGURE 14 : PROBABILITES DE SURVIES SAISONNIERES ESTIMEES PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPEDE DES TOURS ENTRE 2019 ET 2021.

Les taux de recrutement ($1 - \text{Probabilité de séniorité}$), sont estimés constants d'une saison à l'autre mais varient en fonction du sexe des individus. Ils sont estimés en moyenne à 0,13 (IC 0,05 – 0,27) et sont plus importants pour les mâles, estimés à 0,29 (IC 0,15 – 0,39) que pour les femelles estimés à 0,08 (IC 0,02 – 0,25).

Les estimations montrent des effectifs saisonniers variables au cours de la période d'étude présentant des intervalles de confiance larges donc des estimations imprécises (Fig. 14). Les effectifs totaux saisonniers, sont estimés entre 50 et 100 individus, ils sont plus importants au printemps qu'à l'automne avec des sex-ratios tantôt en faveur des femelles (1 mâle pour 2 femelles en moyenne), tantôt à l'équilibre (printemps et automne 2020) ou en faveur des femelles (2019 et 2021).

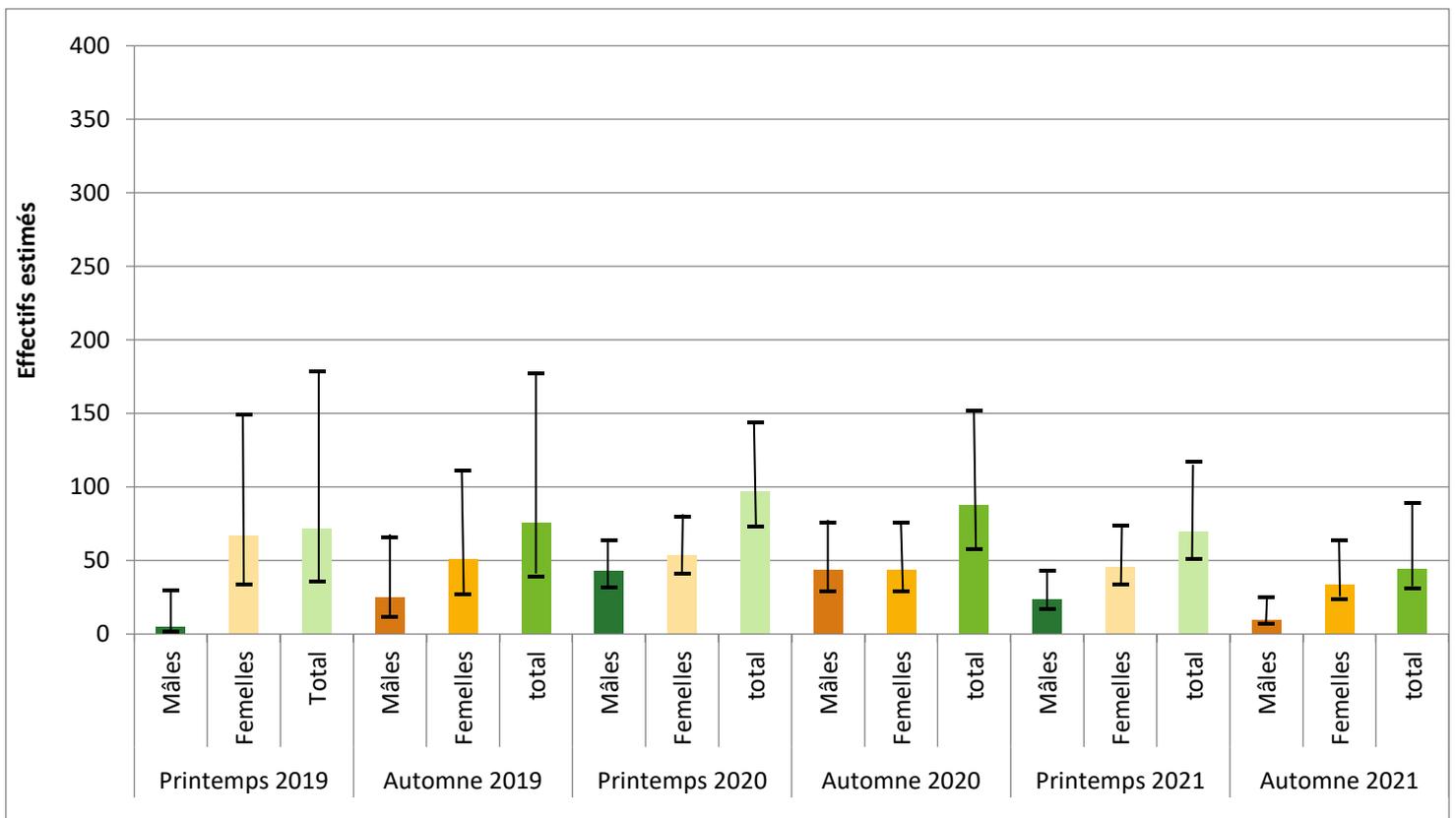


FIGURE 15 : EFFECTIFS SAISONNIERS ESTIMÉS PAR LES MODELES "ROBUST-DESIGN PRADEL SURVIVAL AND SENIORITY" (PRADEL 1996) POUR LA POPULATION PELOBATE CULTRIPÈDE DES TOURS ENTRE 2019 ET 2021.

3.6. Patterns spatiaux

3.6.1. Le site du Plan

La projection des points GPS indique clairement des fréquences d'observations plus fortes au sud du site (sud de la route départementale n°178) comparativement au nord de la zone étudiée. Sur la zone nord il semblerait que la densité de points soit plus diffuse sur les bords du quadrat (Fig. 15). Au sud, la densité de points est la plus élevée sur une parcelle agricole à l'est de la mare de reproduction, quelques rangs de vignes en friche et à l'extrême Est de la zone étudiée au sein d'une parcelle de lavandes.

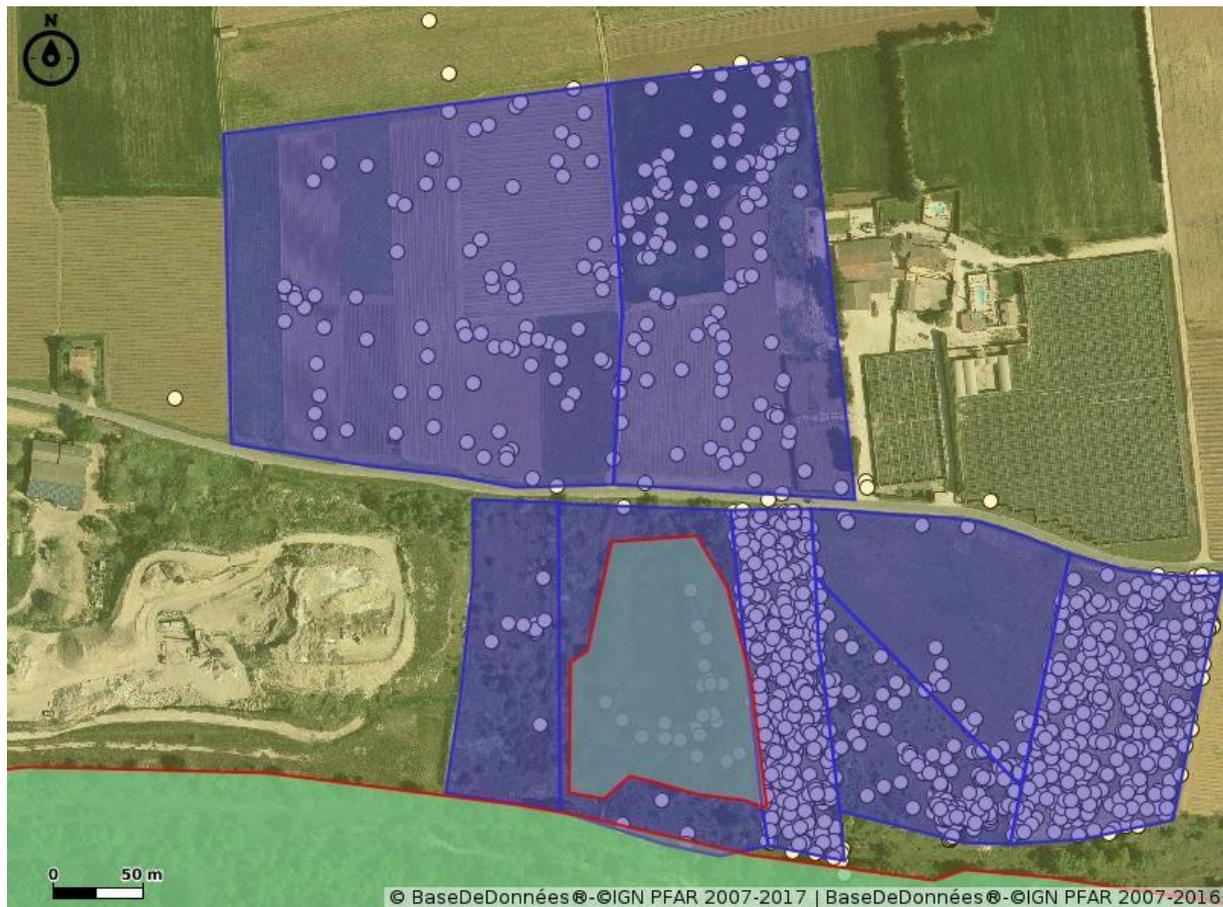


FIGURE 16 : DISTRIBUTION DES GEOLOCALISATIONS DE PELOBATES CULTRIPEDES ENREGISTREES SUR LE SITE DU PLAN ENTRE 2019 ET 2021 (CAPTURES ET RECAPTURES CONFONDUES). LES SURFACES EN BLEU REPRESENTENT LE QUADRAT D'ETUDE. LA SURFACE DELIMITEE PAR UNE BORDURE ROUGE REPRESENTE LA SEULE ET UNIQUE MARE DE REPRODUCTION POUR L'ESPECE.

Distances maximales parcourues

Les distances maximales effectués par les femelles sont significativement plus importantes que celles des mâles avec une moyenne de 70 mètres ($W = 3020$, $p\text{-value} = 0.04509$) (Figure 17). Néanmoins, la distance la plus élevée a été effectuée par un mâle avec un déplacement de 385 mètres (Tab. 9)

TABLEAU 9 : RECAPITULATIF DES DISTANCES MAXIMALES PARCOURUES EN METRES SUR LE SITE DU PLAN

	Femelles (n=87)	Mâles (n=58)
Moyenne	70.21	54.31
Ecart-Type	69.65	70.59
Minimum	3.91	1.37
Maximum	297.48	385.15

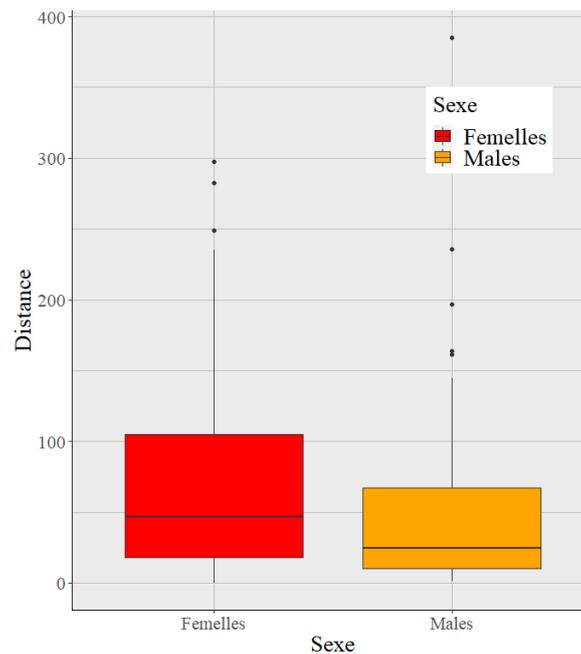


FIGURE 17 : BOXPLOT DES DISTANCES MAXIMALES PARCOURUES PAR LES FEMELLES ET LES MALES SUR LE SITE DU PLAN

Estimations des patterns spatiaux (AKDE) sur le site du Plan

L'estimation des domaines vitaux indique une forte variabilité avec des AKDE à 95% allant de 500 m² à 15 654 m². Pour les quatre femelles retenues, le domaine vital moyen est de 6185.57 m². Les intervalles de confiance à 95% révèlent une certaine imprécision dans les estimations. Pour les AKDE à 95%, l'IC le plus bas est de 239 m² et le plus haut de 30 748 m² (Tableau 10 et Figure 18).

TABLEAU 10 : RESUME DES RESULTATS DE L'ESTIMATION OBTENUE AVEC LA METHODE AKDE POUR QUATRE INDIVIDUS DU SITE DU PLAN. LES AKDE A 95% CORRESPONDENT AUX ESTIMATIONS DU DOMAINE VITAL TANDIS QUE LES AKDE A 50% REPRESENTENT LES ESTIMATIONS DE LA ZONE CENTRALE (CORE AREA). LES INTERVALLES DE CONFIANCE INFERIEURS ET SUPERIEURS POUR LES AKDE A 50 % ET 95 % SONT EGALEMENT INDIQUES. LES VALEURS SONT EXPRIMEES EN M2.

ID	Sexe	95% AKDE	CI (95%) AKDE	50% AKDE	CI (50%) AKDE
4631445	Femelle	499.44	239.50 - 853.28	128.91	99.60 - 156.41
4633209	Femelle	5493	3078.57 - 8594.98	1044.95	853 - 1226.56
4637907	Femelle	15653.69	5614.79 - 30748.28	3243.88	2262.90 - 4153.34
4881175	Femelle	3096.17	1403.91 - 5446.22	688.89	521.82 - 845.16

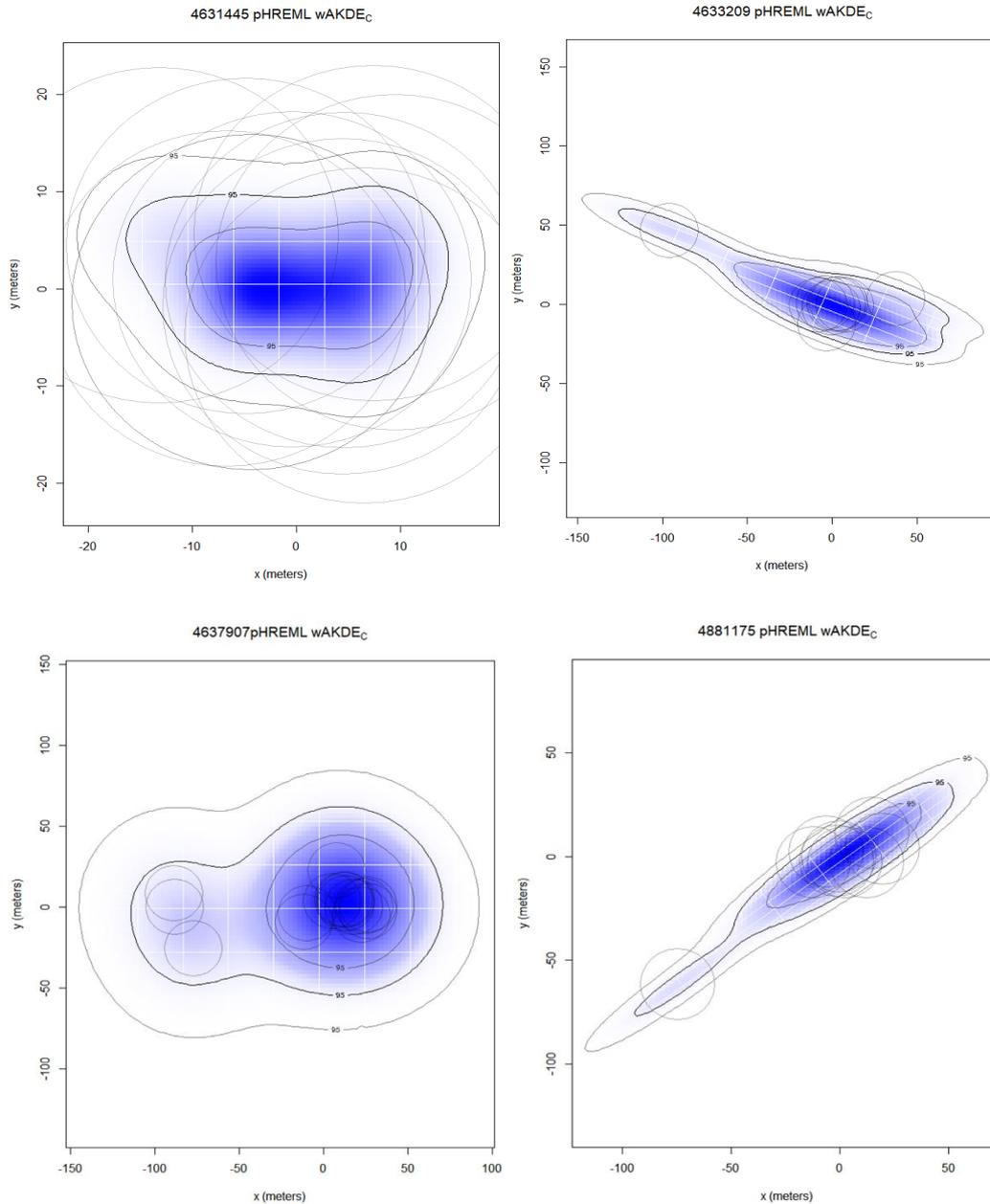


FIGURE 18 : pHREML WAKDEC A 95% (ET LEURS IC A 95%) POUR LES QUATRE INDIVIDUS ETUDIES. LES AXES DE LA LONGITUDE (X) ET DE LA LATITUDE (Y) SONT EN METRES.

3.6.2. Le site des Tours

Une part non négligeable des observations a eu lieu au sein des milieux les plus ouverts (parcelles agricoles et pelouses sèches). Des individus ont été observés sur les deux rives du Calavon. Les données de recapture indiquent un cantonnement relatif d'un côté ou de l'autre du Calavon. Un seul individu adulte capturé le 22/09/20 en rive droite a été recapturé en rive gauche le 03/04/21 ce qui montre que le Calavon ne constitue pas une barrière physique infranchissable pour cette espèce (Figure 19). De tels déplacements d'une rive à l'autre doivent cependant être assez peu fréquents.

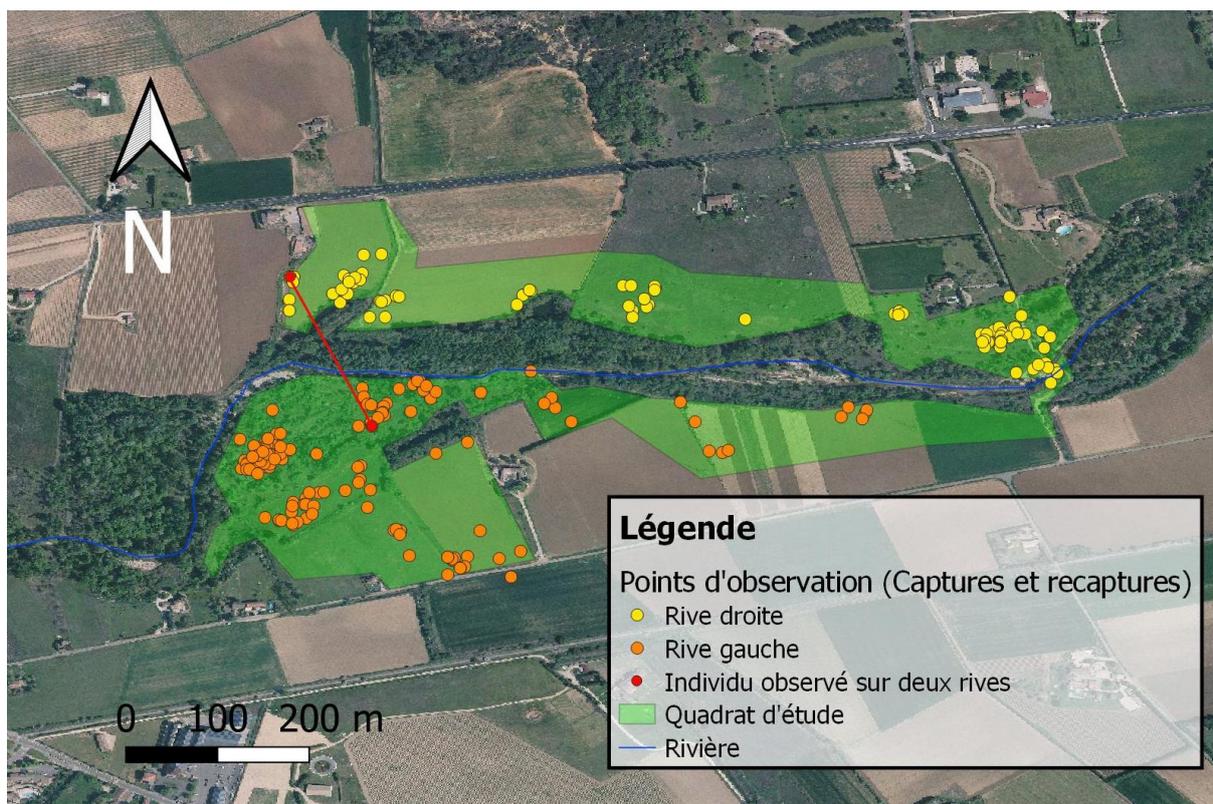


FIGURE 19 : DISTRIBUTION DES GEOLOCALISATIONS DE PELOBATE CULTRIPÈDE SUR LE SITE DE TOURS. LES POINTS ORANGE CONCERNENT LA RIVE GAUCHE DU CALAVON. LES POINTS JAUNES CONCERNENT LA RIVE DROITE.

Distances maximales parcourues

Les distances maximales parcourues ne sont pas significativement différentes entre les mâles et les femelles ($W= 366, p\text{-value} = 0.925$) sur le site des Tours (Figure 20). Les distances maximales parcourues sont en moyenne de 74.37 m pour les femelles et 44.24 m pour les mâles. La distance maximale parcourue a été effectuée par une femelle avec 700.25 m (Tableau 11).

TABLEAU 11 : RECAPITULATIF DES DISTANCES MAXIMALES PARCOURUES EN METRES SUR LE SITE DES TOURS

	Femelles (n=36)	Mâles (n=20)
Moyenne	74.37	44.24
Ecart-Type	143.90	55.79
Minimum	5.05	3.40
Maximum	700.25	243.60

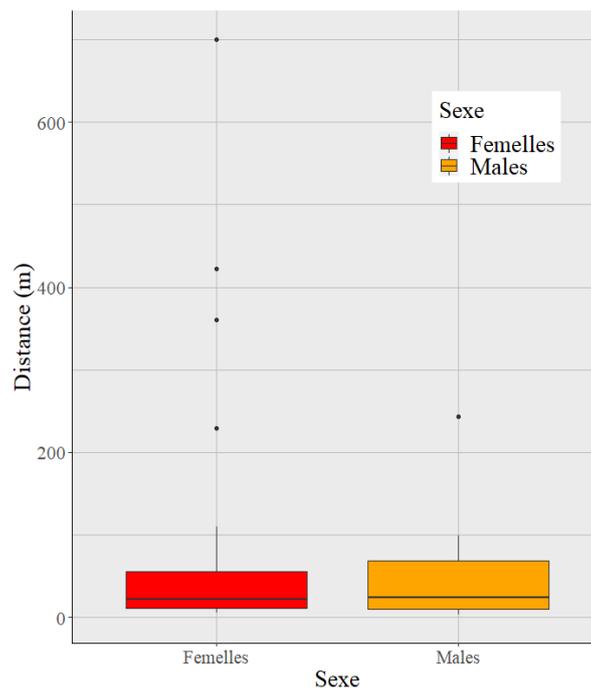


FIGURE 20 : BOXPLOT DES DISTANCES MAXIMALES PARCOURUES PAR LES FEMELLES ET LES MALES SUR LE SITE DES TOURS

Estimations des patterns spatiaux (AKDE) sur le site des Tours

Comme sur le site du Plan, les AKDE estimés à 95% indiquent une forte variabilité avec des domaines vitaux allant de 860 m² pour un mâle à 46 194 m² pour une femelle. Les intervalles de confiance à 95% sont toutefois très distendu pour la femelle 4633504 (IC 8225.43 – 111626.62) ce qui indique un niveau d'imprécision élevé (Tableau 12).

TABLEAU 12 : RESUME DES RESULTATS DE L'ESTIMATION OBTENUE AVEC LA METHODE AKDE POUR TROIS INDIVIDUS DU SITE DES TOURS. LES AKDE A 95% CORRESPONDENT AUX ESTIMATIONS DU DOMAINE VITAL TANDIS QUE LES AKDE A 50% REPRESENTENT LES ESTIMATIONS DE LA ZONE CENTRALE (CORE AREA). LES INTERVALLES DE CONFIANCE INFERIEURS ET SUPERIEURS POUR LES AKDE A 50 % ET 95 % SONT EGALEMENT INDIQUES. LES VALEURS SONT EXPRIMEES EN M2.

ID	Sexe	95% AKDE	CI (95%) AKDE	50% AKDE	CI (50%) AKDE
4633541	Mâle	860.97	300.24 – 1711.82	213.26	147.30 – 274.35
4633504	Femelle	46194.13	8225.43 – 111626.62	11840.95	6483.80 – 16755.14
4880524	Femelle	13457.09	5684.40 – 24521.28	3233.382	2388.88 – 4020.92

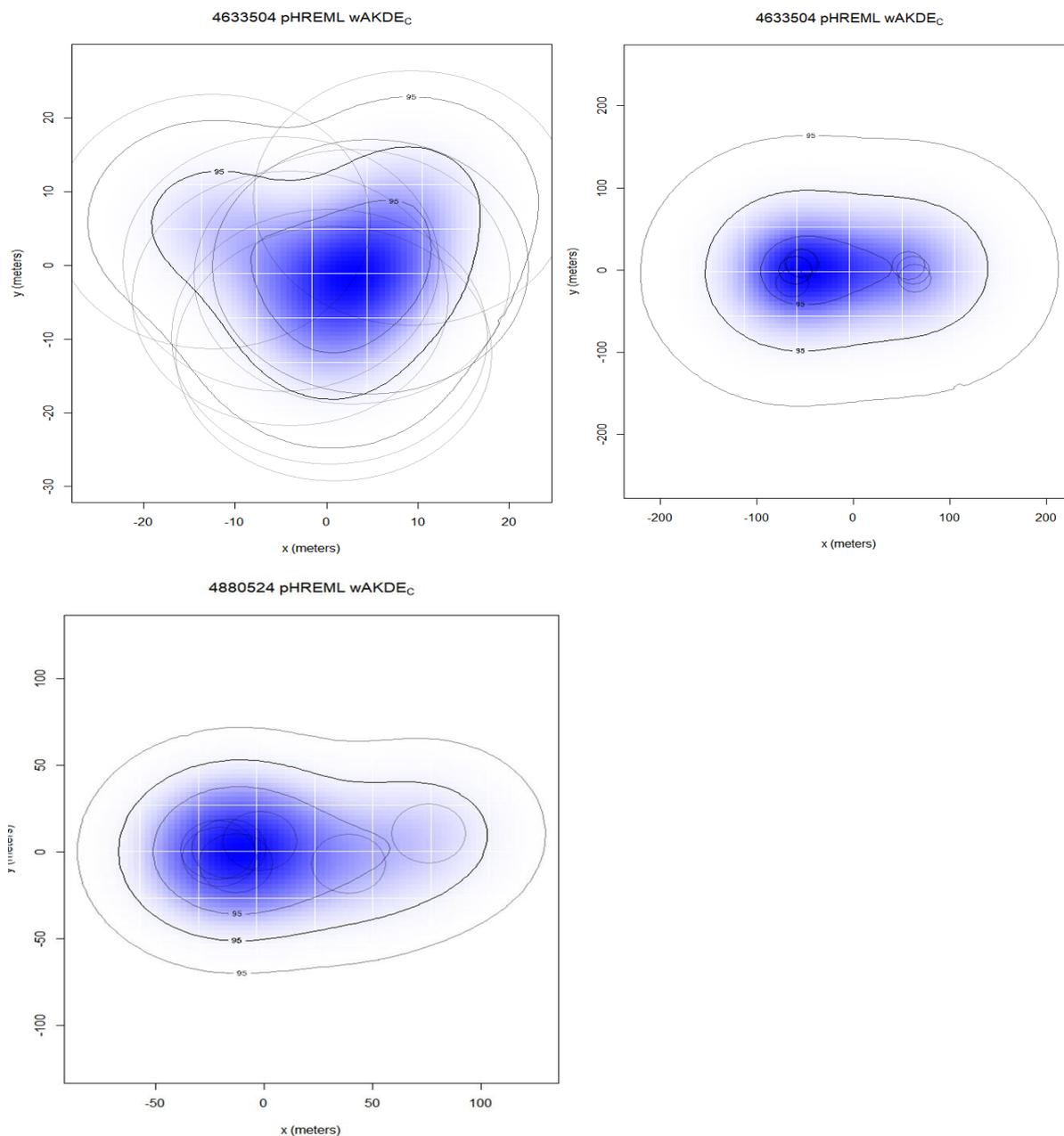


FIGURE 21 : pHEREML WAKDEc A 95% (ET LEURS IC A 95%) POUR LES TROIS INDIVIDUS ETUDIES. LES AXES DE LA LONGITUDE (x) ET DE LA LATITUDE (y) SONT EN METRES.

4. Discussion

4.1. Evaluation de la fiabilité et de l'effet du PIT-tagging

Nos résultats montrent que le PIT-tagging est une technique de marquage efficace avec un taux de rétention des tags de 100%. Les analyses démographiques qui découlent de ce marquage individuel peuvent donc être considérées comme très fiables avec un risque mineur de biais. En outre, la physiologie des individus ne semble pas non plus avoir été impactée négativement par le dispositif de marquage. La manipulation lors de l'insertion des transpondeurs provoque sûrement du stress, mais la procédure est

rapide (trois minutes en moyenne) et n'intervient qu'une seule fois car la rétention des tags est élevée. De plus, les PIT-tags peuvent être détectées à distance (environ 10 cm) sans être obligé de manipuler systématiquement l'animal durant les sessions nocturnes.

4.2. Effectifs et dynamique de population

4.2.1. Probabilité de capture

Les probabilités de capture augmentent avec le temps, nuit après nuit au sein de chaque saison et d'une saison à l'autre au sein d'une même année avant de redémarrer plus bas au prochain printemps et recommencer la même progression, laissant penser à une augmentation de l'efficacité des observateurs à force d'expérience ou à une augmentation de l'activité des individus au cours de chaque saison.

Ces taux de capture sont estimés en moyenne autour de 30% par nuit et autour de 15% par saison sur le site du Plan. Ils sont systématiquement supérieurs pour les femelles comparativement aux mâles. Ils sont inférieurs sur le site des Tours (10%) probablement en raison d'un effort de capture moins conséquent sur ce secteur (deux sessions intra-nocturnes effectuées au lieu de trois) et sont similaires d'un sexe à l'autre.

Ces taux saisonniers sont strictement équivalents à ceux estimés pour la même espèce, sur un site suivi selon le même protocole sur le littoral atlantique français (commune du Porge) (Priol, 2015).

Ces taux saisonniers sont également comparables, bien qu'inférieurs, à ceux d'autres études réalisées sur divers autres amphibiens comme *Litoria aurea* ($p=0,19$) (Hamer & Mahony, 2007), *Bombina variegata* ($p=0,16$) (Astruc *et al.*, 2014), (p entre 0,2 et 0,60) (Cayuela *et al.* 2016a, 2016b, 2017), *Bufo bufo* ($p=0,20$ pour les femelles et $p=0,40$ pour les mâles) (Loman & Madsen, 2010), la Salamandre *Cryptobranchus alleganiensis* ($p=0,24$) (Unger *et al.*, 2012), bien que ces divers taux de capture proviennent majoritairement de suivis réalisés sur les sites aquatiques pendant la période de reproduction.

Ces faibles taux de capture en population fermée laissent supposer que tous les individus ne sont pas forcément présents à chaque session et qu'ils ne sont donc pas capturables à chaque passage, ces individus ont été d'ailleurs modélisés via les migrations temporaires.

4.2.2. Migrations temporaires

Les probabilités d'émigration temporaire des individus sont élevées sur le site du Plan, estimées à 0,66 (IC 0,62 – 0,70) d'une nuit à l'autre et à 0,82 (IC 0,69 – 0,90) entre deux saisons par le modèle complexe incluant les informations des sessions intra-nuit ; elles sont largement inférieures, et beaucoup moins précises, estimées à 0,47 (IC 0,33 – 0,61) entre le printemps et l'automne suivant et 0,17 (IC 0,04 – 0,45) entre l'automne et le printemps suivant par le modèle saisonnier.

Les estimations de probabilités de rester dehors pour les individus qui étaient sortis de la zone, entre deux nuits sont de 0,79 (IC 0,76 – 0,82), entre le printemps et l'automne sont de 0,81 (IC 0,72 – 0,87) et entre l'automne et le printemps suivant sont de 0,90 (IC 0,75 – 0,97). Ces paramètres estimés par les modèles saisonniers de Pollock sont également inférieurs et beaucoup moins précis. Autrement dit, chaque nuit, environ 70% des pélobates actifs sortent temporairement et ne sont donc plus détectables, et parmi ceux qui sont dehors (inactifs, hors site ou ceux qui viennent de sortir), 21% (1-0,79) seulement re-rentrent et sont ainsi capturables la nuit suivante. En d'autres mots, beaucoup de pélobates non actifs ou très peu actifs, ne sont pas détectables sur un ensemble de nuit, d'où la

nécessité en étudiant cette espèce d'inclure beaucoup de nuits de capture au protocole afin d'augmenter les chances de détection des individus lorsque ceux-ci sont actifs. Une étude a d'ailleurs démontrée récemment sur deux autres espèces de pélobates (*Pelobates syriacus* et *Pelobates fuscus*) que les animaux ne présentent pas les mêmes stratégies d'activité. *P. syriacus* est plus actif en parcourant plus de distance, plus longtemps, tandis que *P. fuscus* sort plus souvent de ses terriers mais parcourt peu de distance (Székely et al. 2017). Le fait que les crapauds ne sortent pas chaque nuit avait également été décrit dans plusieurs études basées sur du radiotracking (Eggert 2002 ; Timm et al. 2014 ; Ryan et al. 2015 ; Priol 2015). Sur une population de crapaud fouisseur américaine (*Scaphiopus holbrookii*), 18 crapauds, suivis par Pit-tag au printemps, en été et à l'automne sur deux années, avec des antennes réceptrices circulaires placées autour des terriers, avaient montré une activité sur 43% des nuits où ils avaient été suivis (Ryan et al. 2015).

Estimation d'abondance

Le Robust-design de Pradel estime entre 50 et 100 individus adultes la population saisonnière de pélobates sur le site des Tours, et entre 217 et 335 individus adultes la population saisonnière de pélobates sur le site du Plan. Pour les deux populations, le sex-ratio est à peu près équilibré, légèrement en faveur des femelles, et le nombre d'individus est plus important au printemps qu'à l'automne.

Les effectifs saisonniers du Plan sont comparables à ceux estimés sur une population du littoral atlantique (entre 200 et 300 individus par saison), pour laquelle les individus étaient également plus nombreux au printemps qu'à l'automne, à la différence près que la population océanique présentait un sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles (2 mâles pour 1 femelle) (Priol 2015), et ce malgré le fait que la population adulte marquée du Plan soit le double de celle du Porge (595 vs 305).

Les effectifs nocturnes calculés sur le Plan montrent également des effectifs plus importants au printemps qu'à l'automne, entre une vingtaine et une centaine d'individus par nuit, confirmant le fait que tous les individus ne sont pas actifs toutes les nuits.

4.2.3. Survie et recrutement

Le Robust-design de Pradel révèle un taux de survie saisonnier élevé sur le site des Tours, estimé à 0,84 (IC 0,70 – 0,92), plus important pour les femelles que pour les mâles. Ce taux estimé est beaucoup moins élevé sur le site du Plan, en moyenne à 0,62 (IC 0,43 – 0,75), plus importants pour les mâles que pour les femelles surtout entre le printemps et l'automne, les survies hivernales étant en effet largement supérieures aux survies estivales sur le site du Plan.

Sur le site du Porge, sur la façade atlantique, les estimations des taux de survie saisonniers ne variaient pas en fonction des périodes et étaient de 0,78 (IC 0,66 – 0,87) pour les mâles et 0,66 (IC 0,52 – 0,78) pour les femelles.

Les différences de survie spécifique aux sexes chez les individus adultes sur les sites du Plan et du Porge sont probablement dues à une mortalité accrue des femelles, lors de la reproduction (essentiellement printanière sur le site du Plan, bisannuelle sur le site du Porge).

La survie moins élevée sur le site du Plan pourrait s'expliquer par la présence de la route départementale, et/ou de zones agricoles cultivées impliquant le travail régulier des sols (labours), contrairement aux deux autres sites qui bénéficient encore de zones naturelles refuge mieux préservés de tels dangers. Le taux de survie peu élevé du Porge, par rapport au site des Tours, alors que la population ne semble soumise à aucune menace anthropique particulière, pourrait s'expliquer par d'importantes mortalités par prédation ou déshydratation, à moins qu'il ne s'agisse d'émigration définitive vers d'autre site (qui en CMR est confondue avec la mortalité), car contrairement au Plan, le site n'est pas isolé. Il ne s'agit en tout cas probablement pas de perte de marques, les marques de type transpondeurs représentant une technique de marquage fiable dans cette étude (100% de rétention

de marque) (Renet *et al.*, 2021), l'hypothèse de mortalité ou d'émigration définitive semble à privilégier. Les taux de survie plus importants chez les adultes que les juvéniles, classique chez ces espèces, et largement plus importants en hiver qu'en été montrent que les juvéniles subissent les mêmes pertes que les adultes. Non soumis aux contraintes de la reproduction, ces résultats confortent plus l'hypothèse de mortalité routière ou agricole que de mortalité liée à la reproduction.

L'espérance de vie moyenne est estimée ici à près d'un an et cinq mois pour les mâles ($1/\text{LN}(\text{Sété} \cdot \text{Shiver})$) et à trois ans pour les femelles sur le site des Tours, tandis que sur le site du Plan, l'espérance de vie moyenne est estimée à un an et trois mois pour les mâles et à 1 an pour les femelles. Ces valeurs sont peu élevées par rapport à l'âge moyen estimé par squeletochronologie au sein d'une population portugaise (4,5 ans pour les mâles et 5 ans pour les femelles, Leclair *et al.*, 2005).

Les taux de recrutement adulte ($1 - \text{Probabilité de séniorité}$), sont estimés constants d'une saison à l'autre mais varient en fonction du sexe des individus sur les deux sites. Plus élevés sur le site du Plan (0,40 vs 0,15) ils permettent tout juste de compenser les pertes liées à la mortalité.

4.3. Patterns spatiaux

Les analyses témoignent de mouvements spatiaux très élevés (moyenne : 12 779 m² min : 500 m², max : 46 194 m²) chez les individus étudiés. Ces valeurs sont largement supérieures à ce qui a été rapporté dans la littérature puisque les seules estimations spatiales disponibles pour le Pélobate cultripède font état de 3200m² en moyenne (n=27) (Priol, 2015). Ceci est probablement dû à l'inter-annualité des données collectées (deux années cumulées). En effet, la plupart des études spatiales menées chez les amphibiens emploie du matériel spécifique présentant une faible autonomie. Ces études sont alors réalisées sur des périodes relativement courtes qui ne peuvent tenir compte de l'ensemble de la gamme des habitats occupés par les espèces suivies sur une ou plusieurs années. Néanmoins, un certain degré d'imprécision est soutenu par des intervalles de confiance qui incitent à rester prudent sur l'interprétation des estimations spatiales même si les valeurs inférieures de ces intervalles présentent des surfaces toujours élevées.

Ces résultats témoignent de toute évidence d'importantes capacités exploratoires du pélobate cultripède au sein de son habitat. Ces informations viennent renforcer l'importance de créer des réseaux de mares susceptibles d'être rapidement colonisés par cette espèce.

Conclusion et perspectives

L'étude de deux populations de Pélobate cultripède a montré un schéma général asynchrone de l'activité nocturne et temporellement inconstant (effet saison) qui implique un effort de terrain considérable pour parvenir à des estimations de paramètres démographiques fiables. Cet effort ne pourra probablement pas être réduit à l'avenir dans une optique de maintien du suivi des populations. Des différences populationnelles et structurelles ont été constatées entre le site du Plan et celui des Tours. Bien que le site du Plan abrite une population particulièrement dense, la survie des individus adultes notamment des femelles semble être affectée par des paramètres encore non identifiés. Le calcul de l'espérance de vie des femelles sur le site du Plan (1 an contre 3 ans sur le site des Tours) conforte l'hypothèse d'une mortalité accrue de cette cohorte sur ce site. Le recrutement observé sur le site du Plan permet tout juste de compenser aujourd'hui une faible survie adulte mais la situation peut s'avérer dramatique pour cette population si le régime de mise en eau de la mare ne permet plus de garantir un bon succès reproducteur. En effet, le fort isolement de cette population impose un recrutement uniquement alimenté par les apports de naissances, excluant totalement les échanges avec d'autres populations.

Les axes de recherches à privilégier à l'avenir sur le site du Plan devront s'attacher à identifier les facteurs à l'origine de la faible survie adulte et à atténuer leurs effets. Le suivi mis en œuvre sur le site du Plan est sans précédent et constitue un état 0 particulièrement robuste pour envisager mesurer l'effet de certains paramètres sur la dynamique populationnelle. L'impact du trafic routier RD 178 et des pratiques agricoles locales mérite d'être évalué.

L'absence d'échange constatée entre la population du Plan et celle des Tours durant les 3 années de suivi témoigne de l'isolement très fort de ces populations. Leur capacité de résilience peut en être particulièrement affectée face à des perturbations d'origines anthropiques et naturelles. Néanmoins, l'étude des patterns spatiaux témoigne de capacités exploratoires jusqu'alors insoupçonnées chez cette espèce. Ces éléments encouragent le développement et la création de mares organisées en réseaux et d'habitats terrestres optimaux de manière à rétablir la connectivité entre les sites et augmenter le potentiel de dispersion des individus.

Bibliographie

- Astruc G., Farny G., Corail M., Combrisson D., Dudouet C., Brebion G., Lisambert H., Besnard A. 2014. Dynamique des populations et phénologie des sonneurs à ventre jaunes, *Bombina variegata*, dans le Parc National des Ecrins. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 149 : 9-23.
- Averill-Murray, R., Fleming, C.H., Riedle, J. (2020): Reptile home ranges revisited: a case study of space use of Sonoran Desert tortoises (*Gopherus morafkai*). *Herpetol. Conserv. Biol.* 15(2) : 253–271
- Baras, E., C. Malbrouck, M. Houbart, P. Kestemont, and C. Mélard. 2000. The effect of PIT tags on growth and physiology of age-0 cultured Eurasian Perch *Perca fluviatilis* of variable size. *Aquaculture* 185 :159–173.
- Blair, R.C., and J.J. Higgins. 1985. Comparison of the power of the Paired Samples t test to that of Wilcoxon's Signed-Ranks test under various population shapes. *Journal of Educational Statistics* 97 :119–128.
- Brinson, M.M., & Malvárez, A. I. (2002). Temperate freshwater wetlands: types, status and threats. *Environmental Conservation*, 29, 115-133.
- Brodeur, J.C., J.V. Candiotti, M.J. Damonte, M.F. Bahl, M.B. Poliserpi, and M.F. D'Andrea. 2020. Frog somatic indices : importance of considering allometric scaling, relation with body condition and seasonal variation in the frog *Leptodactylus latrans*. *Ecological Indicators* 116 : 106496. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106496>.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. 2002. model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *springer-verlag, new-york, usa*.
- Cayuela H., Arsovski D., Bonnaire E., Duguet R., Joly P., Besnard A. 2016a. Impact of severe drought on survival, fecundity and population persistence in an endangered amphibian. *Ecosphere* 7(2), e01246. 10.1002/ecs2.1246.
- Cayuela H., Arsovski D., Thirion J-M., Bonnaire E., Pichenot J., Boitaud S., Brison A-L., Miaud C., Joly P., Besnard A. 2016b. Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology* 97(4), 980-991.
- Cayuela H., Pradel R., Joly P., Besnard A. 2017. Analysing movement behaviour and dynamic space-use strategies among habitats using multi-event capture-recapture modelling. *Methods in ecology and Evolution*, doi: 10.1111/2041-210X.12717.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 6089-6096.
- Chambers, J.M., and T.J. Hastie.1992. Statistical Models in S. Chapman and Hall, London, UK.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163-182.

Duguet R. & Melki F., 2003. Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze (France). 480 p.

Durand, É. (2015). Le Pélobate cultripède *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829) dans le Vaucluse. *Nature de Provence* - Revue du CEN PACA, publication web, 1-12.

Eggert, C., and R. Guyétant. 1999. Age structure of a Spadefoot Toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) population. *Copeia* 1999 : 1127–1130.

Elbin, S.B., and J. Burger. 1994. In my experience: implantable microchips for individual identification in wild and captive populations. *Wildlife Society Bulletin* 22 : 677–683.

Eggert, C. 2002. Use of fluorescent pigments and implantable transmitters to track a fossorial toad (*Pelobates fuscus*). *Herpetol. J.* 12 : 69–74

Ferner, J.W. 2010. Measuring and marking post-metamorphic amphibians. Pp. 123–141 In *Amphibian Ecology and Conservation : A Handbook of Techniques*. Dodd, C.K., Jr. (Ed.). Oxford University Press, Oxford, UK.

Fleming, C.H., Fagan, W.F., Mueller, T., Olson, K.A., Leimgruber, P., Calabrese, J.M. (2015) : Rigorous home range estimation with movement data: a new autocorrelated kernel density estimator. *Ecology* 96: 1182–1188.

Fleming, C.H., Calabrese, J.M. (2019) : ctmm: continuous-time movement modeling. R package version 0.5.5. <https://CRAN.R-project.org/package=ctmm>. Accessed 16 September 2021.

Gibbons, J.W., and K.M. Andrews. 2004. PIT tagging: simple technology at its best. *Bioscience* 54 : 447–454.

Glonek, G.F.V., and P. McCullagh. 1995. Multivariate logistic models. *Journal of the Royal Statistical Society* 57 : 533–546.

Gutierrez-Rodriguez, J., A. Marcia Barbosa, and I. Martinez-Solano. 2017. Present and past climatic effects on the current distribution and genetic diversity of the Iberian Spadefoot Toad (*Pelobates cultripes*): an integrative approach. *Journal of Biogeography* 44:245–258.

Hamer A.J., Mahony M.J. 2007. Life history of an endangered amphibian challenges the declining species paradigm. *Australian Journal of Zoology* 55 (2): 79-88.

Jehle, R., and W. Hödl. 1998. Pits versus patterns : effects of transponders on recapture rate and body condition of Danube Crested Newts (*Triturus dobrogicus*) and Common Spadefoot Toads (*Pelobates fuscus*). *Herpetological Journal* 8 :181–186.

Jepsen, N., A. Koed, and E.B. Thorstad. 2002. Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* 483 : 239–248.

Johansson, Ö., G. Samelius, E. Wikberg, G. Chapron, C. Mishra, and M. Low. 2020. Identification errors in camera-trap studies result in systematic population overestimation. *Scientific Reports* 10, 6393. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63367-z>.

- Kendall W. L., Nichols J. D., Hines J. E. 1997. Estimating temporary emigration using capture–recapture data with Pollock’s robust design. *Ecology* 78: 563–578.
- Kenyon, N., A.D. Phillott, and R.A. Alford. 2009. Evaluation of the photographic identification method (IPM) as a tool to identify adult *Litoria genimaculata* (Anura: Hylidae). *Herpetological Conservation and Biology* 4:403–410.
- Kraft, F.L.O.H., S.C. Driscoll, K.L. Buchanan, and O.L. Crino. 2019. Developmental stress reduces body condition across avian life-history stages : a comparison of quantitative magnetic resonance data and condition indices. *General and Comparative Endocrinology* 272 : 33–41.
- Kuramoto, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution* 32 :287–296.
- Leclair, M.H., R. Leclair, and J. Gallant. 2005. Application of skeletochronology to a population of *Pelobates cultripes* (Anura: *Pelobatidae*) from Portugal. *Journal of Herpetology* 39:199–207.
- Loman J., Madsen T. 2010. Sex-ratio of breeding toads (*Bufo bufo*), influence of survival and skipped breeding. *Amphibia-Reptilia* 31: 509-524.
- Marchand, M.-A., Roy, C., Renet, J., Delauge, J., Meyer, D., & Hayot, C. (2017). Liste rouge régionale des amphibiens et reptiles de Provence-Alpes-Côte d’Azur. Publication du Conservatoire des Espaces Naturels.
- MacCracken, J.G., and J.L. Stebbings. 2012. Test of a body condition index with amphibians. *Journal of Herpetology* 46 :346-350.
- McCallum M.L., 2007. Amphibian Decline or Extinction ? Current Declines Dwarf Background Extinction Rate. *Journal of Herpetology* 41, 483-491.
- Morrison, T. A., J. Yoshizaki, J.D. Nichols, and D.T. Bolger. 2011. Estimating survival in photographic capture-recapture studies: overcoming misidentification error. *Methods in Ecology and Evolution* 2 :454–463.
- Nichols J.D., Hines J.E., Pollock K.H., Hinz R.L. & Link W.A. 1994. Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology* 75: 2052–2065.
- Otis D. L., Burnham K. P., White G. C., Anderson D. R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62: 1-135.
- Pollock, K. H. (1982). A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46, 757-760.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107. 97pp.
- Powell, R.A., Zimmerman, J.W., Seaman, D.E. (1997): Ecology and behaviour of North American black bears: home ranges, habitat, and social organization. Springer Science & Business Media.

Pradel R. 1996. Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52, 703-709.

Pradel R., Choquet R., Lima M.A., Merritt J. & Crespin L. 2009. Estimating population growth rate from capture-recapture data in presence of capture heterogeneity. *J. Agric., Biol. Environ. Stat.* 15(2): 248-258.

Priol P. 2015. Suivi d'une espèce rare en vue de sa conservation : dynamique spatiale et temporelle de populations de Pélobate cultripède (*Pelobates cultripedes*) en Aquitaine. Mémoire de Diplôme, École Pratique des Hautes Études, Montpellier. 92 p

R Core Team (2019): R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from: <https://www.r-project.org/>.

Renet J., Guillaud F., Xérès A., Brichard J., Baudat-Franceschi J. & Rosa G. 2021. Assessing reliability of Pit-Tagging in an endangered fossorial toad (*Pelobates cultripedes*) and its effect on individual body mass. *Herpetological Conservation and Biology* 16(3): 584-593.

Ryan K.J., Calhoun A.J.K., Timm B.C. & Zydlexski J.D. 2015. Monitoring Eastern Spadefoot (*Scaphiopus holbrookii*) response to weather with the Use of a Passive Integrated Transponder (PIT) system. *Journal of Herpetology* 49(2). DOI: 10.1670/12-230.

Ruetz, C.R., B.M. Earl, and S.L. Kohler. 2006. Evaluating passive integrated transponder tags for marking Mottled Sculpins: effects on growth and mortality. *Transactions of the American Fisheries Society* 135:1456–1461.

Sacchi, R., S. Scali, M. Mangiacotti, M. Sannolo, and M.A.L. Zuffi. 2016. Digital identification and analysis. Pp. 59–72 In *Reptile Ecology and Conservation; A Handbook of Techniques*. Dodd, C.K., Jr. (Ed.). Oxford University Press, Oxford, UK.

Silva, I., Fleming, C.H., Noonan, M.J., Alston, J., Folta, C., Fagan, W.F., Calabrese, J.M. (2021): Autocorrelation - informed home range estimation: A review and practical guide. *Methods Ecol. Evol.* 2041– 210X.13786.

Skov, C., J.H. Hansen, H. Baktoft, C. Bronmark, J. Brodersen, B.B. Chapman, L.A. Hansson, K. Hulthén, and P.A. Nilsson. 2020. A field evaluation of long-term effects of PIT tagging. *Journal of Fish Biology* 96:1055–1059.

Stanley T. R. & Burnham K. P. 1999. A closure test for time-specific capture–recapture data. *Environmental and Ecological Statistics* 6: 197–209.

Stanley T.R. & Richards J.D. 2011. CloseTest. USGS Fort Collins Science Center.

Strayer, D., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation : recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 344-358.

Székely D., Cogalniceanu D., Székely P. & Denoël M. 2017. Out of the ground: two coexisting fossorial toad species differ in their emergence and movement patterns. *Zoology* 121: 49-55.

Tiffan, K.F., R.W. Perry, W.P. Connor, F.L. Mullins, C.D. Rabe, and D.D. Nelson. 2015. Survival, growth, and tag retention in age-0 Chinook Salmon implanted with 8-, 9-, and 12-mm PIT tags. *North American Journal of Fisheries Management* 35 : 845–852.

Timm B.C., McGarigal K. & Cook R.P. 2014. Upland Movement Patterns and Habitat Selection of Adult Eastern Spadefoots (*Scaphiopus holbrookii*) at Cape Cod National Seashore. *Journal of Herpetology* 48(1), 84-97.

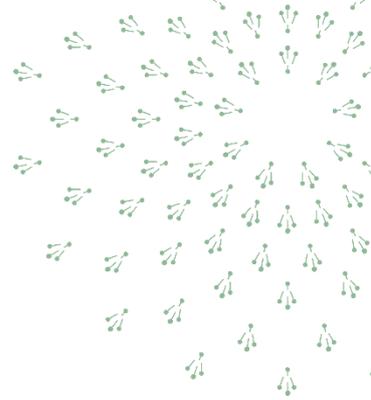
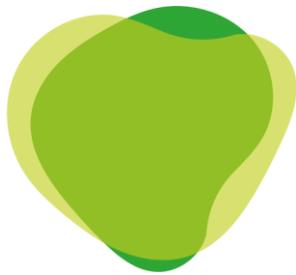
Unger S.D., Burgmeier N.G. & Williams R.N. 2012. Genetic markers reveal high pit tag retention rates in giant salamanders (*Cryptobranchus alleganiensis*). *Amphibia-Reptilia* 33 : 313-317.

Venables, W.N., and B.D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York, New York, USA.

Warton, D., R.A. Duursma, D.S. Falster, and S. Taskinen. 2012. SMATR 3 - an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods Ecology and Evolution* 3:257–259.

White G.C. & Burnham K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement: 120-138.

Yue, S., and P. Pilon. 2004. A comparison of the power of the t test, Mann-Kendall and bootstrap tests for trend detection. *Hydrological Sciences Journal* 49:21–37.



**Conservatoire d'Espaces Naturels
de Provence-Alpes-Côte d'Azur**

4, avenue Marcel Pagnol
Immeuble Atrium Bât B.
13 100 Aix-en-Provence
Tél : 04 42 20 03 83

Email : contact@cen-paca.org
www.cen-paca.org

CEN PACA Pôle Vaucluse

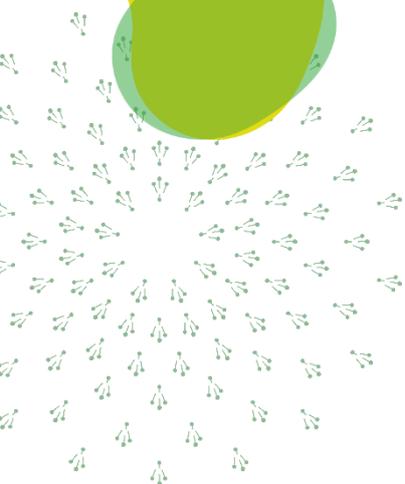
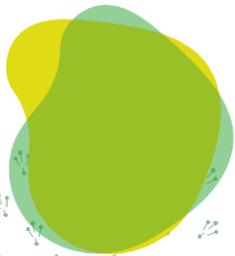
382 ZA Camp Bernard
84110 SABLET
Tél : 04 90 60 12 32



Parc naturel régional du Luberon

60, place Jean-Jaurès
BP 122
84404 Apt Cedex
Tél : 04 90 04 42 00

Email : contact@parcduluberon.fr
www.parcduluberon.fr



Ce travail a été réalisé grâce au soutien financier des partenaires suivants :

