

Apports de la recherche aux stratégies de protection des amphibiens et des reptiles

Pierre JOLY*

Résumé

Au cours des trente dernières d'années, la biologie de la conservation a émergé comme un domaine scientifique au service de la protection de la biodiversité. Si elle se nourrit d'un large spectre de disciplines, elle trouve sa cohérence à la lumière de la théorie de l'évolution. Le but est en effet de préserver les capacités adaptatives d'une biodiversité confrontée aux grands changements que connaît l'environnement (climat, intensification agricole, urbanisation, introduction d'espèces invasives, nouveaux agents pathogènes).

La première cause d'érosion de la biodiversité réside dans la destruction et la fragmentation des habitats consécutive aux conversions d'usage des terres (intensification agricole, urbanisation, constructions d'infrastructures de transport). La diminution d'effectifs qui résulte de l'isolement des populations affecte leur viabilité et leur qualité génétique (diversité) et leur qualité phénotypique (aptitude des individus à s'adapter aux fluctuations de l'environnement). Un objectif scientifique est de comprendre les modalités de ces processus et de proposer des outils pour assister les gestionnaires dans la délimitation des espaces protégés et des réseaux écologiques, et dans la gestion des habitats. L'exposé fera la synthèse d'une vingtaine d'années de recherches consacrées à l'impact de la fragmentation des habitats sur les populations d'amphibiens (tritons, crapaud commun, rainette verte), conduites en synergie avec différents agents de gestion du territoire (état, départements, conservatoires, réserves). Il s'attachera à montrer la complémentarité entre différentes approches depuis l'analyse de l'occurrence (probabilité de présence de l'espèce), jusqu'à la mesure du stress au niveau individuel en passant par l'analyse de la diversité génétique et de la qualité phénotypique de populations isolées. A la lumière de ces résultats, nous proposerons un outil prédictif au service de la délimitation d'espaces protégés et de réseaux fonctionnels et dégageront de nouvelles perspectives.

Mots-clés : conservation, biodiversité, écologie du paysage, amphibiens.

Abstract

During the last thirty years, conservation biology has emerged as a scientific field with the goal of giving biodiversity a future. This is a multidisciplinary approach based on the Darwinian theory of evolution since the goal is ultimately to maintain the adaptive potential of biodiversity, which is threatened by global changes (climate, intensive agriculture, extension of urban areas, introduction of aliens, emergent diseases,...).

The first cause of biodiversity erosion lies in the destruction and fragmentation of habitats, due to the conversion of land uses from traditional to intensive agriculture, the extension of urban areas, and the construction of great transportation substructures. The collapse of population numbers that results from the isolation process drastically impacts population viability, genetic quality (diversity) and phenotypic aptitude to adapt to environmental fluctuations. In this context, understanding these mechanisms and providing tools for the delimitation of preserved areas and/or of connectivity becomes an important objective. I will review researches that have been carried out by our research group during the last twenty years on the impact of fragmentation on amphibian populations (newts, tree frogs, toads) in close collaboration with managers of protected areas. I will show the great diversity of approaches from abundance monitoring to genetic diversity, from phenotypic plasticity to stress hormones. Under the light of these results, I will propose a predictive tool for delineating areas of interest and functional networks, before opening new research objectives.

Key words : conservation biology, biodiversity, landscape ecology, amphibians.

* Université Lyon 1, CNRS, UMR 5023 - LEHNA (Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés)
Bât. Darwin C - 69622 VILLEURBANNE CEDEX - pierre.joly@univ-lyon1.fr

Une démarche scientifique : la biologie de conservation

La biologie de conservation ne prend du sens que dans le cadre théorique de la théorie darwinienne de l'évolution. Deux attitudes dominant en effet la protection de la Nature, une attitude fixiste qui consiste à conserver pour ne rien changer, et une attitude darwinienne qui consiste à préserver le potentiel évolutif et adaptatif des populations. La conception que l'on peut avoir de la protection de la Nature diffère radicalement selon l'un ou l'autre de ces points de vue. Pour le point de vue fixiste, l'espèce réside dans le type et peut donc être préservée par une démarche du genre « Arche de Noé » comme la maintenance de quelques individus dans des jardins zoologiques. Pour le point de vue darwinien, le but est de conserver le maximum de variation biologique, ce que signifie le terme de « biodiversité ». Il faut alors éviter l'extinction en s'intéressant autant aux espèces qu'aux populations adaptées à des conditions locales ou aux variants génétiques. Si elle est difficile à percevoir sans outils spécifiques, la perte de variants génétiques (ou d'allèles) est cependant définitive et irréversible.

Dans les grandes lignes, la conservation de la biodiversité s'inscrit dans deux échelles principales :

- une approche génétique centrée sur la notion de population par l'étude de la qualité génétique des populations en particulier leur diversité génétique, leur richesse allélique
- une approche spécifique par la conservation des communautés

Éviter l'extinction

En terme positif, il s'agit de préserver la viabilité des populations. En théorie, une population est dite viable si elle a 99 chances sur 100 de perdurer. Les mathématiciens n'ont pas peur d'évoquer une durée de 1 000 ans. Pour un naturaliste, cela n'a pas beaucoup de sens et on va travailler en général à l'échelle d'une génération humaine (une cinquantaine d'années). Dans cette logique, on va se préoccuper de l'effectif des populations (le nombre d'individus et en particulier le nombre de femelles qui sont directement porteuses de l'avenir de la population). Un naturaliste s'attache souvent à la présence de l'espèce pour établir la relation avec un habitat pour organiser la conservation. Il faut cependant aller un peu plus loin car la présence de l'espèce ne suffit souvent pas à définir l'habitat. Il faut aussi essayer de savoir si le nombre d'individus présents est suffisant, si la qualité génétique et la qualité phénotypique garantissent un succès reproducteur suffisant malgré les fluctuations des conditions climatiques ou les épisodes de maladies. La première des qualités phénotypiques est le nombre d'œufs que pond une femelle. Mais, s'il n'est pas toujours possible de compter le nombre d'œufs, on peut évaluer la qualité des individus à travers leur taille corporelle, leurs caractères sexuels secondaires, et leurs performances physiologiques. Par exemple, des travaux sont actuellement menés sur la perception du stress par les animaux pour évaluer la qualité des habitats.

Les effectifs

Nos trois grands domaines de recherche et d'intervention sont les suivants :

- La première variable qui détermine l'effectif d'une population est la superficie d'habitat (je rappelle que l'habitat est le type de milieu qui permet un succès reproducteur). En Europe, nous vivons sur un territoire très occupé par l'agriculture, par l'industrie, et par toutes sortes d'activités humaines. Il est ainsi difficile de doubler la superficie d'un espace d'habitat protégé. Sur d'autres continents moins peuplés, une telle démarche est moins difficile à mettre en œuvre. Nos collègues nord-américains, en particulier dans l'ouest du continent, perçoivent avec moins d'acuité cette problématique car le territoire est moins anthropisé et des actions de conservation sont encore possibles sur de vastes espaces.
- La deuxième variable est la qualité des habitats disponibles. Diverses perturbations et agressions anthropiques contribuent à la dégradation des habitats (c'est à dire à la diminution du succès reproducteur des espèces cibles), y compris dans les espaces protégés.
- La troisième variable regroupe les autres facteurs de régulation des populations comme de nouvelles maladies ou l'introduction de nouvelles espèces qui modifient les conditions écologiques locales. On parle alors de maladies émergentes qui touchent tous les groupes zoologiques et botaniques. Elles sont probablement liées aux changements globaux consécutifs aux activités humaines (réchauffement, augmentation du rayonnement ultraviolet, transport de matériel biologique,...). On observe aussi des invasions biologiques, même dans les espaces protégés, qui entraînent l'apparition de nouveaux compétiteurs ou prédateurs dont la présence n'est pas sans impact sur les populations autochtones.

Les habitats

Depuis l'avènement de l'agriculture (10 000 ans avant J.-C.), les humains n'ont cessé de convertir des habitats sauvages en habitats anthropiques. Mais qu'est ce qu'un habitat anthropique ? Il ne s'agit pas forcément d'un milieu impropre à la vie sauvage, mais dont les fonctionnalités sont modifiées par les humains pour leur propre intérêt. En général, cette modification se traduit par une diminution drastique de la biodiversité car l'essentiel des ressources (énergies, matières, espaces) sont accaparées par l'espèce humaine. Energies et matières sont en général restituées sous des formes plus favorables à la vie microbienne qu'à celle des organismes pluricellulaires (eutrophisation par exemple). L'espace n'étant pas, quant à lui, restitué, la conversion des espaces sauvages en espaces anthropiques (ou encore artificiels) s'accompagne d'une érosion sans retour de la biodiversité.

La création

Animaux d'origine subtropicale, les humains ont créé des habitats de type subtropicaux qui leur ont permis de s'installer dans tous les coins de la planète. De tels habitats s'appellent des maisons, des immeubles qui s'agglutinent pour former des villes, parfois des mégapoles. En général, ces lieux ne sont pas très favorables aux amphibiens et aux reptiles (sauf les tarentes, les lézards, quelquefois les rainettes ou les alytes...).

La perturbation

Les perturbations agricoles touchent de très vastes superficies. L'impact d'une « perturbation » peut se mesurer en positif ou en négatif. L'agriculture peut créer un gradient de perturbation (un gradient d'intensification) depuis l'élevage extensif qui ouvre les milieux et crée des plans d'eau (abreuvoirs), favorisant de nombreux amphibiens et reptiles, jusqu'aux grandes cultures céréalières (blé, avoine, orge, maïs) ou oléagineuses (colza, tournesol) qui sont en général incompatibles avec la plupart des espèces.

La fragmentation

La fragmentation des habitats par les grandes cultures, l'urbanisation et les infrastructures de transport conduit à enfermer des populations dans des fragments de plus en plus petits et isolés.

La fragmentation des habitats

Historique du concept

Les facteurs responsables de la fragmentation des habitats sont les seuls sur lesquels on peut espérer agir, car on ne parvient qu'assez rarement à augmenter la superficie d'un milieu en faisant l'acquisition des parcelles adjacentes (mais cela arrive heureusement tout de même). Lorsqu'il n'est pas possible d'augmenter la taille des populations par celle de la superficie d'habitat, on peut essayer de reconnecter des populations pour les faire fonctionner ensemble, ou d'éviter que deux populations se déconnectent.



Photographies de Daniel STROUCHE



Outre que d'établir des bases scientifiques prédictives à ces processus, la recherche a aussi travaillé à élaborer des outils pour les gestionnaires destinés à planifier des opérations de restauration de la connectivité, c'est-à-dire donner la possibilité aux individus de passer d'un fragment d'habitat à un autre.

Les conséquences

D'un point de vue biologique, l'impact de la fragmentation se décline à trois niveaux :

- Un appauvrissement de la diversité génétique par processus de dérive, c'est à dire de perte aléatoire, mais définitive, des variants génétiques (les allèles) les plus rares ;
- Une diminution de la viabilité de la population. La viabilité ne cesse d'augmenter avec les

effectifs et elle va augmenter beaucoup plus vite dans les faibles effectifs que dans les grands. Lorsqu'on se situe dans le milieu de la courbe (population vulnérable mais pas en danger) une perte de 50 % d'effectifs (consécutive à une réduction de moitié des habitats), diminue la viabilité de la population (espérance de vie) de 15 %. Si l'impact peut paraître faible, il faut considérer, à l'inverse, que pour gagner 15 % de viabilité d'une population, il faut parvenir à doubler la superficie des habitats, ce qui est très difficile.

- Quand les effectifs deviennent très faibles, les effets conjugués des deux processus entrent en synergie et le déclin s'accélère rapidement : c'est le vortex de l'extinction quand la dégradation génétique et la consanguinité minent le succès reproducteur des derniers individus.

Pour illustrer l'isolement des populations, prenons l'exemple d'une étude récente menée sur la rainette verte (*Hyla arborea*). Nous avons comparé deux types de populations :

- Les populations satellites (isolées) qui sont distantes d'au moins 12 km d'une autre population ou d'un habitat favorable. En général, on a cherché des populations plus isolées, parfois jusqu'à 25 km d'une autre, ce qui correspond à un fort niveau d'isolement.
- Les populations nodales (connectées), caractérisées par de grands effectifs (plusieurs centaines d'individus chanteurs) et reliées à d'autres populations par des flux, des migrations.

Nous avons comparé la qualité génétique de populations satellites avec celle de populations nodales sur 6 sites. Sur la figure 1, le point 1 se situe dans le département de Seine-et-Marne, avec une population isolée pour des raisons géologiques dans la forêt de Fontainebleau où seules deux mares présentent un pH dont la neutralité permet la reproduction d'amphibiens, les autres mares étant trop acides, et avec des populations de la réserve naturelle de la Bassée dans la vallée de la Seine. Le point 2 se situe dans le département de l'Isère, avec la vallée de l'Isère en amont de Grenoble, région très artificialisée avec deux populations isolées, et le plateau de Crémieu où les populations de rainettes sont très connectées. Le point 3 se situe en Suisse, autour de Lausanne, où nos collègues de l'université de Lausanne ont fait le même travail. Les points 4 et 5 sont situés au nord de la Suisse dans la vallée du Rhin.

Daniel SIRUGUE



Rainette verte.

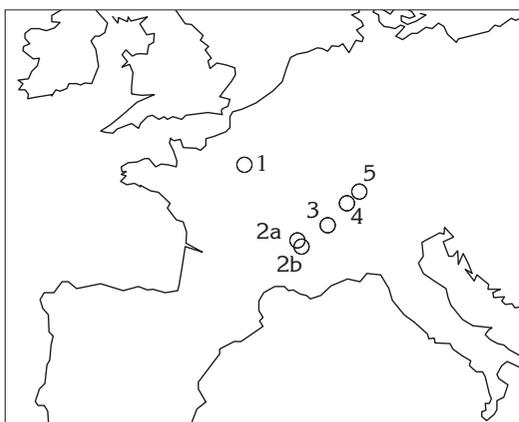


Figure 1. Localisation de l'étude de la qualité génétique de six couples de populations nodales et satellites (redessiné à partir de BROQUET *et al.*, 2010).

Dans tous les cas, on a observé moins de diversité génétique dans les populations satellites que dans les populations nodales, mais la différence n'est pas significative dans les couples 4 et 5 de la vallée du Rhin, probablement car leurs populations satellites sont moins isolées que dans les autres sites (BROQUET *et al.*, 2010). Sur les populations de Seine-et-Marne et de l'Isère, l'érosion de diversité génétique est reliée à des effets phénotypiques perceptibles comme par exemple la taille corporelle, la coloration du sac vocal ou bien les paramètres du chant (puissance et fréquence) qui sont des caractères sexuels secondaires des mâles. On a vérifié par ailleurs que ces caractères sexuels étaient des caractères efficaces.

En Seine-et-Marne, résultats tout à fait surprenants, les animaux isolés sont plus lourds mais moins grands (corps de forme plus massive) que les animaux de la population nodale. Dans la population isolée, les mâles présentaient un beau sac vocal orange vif mais un chant aux caractéristiques dégradées par rapport à la population nodale. En Isère, nous avons observé l'inverse, les animaux des populations isolées étant plus maigres avec un sac vocal moins coloré, voire même quelquefois blanchâtre à verdâtre, mais avec un chant de meilleure qualité que ceux des populations nodales (GOMEZ *et al.*, 2011). Ces résultats non intuitifs soulèvent des questions fascinantes. A Fontainebleau, on peut imaginer que l'on a une population isolée depuis très longtemps avec des adaptations aux conditions écologiques particulières à cette forêt. Ici la conséquence de perte de diversité génétique n'est peut-être pas négative si les variants génétiques restants contribuent à l'adaptation de la population au milieu. En Isère en revanche, on est confronté au problème d'une population dégradée par isolement, ce qui a été démontré par élevage de têtards de rainettes (LUQUET *et al.*, 2010, 2011, 2012). Ces résultats montrent également que les caractères sexuels secondaires qui touchent au visuel ou à l'auditif ne sont pas corrélés (GOMEZ *et al.*, 2011). On peut supposer qu'en forêt de Fontainebleau, sous l'hypothèse d'une population isolée depuis très longtemps, les femelles se sont laissées de moins en moins séduire par le chant et de plus en plus par la couleur du sac vocal des mâles. Moins choisis pour leur chant, les mâles doivent ici trouver une nourriture permettant de renforcer la couleur orange de leur sac vocal (présence de carotènes). En revanche, les femelles sont plus musiciennes en Isère.

La gestion territoriale

Les sociétés humaines sont souvent impuissantes à agir rapidement sur la perte de la qualité génétique car leur modèle économique et sociologique n'est le plus souvent pas adapté à cette problématique. Les solutions résident alors dans un programme de gestion d'espaces protégés et dans le maintien de connexions entre eux (problématique de la **connectivité**).

Les objets de restauration de connectivité résident dans les corridors biologiques, les réseaux écologiques et/ou les trames (ou continuités).

Les corridors biologiques

Le corridor est un outil de maintien ou de restauration de connectivité. La définition du géographe, la plus stricte, définit un corridor comme une entité de forme linéaire qui relie deux patchs de même milieu, et qui, de plus, est de même nature qu'eux (ex. une haie arborée qui connecte deux étendues forestières, un fossé qui connecte deux étangs). Sur une carte, il apparaît comme une ligne et peut relier deux fragments de même nature que lui. La définition du biologiste repose sur une fonction dans le sens où elle considère le passage des organismes cibles d'un patch de milieu à un autre. Le corridor peut alors prendre d'autres formes géographiques qu'une structure linéaire. Il s'agit de toute configuration permettant le mouvement des organismes sans trop altérer leur survie (on dit que le paysage local est perméable ou peu résistant aux mouvements).

Le réseau écologique

Lorsqu'on parle de réseau écologique, on s'intéresse à de multiples fonctionnalités. En plus de son rôle sur la connectivité, le réseau joue lui-même un rôle d'habitat et d'écosystème en contribuant par exemple à la régulation de l'écoulement des eaux, l'abattage des concentrations en polluants, ou en fertilisants... Sa biodiversité propre exerce de plus un effet écologique sur les milieux adjacents. Il s'agit souvent un écotone qui héberge une riche biodiversité. Quand on utilise le terme de réseau écologique, on attend beaucoup plus qu'un simple rôle de lieu de passage pour les organismes.

La trame

Dans sa définition la plus simple (retenue par le Grenelle de l'Environnement), c'est une continuité de milieu. La trame verte est une continuité de milieux arborés et la trame bleue est une continuité de milieux aquatiques. Dans une acception plus complète, une continuité peut devenir une composante fonctionnelle du paysage. Elle s'intègre alors dans un réseau écologique aux multiples fonctionnalités.

Les corridors biologiques : méthodologie pour les amphibiens et les reptiles

Un outil sur les corridors a été développé par notre équipe (JOLY *et al.*, 2003 ; JANIN *et al.*, 2009). Imaginons un habitat morcelé en fragments séparés par une matrice de paysage constituée de milieux qui ne permettent pas aux individus d'atteindre un bilan reproducteur positif, et qui, dans certains cas, peuvent être hostiles (fort impact sur la survie individuelle). La matrice du paysage n'est pas homogène et se compose d'une mosaïque d'éléments plus ou moins résistants aux mouvements des animaux.

Chez beaucoup d'espèces, en particulier d'amphibiens et de reptiles, le cycle vital utilise plusieurs habitats qui jouent des rôles différents. Par exemple, les plans d'eau sont pour les amphibiens des habitats de reproduction, alors que les habitats forestiers sont utilisés pour la croissance. Ils peuvent aussi utiliser des habitats particuliers pour l'hibernation (caves, grottes, abris souterrains).

Pour délimiter et représenter sur des cartes les corridors pour les amphibiens, on a élaboré un modèle de percolation en attribuant un coefficient de résistance à chaque parcelle de la matrice. La démarche consiste à attribuer à chaque individu un potentiel de mouvement qu'il va « consommer » au fur et à mesure qu'il se déplace avec un coût proportionnel à la résistance des milieux traversés. Si l'animal n'est pas sensible à la résistance des milieux, comme par exemple s'il les survole, il va consommer son potentiel de mouvement de façon linéaire lors de son déplacement : la distance parcourue sera alors égale au potentiel. Par contre, si l'animal est sensible à la résistance des éléments du paysage, il va consommer son potentiel de mouvement d'autant plus rapidement qu'il traversera un milieu de forte résistance : la distance parcourue sera d'autant plus faible que le milieu traversé sera plus hostile. L'habitat disponible pour un individu (celui qu'il peut atteindre) va donc dépendre de la composition de la matrice, de sa configuration, et de la résistance de ses éléments. Pour établir cet espace potentiel de migration, on réalise tout d'abord une carte des types de milieux (à partir par exemple de photos aériennes ou satellites). On attribue ensuite à chaque milieu un coefficient de résistance (basé sur toutes les connaissances dont on dispose sur les capacités de déplacement) et on obtient

une carte de friction avec un figuré d'autant plus sombre que l'habitat est plus résistant. En combinant le potentiel de mouvement et la carte de friction, on calcule des aires simulées de migration (RAY *et al.*, 2002). Pour les amphibiens, cette simulation utilise le site de reproduction comme point de départ car c'est un site de passage obligé de tout cycle annuel d'activité.

En appliquant cette méthode au crapaud commun et à 350 plans d'eau de la région Rhône-Alpes, nous avons calibré et validé le modèle. Son pouvoir prédictif a été confirmé en Suisse, (JANIN *et al.*, 2009). L'aire simulée de migration intègre à la fois la composition (les proportions des différents types de milieux) et la configuration (l'arrangement spatial des différentes parcelles) du paysage. Elle s'avère être le meilleur prédicteur de la présence de femelles reproductrices (figure 2) ce qui montre l'importance de la configuration du paysage pour cette espèce.

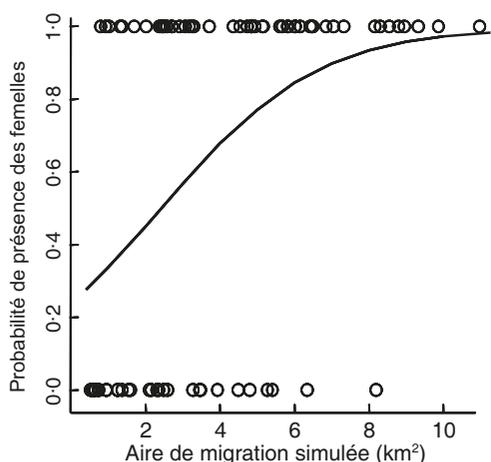


Figure 2. Régression logistique reliant l'aire de migration simulée (en km²) et la probabilité de présence des femelles de Crapaud commun (d'après JANIN *et al.*, 2009). L'aire de migration simulée est le meilleur prédicteur de la présence de femelles reproductrices dans un étang.

Une fois le modèle calibré et les valeurs de résistance validées, nous avons établi la carte de friction d'une partie de la région Rhône-Alpes pour le crapaud commun (figure 3).

La même méthode a été utilisée sur les populations de Rainette verte dans la région de l'Isle Crémieu, *hot spot* de biodiversité. La figure 4 présente une carte des aires potentielles de migration de la Rainette verte dans cette région sur laquelle nous avons projeté le fuseau de l'autoroute 48. Il s'agit là d'un cas d'école pour tous ceux qui enseignent la biologie de conservation car on ne peut pas intégrer plus mal une autoroute par rapport à des objectifs de conservation de la biodiversité. On peut espérer que le travail que nous avons réalisé pourra servir à l'association de protection de la nature de cette région (Lo Parvi) pour lutter contre ce projet car la conséquence de la construction de l'autoroute serait de morceler la population de rainettes en deux sous-ensembles ne comptant chacun que la moitié de l'effectif actuel. Un tel morcellement fragiliserait de façon irréversible cette population patrimoniale.

Pour les perspectives, on souhaite changer d'échelle et valider l'effet des continuités à l'échelle régionale, entre des populations séparées par une distance de dispersion (flux d'individus d'une population vers une autre). Cet objectif constitue le programme de thèse de Jérôme PRUNIER sur les tritons, basé sur des données génétiques. Cela représente un travail assez lourd qui se réalise en région Bourgogne qui est extrêmement riche en amphibiens avec l'une des plus anciennes autoroutes (A6) et l'une des plus anciennes lignes TGV de France (Paris-Lyon). On en profite pour s'intéresser à l'impact de ces infrastructures de transport sur la structuration génétique des populations (collaboration avec Ecosphère, la compagnie Autoroutes Paris Rhin Rhône et Voies Ferrées de France).

Remerciements

Je tiens à remercier de nombreuses personnes car cette présentation résulte d'un travail d'équipe, mes principaux collaborateurs étant, par ordre alphabétique, Yasmine ABDELHAK, Pascal ALLEMAND, Thomas BROQUET, Lisa FABRE, Doris GOMEZ, Agnès JANIN, Jean-Paul LÉNA, Thierry LENGAGNE, Raphaël QUESADA, Sandrine PLÉNET, Nicolas PERRIN et Nicolas RAY.

Merci aux institutions qui ont soutenu les projets : l'Agence Nationale de la Recherche, la Région Rhône-Alpes, l'Office National des Forêts (Fontainebleau), l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing, le Conservatoire AVENIR (Isère), Lo Parvi (Isère) et le Muséum de Genève. Merci aux nombreux observateurs qui ont passé des nuits sur les routes et au bord de l'eau pour dénombrer rainettes et crapauds.

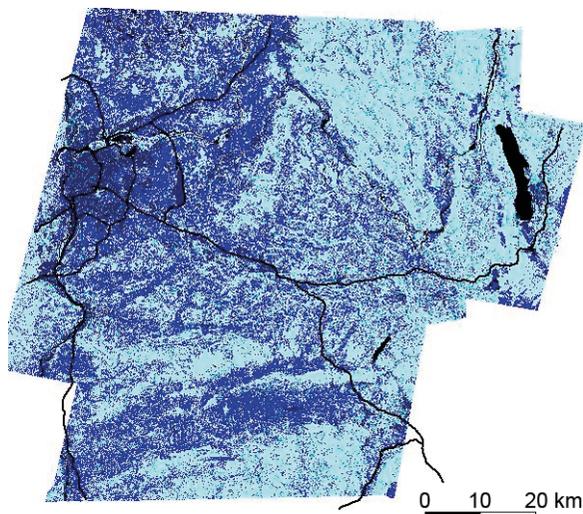


Figure 3. Carte de friction d'une partie de la région Rhône-Alpes pour le crapaud commun, établie après calibration et validation des coefficients de résistance des milieux pour cette espèce. Les lignes noires représentent des barrières comme les autoroutes ou les fleuves. L'intensité du figuré indique la force de la friction (à gauche, l'agglomération lyonnaise, vers le bas la plaine agricole de Bièvre). En revanche, un figuré clair représente une bonne connectivité (forte perméabilité des milieux pour l'espèce - en haut à droite les collines du Bugey, en bas les collines des Chambarans).

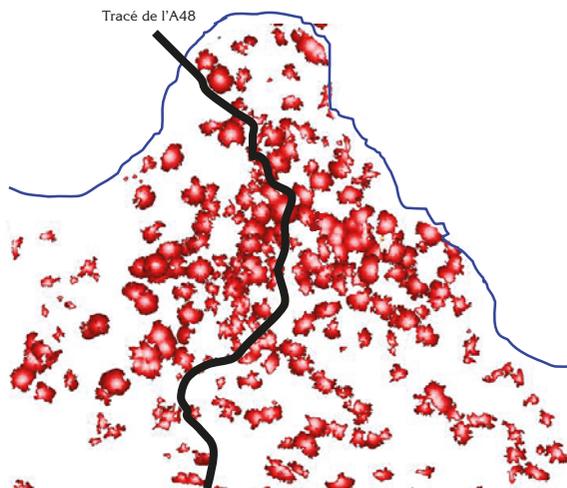


Figure 4. Carte des aires potentielles de migration de la Rainette verte dans la région de l'Isle Crémieu. Le trait bleu correspond au Rhône, le noir au projet d'autoroute. Au centre de chaque aire simulée se trouve un étang.

Bibliographie

- BROQUET T., ANGELONE S., JAQUIERY J., JOLY P., LÉNA J.P., LENGAGNE T., PLÉNET S., LIQUET E., PERRIN N. 2010. Genetic bottlenecks driven by population disconnection. *Conservation Biology* 24(6): 1596-1605.
- GOMEZ D., RICHARDSON N., LENGAGNE T., THÉRY M., LÉNA J.P., PLÉNET S., JOLY P., 2011. Multimodal signals in male European treefrog (*Hyla arborea*), and the influence of population isolation. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 633-647.
- JANIN A., LÉNA J.P., RAY N., DELACOURT C., ALLEMAND P., JOLY P. 2009. Assessing landscape connectivity with calibrated cost-distance modelling: predicting common toad distribution in a context of spreading agriculture. *Journal of Applied Ecology* 46(4): 833-841.
- JOLY P., MORAND C. & COHAS A. 2003. Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes-Rendus Biologie*, 326, S132-S139.
- LIQUET E., LÉNA J.P., DAVID P., JOLY P., LENGAGNE T., PERRIN N. & PLÉNET S., 2010. Consequences of genetic erosion on fitness and phenotypic plasticity in European tree frog populations (*Hyla arborea*). *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 99-110.
- LIQUET, E., DAVID P., LÉNA J.P., JOLY P., KONECNY C., DUFRESNE C., PERRIN N. & PLÉNET S., 2011. Heterozygosity-fitness correlations among wild populations of European tree frog (*Hyla arborea*) detect fixation load. *Molecular Ecology*, 20: 1877-1887.
- LIQUET E., GARNER, TWJ, LÉNA, J.-P., BRUEL, C., JOLY, P., LENGAGNE, T., GROLET, O., PLÉNET, S., 2012. Does genetic erosion influence the impact of exposure to infectious disease? *Evolution*, 66-6: 1942-1952
- RAY N., LEHMANN A. & JOLY P., 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* 11: 2143-2165