

# Suivi des populations de Grenouilles vertes du Marais de Brouage dans le cadre d'un programme de curage des fossés 2021-2022



Novembre 2022

---

# Suivi des populations de Grenouilles vertes du Marais de Brouage dans le cadre d'un programme de curage des fossés

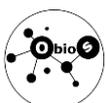
Rapport 2021-2022

---

Jean-Marc Thirion, Baptiste Biet, Marion Gelin et Julie Vollette

## Objectifs BIOdiversités – OBIOS

22 rue du docteur Gilbert  
17250 Pont-l'Abbé-d'Arnoult  
[association.obios@gmail.com](mailto:association.obios@gmail.com)  
[www.objectifs-biodiversites.com](http://www.objectifs-biodiversites.com)



## Résumé

Dans le cadre du contrat de progrès territorial du Marais de Brouage, le Syndicat Mixte Charente Aval souhaite suivre la biodiversité en lien avec les travaux d'entretien des réseaux de fossés. Les Amphibiens, et plus particulièrement le complexe des Grenouilles vertes, qui utilisent les réseaux de fossés comme habitat de reproduction, ont été ciblés afin d'évaluer l'impact des actions de curages sur leurs populations. En 2021, un suivi des densités de Grenouilles vertes *Pelophylax* sp. du réseau de fossés du Marais de Brouage a été mis en place, constituant un état des lieux avant des travaux de curage. Ce suivi repose sur une méthode de dénombrements répétés avec la réalisation de prospections nocturnes, sur 109 transects de 50 m répartis dans trois unités hydrauliques cohérentes (UHC), comprenant des transects situés dans des fossés curés au cours de l'été et l'automne 2021, et des transects situés sur des fossés non curés constituant un échantillon témoin. En moyenne, 4,40 et 4,44 Grenouilles vertes / transect ont été dénombrées respectivement en 2021 et 2022. Le nombre moyen de Grenouilles vertes varie en fonction des UHC, avec un maximum à Marennes de 6,39 Grenouilles vertes / transect en 2021. La comparaison de 53 transects curés en 2021 a permis de montrer en 2022 une baisse significative du nombre moyen de Grenouilles vertes / transect passant de 2,7 à 0,9 individus. En même temps, l'échantillon témoin de 56 transects non curés montre une hausse significative du nombre moyen de Grenouilles vertes / transect passant de 6 à 7,8 individus. La modélisation de l'abondance des Grenouilles vertes (méthode « N-mixture ») montre l'influence prépondérante de 3 variables : la hauteur d'eau, le curage du fossé en 2021 et la hauteur de vase. Une bonne hauteur de vase favorise l'abondance des Grenouilles vertes tandis qu'une hauteur d'eau importante et un curage réalisé l'année précédente sont défavorables. La modélisation de la distribution spatiale des Grenouilles vertes (méthode « site occupancy ») montre un taux d'occupation en baisse en 2022 pour les fossés curés en 2021, impliquant une augmentation du nombre de fossés sans grenouille. En même temps, le taux de variation d'occupation est en hausse significative pour l'échantillon témoin de fossés non curés. Ce suivi indique donc un impact notable du curage expérimental des fossés mené en 2021 dans le cadre du contrat de progrès territorial du Marais de Brouage sur l'abondance et sur la distribution des Grenouilles vertes. Cet impact peut s'expliquer par une modification en profondeur des habitats aquatiques, avec une augmentation de la hauteur d'eau, une baisse de la hauteur de vase, une diminution de la complexité des macrophytes aquatiques et une homogénéisation de la structure des berges. Cet impact du curage pourrait être diminué par la mise en place d'une gestion adaptée à la biodiversité par un plan de gestion qui pourrait prendre en compte les enjeux à différentes échelles.

**Comment citer ce rapport :** Thirion, J.-M., Biet, B., Gelin, M. et Vollette, J. (2022) - *Suivi des populations de Grenouilles vertes du Marais de Brouage. Rapport 2021-2022.* Syndicat mixte de la Charente aval, OBIOS, Pont l'Abbé d'Arnoult. 45 p.



# Sommaire

<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>4</b>
<b>MATÉRIELS ET MÉTHODES .....</b>	<b>6</b>
1) Le Marais de Brouage.....	7
2) Les Grenouilles vertes du Marais de Brouage.....	9
3) Localisation des sites d'étude .....	10
4) Echantillonnage.....	12
5) Variables caractéristiques de l'habitat.....	14
6) Analyses .....	15
a) Statistique descriptive.....	15
b) Méthodes de suivi d'abondance .....	15
c) Modèles d'estimation de l'abondance .....	16
d) Analyses de l'occupation.....	19
<b>RÉSULTATS .....</b>	<b>21</b>
1) Distribution statistique du nombre de Grenouilles vertes.....	22
2) Distribution spatiale du nombre de Grenouilles vertes après curage .....	24
3) Comparaison du nombre de Grenouilles vertes après curage .....	28
4) Modélisation des abondances par N-mixture .....	29
a) Sélection des modèles d'estimation de l'abondance.....	29
b) Sélection des variables de l'habitat .....	30
<b>DISCUSSION-CONCLUSION .....</b>	<b>38</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>42</b>



# Introduction

Le Marais de Brouage est localisé le long du littoral de la Charente-Maritime, entre les estuaires de la Charente et de la Seudre. Il se compose essentiellement d'anciens marais salants, aménagés entre le 11<sup>ème</sup> et le 18<sup>ème</sup> siècle, puis abandonnés pendant les périodes de guerre (Guerre de Cent Ans) pour être reconvertis en pâturages au début du 19<sup>ème</sup> siècle.

Le Marais de Brouage se trouve au milieu du domaine biogéographique Atlantique. Cette situation biogéographique particulière est une bonne explication de sa biodiversité originale comme son peuplement d'Amphibien composé de 11 taxa. C'est pour cette raison qu'il fait partie du réseau Natura 2000, au sein de la Zone Spéciale de Conservation « Marais de Brouage (et marais nord d'Oléron) » n°FR5400431.

Ces forts enjeux patrimoniaux du marais de Brouage ont entraîné la mise en place d'un contrat de progrès territorial (CPT), signé en décembre 2019 entre l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, le Conseil Régional Nouvelle-Aquitaine, le Conseil Départemental de la Charente-Maritime, la Communauté de Communes du bassin de marennes, la Communauté d'Agglomération Rochefort Océan et les maîtres d'ouvrage du territoire. Il définit plusieurs actions à mettre en œuvre sur la période 2020 - 2022 afin d'aboutir à un règlement de gestion des niveaux d'eau et ainsi, préserver et valoriser ce patrimoine exceptionnel tout en tenant compte des activités humaines associées. C'est dans ce contexte que le Syndicat Mixte Charente Aval (SMCA) a été créé le 1er janvier 2019 pour exercer la compétence GEMAPI à l'échelle du bassin versant de la Charente Aval afin de porter le contrat de progrès territorial.

L'amélioration du fonctionnement hydraulique du marais de Brouage constitue l'un des axes majeurs du premier contrat de progrès territorial signé en 2019 pour une durée de trois ans. Un effort de restauration est attendu sur les ouvrages comme sur les réseaux hydrauliques afin de retrouver un fonctionnement étagé du marais permettant une distribution efficace de l'eau dans chaque grand casier du marais, appelé également unité hydraulique cohérente (UHC). Pour mener à bien cette évolution du fonctionnement hydraulique du marais, les actions du contrat sont dans un premier temps concentrées sur quatre UHC pilotes (Reux nord, Marennes, Grand Garçon et Broue) et se concrétisent par des travaux d'entretien des réseaux, l'évolution de la gestion hydraulique et la restauration d'ouvrages hydrauliques. Des indicateurs biologiques sont positionnés dans ces quatre UHC pilotes, afin de suivre l'évolution de la biodiversité et notamment l'évolution des espèces ou groupe d'espèces caractéristiques du marais de Brouage comme l'avifaune, les odonates, la végétation, les poissons, les amphibiens et les tortues.

La présente étude vise à déterminer l'impact des actions de curage sur la population d'amphibiens inféodée aux fossés tertiaires, en particulier le complexe des grenouilles vertes.

Depuis 2011, l'association OBIOS a mis en place un suivi à long terme des Amphibiens du site Natura 2000 Marais de Brouage (Thirion *et al.*, 2016). L'objectif de ce travail est de suivre les communautés d'Amphibien à l'échelle de la zone humide afin de connaître l'évolution de l'occupation des espèces sur le moyen et le long terme pour assurer une veille écologique. Ce suivi repose sur une méthode robuste de type « site occupancy » qui permet de modéliser la distribution spatiale des espèces en prenant en compte leur probabilité de détection (3 passages dans la saison). L'échantillonnage est constitué d'un réseau de 110 habitats aquatiques. Trois années de suivis ont été réalisés 2011, 2016 et 2020 (Thirion et Vollette, 2020). Ce suivi des communautés d'Amphibiens du Marais de Brouage a permis de connaître l'évolution du statut



des espèces à grande échelle. Certaines espèces d'Amphibiens ont une baisse marquée de leur occupation, comme le Pélodyte ponctué, la Grenouille agile et le Triton marbré tandis que la Grenouille verte et la Rainette méridionale ont une occupation plus stable. Le nombre d'habitats aquatiques sans aucune espèce d'Amphibien a augmenté de 14 % en 2011 à 31 % en 2020. En 2020, la richesse spécifique moyenne est de 1,22 espèces/habitat. La richesse taxonomique moyenne varie en fonction du type d'habitat aquatique, plus importante dans les mares ( $R_{\text{mare}} = 2,17$ ) que dans dépressions prairiales ( $R_{\text{dépression}} = 1,47$ ). Les fossés présentent une richesse spécifique faible ( $R_{\text{fossé}} = 0,72$ ) avec principalement comme taxon, la Grenouille verte *Pelophylax* sp.

Du fait de la rareté des autres espèces d'Amphibien dans les fossés de marais (Thirion et Vollette, 2020), il est plus intéressant de suivre quantitativement les Grenouilles vertes *Pelophylax* sp. pour évaluer l'impact des actions de curage sur les Amphibiens. La Grenouille verte participe à de nombreux régimes alimentaires de différentes espèces patrimoniales comme la Loutre d'Europe ou la Cigogne blanche. Par exemple, un suivi des densités de Grenouille verte a permis en 2008 de mettre en évidence des changements à l'échelle de marais de Brouage avec la même méthode que celle établit 20 ans plus tôt par Bouvier (1986). Ainsi, en 22 ans, les densités de Grenouilles vertes ont été divisées par 10 dans le Marais de Brouage (Thirion et Doré, 2008). Un autre suivi des populations des grenouilles vertes a été mis en place en 2012 à l'aide de 120 transects de 50 m répartis dans les habitats aquatiques de six secteurs du Marais poitevin (Thirion et al., 2012). La densité de Grenouilles a été évaluée par une méthode de Royle à 1,16 individu pour 50 mètres d'habitat aquatique suivi (Thirion et al., 2012). Dans le Marais poitevin, ce suivi a été répété en 2015 et 2019 et a prouvé sa robustesse (Thirion et al., 2019).

La mise en place d'un protocole robuste, similaire à celui déjà mis en place dans le Marais poitevin, permettra de suivre l'évolution des densités de Grenouilles vertes dans le réseau de fossés curés et non curés en fonction de l'évolution des habitats. Ce rapport présente les résultats du suivi réalisé au printemps 2021 et au printemps 2022 suite à l'opération de curage réalisée au cours de l'été et l'automne 2021.

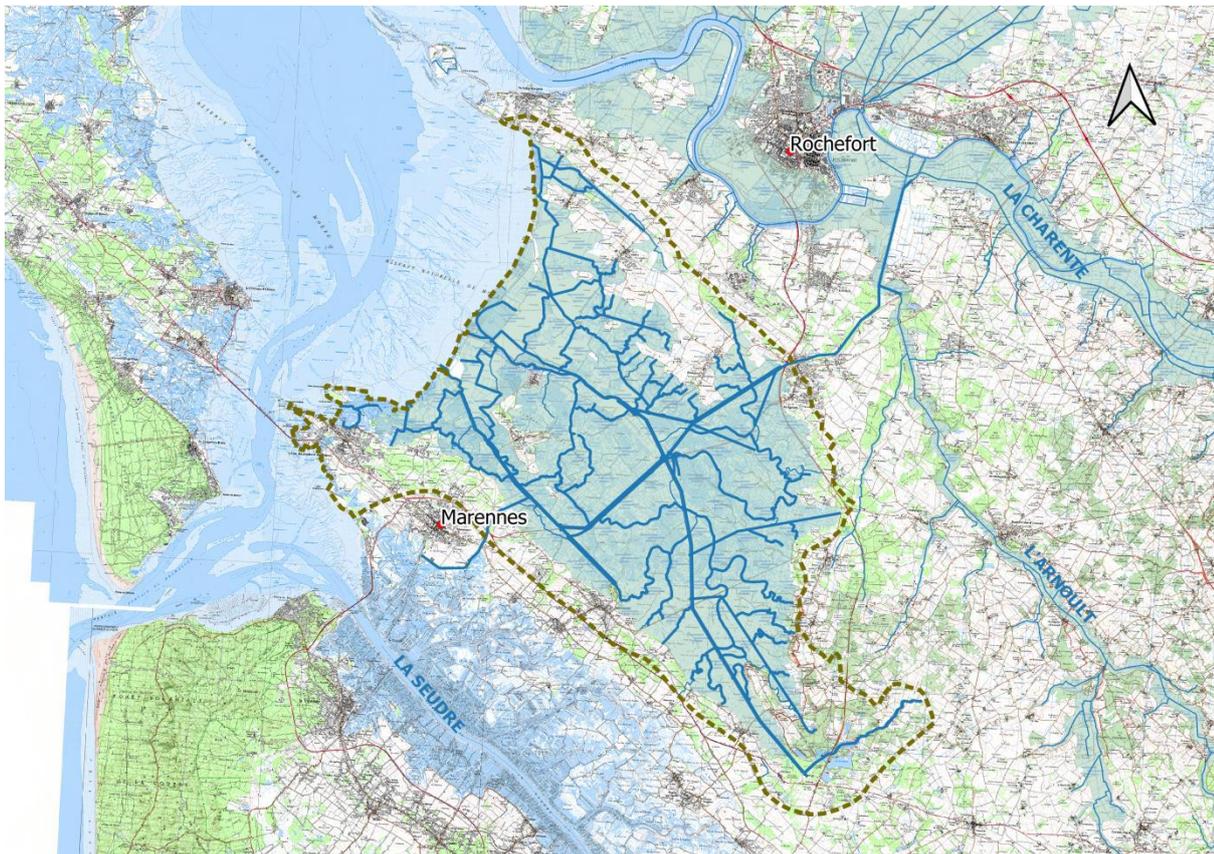


# Matériels et Méthodes



## 1) Le Marais de Brouage

Situé sur le littoral de la Charente-Maritime entre les fleuves de la Charente et de la Seudre, le Marais de Brouage fait partie intégrante des « Marais de l'Ouest ». Cette vaste zone humide de Saintonge est délimitée au sud-ouest par la presqu'île de Marennes-Saint-Sornin, à l'ouest par l'île d'Oléron, au nord par la presqu'île d'Echillais-Port-des-Barques et au sud par les landes de Cadeuil (Cf. Fig.1)

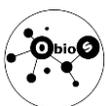


**Figure 1.** Localisation du Marais de Brouage en Charente-Maritime avec en pointillé la limite du bassin versant

Cette zone humide qui s'étend sur plus de 11 000 ha est composée de parcelles entrecoupées par des réseaux de canaux et de fossés d'eau douce à saumâtre. Ces réseaux de fossés et canaux représentent une distance de plus de 2 000 kilomètres. Au sein de chaque parcelle se forme un microrelief constitué de buttes de terre (belles ou bosses) qui isolent des dépressions humides (baisses ou jas). Cette zone humide possède un petit bassin versant de 18 300 ha.

L'élevage par pâturage de bovins est pratiqué sur une grande partie de cette zone humide, les fossés jouant le rôle de clôtures naturelles et d'abreuvoir. Dans les secteurs les plus proches du littoral, l'ostréiculture est effectuée. Malheureusement, certains secteurs du nord-est du marais ont été modifiés en profondeur banalisant la biodiversité par un retournement des prairies pour une mise en culture intensive.

Quelques grandes routes très fréquentées traversent ces marais remarquables comme les départementales D123, D18 et D733.



Le Marais de Brouage fait partie du réseau Natura 2000, au sein du site « Marais de Brouage (et marais nord d'Oléron) » FR5400431. Dans le Marais de Brouage, il regroupe 10 communes de la Charente-Maritime : Beaugeay, Bourcefranc-le-Chapus, Gripperie-Saint-Symphorien, Marennes-Hiers-Brouage, Moëze, Saint-Agnant, Sain-Jean-d'Angle, Saint-Just-Luzac, Saint-Nazaire-sur-Charente et Saint-Sornin.

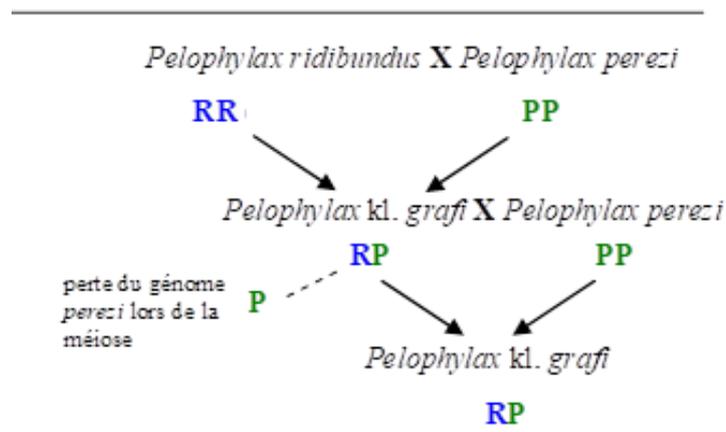
Le Marais de Brouage est une vaste zone humide qui a été utilisée par l'homme à partir du Moyen-Age et jusqu'au 17<sup>ème</sup> pour la saliculture puis pour l'élevage, avec la création de fossés en plus des chenaux et baisses. Au 17<sup>ème</sup> et au 18<sup>ème</sup>, la culture du sel décline et les marais-gâts s'étendent. Suite à cela, de grands travaux de drainage du marais ont été mis en place au début du 19<sup>ème</sup> afin d'« assainir » le marais pour l'élevage (Papy, 1935). La déchloruration progressive de l'eau entraîne une évolution des herbiers aquatiques, comme décrit par les travaux de Bouzille (1988). Le réseau dense de fossés associé aux baisses constitue une mosaïque d'écosystèmes aquatiques diversifiés qui fait la richesse et la particularité du Marais de Brouage.

Ce réseau dense de fossés de marais accueille une biodiversité aquatique remarquable, tant au niveau floristique que faunistique. Les fossés sont des habitats aquatiques qui hébergent une biodiversité intéressante (plantes et macrofaune), qui est à grande échelle, supérieure à celle de rivières (Davies *et al.*, 2008) grâce à l'hétérogénéité des habitats. Un ensemble d'espèces hautement patrimoniales sont liées aux fossés de ce marais : Campagnol amphibie, Loutre d'Europe, Cistude d'Europe, Couleuvre vipérine, Grenouilles de Pérez et de Graf, Anguille européenne... De plus, le Marais de Brouage se trouve au milieu du domaine biogéographique Atlantique. Cette situation biogéographique particulière est une bonne explication de l'originalité du peuplement d'Amphibien, avec 10 taxa. Les espèces présentes dans le Marais de Brouage sont typiques de l'ouest Paléarctique.



## 2) Les Grenouilles vertes du Marais de Brouage

Dans le Marais de Brouage, les différentes études et suivis ont mis en évidence la présence de la Grenouille de Pérez *Pelophylax perezii*, de la Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus* et de l'hybride Grenouille de Graf *Pelophylax kl. grafi* (Thirion *et al.*, 2002). La Grenouille rieuse dans le Marais de Brouage est en dehors de sa distribution originelle et doit être considérée ici comme non autochtone (P. ex. Thirion *et al.*, 2002 ; Geniez *et al.*, 2012). L'existence de cette espèce a engendré un système particulier de reproduction interspécifique ou élasopoïèse dans le groupe des Grenouilles vertes « complexe des Grenouilles vertes ». Ainsi, il a été mis en évidence la présence d'une des formes hybrides de ce complexe, la Grenouille de Graf *Pelophylax kl. grafi* (Thirion *et al.*, 2002).



**Figure 2.** Schéma classique d'hybridation dans le complexe des Grenouilles rieuses (RR), Grenouilles de Pérez (PP) et la Grenouille de Graf (RP) (kl. signifie klepton). Les lettres représentent les génomes de chacune des espèces (en deux jeux chez chaque individu) (d'après Thirion et Evrard, 2022).

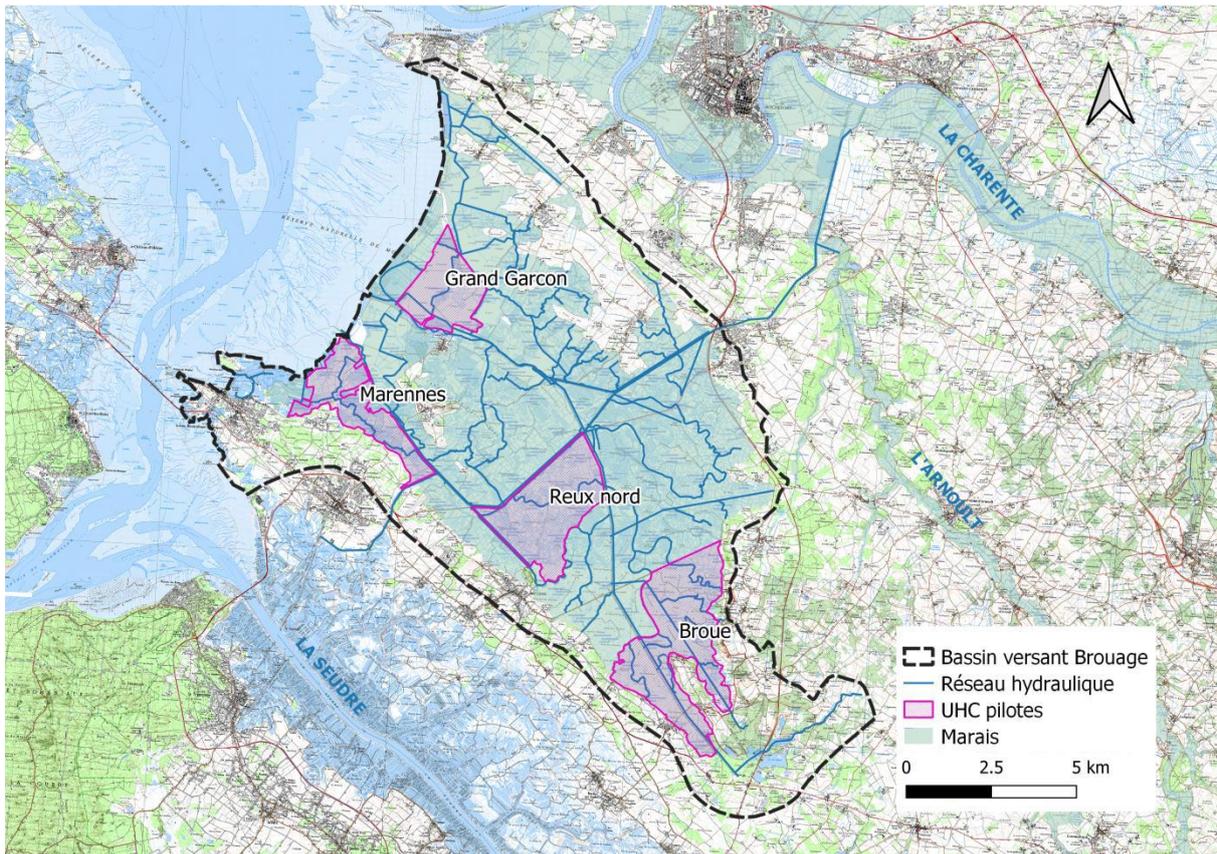
Sur le terrain, l'identification des différentes espèces de Grenouilles vertes reste très délicate. C'est pour cette raison que, dans cette étude, nous avons opté pour la dénomination suivante *Pelophylax* sp. ou complexe « Grenouille verte ».



**Figure 3.** Les différents taxons de Grenouilles « vertes » connus du Marais de Brouage de gauche à droite : Grenouille de Pérez *Pelophylax perezii*, Grenouille de Graf *Pelophylax kl. Grafi* et Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus*

### 3) Localisation des sites d'étude

Sur les quatre unités hydrauliques cohérentes (UHC) pilotes qui vont faire l'objet d'expérimentations particulières (travaux d'entretien, gestion hydraulique et restauration d'ouvrages), trois ont été retenues pour cette étude : Broue, Reux Nord et Marennes



**Figure 4.** Localisation des casiers pilotes (source: SMCA, IGN Scan 25).

Trois UHC pilotes vont faire l'objet de travaux de curage du réseau tertiaire en 2021 et 2022 : les UHC de Broue, Reux Nord et Marennes. Les linéaires de réseau tertiaire à curer ont d'ores et déjà été identifiés et cartographiés (Cf. Fig. 5).

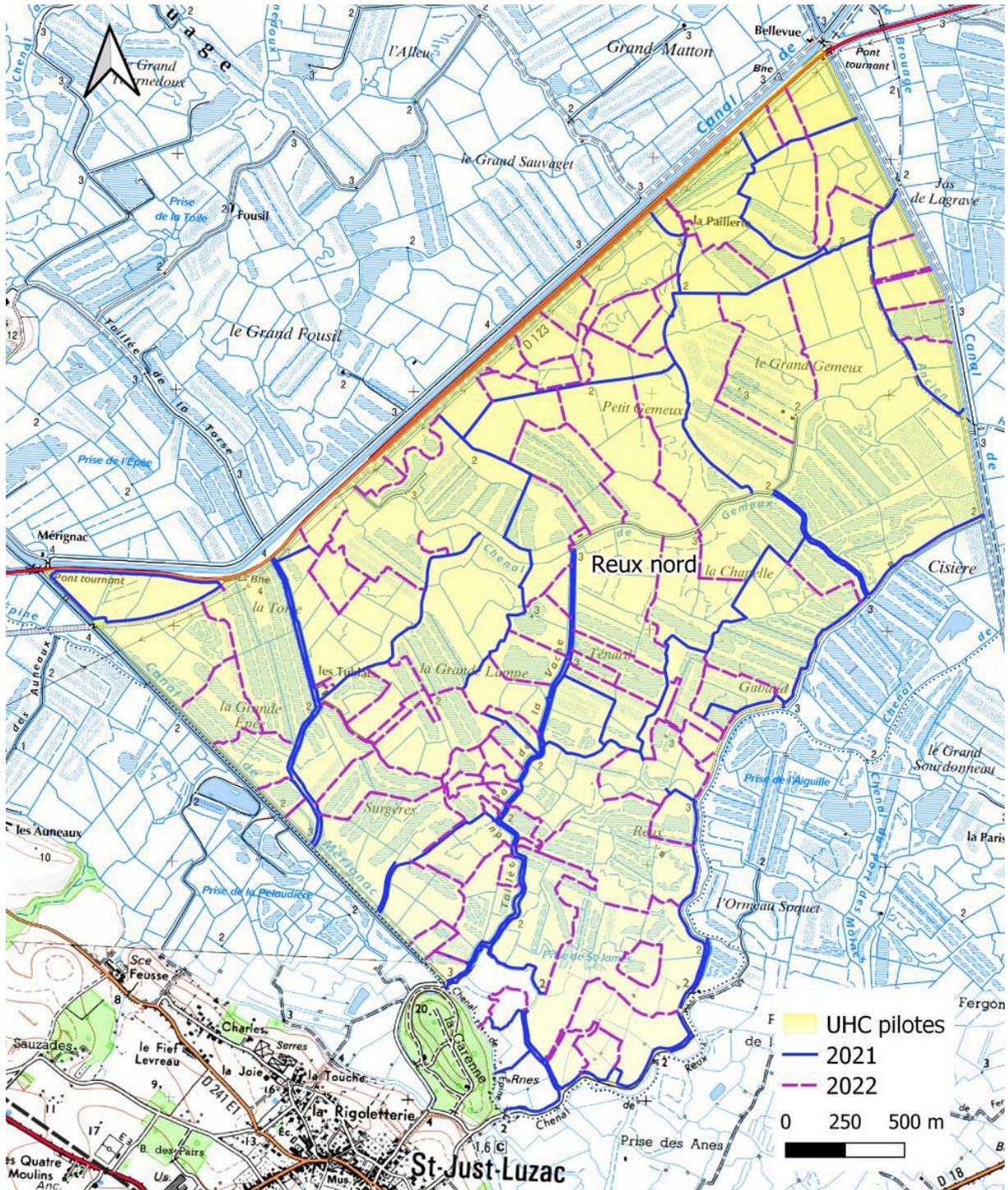
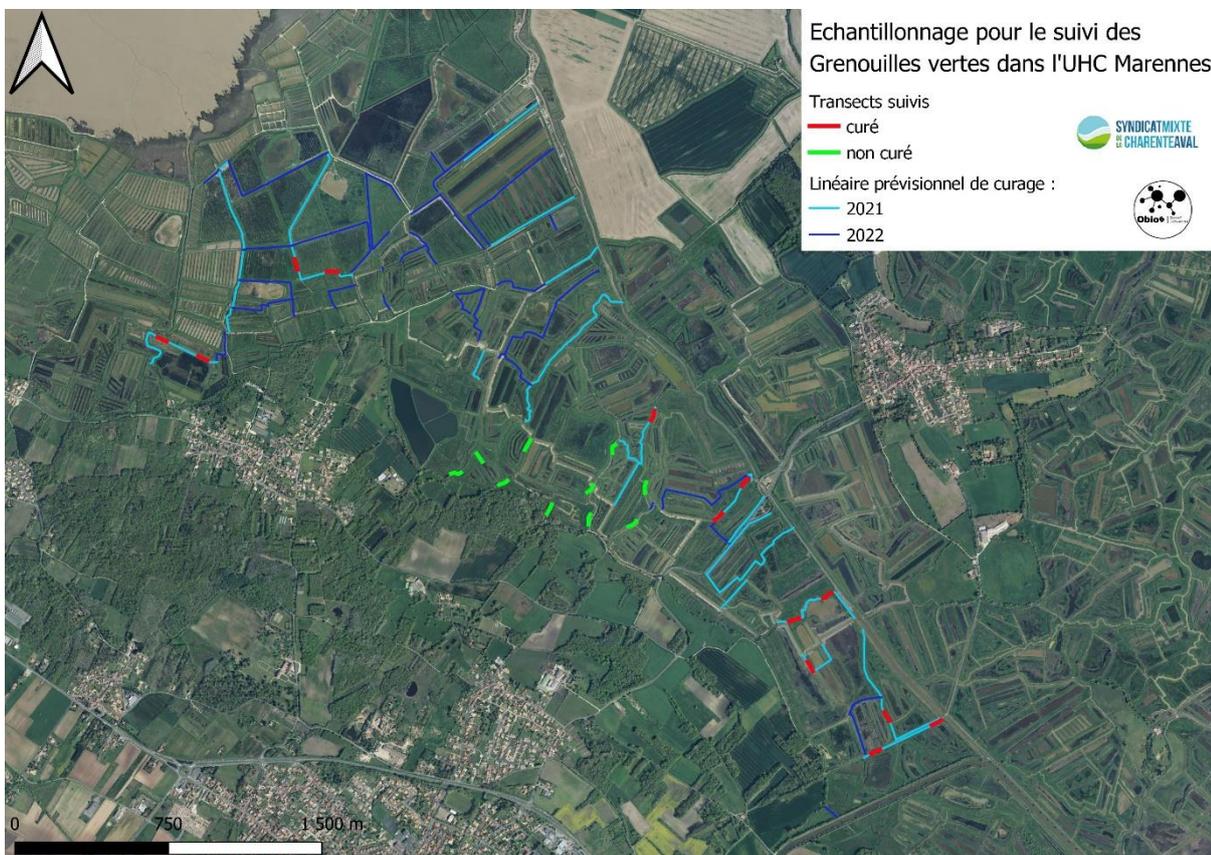


Figure 5. Localisation du réseau hydraulique tertiaire prochainement curé dans l'UHC Reux Nord

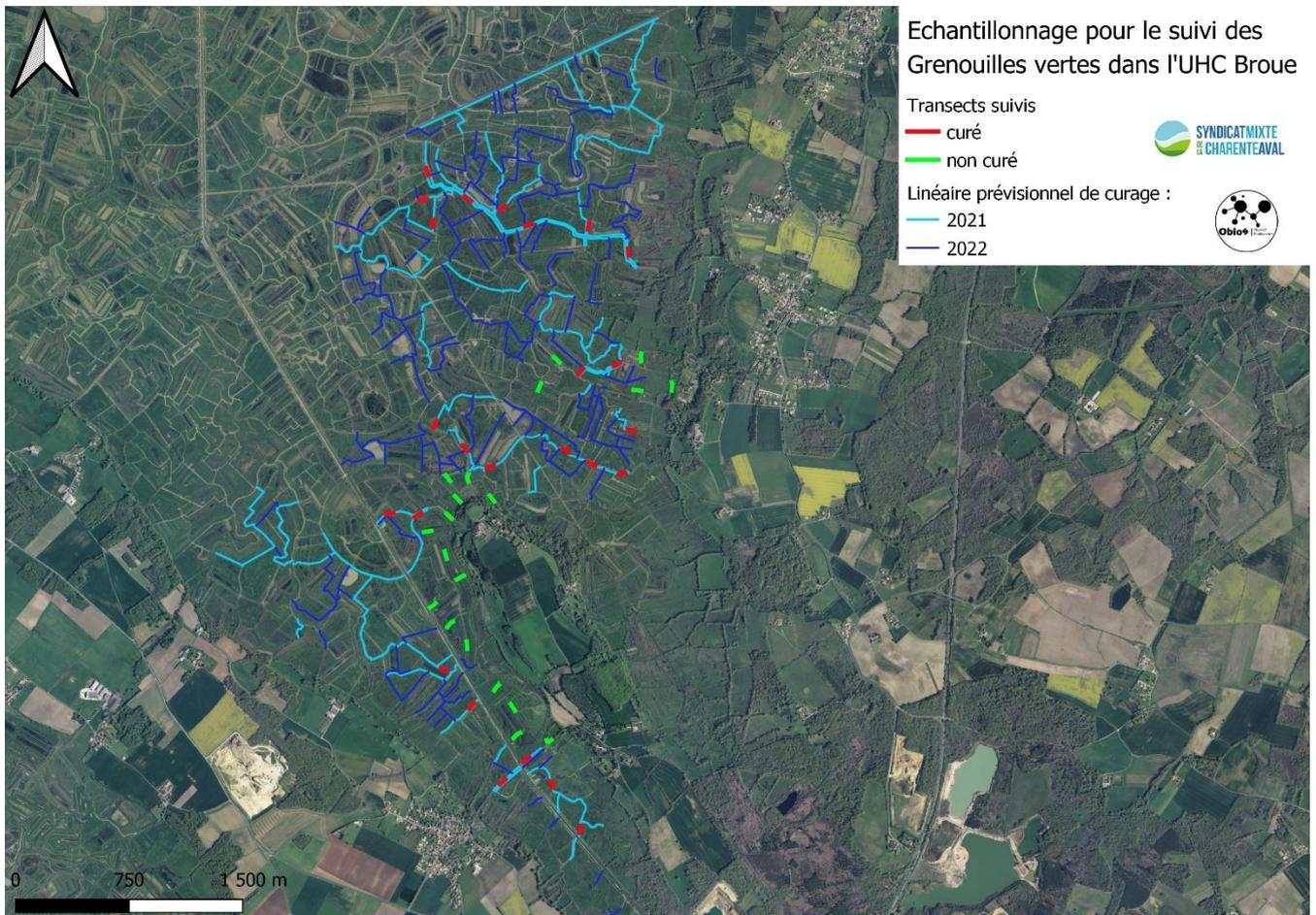
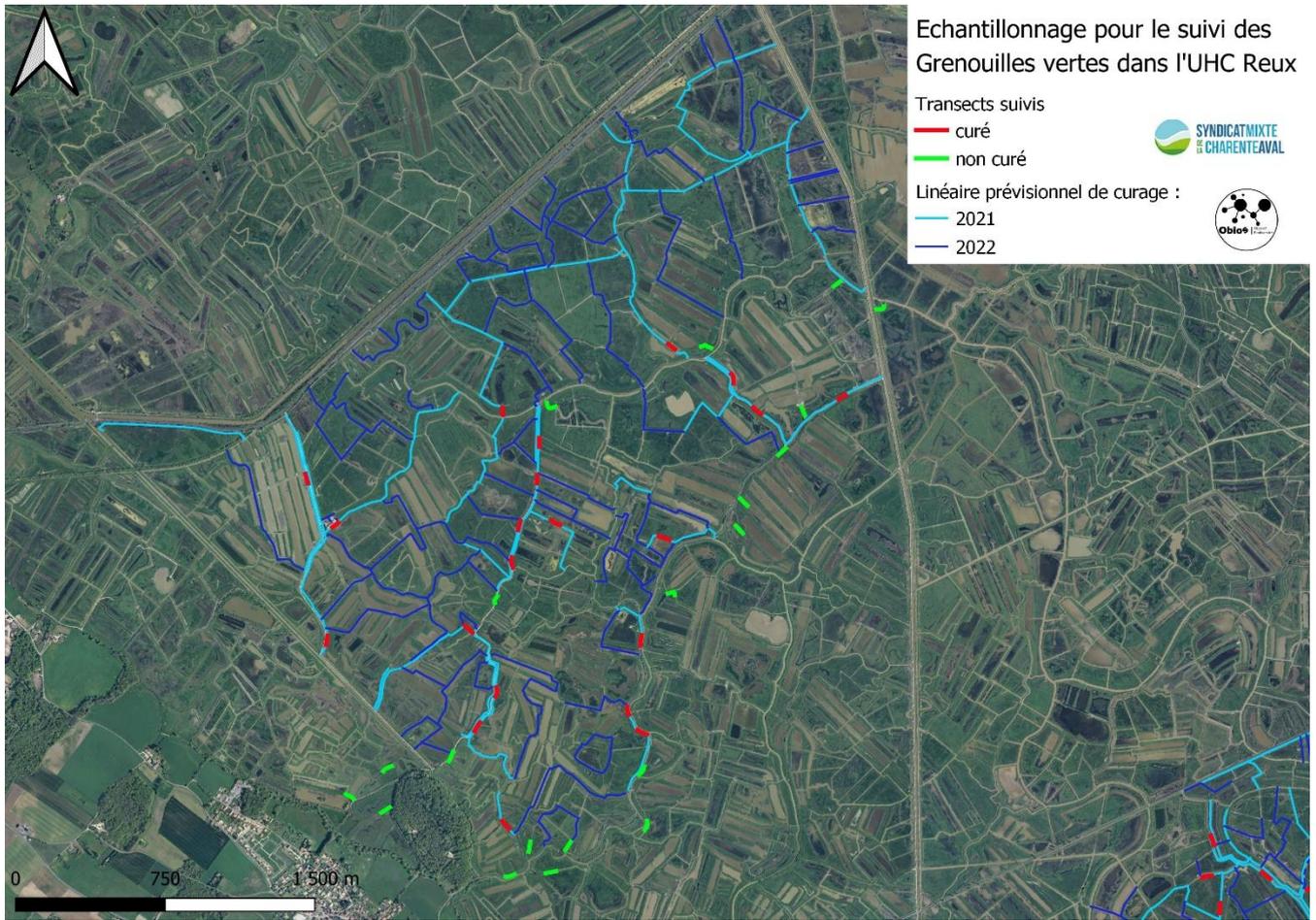
## 4) Echantillonnage

Le principe d'échantillonnage repose sur un réseau de sites de reproduction de Grenouilles vertes distribués dans 3 UHC du Marais de Brouage. Dans chaque UHC, un réseau représentatif de fossés a été sélectionné pour placer des transects de 50 m de linéaire de fossé. Le choix des fossés a été effectué au hasard mais en privilégiant l'accessibilité nocturne et une distribution de fossés curés et non curés.

Entre chaque transect, il y a une distance d'au moins 150 mètres (indépendance des échantillons). Il y a trois passages par transect. Ces trois passages doivent se dérouler sur une période d'un maximum de 10 jours. La période la plus favorable se situe durant le mois de mai qui correspond à la période de reproduction des Grenouilles « vertes » (P. ex. Patrelle, 2010 ; Thirion *et al.*, 2012 ; Cayuela *et al.*, 2012). Le nombre de Grenouilles vertes est noté pour chaque transect et à chaque passage. Les passages ont lieu la nuit.



**Figure 6.** Localisation des transects pour l'UHC de Marennes : en rouge transects dans les fossés curés et en vert transect dans les fossés non curés.



Figures 7 et 8. Localisation des transects pour les UHC de Reux (en haut) et de Broue (en bas) : en rouge transects dans les fossés curés et en vert transect dans les fossés non curés.

## 5) Variables caractéristiques de l'habitat

Une description des habitats de reproduction des Grenouilles « vertes » est réalisée pour chaque transect, avec :

- *La nature de l'habitat* : fossé primaire, fossé secondaire, fossé tertiaire.
- *Contexte de gestion* : fossé curé en 2021, fossés non curés en 2021 et 2022
- *Régime de l'eau* : fossé au régime de l'eau temporaire (assèchement durant la période de suivi) ou non temporaire
- *L'ombrage* : estimé en pourcentage d'ombre projetée à la surface de l'eau lorsque le soleil est au zénith.
- *La hauteur d'eau libre* : estimée en mètre. Pour les analyses le terme est résumé par « hauteur eau ».
- *La profondeur de vase* : estimé en mètre.
- *Structure des berges* : pente et hauteur des berges.
- *Paramètres physico-chimique* : La salinité (g/L) est mesurée à l'aide d'un réfractomètre à main (Atago). La turbidité mesure l'aspect plus ou moins trouble de l'eau. Elle a été mesurée à l'aide d'un tube en plastique gradué exprimée en NTU (tube de Jackson) combiné à un disque noir et blanc (Disque de Secchi) positionné dans le fond. On relève la mesure se situant au niveau de la surface de l'eau lorsque le disque n'est plus visible (Myre et Shaw, 2006).
- *Le recouvrement des herbiers de plantes aquatiques* : estimé en proportion d'herbier de macrophytes aquatiques recouvrant la surface de l'eau. Afin de standardiser l'évaluation du recouvrement des herbiers aquatiques, la clé de Golet et Larson (1974) a été utilisée. Les habitats sans végétation aquatique ont pris la valeur de 0.
- *La structure des macrophytes* : Les herbiers aquatiques ont été caractérisés par la clé des types physiologiques des peuplements de macrophytes de Lachavanne, Juge et Perfetta (1995) en 14 classes. Cette clé a été adaptée par l'ajout de classes pour les héliophytes afin de mieux correspondre à la végétation aquatique observée dans le Marais de Brouage.
- *La végétation dominante des berges* : arborée, arbustive, herbacée, mégaphorbiaie (roselière comprise)...

**Figure 9.** Fossé tertiaire suivi dans le UHC de Reux avec une structure des macrophytes complexes : héliophytes, hydrophytes non enracinées et hydrophytes enracinées.



## 6) Analyses

### 6.1) Statistique descriptive

Pour chaque année la statistique descriptive de la répartition du nombre d'individus de Grenouille verte par transect a été établi en sélectionnant le nombre maximum d'individus lors des trois passages. La comparaison interannuelle a été réalisée dans un premier temps à l'aide des valeurs centrales et dispersions des différentes distributions statistiques. La normalité de la distribution statistique a été recherchée par un test de Shapiro-Wilk. Les comparaisons interannuelles sont réalisées avec les mêmes échantillons faisant appel aux tests de comparaison d'échantillons pour données appariées. Si la normalité des distributions statistiques n'est pas vérifiée, les tests de comparaisons de distribution non paramétriques pour échantillons appariés seront réalisés avec un test de Wilcoxon. L'ensemble des analyses statistiques descriptives et inférentielles est effectué à l'aide du logiciel Past 4.04 (© Ø Hammer 1999-2020).

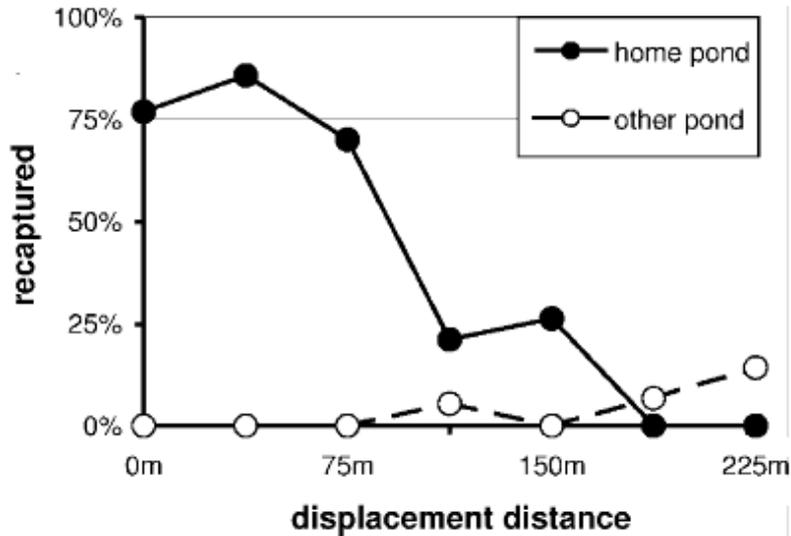
### 6.2) Méthodes de suivi d'abondance

Pour suivre les populations, il est souvent difficile d'utiliser des méthodes de capture-marquage-recapture ou de « distance sampling ». De nouvelles méthodes permettent d'estimer la densité d'une espèce à la détection imparfaite par des dénombrements répétés (P. ex. Royle & Nichols, 2003 ; Royle, 2004 ; Royle & Dorazio, 2008). Ces nouvelles méthodes de suivi des espèces se développent à partir de modèles d'hétérogénéité d'abondance (Royle & Nichols, 2003) et d'abondance (Royle, 2004). Afin d'utiliser ces méthodes, certaines conditions d'applications sont requises :

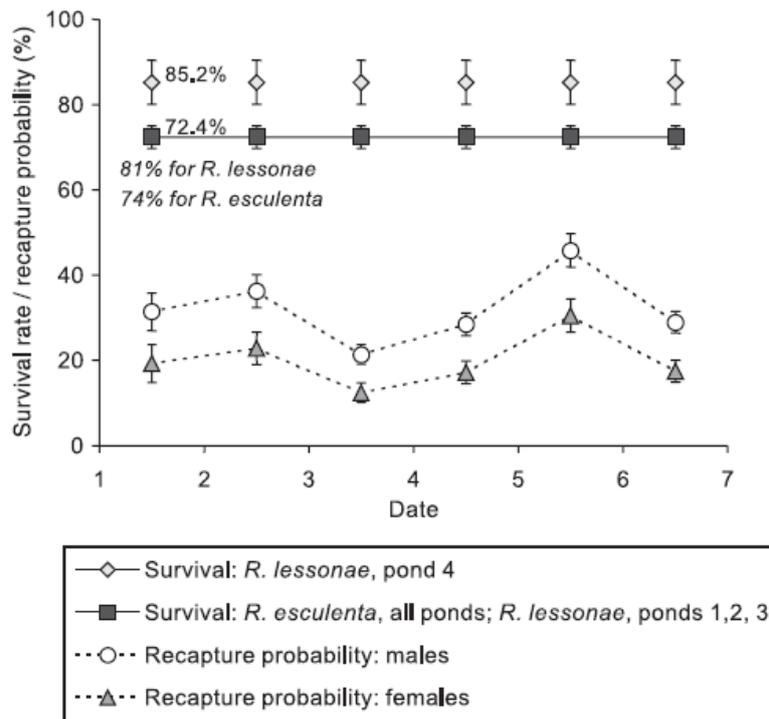
- La distribution spatiale des individus doit suivre une distribution de Poisson ;
- Le nombre d'individus doit être constant au cours du suivi, la population est donc considérée comme fermée (géographiquement et démographiquement) ;
- Les détections des individus dans un site sont supposées indépendantes et tous les individus présents sur un site à un temps t sont supposés avoir la même probabilité de détection.

Holenweg Peter *et al.*, (2001) ont réalisé une étude par capture-marquage-recapture sur des individus qui étaient déplacés à différentes distances de leur site d'origine. Un pourcentage de retour à leur site d'origine a été mis en évidence en fonction de la distance (Cf. Fig. 10). Ainsi, 75 % des individus retournaient sur leur site d'origine lorsqu'ils se situaient à une distance de 75 m et 0 % des individus à une distance de 200 m (*Ibidem*). Cette étude démontre une certaine fidélité des Grenouilles vertes à leur site d'origine durant la saison de reproduction. Une seconde étude a mis en évidence une survie importante et constante au cours de la saison, de mai à août : 85,2 % pour *P. lessonae* et 72,4 % *P. kl. esculentus* (Holenweg Peter, 2001) (Cf. Fig.11). Ainsi, à partir de ces résultats (fidélisation au site et taux de survie constant et important dans la saison), nous pouvons émettre l'hypothèse que la population de Grenouille verte d'un habitat de reproduction est fermée.





**Figure 10.** Pourcentage de Grenouilles vertes recapturées en fonction de la distance à laquelle les individus ont été déplacés : recapturées dans leur mare d'origine (en noir), recapturées dans une autre mare (en blanc), d'après Holenweg Peter *et al.*, 2001.



**Figure 11.** Taux de survie et probabilité de recapture pour 4 mares : la première capture (date 1) a été réalisée le 15 mai et la dernière (date 7) le 8 août. Les nombres sur les lignes représentent le taux de survie calculé, incluant le taux d'émigration ; les valeurs en italique reflètent les vrais taux de survie d'après Holenweg Peter, 2001.

### **6.3) Modèles d'estimation de l'abondance**

Les méthodes d'estimation de l'abondance par les modèles développés par Royle mixent des lois de probabilité, binomiale pour la détection et poisson pour l'abondance.



- **Modèle d'hétérogénéité d'abondance**

L'évaluation du modèle d'hétérogénéité d'abondance (Royle & Nichols, 2003) s'établie à partir de plusieurs formules.

- Le modèle Royle-Nichols suppose que la distribution du nombre d'animaux en fonction des sites (R) suit une loi de Poisson, avec :

$$f_x = \frac{e^{-\lambda} \lambda^x}{x!}$$

$\lambda$  est la moyenne de la distribution de Poisson et x le nombre d'animaux d'un site donné.

- La probabilité (p) d'avoir un individu de l'espèce est une fonction de l'abondance d'individus présents ( $N_i$ ). Ainsi, pour une espèce donnée, la détectabilité individuelle (c) est plus importante lorsqu'il y a beaucoup d'individus, avec :

$$p = 1 - (1 - c)^{N_i}$$

- Afin de trouver les valeurs les plus probables de  $\lambda$  et r, la méthode du maximum de vraisemblance est appliquée avec la formule suivante :

$$L(w) = \prod_{i=1}^R \left\{ \sum_{k=0}^K \binom{T}{w_i} p_k^{w_i} (1 - p_k)^{T - w_i} f_k \right\}$$

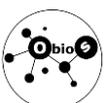
A la droite du signe égal, on note le produit de deux probabilités : la probabilité binomiale en fonction de la détection  $w_i$  et du nombre de passage (T), et la probabilité de Poisson en fonction de k avec  $N_i = k$ .

- **Modèle d'abondance**

L'évaluation du modèle d'abondance (Royle, 2004) s'établie également à partir de plusieurs formules.

- Le modèle de Royle suppose que la distribution du nombre d'animaux en fonction des sites (R) suit une loi de Poisson, avec :

$$f_x = \frac{e^{-\lambda} \lambda^x}{x!}$$



$\lambda$  est la moyenne de la distribution de Poisson et  $x$  le nombre d'animaux d'un site donné.

- La fonction binomiale (Bin) est utilisée pour calculer la probabilité de détection des individus, avec :

$$\text{BINOMIAL: } f(n | N, p) = \binom{N}{n} p^n (1-p)^{N-n}$$

Dans cette formule, le nombre de succès est noté  $n$ , et la probabilité de réussite est désignée par  $p$ .

- Afin de trouver les valeurs les plus probables de  $\theta$  et  $p$ , la méthode du maximum de vraisemblance est appliquée avec la formule suivante :

$$L(p, \theta | \{n_{it}\}) = \prod_{i=1}^R \left\{ \sum_{N_i=\max.n_{it}}^{\infty} \left( \prod_{t=1}^T \text{Bin}(n_{it}; N_i, p) \right) f(N_i; \theta) \right\}$$

Le terme de l'équation  $L(p, \theta | \{n_{it}\})$  indique que la probabilité  $p$  (probabilité de détecter un individu présent sur le site) et  $\theta$  (la moyenne de la distribution de Poisson ou  $\lambda$ ), compte tenu des données observées sur le terrain  $\{n_{it}\}$ .

La comparaison des modèles entre eux en fonction des variables explicatives est réalisée à l'aide de tests statistiques. Cependant, lorsque de nombreux modèles doivent être comparés entre eux, il y a une augmentation du risque de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie. Afin de résoudre cela, les modèles sont comparés en utilisant le critère d'information d'Akaike (Akaike, 1974) :

$$\text{AIC} = -2 * \log(L) + 2 * k$$

où  $L$  est le maximum de vraisemblance et  $k$  le nombre de paramètres dans le modèle. L'AIC représente donc un compromis entre le biais (qui diminue avec le nombre de paramètres) et la parcimonie (nécessité de décrire les données avec le plus petit nombre de paramètres possible). Le meilleur modèle est celui possédant l'AIC le plus faible. Il est primordial que tous les modèles comparés dérivent d'un même modèle complet (Burnham & Anderson, 2002).

Pour stabiliser les AIC, on recherchera d'une manière empirique la meilleure valeur croissante de  $K$  qui représente le nombre maximal possible d'individus qu'on puisse observer du site (Couturier *et al.*, 2013 ; Dennis *et al.*, 2014).

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel PRESENCE version 2.13.39 (© Hines, 2006) en utilisant les modèles d'hétérogénéité d'abondance (Royle & Nichols, 2003) et d'abondance (Royle, 2004) (Cf. Fig. 12).





Figure 12. Fenêtre d'accueil du logiciel PRESENCE 2.13.39 (© Hines, 2006).

#### 6.4) Analyses de l'occupation

Si l'on ramène tous les historiques d'abondance de Grenouille vertes par transect à un historique de présence-absence, il est alors possible d'établir une modélisation en prenant en compte les deux années de suivi. Elle permet de calculer les paramètres suivants : l'occupation, la probabilité de détection, la colonisation et l'extinction avec une méthode de « multiple-season occupancy models » développée par McKenzie et *al.* (2006).

L'occupation naïve ( $\Psi_{naïve}$ ) est calculée simplement en supposant que la probabilité de détection est égale à 1, avec :

$$\Psi_{naïve} = n_i / n$$

où  $n_i$  est le nombre de sites avec une Grenouille verte observée au moins une fois lors des trois passages et  $n$  le nombre total de sites échantillonnés.

L'occupation estimée ( $\Psi$ ) correspond à la distribution estimée d'une espèce dans un espace en prenant en compte sa probabilité de détection ( $p$ ).

La probabilité de détection ( $p$ ) pour une espèce donnée est définie de la manière suivante :

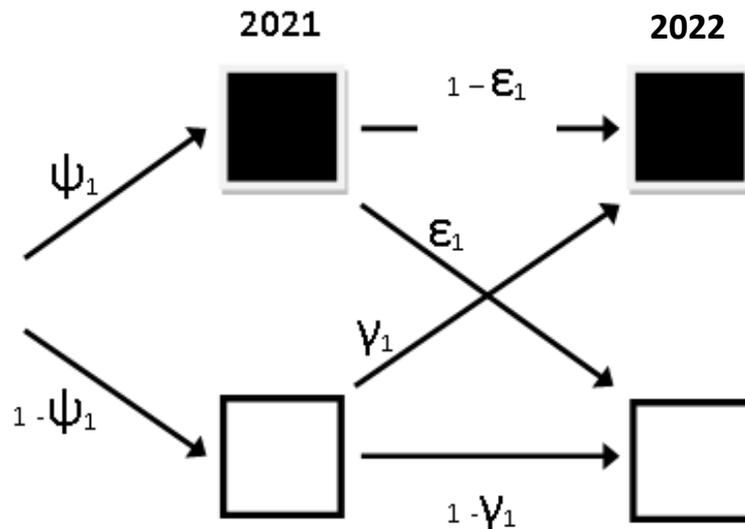
- Si le site est non-occupé : l'espèce ne peut être détectée.
- Si le site est occupé : à chaque visite  $j$ , il y a une probabilité de détecter ( $p_j$ ) ou non ( $1-p_j$ ) l'espèce.

Les probabilités de colonisation ( $\gamma_{2022}$ ) et d'extinction locale ( $\epsilon_{2022}$ ) sont définies comme :

$\gamma_{2022}$  = la probabilité qu'un site inoccupé l'année 2021 soit occupé par la Grenouille verte l'année 2022.

$\epsilon_{2022}$  = la probabilité qu'un site occupé l'année 2021 soit inoccupé par l'espèce l'année 2022.

Ces processus dynamiques représentent la probabilité pour un site de transiter entre des états occupé et inoccupé entre des années consécutives.



**Figure 13.** Représentation du changement d'occupation d'un site entre les années en fonction des paramètres d'occupation ( $\psi$ ), de colonisation ( $\gamma_t$ ), et d'extinction locale ( $\epsilon_t$ ). Les carrés noirs représentent un site occupé (espèce présente) et les carrés blancs un site non occupé (espèce absente) d'après McKenzie et al. (2006).

Le taux de variation d'occupation ( $\lambda$ ) est le rapport des occupations estimées successives et peut être interprété comme un accroissement de l'occupation entre l'année 2021 et l'année suivante 2022.

$$\lambda_{2022} = \Psi_{2022} / \Psi_{2021}$$

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel PRESENCE version 2.13.39 (© Hines, 2006) en utilisant les modèles du « multiple saison ».

# Résultats



Mâle de Grenouille de Pérez *Pelophylax perezi*.

## 1) Distribution statistique du nombre de Grenouilles vertes

Pour l'ensemble des 109 transects suivis, la distribution statistique a été établie pour les deux années. Les moyennes du nombre de Grenouilles vertes par transect sont assez proches avec 4,40 en 2021 et 4,44 en 2022. Les médianes montrent quelques différences avec 3 Grenouilles vertes par transect en 2021 contre 2 en 2022. Les paramètres de dispersion varient entre années, la variance la plus basse du nombre de Grenouilles vertes par transect est notée pour l'année 2022 avec 44,36 contre 60,61 en 2021. La valeur du troisième quartile est assez proche entre les deux années avec 6 Grenouilles vertes en 2021 contre 6,5 Grenouilles en 2022. Le nombre maximal de Grenouilles vertes est de 73 Grenouilles vertes comptées dans un transect en 2021 contre 47 Grenouilles vertes dénombrées dans un transect en 2022.

Le nombre de transects suivis varie en fonction des UHC, avec : 45 pour l'UHC de Broue, 23 pour l'UHC de Marennes et de 41 pour celui de Reux. L'ensemble des distributions statistiques du nombre de Grenouilles vertes par transects ne suivent pas significativement une distribution normale pour tous les UHC et pour les deux années (test de Shapiro-Wilk ;  $p < 0,05$ ).

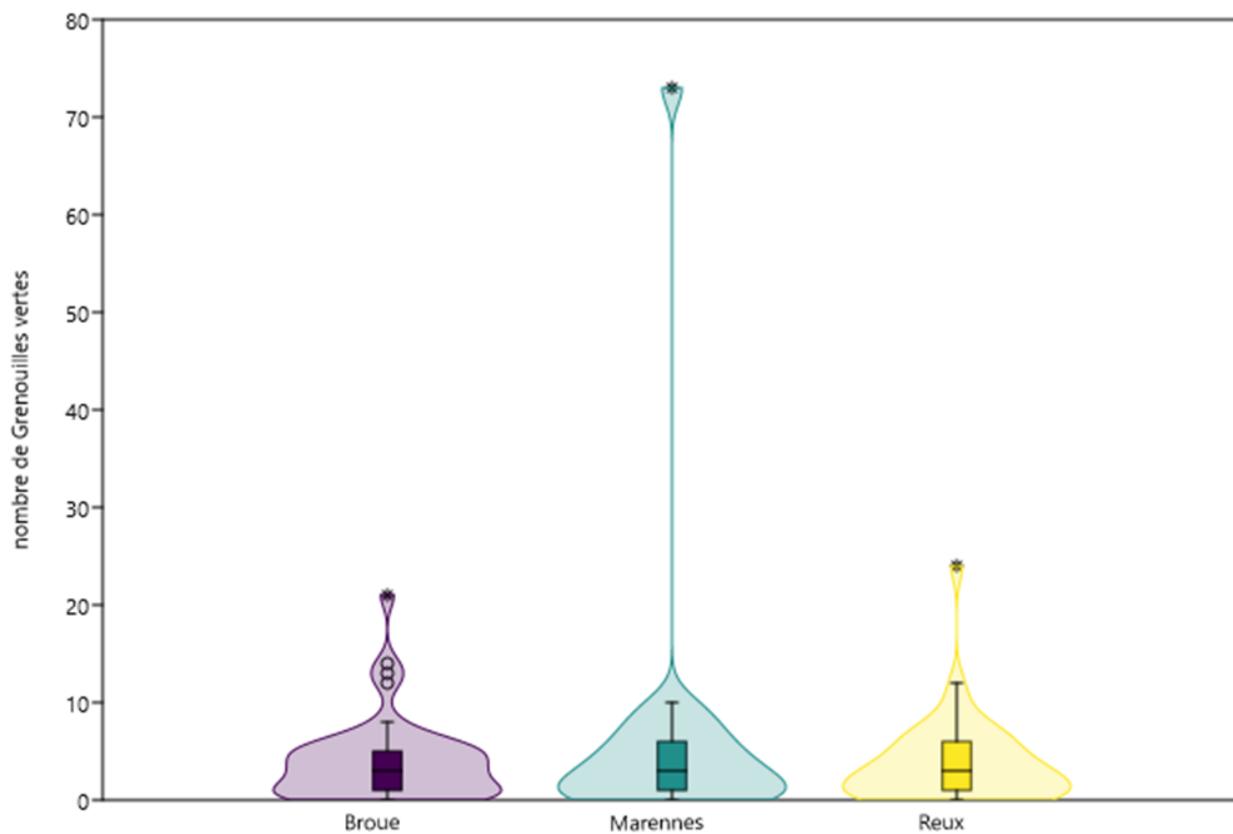
En 2021, la distribution du nombre de Grenouilles vertes par transect ne varie pas significativement entre les UHC (test de Kruskal-Wallis ;  $p = 0,94$ ). La médiane est de 3 Grenouilles vertes par transect pour les 3 UHC (Cf. Fig. 14). Les moyennes varient en fonction des UHC avec 3,97 Grenouilles vertes par transect pour l'UHC Broue, 6,39 Grenouilles vertes par transect pour l'UHC Marennes et de 3,76 Grenouilles vertes par transect pour l'UHC de Reux.

En 2021, les paramètres de dispersion varient entre les UHC. Ainsi, la variance la plus basse du nombre de Grenouilles vertes est notée pour l'UHC de Broue avec 18,11 alors que pour les deux autres UHC, la variance est de 220,34 pour Marennes et de 19,63 pour Reux. La valeur du troisième quartile est plus basse pour l'UHC de Broue avec 5 Grenouilles vertes par rapport à celles des UHC de Marennes et de Reux avec une valeur de 6 Grenouilles vertes. Le nombre maximal de Grenouilles vertes est de 21 pour l'UHC de Broue, de 73 pour l'UHC de Marennes et de 24 pour l'UHC de Reux.

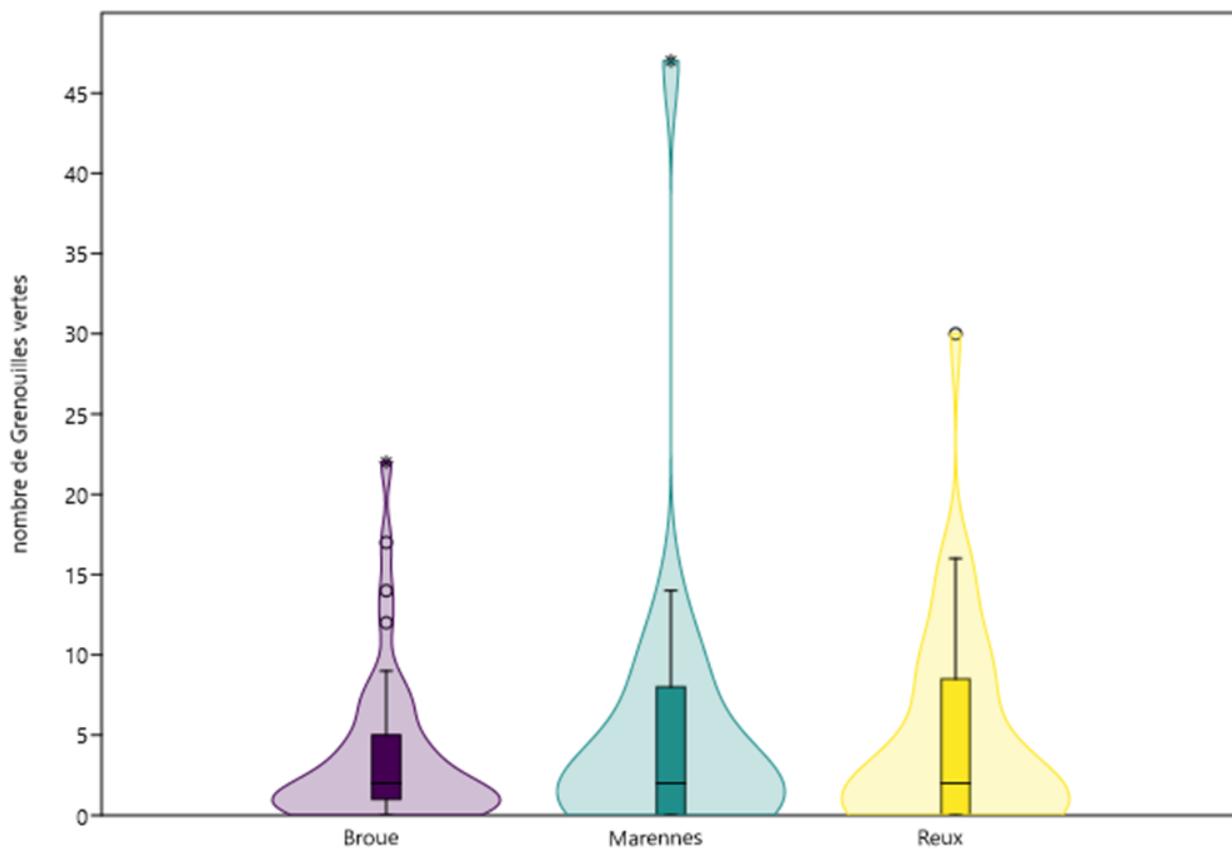
En 2022, la distribution du nombre de Grenouilles vertes par transect ne varie pas significativement entre les UHC (test de Kruskal-Wallis ;  $p = 0,96$ ). La médiane est de 2 Grenouilles vertes par transect pour les 3 UHC (Cf. Fig. 15) Les moyennes varient légèrement entre les 3 UHC avec 3,69 Grenouilles vertes par transect pour l'UHC Broue, 5,39 Grenouilles vertes par transect pour l'UHC Marennes et de 4,73 Grenouilles vertes par transect pour l'UHC de Reux.

En 2022, les paramètres de dispersion varient entre les UHC. La variance la plus basse du nombre de Grenouilles vertes est notée pour l'UHC de Broue avec 22,76 alors que pour les deux autres UHC, la variance est de 97,79 pour Marennes et de 39,70 pour Reux. La valeur du troisième quartile est plus basse pour l'UHC de Broue avec 5 Grenouilles vertes par rapport à celles des UHC de Marennes et de Reux avec respectivement 8 et 8,5 Grenouilles vertes. Le nombre maximal de Grenouilles vertes est de 22 pour l'UHC de Broue, de 47 pour l'UHC de Marennes et de 30 pour l'UHC de Reux.





**Figure 14.** Distribution statistique du nombre de Grenouilles vertes en fonction des UHC pour l'année 2021.



**Figure 15.** Distribution statistique du nombre de Grenouilles vertes en fonction des UHC pour l'année 2022.

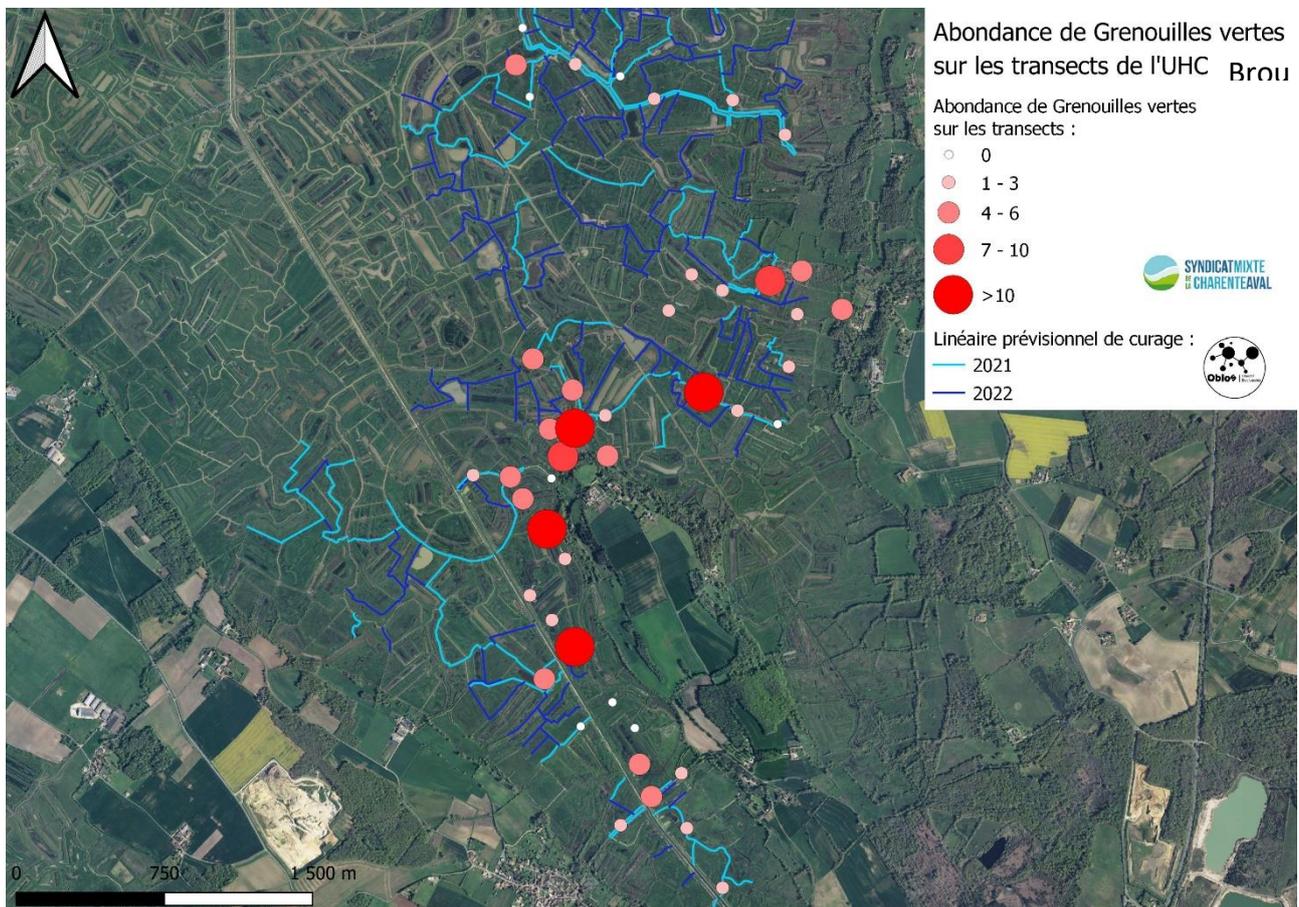
## 2) Distribution spatiale du nombre de Grenouilles vertes après curage

En 2021, le suivi des transects montre une distribution des abondances très hétérogène en fonction des fossés.

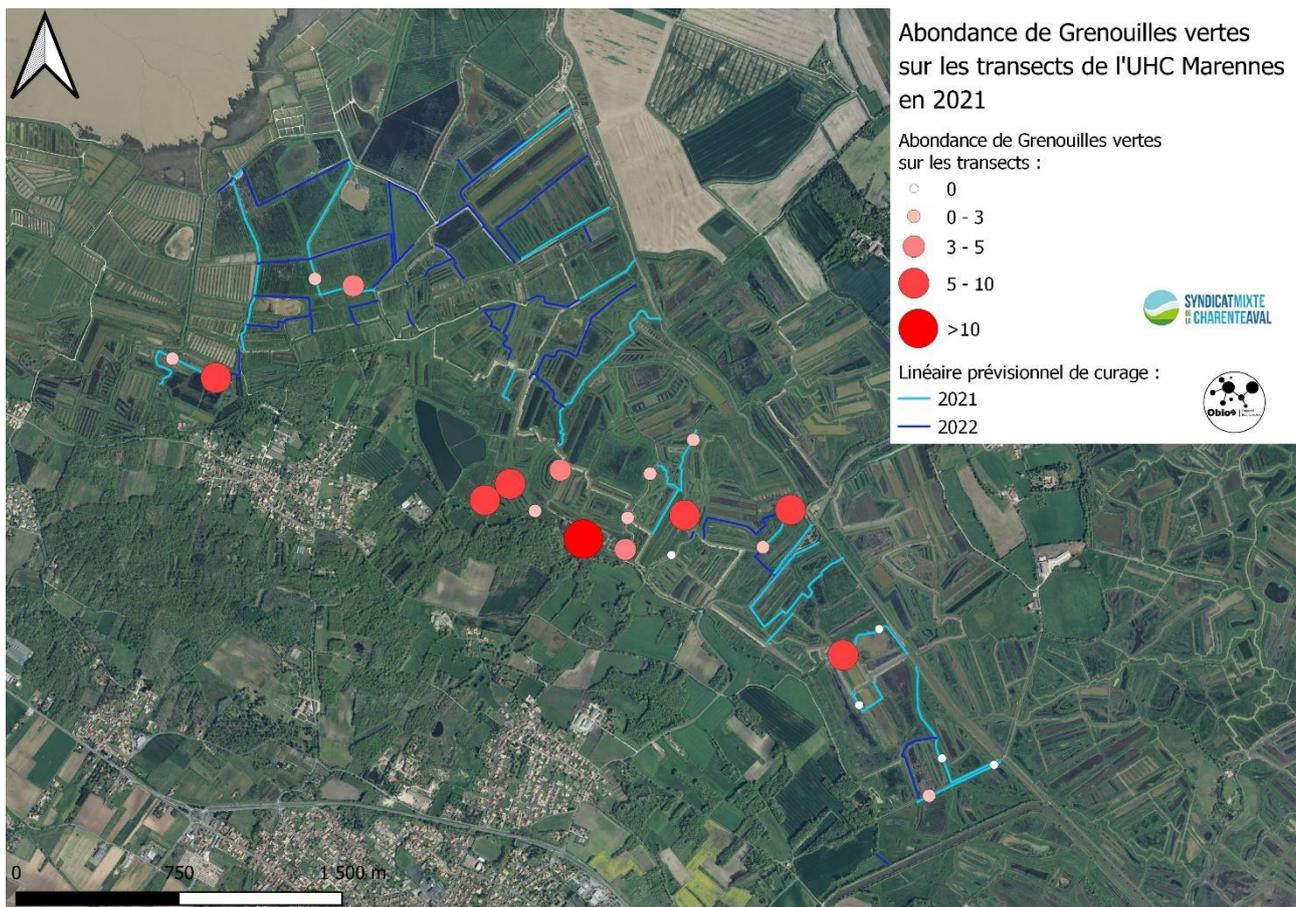
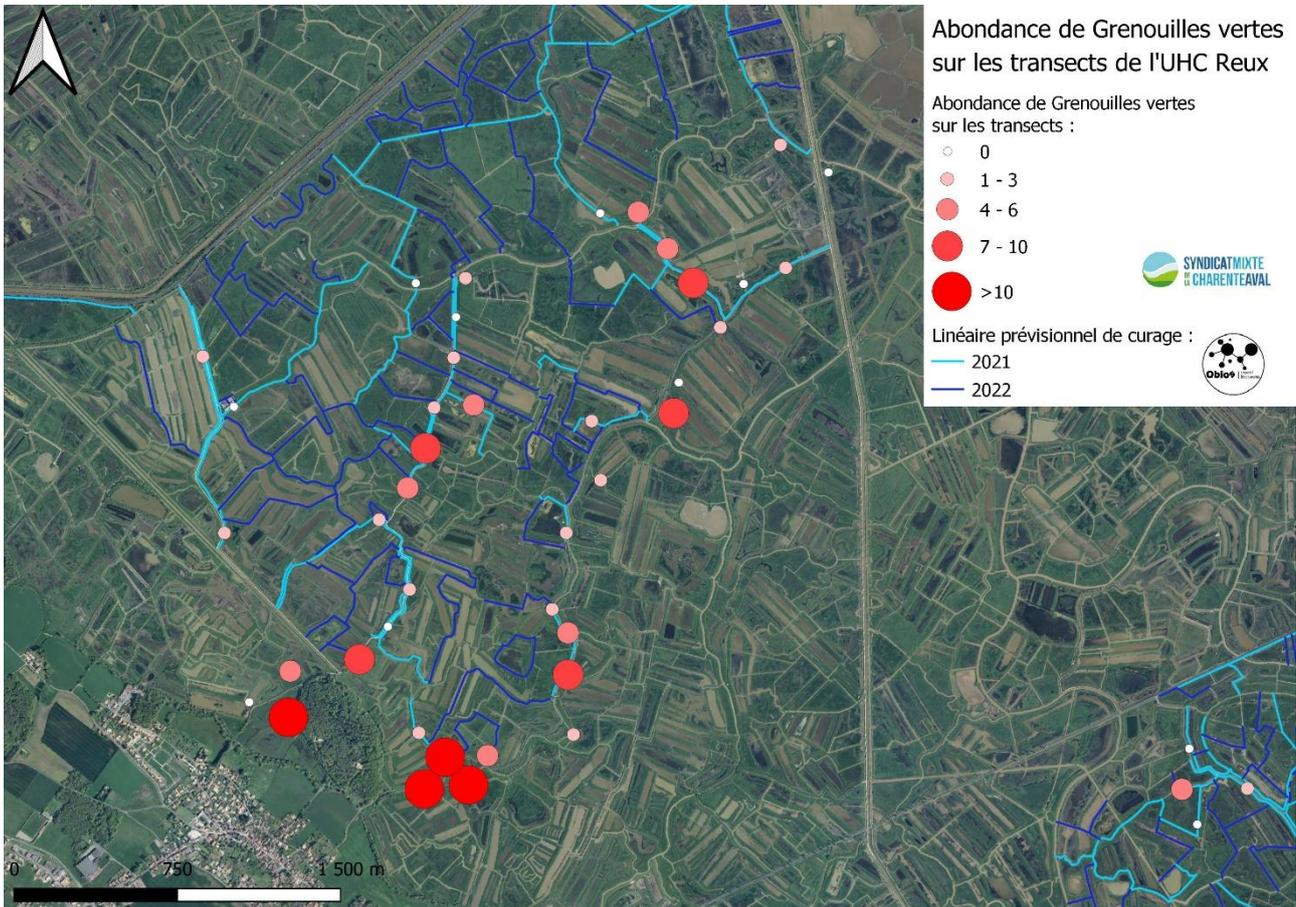
Pour l'UHC de Broue, les plus fortes densités sont notées à proximité du coteau de Broue et de Saint-Symphorien (Cf. Fig. 16). Des densités plus faibles ont été observées au Bariteau (Saint-Sornin) ainsi qu'entre les Présillais et le Bois de la Garenne (Gripperie-Saint-Symphorien).

Pour l'UHC de Reux, les densités les plus fortes de Grenouilles vertes ont été relevées à proximité du bois de la Garenne (Saint-Just-Luzac) (Cf. Fig. 17). De nombreux transects présentent des densités assez faibles, répartis sur l'ensemble du secteur échantillonné.

Pour l'UHC de Marennes, les densités de Grenouilles vertes les plus importantes se situent en bordure du coteau de la Bouchardière (Cf. Fig. 18). Des densités assez faibles ont été relevées sur le secteur de la Prise de Lanscanet, de la Prise de Vignaud et du Grand Nancras



**Figure 16.** Distribution du nombre de Grenouilles vertes en fonction des transects suivis sur l'UHC de Broue en 2021.



**Figures 17 et 18.** Distribution du nombre de Grenouilles vertes en fonction des transects suivis pour les UHC de Reux (haut) et Marennes (bas) pour l'année 2021

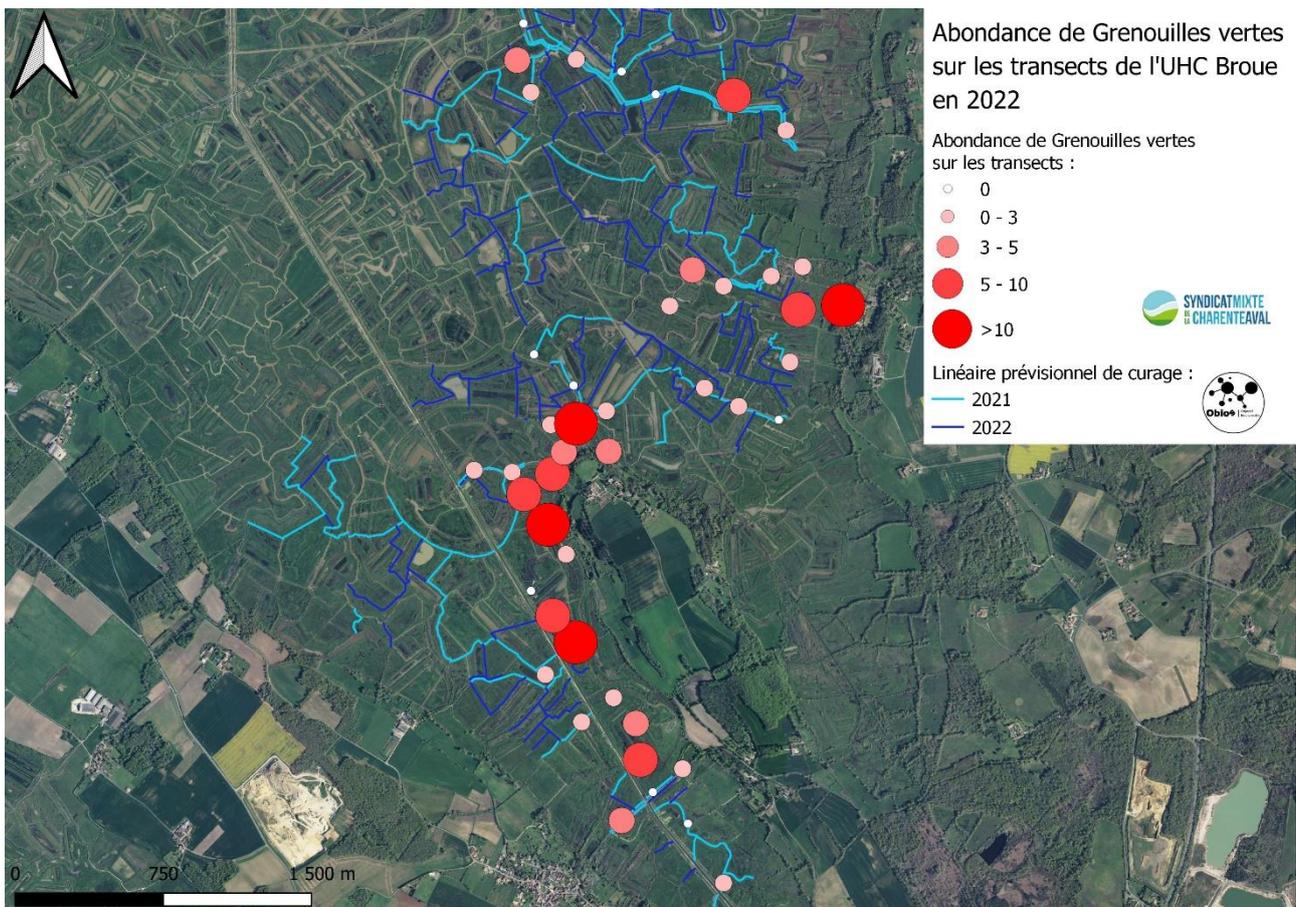
A l'instar de l'année 2021, le suivi en 2022 montre une distribution des abondances de Grenouilles vertes très hétérogène en fonction des fossés.

Au niveau de l'UHC de Broue, les plus fortes densités sont notées à proximité du coteau de Broue et de Saint-Symphorien comme en 2021 (Cf. Fig. 19). De la même manière, des densités plus faibles ont été observées au Bariteau (Saint-Sornin) ainsi qu'entre les Présillais et le Bois de la Garenne (Gripperie-Saint-Symphorien).

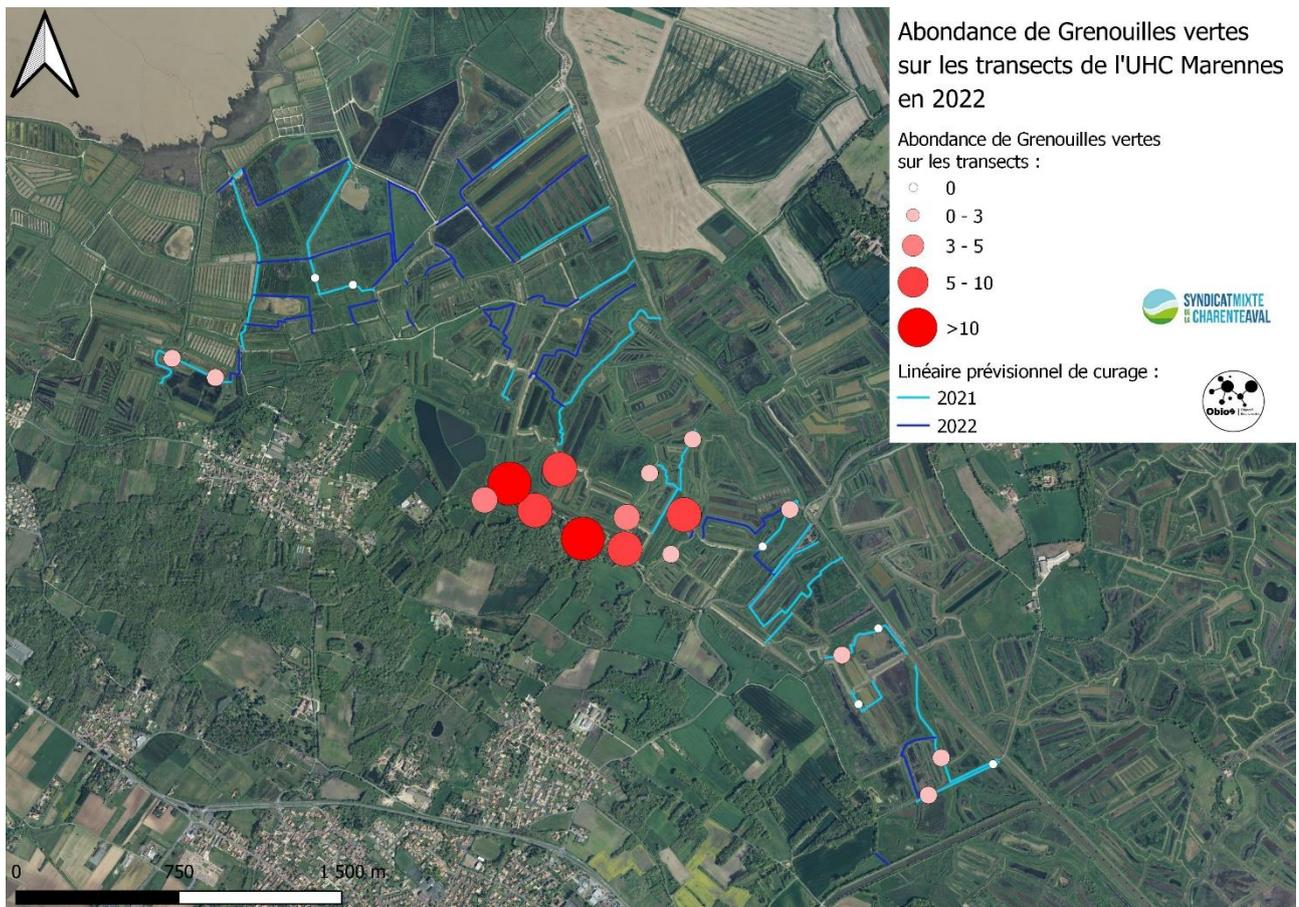
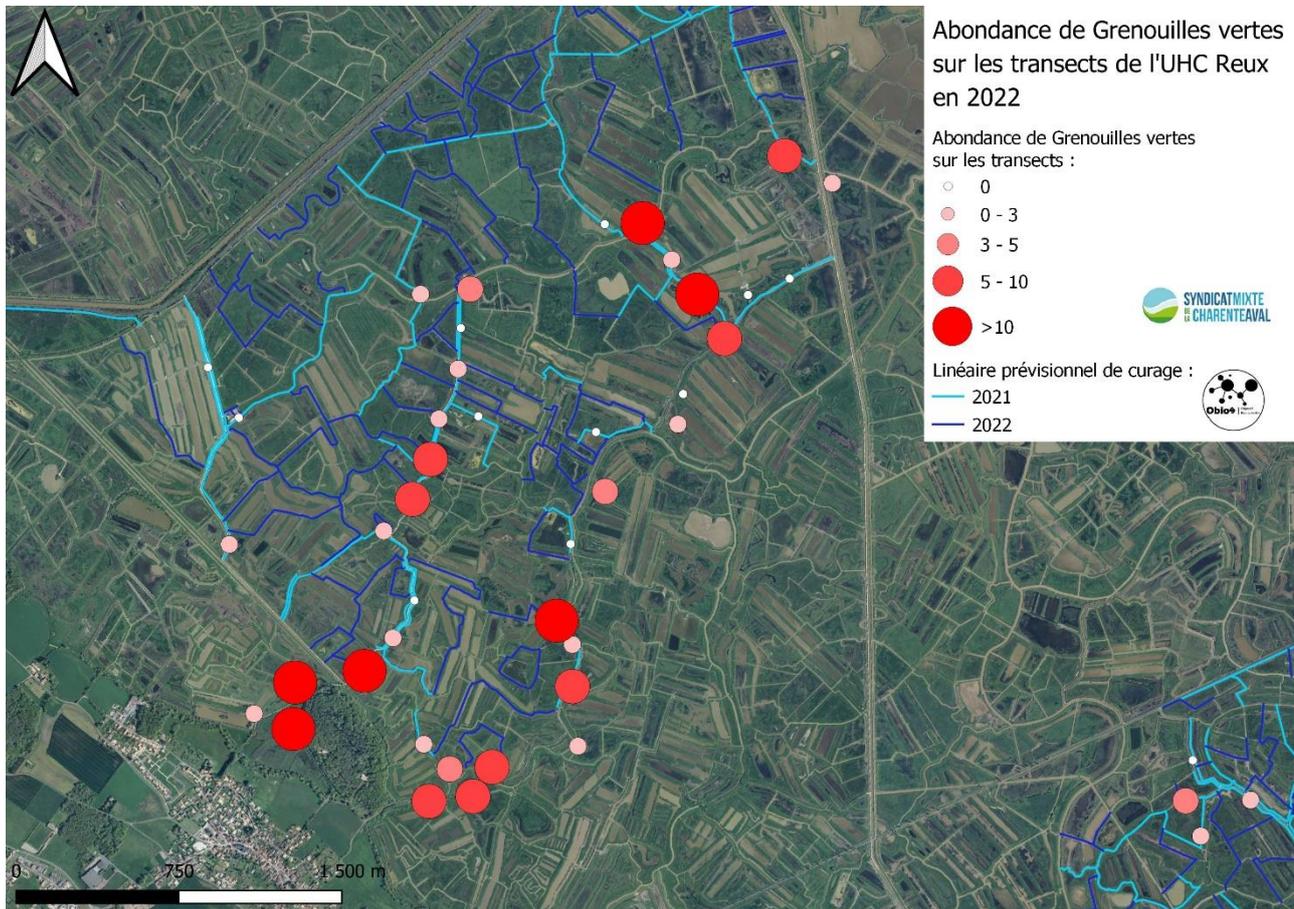
Pour l'UHC de Reux, les densités les plus fortes de Grenouilles vertes ont été relevées à proximité du bois de la Garenne (Saint-Just-Luzac) (Cf. Fig. 20). De nombreux transects présentent des densités assez faibles réparties sur l'ensemble du secteur échantillonné, tout particulièrement dans le réseau curé en 2021.

Pour l'UHC de Marennes, les densités de Grenouilles vertes les plus importantes se situent en bordure du coteau de la Bouchardière (Cf. Fig. 18). Des densités assez faibles ont été relevées sur le secteur de la Prise de Lanscanet, de la Prise de Vignaud et du Grand Nanclas, tout particulièrement dans les fossés curés en 2021.

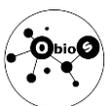
Globalement en 2022 à l'échelle des UHC suivies, une baisse des densités a été observée dans les transects des fossés curés en 2021 alors qu'une hausse du nombre de Grenouilles vertes a été relevée dans les transects des fossés non curés.



**Figure 19.** Distribution du nombre de Grenouilles vertes en fonction des transects suivis sur l'UHC de Broue en 2022.



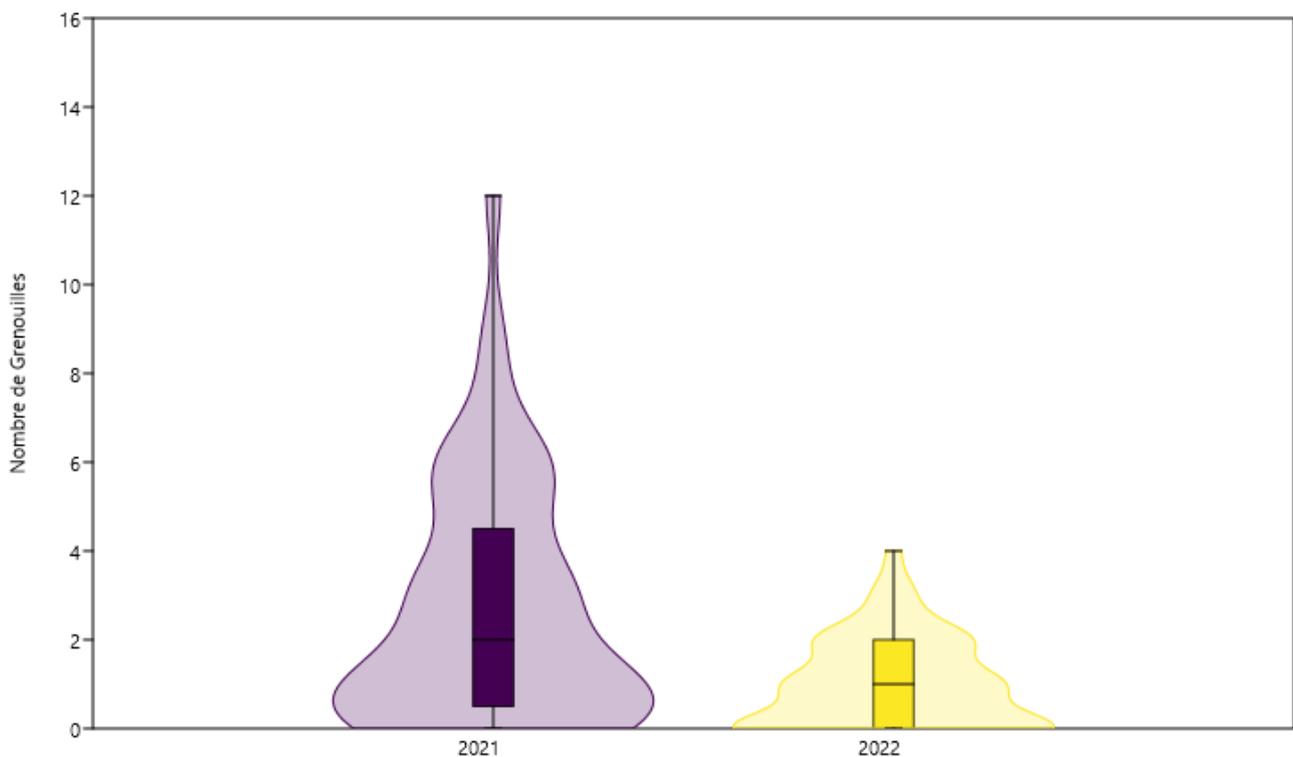
**Figures 20 et 21** Distribution du nombre de Grenouilles vertes en fonction des transects suivis pour les UHC de Reux (haut) et Marennnes (bas) pour l'année 2022



### 3) Comparaison du nombre de Grenouilles vertes après curage

Nous avons comparé 53 transects situés dans des fossés qui ont été curés en 2021. En 2021 avant curage, la moyenne du nombre de Grenouilles vertes par transect est de 2,68, assez proche de la médiane avec 2 Grenouilles vertes. La variance est de 7,57 grenouilles, avec un troisième quartile de 4,5 Grenouilles vertes. En 2022 après curage, la moyenne du nombre de Grenouilles vertes est de 0,94, proche de la médiane d'une valeur de 1 Grenouille verte. La variance est de 1,05 grenouilles avec un troisième quartile de 2 Grenouilles vertes.

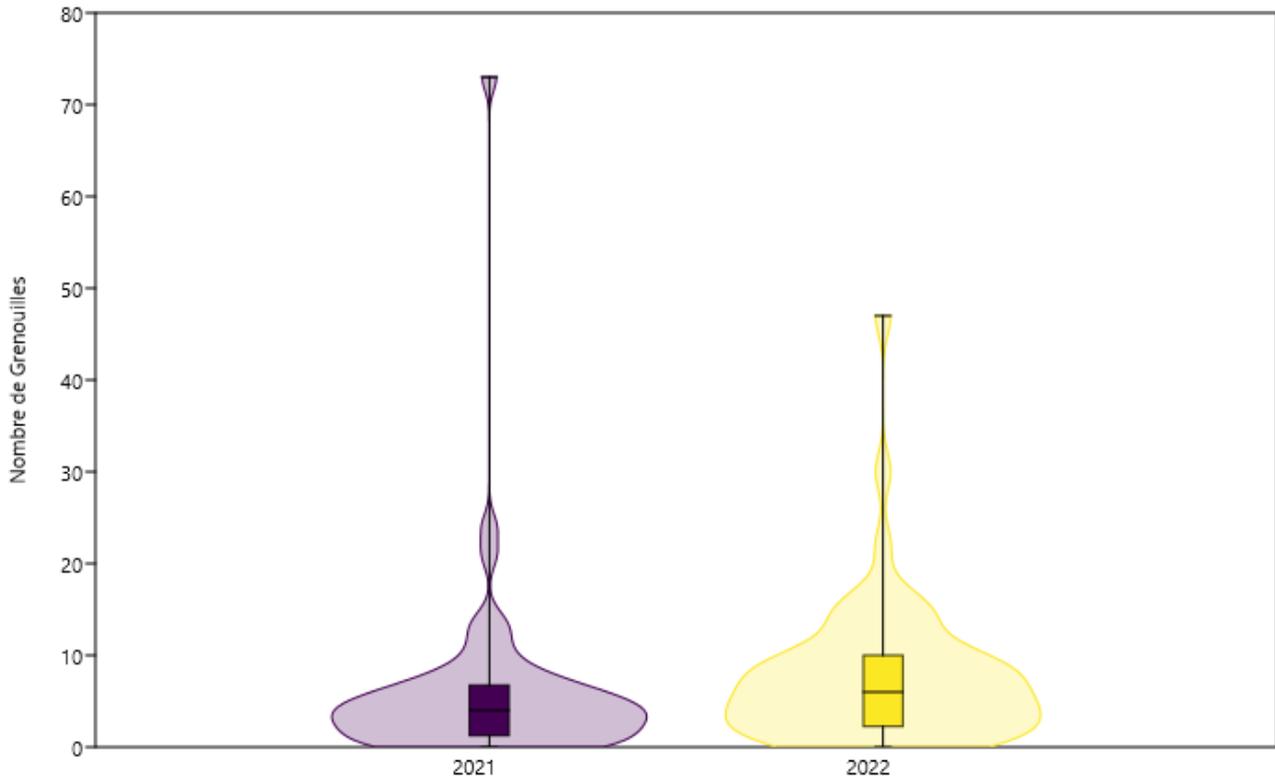
Les médianes avant et après curage du nombre de Grenouilles vertes par transect indiquent une baisse très significative (test Wilcoxon ;  $p < 0,00001$ ) (Cf. Fig. 22).



**Figure 22.** Distribution statistique du nombre de Grenouilles vertes des 53 transects suivis avant (2021) et après curage (2022).

De la même manière, nous avons comparé 56 transects situés dans des fossés qui n'ont pas été curés en 2021 (échantillon témoin). En 2021 pour cet échantillon témoin, la moyenne du nombre de Grenouilles vertes par transect est de 6,04, plus élevée que la médiane d'une valeur de 4 Grenouilles vertes. La variance est de 106,29 grenouilles avec un troisième quartile de 6,75 Grenouilles vertes. En 2022, cet échantillon témoin, a une moyenne de 7,75 Grenouilles vertes par transect, un peu plus élevée que la médiane d'une valeur de 6 Grenouilles vertes. La variance est de 63,17 grenouilles avec un troisième quartile de 10 Grenouilles vertes.

Les médianes avant et après curage du nombre de Grenouilles vertes par transect indiquent une augmentation très significative (test Wilcoxon ;  $p < 0,001$ ) (Cf. Fig. 23).



**Figure 23.** Distribution statistique du nombre de Grenouilles vertes des 56 transects suivis en 2021 et 2022 en tant qu'échantillon témoin.

## 4) Modélisation des abondances par N-mixture

### 4.1) Sélection des modèles d'estimation de l'abondance

Deux grands modèles d'estimation de l'abondance par comptage répété ont été testés, le premier, hétérogénéité d'abondance (Royle & Nichols, 2003) et le deuxième, abondance (Royle, 2004) pour les données de 2022. L'abondance a été estimée à l'aide d'une distribution de Poisson pour ces deux estimateurs. La valeur de K a été fixée à 30 afin de stabiliser les AIC.

Le modèle hétérogénéité d'abondance (Royle & Nichols, 2003) a plus de poids statistique (AIC = 342,79 ;  $w_i = 100\%$ ) que le modèle d'abondance (Royle, 2004) (AIC = 3353,41 ;  $w_i = 0\%$ ) avec une différence d'AIC ( $\Delta$  AIC) de 3010,62 (Cf. Tab. I). Ces résultats impliquent une analyse des variables environnementales à partir du modèle d'hétérogénéité d'abondance (Royle et Nichols, 2003) noté par la suite :  $\lambda$  (cst) c (cst).

**Tableau I :** Grands modèles d'estimation de l'abondance classés en fonction de leur AIC (en gras modèle sélectionné).

Modèles	AIC	$\Delta$ AIC	poids AIC( $w_i$ )	Modèle likelihood	nombre de paramètres	-2*Loglike
<b>Hétérogénéité d'abondance (Royle et Nichols, 2003)</b>	<b>342,79</b>	<b>0,00</b>	<b>1,0000</b>	<b>1,0000</b>	<b>2</b>	<b>338,79</b>
Abondance (Royle, 2004)	3353,41	3010,62	0,0000	0,0000	2	3349,41

## 4.2) Sélection des variables de l'habitat

Les modèles contenant les variables environnementales ont été comparés au modèle sans covariable :  $\lambda$  (cst) c (cst), avec un AIC de 342,79 pour les données de 2022.

Les variables qui ont le plus de poids statistique sont classées dans l'ordre de la valeur de l'AIC : hauteur eau (AIC = 297,29 ;  $w_i$  = 56,2 %), curage (AIC = 297,79 ;  $w_i$  = 43,77 %), profondeur vase (AIC = 312,40 ;  $w_i$  = 0,03 %), type de fossé (AIC = 326,90 ;  $w_i$  = 0 %), végétation complexité (AIC = 329,88 ;  $w_i$  = 0 %), pente des berges (AIC = 342,18 ;  $w_i$  = 0 %) (Cf. Tab. II).

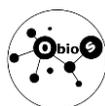
Les autres variables sont donc rejetées : hauteur des berges (AIC = 343,86 ;  $w_i$  = 0 %), pH (AIC = 343,90 ;  $w_i$  = 0 %), ombrage (AIC = 344,46 ;  $w_i$  = 0 %), largeur fossé (AIC = 344,47 ;  $w_i$  = 0 %), salinité (AIC = 344,72 ;  $w_i$  = 0 %), conductivité (AIC = 344,73 ;  $w_i$  = 0 %), turbidité (AIC = 344,75 ;  $w_i$  = 0 %) et végétation des berges (AIC = 344,82 ;  $w_i$  = 0 %) (Cf. Tab. II).

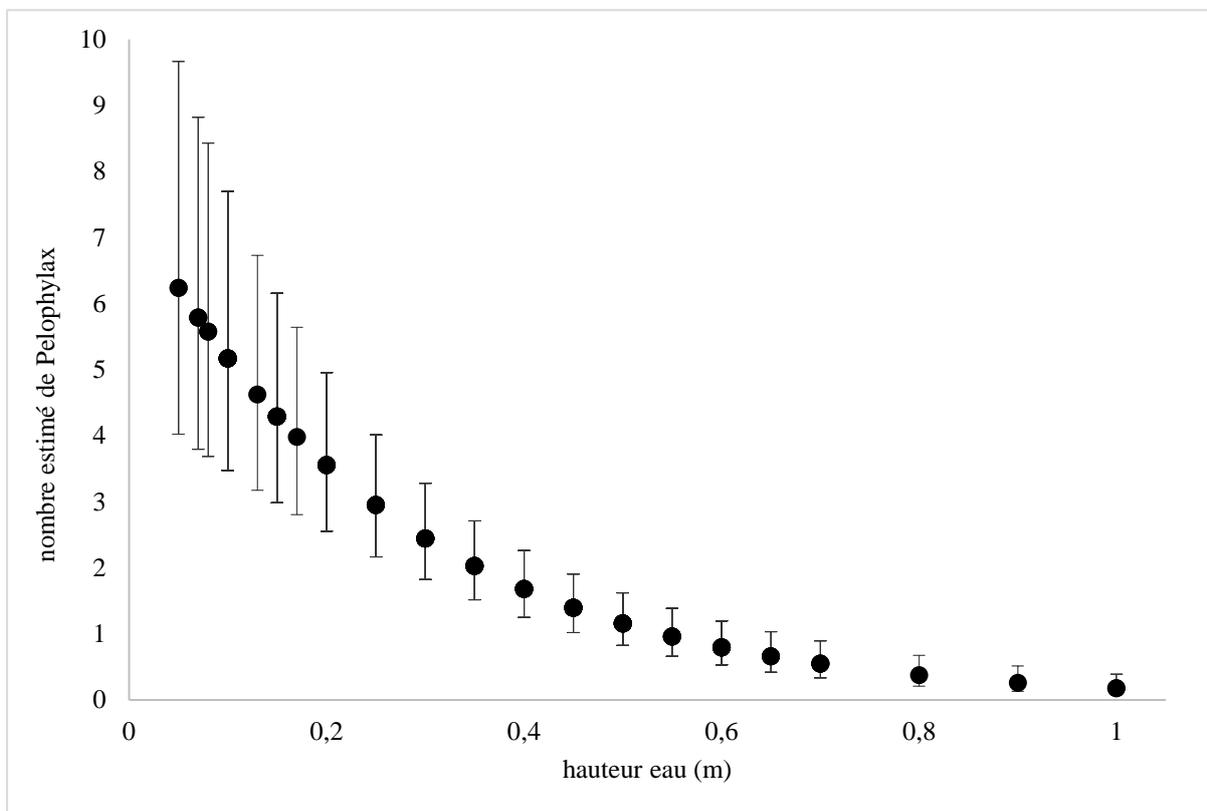
Dans la suite de l'analyse, une variable n'a pas été retenues dans la modélisation du fait d'un AIC très proche du modèle sans covariable : pente des berges.

**Tableau II** : Modélisation pour la sélection des variables environnementales classés en fonction de leur AIC (en gras modèles sélectionnés).

Modèles	AIC	$\Delta$ AIC	poids AIC( $w_i$ )	Modèle likelihood	nombre de paramètres	-2*Loglike
$\lambda$ (cst + hauteur eau), c(,)	297,29	0,00	0,562	1	3	291,29
$\lambda$ (cst + curage), c(,)	297,79	0,50	0,4377	0,7788	3	291,79
$\lambda$ (cst + profondeur vase), c(,)	312,40	15,11	0,0003	0,0005	3	306,40
$\lambda$ (cst + type de fosse), c(,)	326,90	29,61	0	0	3	320,90
$\lambda$ (cst + végétation complexité), c(,)	329,88	32,59	0	0	3	323,88
$\lambda$ (cst + pente berge), c(,)	342,18	44,89	0	0	3	336,18
$\lambda$ (,), c(,)	342,79	45,50	0	0	2	338,79
$\lambda$ (cst + hauteur berge), c(,)	343,86	46,57	0	0	3	337,86
$\lambda$ (cst + pH,), c(,)	343,90	46,61	0	0	3	337,90
$\lambda$ (cst + ombrage,), c(,)	344,46	47,17	0	0	3	338,46
$\lambda$ (cst + largeur fossé), c(,)	344,47	47,18	0	0	3	338,47
$\lambda$ (cst + salinité,), c(,)	344,72	47,43	0	0	3	338,72
$\lambda$ (cst + conductivité), c(,)	344,73	47,44	0	0	3	338,73
$\lambda$ (cst + turbidité), c(,)	344,75	47,46	0	0	3	338,75
$\lambda$ (cst + végétation berge), c(,)	344,82	47,53	0	0	5	334,82

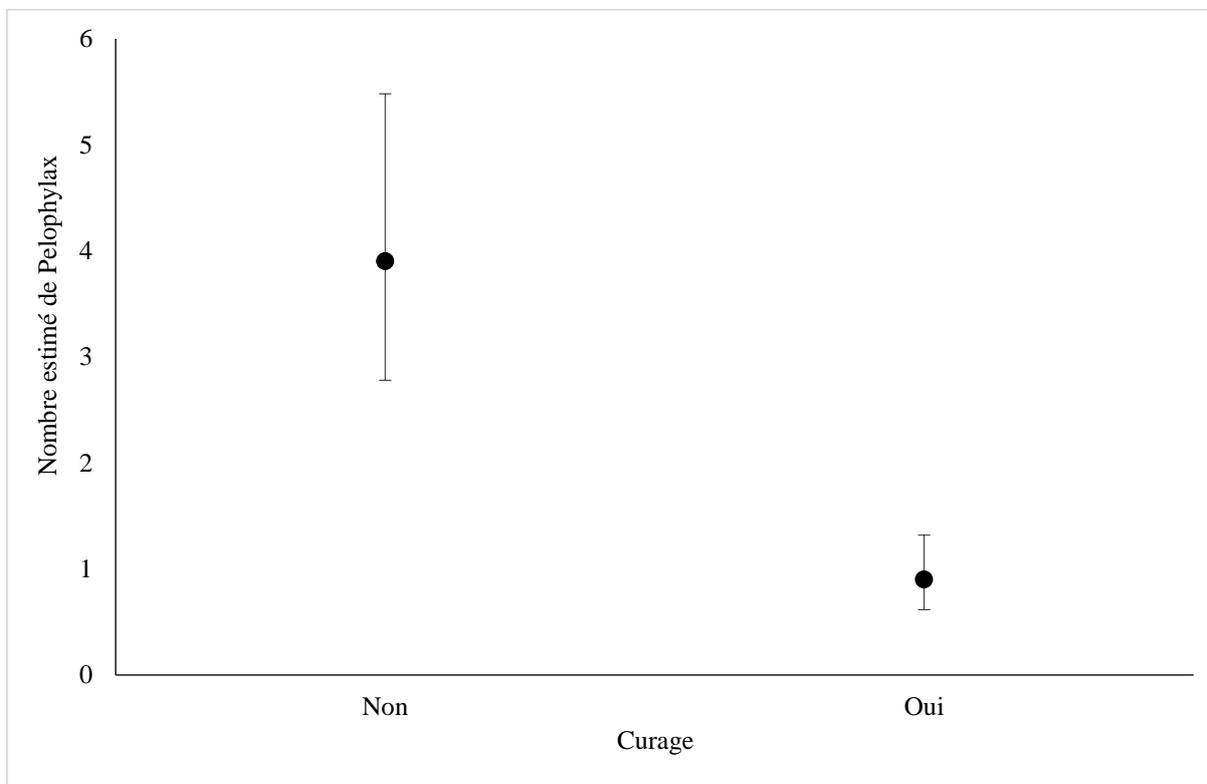
L'influence de la hauteur d'eau sur la densité de Grenouilles vertes a été estimée. Le nombre estimé de Grenouilles vertes diminue avec la hauteur d'eau dans les fossés (Cf. Fig. 24). Une faible hauteur d'eau (<0,2 m) correspond à un nombre estimé supérieur à 3 grenouilles. Le nombre de grenouilles diminue à moins de 1 individu à partir de 0,55 m de hauteur d'eau libre dans les fossés échantillonnés.





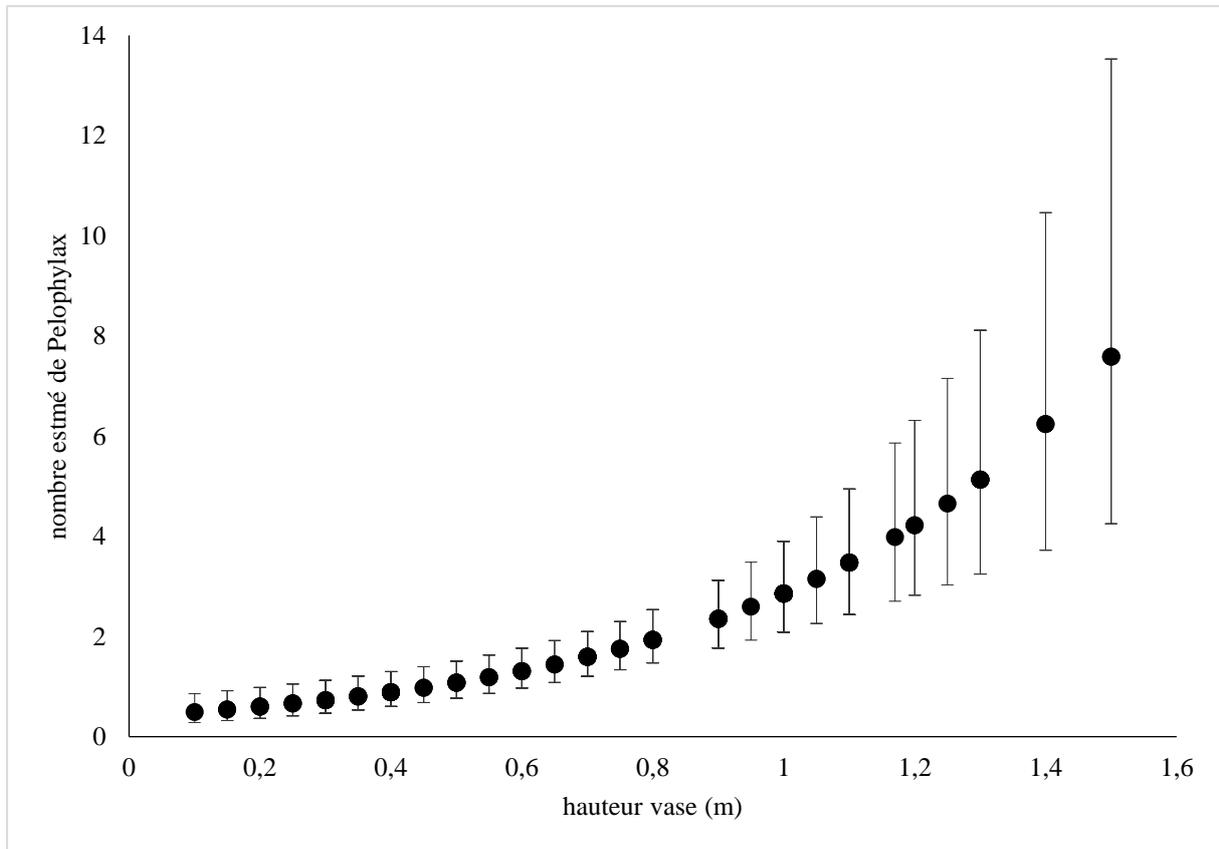
**Figure 24.** Nombre estimé de Grenouilles vertes en fonction de la hauteur d'eau estimé par une méthode d'hétérogénéité d'abondance de Royle et Nichols. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.

L'action de curage du fossé a une influence sur la densité de Grenouille verte. Le nombre estimé de Grenouilles vertes diminue lorsque le fossé a été curé l'année d'avant avec 0,9 grenouilles (Cf. Fig. 25). Si le fossé n'a pas été curé l'année d'avant, le nombre estimé de Grenouille vertes est quatre fois plus important avec 3,9 Grenouilles vertes.



**Figure 25.** Nombre estimé de Grenouilles vertes en fonction de l'action de curage du fossé estimé par une méthode d'hétérogénéité d'abondance de Royle et Nichols. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.

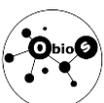
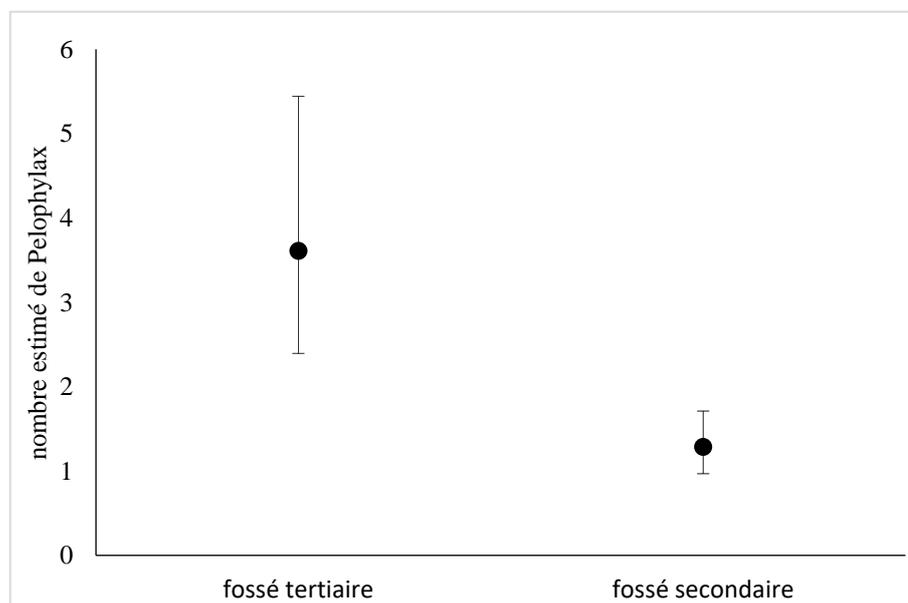
La profondeur de vase influence positivement le nombre estimé de Grenouilles vertes (Cf. Fig.26). Le nombre estimé d'une grenouille est atteint à partir d'une profondeur de vase de 0,5 m. La profondeur maximale de 1,5 m de vase correspond à un nombre estimé supérieur à 7 Grenouilles vertes.



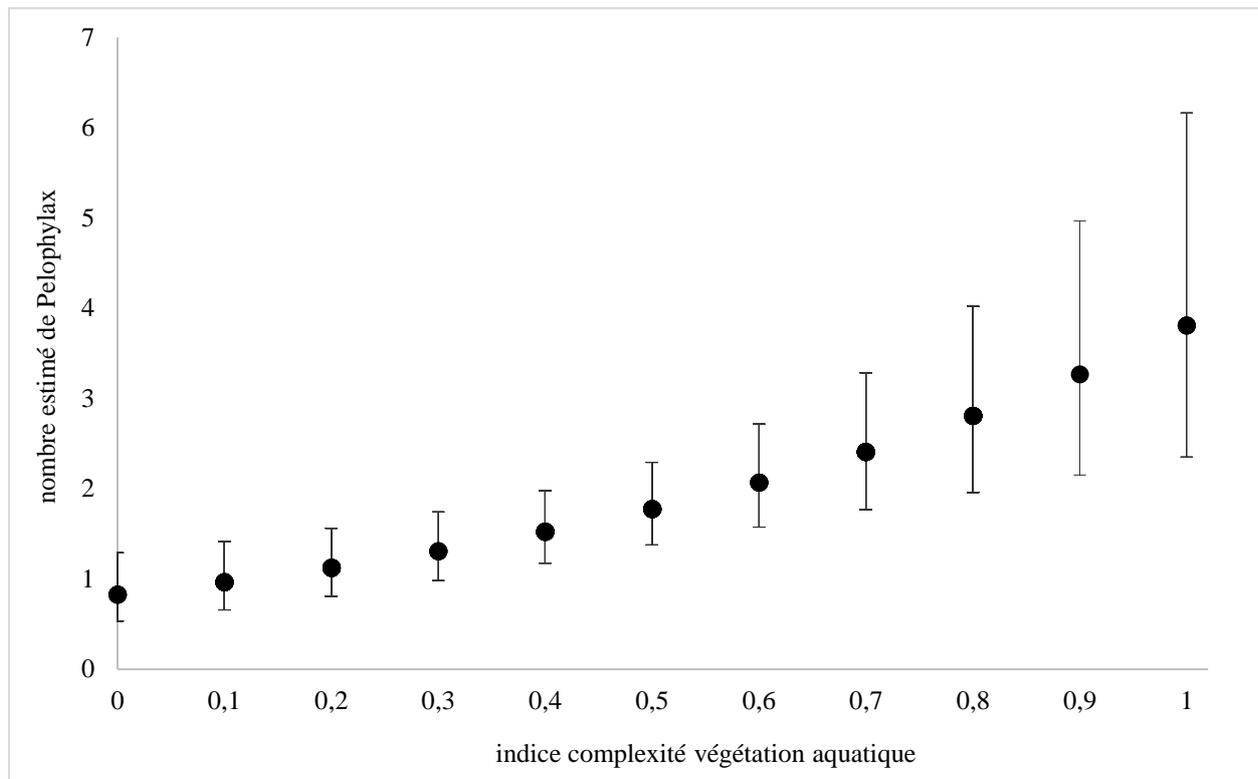
**Figure 26.** Nombre estimé de Grenouilles vertes en fonction de la hauteur de vase du fossé, estimé par une méthode d'hétérogénéité d'abondance de Royle et Nichols. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.

Le type de fossé a une influence sur la densité de Grenouille verte. Le nombre estimé de Grenouilles vertes est de 1,3 Grenouilles vertes pour un fossé secondaire contre 3,6 Grenouilles pour un fossé tertiaire (Cf. Fig. 27).

**Figure 27.** Nombre estimé de Grenouilles vertes en fonction du type de fossés estimé par une méthode d'hétérogénéité d'abondance de Royle et Nichols. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.



Le nombre de Grenouilles vertes estimé augmente avec l'indice de complexité de la végétation aquatique (Cf. Fig.28). Sans végétation aquatique, le nombre estimé de Grenouille verte est inférieur à 1. Dès que l'indice de complexité de la végétation aquatique est supérieur 0,5, le nombre de Grenouille verte est supérieur à 2.



**Figure 28.** Nombre estimé de Grenouilles vertes en fonction de la hauteur de vase du fossé estimé par une méthode d'hétérogénéité d'abondance de Royle et Nichols. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.

### **4.3) Sélection du meilleur modèle**

A partir des sélections effectuées, 42 modèles ont été testés en intégrant les 5 variables environnementales sélectionnées à l'estimateur développé par Royle & Nichols (2003) d'hétérogénéité d'abondance avec une fonction de Poisson et une valeur de K fixé à 40.

Quatre modèles ont un delta AIC inférieur à 2 et sont susceptibles d'être sélectionnés (Cf. Tab. III). De ce fait, un modèle est recherché en basant les calculs sur une moyenne pondérée de tous les estimés à travers tous les modèles comme le suggère Burnham et Anderson (2002).

Ainsi, la densité moyenne estimée du nombre de Grenouille verte est de 2,83 Grenouilles vertes par transect (écart-type = 2,07). La probabilité de détection moyenne est de 0,51 (erreur-standard = 0,07) pour les trois passages.

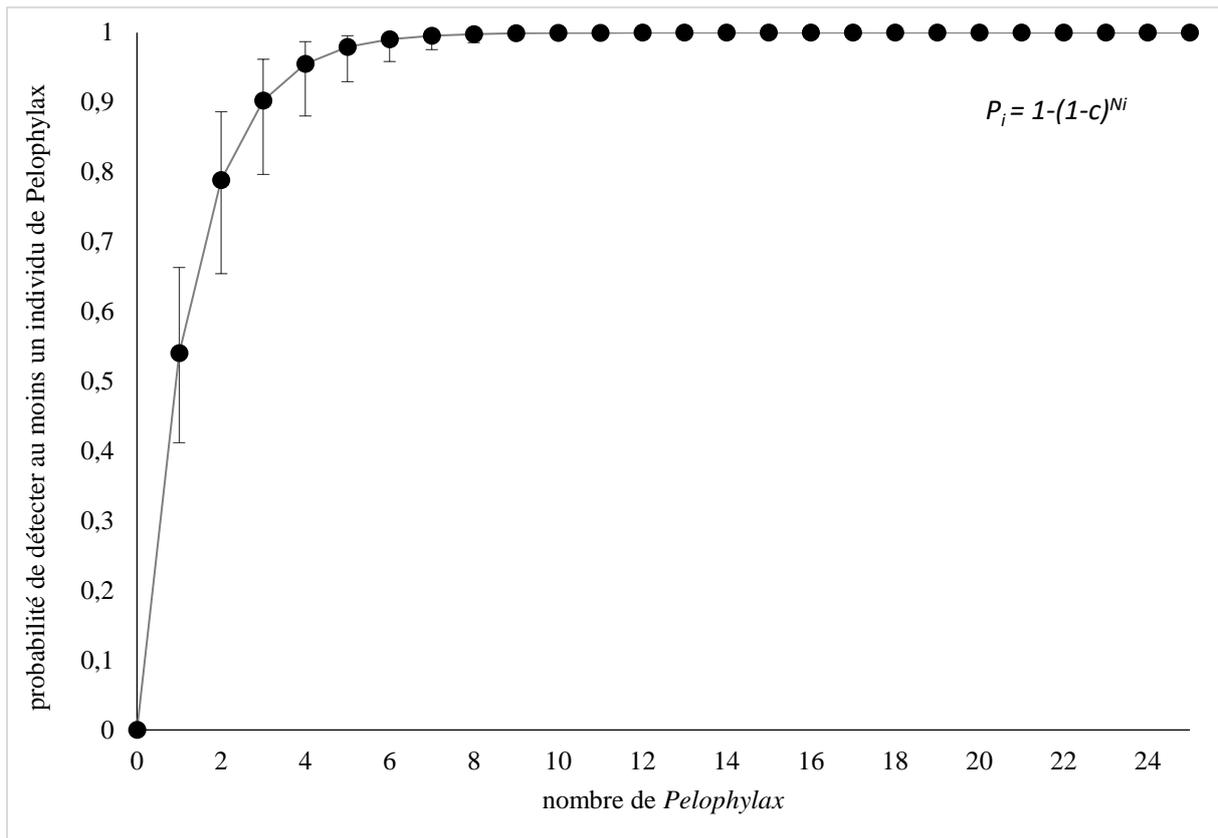
**Tableau III** : Modélisation pour la sélection des paramètres de détection (c) et  $\lambda$  moyenne de la distribution de Poisson en fonction des variables environnementales.

Modèles	AIC	$\Delta$ AIC	pois AIC(wi)	Modèle likelihood	nombre de paramètres	-2*Loglike
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{complexité végétation}),c(.)$	289.22	0.00	0.2083	1.0000	5	279.22
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{type fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	290.13	0.91	0.1322	0.6344	6	278.13
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage}),c(.)$	290.49	1.27	0.1104	0.5299	4	282.49
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{hauteur vase} + \text{complexité végétation}),c(.)$	290.89	1.67	0.0904	0.4339	6	278.89
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{type de fossé}),c(.)$	291.49	2.27	0.0670	0.3214	5	281.49
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{hauteur vase} + \text{type fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	291.60	2.38	0.0634	0.3042	7	277.60
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{hauteur vase} + \text{type fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	291.64	2.42	0.0621	0.2982	6	279.64
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{type de fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	291.71	2.49	0.0600	0.2879	5	281.71
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{hauteur vase}),c(.)$	292.33	3.11	0.0440	0.2112	5	282.33
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{hauteur vase} + \text{complexité végétation}),c(.)$	292.85	3.63	0.0339	0.1628	5	282.85
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{complexité végétation}),c(.)$	293.05	3.83	0.0307	0.1473	4	285.05
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{curage} + \text{hauteur vase} + \text{type fossé}),c(.)$	293.18	3.96	0.0288	0.1381	6	281.18
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{hauteur vase} + \text{type de fossé}),c(.)$	295.22	6.00	0.0104	0.0498	5	285.22
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{type de fossé}),c(.)$	295.44	6.22	0.0093	0.0446	4	287.44
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{hauteur vase} + \text{complexité végétation}),c(.)$	295.58	6.36	0.0087	0.0416	5	285.58
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{hauteur vase} + \text{type fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	295.98	6.76	0.0071	0.0340	6	283.98
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{complexité végétation}),c(.)$	295.99	6.77	0.0071	0.0339	4	287.99
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{type de fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	296.79	7.57	0.0047	0.0227	5	286.79
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau} + \text{hauteur vase}),c(.)$	296.98	7.76	0.0043	0.0207	4	288.98
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau}),c(.)$	297.29	8.07	0.0037	0.0177	3	291.29
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{hauteur vase}),c(.)$	297.65	8.43	0.0031	0.0148	4	289.65
$\lambda(\text{cst} + \text{curage}),c(.)$	297.79	8.57	0.0029	0.0138	3	291.79
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur eau}),c(t)$	297.86	8.64	0.0028	0.0133	5	287.86
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{hauteur vase} + \text{type de fossé}),c(.)$	298.05	8.83	0.0025	0.0121	5	288.05
$\lambda(\text{cst} + \text{curage} + \text{type de fossé}),c(.)$	298.53	9.31	0.0020	0.0095	4	290.53
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur vase} + \text{type fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	301.38	12.16	0.0005	0.0023	5	291.38
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur vase} + \text{complexité végétation}),c(.)$	305.32	16.10	0.0001	0.0003	4	297.32
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur vase} + \text{type de fossé}),c(.)$	307.40	18.18	0.0000	0.0001	4	299.40
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur vase}),c(.)$	312.40	23.18	0.0000	0.0000	3	306.40
$\lambda(\text{cst} + \text{type fossé} + \text{complexité végétation}),c(.)$	317.80	28.58	0.0000	0.0000	4	309.80
$\lambda(\text{cst} + \text{type de fossé}),c(.)$	326.90	37.68	0.0000	0.0000	3	320.90
$\lambda(\text{cst} + \text{vegetation complexite}),c(.)$	329.88	40.66	0.0000	0.0000	3	323.88
$\lambda(\text{cst} + \text{pente berge}),c(.)$	342.18	52.96	0.0000	0.0000	3	336.18
$\lambda(.),c(.)$	342.79	53.57	0.0000	0.0000	2	338.79
$\lambda(\text{cst} + \text{hauteur berge}),c(.)$	343.86	54.64	0.0000	0.0000	3	337.86
$\lambda(\text{cst} + \text{pH}),c(.)$	343.90	54.68	0.0000	0.0000	3	337.90
$\lambda(\text{cst} + \text{ombrage}),c(.)$	344.46	55.24	0.0000	0.0000	3	338.46
$\lambda(\text{cst} + \text{largeur fossé}),c(.)$	344.47	55.25	0.0000	0.0000	3	338.47
$\lambda(\text{cst} + \text{salinité}),c(.)$	344.72	55.50	0.0000	0.0000	3	338.72
$\lambda(\text{cst} + \text{conductivité}),c(.)$	344.73	55.51	0.0000	0.0000	3	338.73
$\lambda(\text{cst} + \text{turbidite}),c(.)$	344.75	55.53	0.0000	0.0000	3	338.75
$\lambda(\text{cst} + \text{végétation berge}),c(.)$	344.82	55.60	0.0000	0.0000	5	334.82

#### 4.4) Probabilité de détection d'une Grenouille verte en fonction de la densité

La probabilité de détecter une grenouille verte (p) varie en fonction du nombre d'individus présents dans le transect (Cf. Fig. 29). En 2022, la probabilité de détection est de 0,54 pour une Grenouille verte observée, de 0,79 pour 2 grenouilles observées, de 0,90 pour 3 grenouilles observées, de 0,96 pour 4 grenouilles observées et de 0,98 pour 5 Grenouilles vertes observées.





**Figure 29.** Probabilité de détecter une grenouille verte *p* en fonction du nombre de grenouilles vertes présentes dans le transect.

## 5) Modélisation de la distribution des Grenouilles vertes par « site occupancy »

### 5.1) Occupation naïve

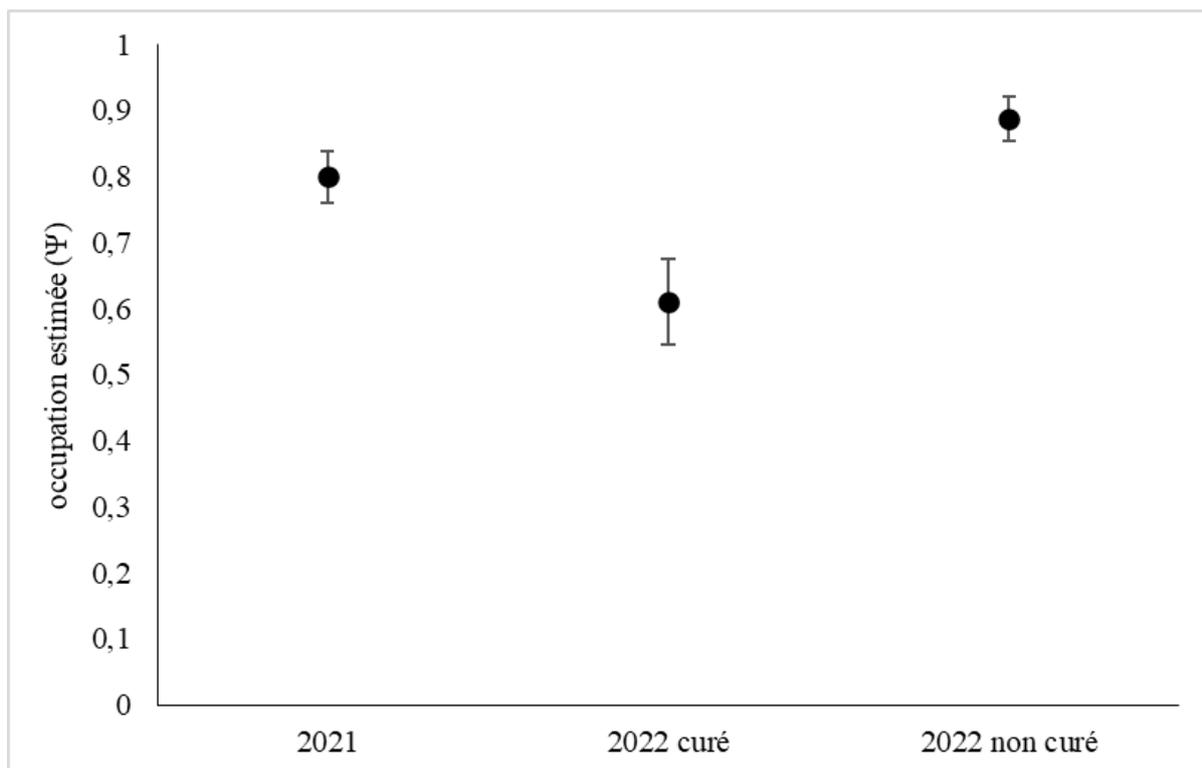
Pour l'ensemble du suivi (109 transects), l'occupation naïve est de 0,79 pour l'année 2021. En 2022, l'occupation naïve est légèrement plus basse avec 0,75.

### 5.2) Occupation estimée et probabilité de détection

Le modèle retenu avec l'estimateur « multi-season » est :  
 $\Psi$  (cst),  $\gamma$  (cst),  $\epsilon$  (cst + curage fossé),  $p$  (année).

En 2021, la probabilité d'occupation est de 0,80 (erreur-standard (E.S.) = 0,04) pour l'ensemble des fossés suivis par transect (Cf. Fig. 30). En 2022, la probabilité d'occupation est plus faible dans les fossés ayant été curé en 2021 avec 0,61 (erreur-standard = 0,06). En comparaison pour cette même année, les fossés n'ayant pas été curés ont une probabilité d'occupation plus élevée avec 0,89 (erreur-standard = 0,03) (Cf. Fig. 30).

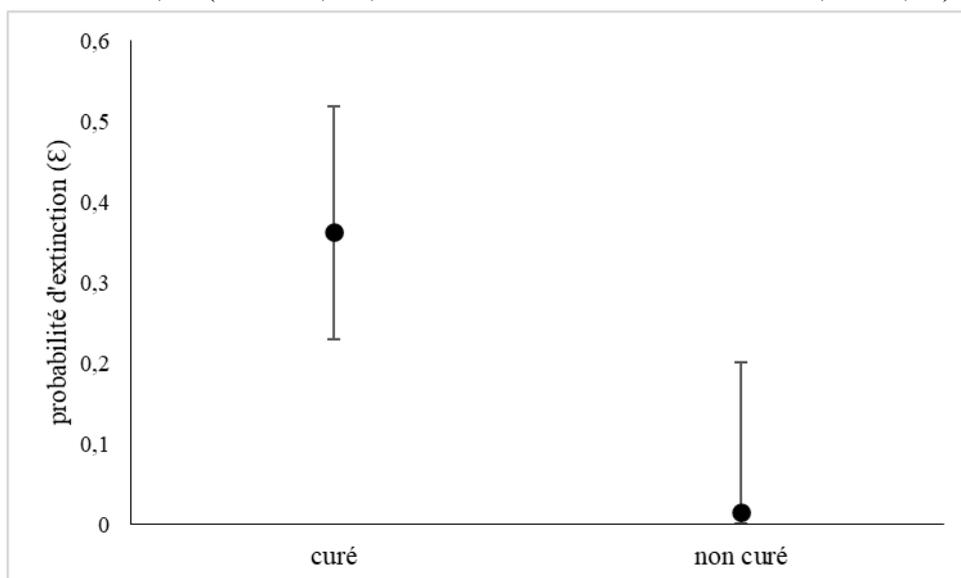
En 2021, la probabilité de détecter la Grenouille verte dans les transects est de 0,87 (E. S. = 0,02 ; Intervalle de confiance à 95 % = 0,83-0,91). En 2022, la probabilité de détecter la Grenouille verte dans les transects est légèrement plus faible avec 0,82 (E. S. = 0,26 ; Intervalle de confiance à 95 % = 0,76-0,86).



**Figure 30.** Évolution de la probabilité d'occupation des Grenouilles vertes en 2021 et en 2022 après l'opération de curage : les fossés ayant été curé en 2021 = 2022 curé, et les fossés non curés en 2021 = 2022 non curé. Moustache = erreur-standard.

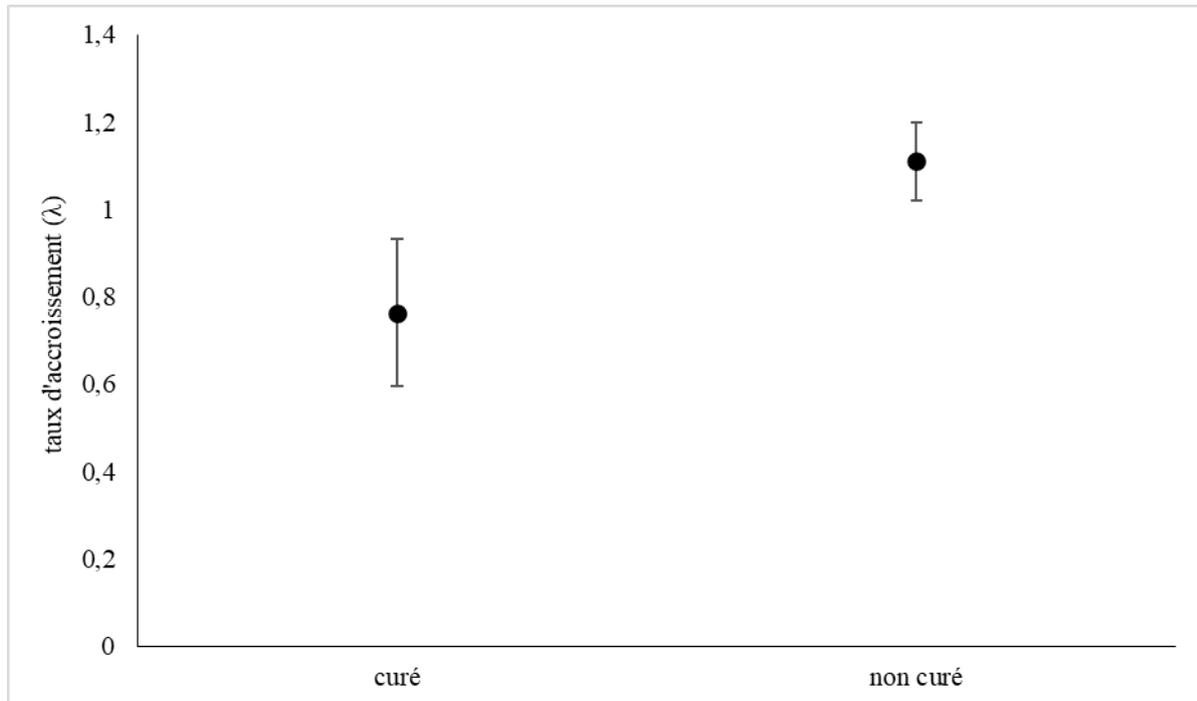
### **5.3) Tendence d'évolution**

En 2022, la probabilité de colonisation ( $\gamma$ ) des fossés est constante avec 0,5 (E.S. = 0,10 ; Intervalle de confiance à 95% = 0,30-0,70). En 2022, la probabilité d'extinction ( $\epsilon$ ) est plus élevée pour les fossés ayant été curé en 2021 avec 0,36 (E.S. = 0,08 ; Intervalle de confiance à 95% = 0,2299-0,52) (Cf. Fig. 31). Pour les fossés non curés en 2021, la probabilité d'extinction est très faible avec 0,02 (E.S. = 0,02 ; Intervalle de confiance à 95% = 0,001-0,20).



**Figure 31.** Probabilité d'extinction ( $\epsilon$ ) de la Grenouille verte en fonction du curage effectué en 2021. Pour les fossés curés en 2021= curé et les non curés = non curé. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.

Le taux de variation d'occupation ou taux d'accroissement ( $\lambda$ ) est significativement inférieur à 1 traduisant une baisse de l'occupation des Grenouilles vertes dans les fossés ayant été curés en 2021 ( $\lambda = 0,76$  ; E.S. = 0,086 ; Intervalle de confiance à 95% = 0,59-0,93) (Cf. Fig.32). Le taux d'accroissement  $\lambda$  est significativement supérieur à 1 traduisant une hausse de l'occupation des Grenouilles vertes dans les fossés n'ayant pas été curés en 2021 ( $\lambda = 1,11$  ; E.S. = 0,05 ; Intervalle de confiance à 95% = 1,02-1,20) (Cf. Fig.32).



**Figure 32.** Taux d'accroissement d'occupation des Grenouilles vertes ( $\lambda$ ) en fonction du curage des fossés en 2021. Pour les fossés curés = curé et les non curés = non curé. Moustache = intervalle de confiance à 95 %.

## Discussion-conclusion



Mâle de Grenouille de Pérez *Pelophylax perezi* sur un tapis de tiges de jonc et de Renoncules aquatiques.

Le suivi des Grenouilles vertes des fossés repose sur un échantillon robuste de 109 transects de 50 m répartis dans 3 UHC du Marais de Brouage. Ce suivi a permis en 2021 d'établir des éléments statistiques de la distribution du nombre de Grenouilles vertes par transect avec une moyenne de 4,40 Grenouilles vertes proche de celle établie en 2022 avec 4,44.

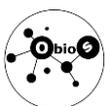
De plus, le nombre moyen de Grenouille vertes par transect varie en fonction des UHC pour les deux années. Ainsi, les nombres moyens de Grenouilles vertes par transect sont les plus élevés pour l'UHC de Marennes avec 6,39 Grenouilles vertes en 2021 et 5,39 Grenouilles vertes en 2022. Pour l'UHC de Reux, les nombres moyens de Grenouilles vertes ont légèrement augmenté entre 2021 et 2022 alors qu'il a légèrement baissé pour l'UHC de Broue pour la même période. Cette variabilité entre les UHC de la densité moyenne de Grenouilles vertes dans les fossés de marais est à rechercher dans des variables qui caractérisent l'habitat et l'historique de gestion.

En 2012, dans le Marais poitevin, un suivi similaire de 120 transects de 50 m de linéaires de fossés a été mis en place (Thirion *et al.*, 2019). Dans cette étude, il a été établi que le nombre moyen de Grenouilles verte par transect était de 3,7 individus (*Ibid.*). Ce résultat est assez proche de celui obtenu dans le marais de Brouage. Comme pour le marais de Brouage, le nombre moyen de Grenouille vertes par transect variait en fonction des secteurs suivis dans le Marais poitevin (Thirion *et al.*, 2019).

Dans notre étude des Grenouilles vertes du marais de Brouage, la comparaison de 53 transects curés en 2021 a permis de montrer en 2022 une baisse significative du nombre moyen de Grenouilles vertes par transect passant de 2,7 individus à 0,9 individus. Pour s'assurer de ce constat, un échantillon témoin de 56 transects a été placé dans un réseau de fossés non curés en 2021. Cela a permis de montrer pour les fossés non curés que le nombre moyen de Grenouilles vertes par transects a augmenté significativement entre 2021 et 2022 passant de 6 à 7,8 individus.

Dans un secteur du Marais poitevin, une étude a été réalisée afin d'évaluer l'impact du curage sur les populations de Grenouilles vertes (Thirion et Guillon, 2006). Cette étude a montré que le curage des fossés avait induit une chute relativement forte, en moyenne d'un facteur 4, de l'abondance des Grenouilles vertes (*Ibid.*). En 2021, le curage dans le marais de Brouage a eu lieu, en partie, en pleine période de ponte et de développement larvaire des Grenouilles vertes. Il est donc fort probable que le curage des fossés en zone marais a un impact sur d'autres stades biologiques des Amphibiens. En effet, en Hollande, le curage de fossés dans des marais tourbeux a eu un impact sur des larves d'Amphibien (Twisk *et al.*, 2000). Globalement, les pratiques de gestion des fossés telles que la fréquence, la saison et la technique utilisée pour nettoyer ou draguer les fossés se sont également avérées affecter la présence d'amphibiens (*Ibid.*). Une autre étude en Hollande a montré que la gestion douce des marais tourbeux dans le cadre de mesure agroenvironnementale, notamment l'entretien des fossés, permettait d'avoir des effectifs de Grenouilles vertes plus importants par rapport aux secteurs de marais gérés plus conventionnellement par les agriculteurs (Maes *et al.*, 2008).

La méthode d'échantillonnage par des dénombrements répétés des Grenouilles vertes dans les transects du marais de Brouage a permis de modéliser les abondances des individus par une méthode robuste des N-mixture en prenant en compte la probabilité de détection des Grenouilles. La modélisation de l'abondance des Grenouilles vertes a été contrainte par différentes variables de l'habitat. Ainsi dans notre analyse par N-mixture, trois variables ont du poids statistique dans la modélisation de l'abondance : la hauteur d'eau, le curage du fossé en

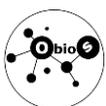


2021 et la hauteur de vase. Les résultats indiquent que l'abondance estimée de Grenouilles vertes baisse lorsque la hauteur d'eau dans le fossé augmente. Nous avons aussi mis en évidence que l'abondance estimée de Grenouille verte baisse significativement dans les fossés curés en 2021 par rapport aux fossés non curés. L'analyse a montré également l'importance d'une bonne hauteur de vase dans les fossés pour augmenter l'abondance de Grenouilles vertes.

Des résultats similaires ont été notés dans le Marais poitevin lors du suivi par dénombrement répété des Grenouilles vertes dans un réseau de 120 transects (Thirion *et al.*, 2019). Dans cette étude, les variables ayant le plus de poids statistique dans la modélisation sont l'ombrage et la hauteur de vase (*Ibid.*). Ainsi, l'abondance de Grenouilles vertes était plus importante dans les fossés ensoleillés et avec une bonne hauteur de vase (Thirion *et al.*, 2019). Les Grenouilles vertes (*Pelophylax ridibundus*, *P. perezi* et *P. esculentus*) sont connues pour fréquenter des habitats aquatiques ensoleillés et riches en herbier aquatique (Acemav *et al.*, 2003 ; Nöllert et Nöllert, 2003 ; Jacob *et al.*, 2007 ; Benítez *et al.*, 2017). La Grenouille de Pérez (*P. perezi*) et la Grenouille rieuse (*P. ridibundus*) hivernent dans l'eau et dans la vase mais également dans les trous des berges (Angel, 1947 ; Salvador et Paris, 2001 ; Nöllert et Nöllert, 2003 ; Thirion et Evrard, 2022). La hauteur de vase joue donc un rôle de refuge pour l'hivernage des Grenouilles vertes mais aussi en cas de danger, où elle plonge et se réfugie dans la vase (P. ex. Nöllert et Nöllert, 2003). Les Grenouilles vertes (*Pelophylax ridibundus*, *P. perezi* et *P. grafi*) sont connues pour utiliser toutes sortes d'habitats aquatiques permanents ou temporaires (Acemav *et al.*, 2003 ; Barrioz *et al.*, 2015) dont les fossés peu profonds des marais pour les Grenouille de Pérez et de Graf (Egea-Serrano, 2009 ; Thirion et Evrard, 2022) et pour la Grenouille rieuse, des eaux calmes de grandes surfaces et peu profondes (P. ex. Kwet, 2016).

Dans notre étude, la modélisation de la distribution spatiale de la Grenouille verte, par une méthode de « site occupancy » en 2021 et 2022, a montré des taux de variation d'occupation (taux d'accroissement ( $\lambda$ )) différents en fonction du réseau de fossés curés ou non en 2021. Ainsi, le taux de variation d'occupation est significativement en baisse en 2022 pour les fossés curés en 2021 impliquant une augmentation du nombre de fossés sans la présence de Grenouilles vertes. Pour les fossés non curés en 2021 (échantillon témoin), le taux de variation d'occupation est en hausse significative en 2022 impliquant une colonisation des fossés par les Grenouilles vertes bien supérieure à l'extinction. Le curage des fossés modifie profondément l'habitat aquatique avec une augmentation de la hauteur d'eau, une baisse de la hauteur de vase, une diminution de la complexité des macrophytes aquatiques, une homogénéisation de la structure des berges (P. ex. Botto *et al.*, 1999). De plus, l'occurrence des Grenouilles vertes *Pelophylax* sp. est liée à la température de l'eau (Solomampianina, 2011 ; Benítez *et al.*, 2017). En effet, la température de l'eau joue un rôle dans la ponte et le développement larvaire des Grenouilles vertes (Díaz-Paniagua, 1983; Díaz-Paniagua, 1988 ; Acemav *et al.*, 2003, Richter-Boix *et al.*, 2007). De ce fait, une hauteur d'eau plus importante entraîne une baisse de la température de l'eau et pourrait expliquer une diminution de l'occupation des Grenouilles vertes.

La prise en compte des Grenouilles vertes (*Pelophylax* sp.) dans la gestion des zones marais est primordiale car elles font partie intégrante des réseaux trophiques des milieux aquatiques (P. ex. Mollov *et al.*, 2010). De plus, le déclin des populations de Grenouilles vertes a déjà été constaté dans différentes zones humides dont le marais de Brouage. En effet, Bouvier (1986) a réalisé un travail sur l'estimation des densités de Grenouille verte dans le Marais de Brouage où elle avait relevé 15 à 20 grenouilles pour 16 m<sup>2</sup>. En 2008, un inventaire similaire avec la même méthodologie et sur les mêmes sites que ceux de Bouvier (1986) a été effectué dans le Marais de Brouage avec une densité évaluée à 0,16-1,85 grenouilles pour 16 m<sup>2</sup> (Thirion et



Doré, 2008). Ce travail a donc montré clairement un déclin des Grenouilles vertes dans le Marais de Brouage en plus de 20 ans (*Ibid.*).

En conclusion, le curage expérimental des fossés en 2021 dans le cadre du contrat de progrès territorial du Marais de Brouage a entraîné en 2022 une diminution, d'une part, du nombre de Grenouilles vertes et d'autre part, de leur distribution spatiale (occupation). Le curage des fossés du marais de Brouage a donc eu un impact sur les populations de Grenouilles vertes. Cet impact du curage pourrait être diminué par la mise en place d'une gestion adaptée à la biodiversité par un plan de gestion qui pourrait prendre en compte les enjeux à différentes échelles.



Grenouille de Pérez *Pelophylax perezi* Marais de Brouage.

# Bibliographie

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

Akaike, H. (1974). A new look at statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, **19** : 716-722.

Angel, F. (1947). *Vie et mœurs des Amphibiens*. Payot, Paris. 317 p.

Barrioz, M., Cochard, P.-O. & Voeltzel, V. (coord.) (2015). *Amphibiens & Reptiles de Normandie*. URCPIE de Basse-Normandie, Condé-sur-Noireau. 288 p.

Benítez, M., Romero, D., Chiroso, M. & Real, R. (2017). Eco-geographical characterization of aquatic microhabitats used by amphibians in the Mediterranean Basin. *Animal Biodiversity and Conservation*, **40** (1) : 27-40. <https://doi.org/10.32800/abc.2017.40.0027>

Botto, S., Deat, E., Baudet, J., Massé, J., Thomas, A. et Rigaud, C. (2000). *Curage et fonctions biologiques des fossés des marais littoraux, suivis en Marais Breton et Marais Poitevin*. Forum des Marais Atlantiques, Rochefort-sur-Mer, 111 p.

Bouvier, V. (1986). *Approche écologique des populations de Grenouilles vertes du marais de Moëze (Charente-Maritime)*. Mém. DEA Ecol. Gén., option Hydrobio., Univ. Paris XI. 49 p.

Bouzille, J.B. (1988). La végétation aquatique dans les zones saumâtres des marais littoraux vendéens. *Doc. Phytosoc.* NS XI : 67-78.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference : A practical information-theoretic approach*. 2nd ed., Springer-Verlag, New-York. 488 p.

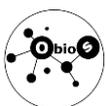
Cayuela, H., Besnard, A., Bechet, A., Devictor, V. & Olivier, A. (2012). Reproductive dynamics of three amphibian species in Mediterranean wetlands: the role of local precipitation and hydrological regimes. *Freshwater Biology*, **57** : 2629–2640.

Couturier T., Cheylan M., Bertolero A., Astruc G. & Besnard A. (2013). Estimating Abundance and Population Trends When Detection Is Low and Highly Variable: A Comparison of Three Methods for the Hermann's Tortoise. *Journal of Wildlife Management and Wildlife Monographs*, **77** : 454-462.

Davies, B., Biggs, J., Williams, P., Whitfield, P., Nicolet, P., Sear, D., Bray, S. & Maund, S. (2008). Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. Agriculture. *Ecosystems and Environment*, **125** : 1-8.

Dennis, E. B., Morgan, B. J. T. & Ridout, M. S. (2015). Computational Aspects of N-Mixture Models. *Biometrics*, **71** : 237–246.

Díaz-Paniagua, C. (1983). Influencia de las características del medio acuático sobre las poblaciones de larvas de anfibios en la Reserva Biológica de Doñana (Huelva, España). *Doñana, Acta Vertebrata*, **10** : 41-53.



Díaz-Paniagua, C. (1988). Temporal segregation in larval amphibian communities in temporary ponds at a locality in SW Spain. *Amphibia-Reptilia*, **9** : 15-26.

Egea-Serrano, A. (2009). Rana común – *Pelophylax perezi*. In Salvador, A., Martínez-Solano, I. (Eds.). Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/> [consulté le 3.11.2022].

Geniez, P. Grosselet, O. & Crochet, P.-A. (2012). Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus*. Pp 126-128 in Lescure, J. & de Massary, C. (eds). *Atlas des Amphibiens et Reptiles de France*. Biotope, Mèze ; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 272 p.

Golet, F. C. & Larson, J. S. (1974). *Classification of Freshwater Wetlands in the Glaciated Northeast*. Resource Publication 116, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. 56 p.

Holenweg Peter, A.-K. (2001). Survival in adults of the water frog *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. *Revue canadienne de zoologie*, **79** (4) : 652-661.

Holenweg Peter A.-K., Reyer, H.-U. & Abt Tietje G. (2001). Homing behavior of *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and their hybridogenetic associate *R. esculenta* after experimental displacement. *Amphibia-Reptilia*, **22** : 475-480.

Jacob, J.-P., Percsy, C., de Wavrin, H., Graitson, E., Kinet, T., Denoël, M., Paquay, M., Percsy, N. & Remacle, A. (eds) (2007). *Amphibiens et reptiles de Wallonie*. Série Faune-Flore-Habitats, n°2, Aves-Rainnes, Centre-de-recherche-de-la-Nature-des Forêts-et-du-Bois, Gembloux. 384 p.

Kwet, A. (2016). *Reptiles et Amphibiens d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris. 354 p.

Lachavanne, J.B., Juge, R. & Perfetta, J. (1995). Structure des peuplements de macrophytes. Pp. 473-493, in Pourriot, R. et Meybeck, M. (eds). *Limnologie Générale*. Masson, Paris. 956 p.

MacKenzie, D.I., Royle, J.A., Brown, J.A. & Nichols, J.D. (2004). Occupancy estimation and modeling for rare and elusive populations. Pages 149-165 in Thompson W.L. (eds) – *Sampling rare or elusive species*. Island Press, London. 429 p.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L. & Hines, J.E. (2006). *Occupancy Estimation and Modeling, Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Elsevier. Academic Press. 324 p.

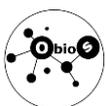
Maes, J., Musters, C.J.M. & De Snoo, G.R. (2008). The effect of agri-environment schemes on amphibian diversity and abundance. *Biological Conservation*, **141** : 635–645.

Mollov, I., Boyadzhiev, P. & Donev, A. (2010). Trophic role of the marsh Frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia, Anura) in the aquatic ecosystems. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, **16** (3) : 298-306

Myre, E. & Shaw, R. (2006). *The Turbidity Tube: Simple and Accurate Measurement of Turbidity in the Field*. M.S. Candidates. Michigan Technological University. 15 p.



- Nöllert, A. & Nöllert, C. (2003). *Guide des Amphibiens d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris. 383 p.
- Papy, L. (1935). Brouage et ses marais. *Extrait de la revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*. VI : 281-323.
- Patrelle, C. (2010). *Les complexes d'hybridation chez les grenouilles vertes : identification génétique, exigences écologiques, et capacités d'acclimatation*. Thèse de doctorat de l'université d'Angers, Angers. 232 p.
- Ritcher-Boix, A., Llorente, G. A. & Montori, A. (2007). Segregación espacial y temporal de una comunidad de anfibios en una región mediterránea. *MUNIBE*, **25** : 120-128.
- Royle, J.A. & Nichols, J. D. (2003). Estimating Abundance from Repeated Presence-Absence Data or Point Counts. *Ecology*, **84** (3) : 777-790.
- Royle, J.A. (2004). N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, **60** : 108-115.
- Royle, J.A. & Dorazio, R.M. (2008). *Hierarchical modeling and inference in ecology*. Academic Press, London. 444 p.
- Salvador, A. & Paris, M. G. (2001). *Anfibios Españoles*. Canseco Editores, Esfagnos. Talavera de la Reina. 269 p.
- Solomampianina, G. & Molnár, N. (2011). Occurrence of True Frogs (Ranidae L.) in the region of Szeged as related to aquatic habitat parameters. *Tiscia*, **38** : 11-18
- Thirion, J.-M., Grillet, P. et Geniez, P. (2002). *Les Amphibiens et Reptiles du Centre-Ouest de la France*. Collection parthénope, Biotope, Mèze. 144 p.
- Thirion, J.-M. et Guillon, M. (2006). *Impact du curage sur les amphibiens sur le secteur de Magné, Marais Poitevin en vue d'appliquer une gestion conservatoire. Projet LIFE hydraulique Marais poitevin*. PIMP, Nature Environnement 17, La Rochelle. 24 p.
- Thirion, J.-M. & Doré, F. (2008). Mais où sont passées les Grenouilles vertes des marais littoraux de l'Ouest de la France ? *Congrès de la Société Herpétologique de France*, La Rochelle. Communication affichée.
- Thirion, J.-M., Texier, A., Vollette, J., Doré, F. & Sudraud, J. (2012). *Suivi des populations de Grenouilles vertes du Marais Poitevin*. Parc interrégional du Marais poitevin, OBIOS, Pont l'Abbé d'Arnoult. 30 p.
- Thirion, J.-M., Texier, A., des Touches, H., Doré, F., Guéret, J.-P., Sudraud, J. & Vollette, J. (2015). *Suivi des populations de Grenouilles vertes du Marais Poitevin 2012-2015*. Parc naturel régional du Marais poitevin, OBIOS, Pont l'Abbé d'Arnoult. 35 p.
- Thirion, J.-M., Vollette, J., Lassare, K. & Méhault, L. (2016). *Suivi et évolution des Amphibiens des marais de Brouage et du nord de l'île d'Oléron de 2011- 2016*. DREAL Nouvelle Aquitaine, OBIOS, Pont l'Abbé d'Arnoult. 61 p.



Thirion, J.M., Texier, A., Doré, F., Moneuse, S., Sudraud, J. et Vollette, J. (2019). *Suivi des populations de Grenouilles vertes du Marais poitevin 2012-2019*. Parc naturel régional du Marais poitevin, OBIOS, Pont l'Abbé d'Arnoult. 36 p.

Thirion, J.-M. et Vollette, J. (2020). *Suivi des Amphibiens du Marais de Brouage : année 2020*. Syndicat Mixte Charente-Aval, OBIOS, Pont l'Abbé d'Arnoult. 79 p.

Thirion, J.-M. & Evrard, Ph. (2022). *Guide des Reptiles et Amphibiens de France*. Belin, Paris. 224 p.

Twisk, W., Noordervliet, M.A.W. & ter Keurs, W.J. (2000). Effects of ditch management on caddisfly, dragonfly and amphibian larvae in intensively farmed peat areas. *Aquatic Ecology*, **34** : 397–411.





**OBIOS**

**Objectifs BIOdiversitéS**

[www.objectifs-biodiversites.com](http://www.objectifs-biodiversites.com)

