

7.4 Grenouille des Pyrénées (*Rana pyrenaica*)

Auteurs : Matthieu Berroneau, Théo Constant, Frank D'Amico, Contributeur : Loreyna Gregoire

Endémique de l'ouest des Pyrénées, la Grenouille des Pyrénées *Rana pyrenaica* Serra-Cobo 1993 est la seule grenouille strictement torrenticole de France métropolitaine. Durant leur période de croissance, les têtards se réfugient dans les vasques des ruisseaux où ils tentent de résister à la force du courant (BERRONEAU *et al.*, 2015). C'est aussi l'un des amphibiens les plus rares de France. Dans l'état actuel des connaissances, l'espèce ne se reproduit que dans cinq torrents frais et oxygénés du département des Pyrénées-Atlantiques (DUCHATEAU *et al.*, 2012 ; BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU, 2014b).

De par sa biologie et son écologie, la Grenouille des Pyrénées est, comme de nombreux amphibiens (CAREY & ALEXANDER, 2003 ; CORN, 2005), naturellement exposée au changement climatique. C'est d'autant plus vrai chez cette espèce qui présente une répartition réduite et fragmentée et une écologie spécialisée.

Au vu des faibles capacités de déplacement de l'espèce et du faible nombre de torrents colonisés, les différentes populations sont probablement déconnectées et isolées les unes des autres. Un effet durable du changement climatique risque d'entraîner à moyen terme la disparition d'une ou plusieurs populations de Grenouille des Pyrénées.

Les impacts directs ou indirects du changement climatique touchant directement l'espèce sont potentiellement les suivants :

- modification des températures de l'eau et altération du développement larvaire,
- augmentation des fréquences de variations hydriques dites "exceptionnelles" (crues printanières) ayant un impact sur la réussite de la reproduction (BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU *et al.*, 2015),
- baisse des hauteurs de neige et des niveaux d'eau dans les torrents (et donc détérioration des habitats de reproduction),
- facilitation de l'émergence des maladies infectieuses (POUNDS & CRUMP, 1994 ; LAMPO *et al.*, 2006 ; MARTIN *et al.*, 2010),
- modification de la phénologie et des conditions physiologiques des individus (BEEBEE, 2002 ; CORN & MUTHS, 2002 ; READING, 2007 ; YANG & RUDOLF, 2010 ; LOWE, 2012 ; LI *et al.*, 2013).

Depuis 2012, l'association Cistude Nature effectue un suivi de la réussite de la reproduction annuelle de l'espèce, sur l'ensemble des sites français (BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU *et al.*, 2015). Ce suivi permet de répondre à certaines questions liées au changement climatique, et il se poursuit logiquement dans le cadre des sentinelles du climat (§ 7.4.1).

Ces estimations sur la taille des populations seront couplées aux études de modélisation, sur la base des connaissances établies en parallèle sur la niche thermique de l'espèce. Cette caractérisation de la niche thermique a été lancée en 2017 à partir d'un suivi éco-physiologique inédit (§7.4.2). Nécessitant la capture (avec relâcher immédiat) d'individus, sans marquage individuel et de façon non

invasive, ce suivi a été réalisé avec une autorisation de prélèvement préfectoral⁵. Sachant que la physiologie de cette espèce et la sensibilité relative au changement climatique des stades de vie (œufs vs têtards vs adultes) sont inconnues, deux hypothèses structurantes ont été formulées: (H1)– la phase larvaire est la plus dépendante au changement climatique du cycle de vie (car seule la température T_w intervient); la vulnérabilité de la phase adulte dépend des températures de l'air (T_a) + des conditions thermiques (T_s) et hydriques (Ψ_s) du sol + d'autres facteurs (e.g. parasitoses) pas toujours dépendants du changement climatique.; (H2)– le risque d'extinction augmente avec l'élévation de T_w (qui diminue la performance et la vigueur d'activité des têtards) et de T_a (qui restreint l'activité des adultes pendant la période critique de reproduction). Pour l'année 2017, l'objectif immédiat était d'estimer quelques paramètres descripteurs spécifiques de la niche thermique, inconnus et jamais étudiés jusqu'à présent, c'est-à-dire les températures physiologiques et comportementales optimales et critiques (T_{opt} , CT_{min} et CT_{max} – voir glossaire). A plus long terme, il s'agira de procéder à la modélisation du risque d'extinction⁶ (en collaboration avec B. Sinervo de l'University of California, (SINERVO *et al.*, 2010) en intégrant les données de sensibilité thermique dans les modèles mécanistiques de répartition (*sensu* (KEARNEY & PORTER, 2009 ; KEARNEY & PORTER, 2017). Au final, il sera ainsi possible d'établir des cartes de répartition futures sur des bases probabilistiques et répondre aux questions : i/ l'originalité de l'habitat (rivière de montagne) de *Rana pyrenaica* et la taille réduite de ses populations locales rendent-elles cette espèce plus vulnérable au changement climatique? ii/ quels sont les scénarios pour la persistance de ses populations à l'horizon 2100 ?

7.4.1 Suivi de la reproduction sur les sites de présence

- **Matériel et Méthodes**

- *Sélection des sites*

La Grenouille des Pyrénées présente une répartition extrêmement réduite en Pyrénées-Atlantiques. Le suivi englobe l'ensemble des sites de présence connus de l'espèce (BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU *et al.*, 2015).

- *Description des sites choisis*

La zone d'étude correspond à 5 torrents situés entre 400 et 1000 m d'altitude : trois au Pays basque, respectivement sur les communes d'Esterençuby, de Lecumberry et de Larrau, et deux en vallée d'Aspe (Fig. 247, Tab. CXV). Pour des questions de vulnérabilité des populations, les localités ne sont pas davantage détaillées. Pour rappel, ces secteurs sont suivis depuis 2012 dans le cadre d'un programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées. L'analyse des premiers résultats avait d'ailleurs fait l'objet d'une publication (BERRONEAU *et al.*, 2015).

⁵ Arrêté préfectoral en date du 14/02/2017

⁶ Ce sera l'objet d'un travail à réaliser dans le cadre d'un doctorat sur la période 2019-2021.

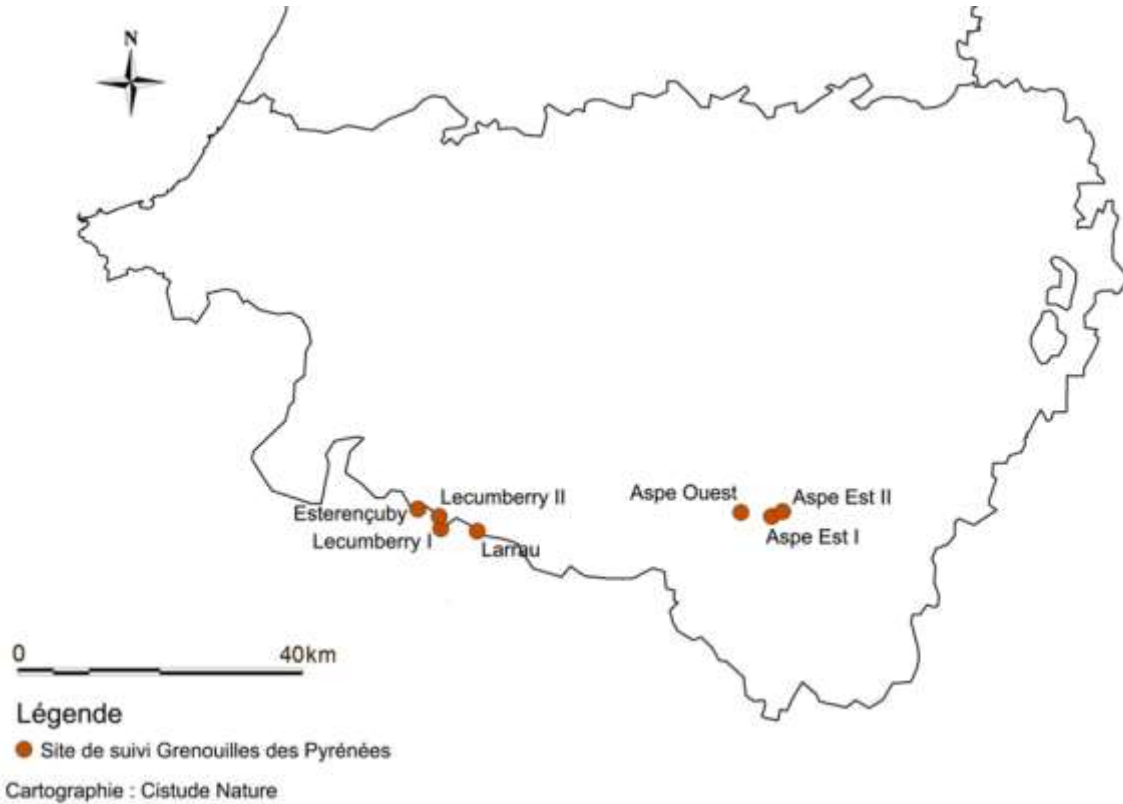


Fig. 247. Situation géographique des sites d'études validés dans le cadre du suivi de la Grenouille des Pyrénées.

Certains secteurs, à la demande du Conseil Scientifique, ont été légèrement étendus, dans le but de confirmer d'éventuelles extensions d'aire de présence. 7 sites (5 jusqu'à l'année dernière) sont suivis et décrits dans le tableau suivant (Tab. CXV).

Tab. CXV. Caractéristiques des sites étudiés dans le cadre du suivi Grenouille des Pyrénées

Département Commune	Dénomination	Type d'habitat	Longueur du tronçon	Statut	Code statut	Propriétaire Gestionnaire	Structure de suivi et nom de l'observateur
Pyrénées- Atlantiques - Esterençuby	Esterençuby	Torrent de moyenne montagne	900 m	N2000, ZNIEFF 2		?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées- Atlantiques - Lecumberry	Lecumberry I	Torrent de moyenne montagne	800 m	N2000, ZNIEFF 2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées- Atlantiques - Larrau	Lecumberry II	Torrent de moyenne montagne	1000 m	N2000, ZNIEFF1 & 2		ONF	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées- Atlantiques - Larrau	Larrau	Torrent de moyenne montagne	200 m	N2000, ZNIEFF1 & 2		ONF	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées- Atlantiques - Sarrance	Aspe Ouest	Torrent de moyenne montagne	750 m	N2000, PNP, ZNIEFF 2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées- Atlantiques - Sarrance	Aspe Est I	Torrent de moyenne montagne	600 m	N2000, PNP, ZNIEFF1 & 2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées- Atlantiques - Sarrance	Aspe Est II	Torrent de moyenne montagne	600 m	N2000, PNP, ZNIEFF1 & 2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau

- *Définition et positionnement des points d'échantillonnage*

Le protocole de suivi est basé sur un comptage répété des têtards de Grenouille des Pyrénées au sein des différents sites, c'est-à-dire sur des tronçons des différents torrents utilisés pour la reproduction de l'espèce. Sur chaque site, des placettes de 5 x 5 m sont réparties aléatoirement. Le nombre de placettes dépend de la longueur du tronçon de torrent concerné par le suivi (Tab. CXVI, Fig. 248). Les différentes placettes sont géoréférencées et photographiées, afin de les délimiter facilement à chaque session de comptage. La Grenouille des Pyrénées étant une espèce dite sensible, les cartes de localisation des placettes sur les sites ne sont pas représentées dans ce rapport.

Tab. CXVI. Caractéristiques des transects étudiés dans le cadre du suivi Grenouille des Pyrénées

Dénomination du site	Longueur (en m)	Altitude (en m)
Esterençuby	900	833-918
Lecumberry I	800	830-857
Lecumberry II	1000	830-842
Larrau	200	1023-1070
Aspe Ouest	750	414-494
Aspe Est I	600	540-650
Aspe Est II	600	580-620



Fig. 248. Emplacements des placettes du site "A0" en vallée d'Aspe.

– *Méthode de relevés et détermination des espèces*

La méthode s'appuie sur le protocole développé dans le programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées. Ce programme de trois ans (2012–2014) avait pour objectif de proposer des mesures efficaces pour la conservation de l'espèce. Ce protocole a pour but de caractériser de manière fiable et reproductible les populations de Grenouille des Pyrénées.

Les objectifs du protocole sont les suivants :

- Obtenir des données fiables d'abondance sur les différents sites identifiés.
- Mettre en relation les données d'abondance avec les caractéristiques du site d'accueil.
- Proposer une méthode reproductible dans le temps afin de mettre en place une veille écologique des sites de présence de l'espèce.

Ce protocole propose une méthode de prospection rigoureuse et systématique de sites de présence de la Grenouille des Pyrénées.

La recherche de la Grenouille des Pyrénées est basée sur le contact visuel des têtards. Ces derniers sont très caractéristiques de l'espèce, et sont aisément visibles dans les eaux claires des vasques des torrents (Fig. 249). C'est la méthode la plus aisée et la plus efficace pour conclure sur la présence de l'espèce sur un site.



Fig. 249. Têtards de Grenouille de Pyrénées.

Les torrents sont les uniques milieux de reproduction de la Grenouille des Pyrénées.

D'aval en amont, les têtards sont précisément dénombrés pour chaque placette, ainsi que différents relevés complémentaires (profondeur, débit, présence d'autres espèces, etc.).

Le protocole est une émanation du protocole PopAmphibien (BARRIOZ & MIAUD, 2016), proposé par la Société Herpétologique de France. Il a été adapté aux caractéristiques écologiques et biologiques de l'espèce (adultes rares et peu détectables, têtards peu discrets et aisément identifiables). Une clé de détermination est proposée dans le protocole (BERRONEAU, 2015).

Les têtards de Grenouille des Pyrénées doivent être recherchés en arpentant les berges des ruisseaux favorables. Les adultes et les pontes ne doivent pas être recherchés spécifiquement, mais seront notés en cas d'observation. Dans la mesure du possible, il est préférable de limiter le piétinement au sein même du ruisseau, et de prospecter en remontant d'aval en amont.

Chaque placette doit être parcourue trois fois au cours de la période définie comme favorable. A chaque passage, la placette est prospectée avec attention afin d'y dénombrer précisément les têtards. Les observations sont notées et quantifiées pour chaque placette et chaque passage. D'autres informations sont également relevées (Annexe 53).

Détermination du têtard de *Rana pyrenaica* :

Très caractéristiques, les têtards de Grenouille des Pyrénées sont noirs pailletés de points blancs ou dorés. La nageoire caudale est largement développée et termine en pointe (Fig. 250). Ils atteignent jusqu'à 30 mm.

Les risques de confusion sont faibles : les têtards de Crapaud commun sont gris sombre ou noirs (parfois légèrement tachetés de blanc pâle), mais de dimensions réduites (< 25 mm), et avec une nageoire caudale peu développée et arrondie.

Les têtards d'Alyte accoucheur sont gris ou beige, généralement clairs, avec des taches foncées sur la nageoire caudale, et une face ventrale très claire. Ils atteignent parfois des dimensions importantes (> 70 mm).

Dans l'aire de répartition de la Grenouille des Pyrénées, les autres espèces d'Anoures n'utilisent pas les torrents comme sites de reproduction.



Fig. 250. Un têtard de Grenouille de Pyrénées

Le matériel nécessaire pour la prospection est le suivant :

- GPS
- Thermomètre étanche
- Règle blanche graduée
- Appareil photographique
- Plan du site
- Fiches de relevé

– *Conditions météorologiques requises*

Le comptage des têtards ne nécessite pas de conditions météorologiques particulières. Il faut toutefois éviter les jours de pluie qui brouille la surface de l'eau et complique le comptage, et les jours suivants les épisodes pluvieux importants qui peuvent entraîner une mise en suspension de particules trop importantes, là aussi défavorable à un comptage optimal.

– *Nombre de campagne de relevés*

Chaque année, les placettes sont prospectées trois fois durant la saison de reproduction de l'espèce. L'optimum de détection des têtards court depuis avril pour les secteurs de basse altitude jusqu'à juillet pour les secteurs les plus hauts. L'idéal est donc de réaliser le 1^{er} comptage fin avril / début mai, le 2^{ème} entre mi-mai et début juin, le 3^{ème} entre mi-juin et début juillet.

– *Fiche de relevés*

Deux fiches de renseignements doivent être remplies au total (Annexe 53):

– La première fiche "Données de présence & Covariables d'échantillonnage" renseigne, pour chaque placette et chaque passage, les dénombrements concernant l'espèce ainsi que les variables qui diffèrent entre chaque passage (température, hauteur d'eau, etc.).



- La deuxième fiche "Description de la placette" permet un descriptif précis de chaque placette. Ces variables sont fixes durant les différents passages (ex. : altitude).

Les variables d'échantillonnage relevées sont les suivantes :

1- Météo

- T° 7 jours précédents : somme de la T° (°C) max des 7 jours précédents le jour de relevé (cf www.meteo64.org -> Tableau horaire -> Pau)
https://public.meteofrance.com/public/donnees_gratuites?DONNEES_GRATUITES_PORTLET.pat_h=donneesgratuitesbcm
- T° eau : au fond de la vasque la plus profonde.
- Nébulosité : la couverture nuageuse doit être indiquée selon 5 coefficients ($1 \leq 20\%$; $20\% < 2 \leq 40\%$; $40\% < 3 \leq 60\%$; $60\% < 4 \leq 80\%$; $5 > 80\%$).
- Pluvio. : non / crachin / pluie faible / pluie soutenue / déluge
- Pluviométrie 7 jours précédents : somme des mm tombés durant les 7 derniers jours
https://public.meteofrance.com/public/donnees_gratuites?DONNEES_GRATUITES_PORTLET.pat_h=donneesgratuitesbcm
- Profondeur max. : en cm
- Turbidité max. : plonger à la verticale un disque blanc de 10 cm de diamètre au bout d'un manche droit et mesurer la distance à laquelle le disque n'est plus visible. Noter "> à xx cm" en cas de profondeur insuffisante ou de turbidité trop faible.
- Débit : calculer la vitesse du cours d'eau avec un petit élément flottant (type balle de ping-pong) sur une section donnée. Etablir une moyenne (en m/s) sur 3 passages. Puis estimer la surface moyenne (largeur x profondeur) de la section traversée.
- Le débit Q suit la formule suivante : $Q \text{ (m}^3\text{/s)} = V \text{ (m}^2\text{/s)} \times S \text{ (m}^2\text{)}$.

2- Contact Grenouille des Pyrénées

- Nombre de têtards : dénombrer précisément le nombre de têtards, sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre de groupes : estimer le nombre de vasques distinctes avec nombre de têtards de Grenouille des Pyrénées ≥ 2 .
- Nombre d'adultes : nombre d'adultes observés sans recherche spécifique.
- Nombre de pontes : Nombre de pontes observées sans recherche spécifique.

3- Contact autres faunes

- Nombre adultes de *Lissotriton helveticus* : dénombrer précisément le nombre d'adultes de Triton palmé, visibles sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre adultes de *Calotriton asper* : dénombrer précisément le nombre d'adultes de Calotriton des Pyrénées, visibles sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre de larves de *Calotriton asper* : dénombrer précisément le nombre de larves de Calotriton des Pyrénées (attention à la confusion avec les larves de *Salamandra salamandra*), sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre de larves de *Salamandra salamandra* : dénombrer précisément le nombre de larves de Calotriton des Pyrénées (attention à la confusion avec les larves de *Calotriton asper*), sans remuer l'eau ni retourner les pierres.



- Nombre de têtards de *Alytes obstetricans* : dénombrer précisément le nombre de têtards d'Alyte accoucheur, sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre de têtards de *Bufo bufo* : dénombrer précisément le nombre de têtards de Crapaud commun, sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre de *Pacifastacus leniusculus* : dénombrer précisément le nombre d'Ecrevisse signal, sans remuer l'eau ni retourner les pierres.
- Nombre de *Salmo trutta* : noter l'observation de truites.
- Nombre de *Natrix maura* : noter l'observation de Couleuvre vipérine.

4- Description de la placette

41- Description générale

- Altitude : cf. GPS
- Largeurs, dénivelé : estimations au décimètre
- Exposition : notée S / SE / E / NE / N / NW / W / SW
- Nombre de vasques : nombre de vasques d'un diamètre supérieur à 40 cm.
- Substrat : Argile / Limon / Sable / Sable grossier – gravier – galets / Roche nue Calcaire – Karst / Roche nue Granite
- Distance source : à estimer sous SIG via Scan 25
- Présence connue de *P. leniusculus* dans le ruisseau : observation de l'espèce dans le cours d'eau (même hors tronçon).
- Hiver précédent : Caractérisation de la saison hivernale précédent la session : moyenne, minimale, maximale des températures entre le 1er novembre et le 1er mars
- Total de la pluviométrie entre le 1er novembre et le 1er mars
https://public.meteofrance.com/public/donnees_gratuites?DONNEES_GRATUITES_PORTLET.pat h=donneesgratuitesbcm

42- Description du paysage

- Paysage : cocher le type de paysage dominant correspondant
- Présence d'élevage bovin / ovin en amont : non / pâturage occasionnel / parcage

43 – Description de la végétation

- Strates de végétation : pourcentage de chaque strate visible sur la longueur du tronçon depuis le centre du ruisseau

– *Analyses et statistiques*

Les données sont analysées par modèle N-mélange, à l'aide du logiciel R et du package unmarked. Cette méthode, sur la base d'un échantillonnage répété dans le temps (nombre de passages) et dans l'espace (nombre de placettes), propose une estimation du nombre de têtards par site, en fournissant une abondance estimée et une probabilité de détection. Le détail des analyses est rapporté dans Berroneau *et al.* 2015.

• *Résultats exploratoires*

Les comptages des têtards se sont étalés entre fin avril et fin juin sur l'ensemble des sites. Pour rappel, trois passages sont nécessaires pour l'ensemble des sites.

Tab. CXVII. Dates de comptage sur l'ensemble des sites "Grenouille des Pyrénées"

	Passage 1	Passage 2	Passage 3
Esterençuby	15/05/2017	01/06/2017	15/06/2017
Lecumberry I	15/05/2017	02/06/2017	15/06/2017
Lecumberry II	02/06/2017	15/06/2017	23/06/2017
Larrau	01/06/2017	15/06/2017	23/06/2017
Aspe Ouest	30/05/2017	22/06/2017	30/06/2017
Aspe Est I	24/04/2017	31/05/2017	07/06/2017
Aspe Est II	27/04/2017	31/05/2017	07/06/2017

Depuis 2012, un indice d'abondance des têtards et son écart-type associé sont calculés pour chaque saison de reproduction. Celui-ci est alors comparable d'année en année pour chaque site. La Fig. 251 restitue ces estimations, par année et par site.

A noter : les sites "Lecumberry II" et le site "Aspe Est II" ne sont suivis que depuis cette année. Aucune reproduction n'a été observée sur le site Lecumberry II cette année. Le site Aspe Est I compte quatre placettes supplémentaires depuis l'année 2017. NA indique les années où le comptage n'a pas été mis en œuvre.

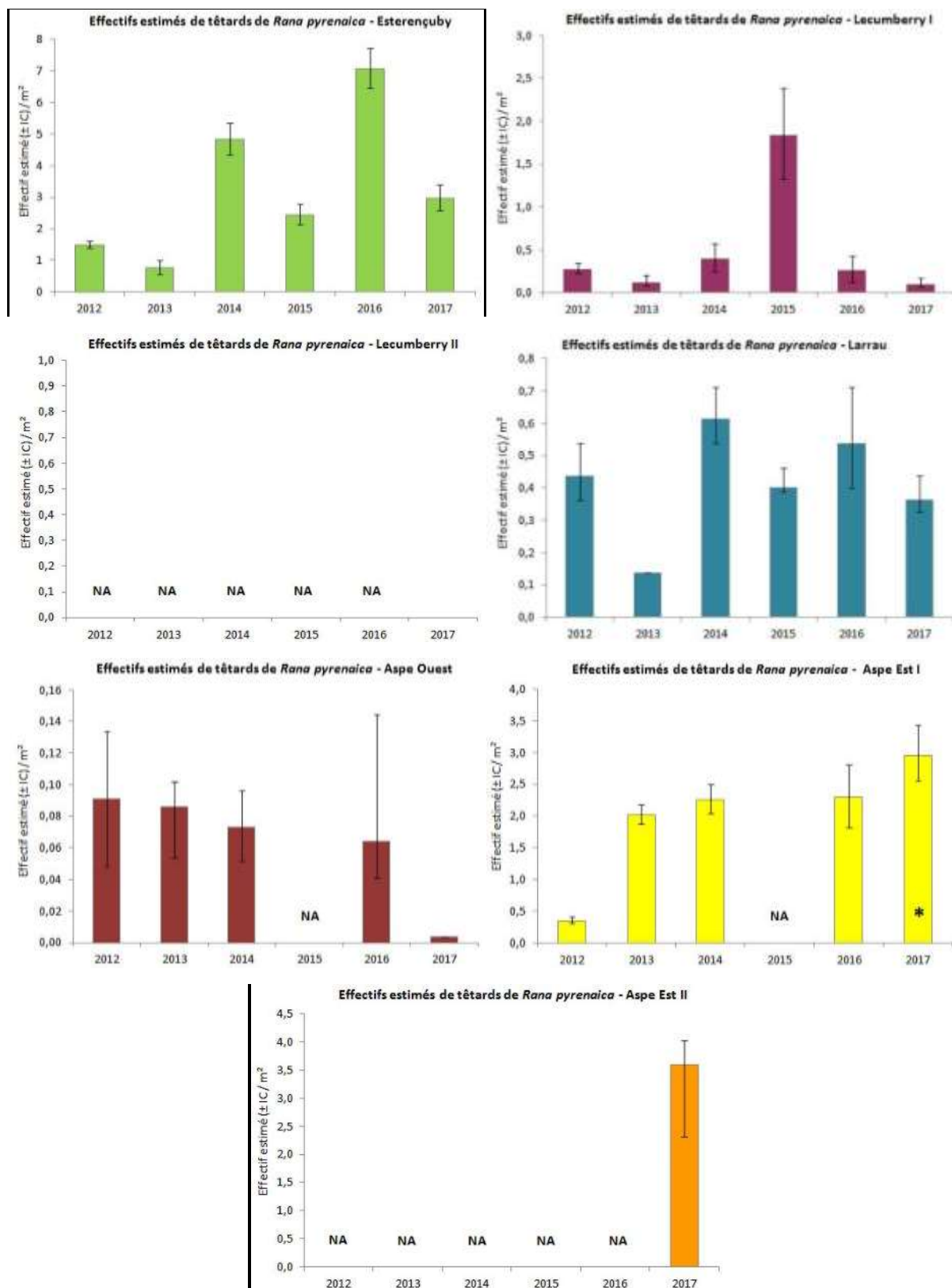


Fig. 251. Evolution des estimations de l'abondance des têtards sur les sept sites suivis, années 2012 à 2017.

- *Discussion*

Les résultats mettent en évidence une variabilité dans le temps de la réussite de la reproduction chez les têtards de *Rana pyrenaica*. Par ailleurs, ces variations annuelles ne sont pas corrélées d'un site à l'autre : à titre d'exemple, le site d'Esterençuby a présenté une abondance de têtard moyenne à faible en 2015 et forte en 2016, alors que le site voisin de Lecumberry a présenté à l'inverse une forte reproduction en 2015.

Dans l'état actuel des connaissances, les sites de présence présentent des tendances populationnelles *a priori* stables, à l'exception du site Aspe Ouest qui semble présenter une baisse constante. Les prochaines années de suivi permettront de confirmer ces premières tendances.

Par ailleurs, il convient désormais de travailler sur la mise en relation de ces résultats avec les conditions climatiques observées à l'année : température et humidité hivernales, printanières et estivales, phénomène de crues, etc. Ces analyses pourront être menées suite à la collecte des données météorologiques. C'est la deuxième étape du travail.

7.4.2 Construction de courbes de performance thermique et modélisation de la niche thermique

• Matériel et méthodes

Cette étude écophysiologique et éthologique a été réalisée sur deux localités situées sur le versant nord des Pyrénées, en vallée d'Aspe, respectivement à 560 et 430 m d'altitude (site "Aspe Ouest" (AO) et "Aspe Est I" (AE)). Sur le ruisseau du site AO, les expériences ont été réalisées sur 2 vasques séparées d'environ 200 m l'une de l'autre. La température de l'eau (T_w) de la vasque la plus en amont était plus faible que pour la première (en moyenne 1°C d'écart) et les têtards se trouvaient à un stade de développement moins avancé. Les mesures de conductivité, d'oxygène dissous et de pH réalisées à l'aide d'une sonde multiparamètre WTW sur ces 2 sites ont indiqué des valeurs similaires. La T_w des vasques du site AE était plus élevée d'environ 2°C et le stade de développement des têtards était plus avancé que sur le site AO⁷. Les expériences ont été menées lors de 13 journées s'étalant de la fin du mois d'avril à la fin du mois de juin, ce qui a permis de couvrir une large partie de la croissance des individus.

- *Les courbes de performance et d'activité comme descripteurs de la vulnérabilité et préalables à la modélisation du risque d'extinction locale*

Plusieurs décennies de recherche (HUEY ET AL., 2012 ; SINCLAIR ET AL., 2016 ; HUEY & KINGSOLVER, s. d.) décrivent ce que sont les courbes de performance thermique (Fig. 252) et leur intérêt pour caractériser la niche thermique des espèces ectothermes. Huey et al. (2012) écrivent par exemple⁸ : « Une courbe de «performance» ou de «fitness» thermique sert de descripteur pratique de la façon dont un changement de la température corporelle (T_b) influe sur la sensibilité physiologique et l'aptitude des ectothermes ». Loin d'être une approche figée, il s'agit au contraire d'un champ en pleine dynamique avec de nouveaux développements proposés, comme celui basé sur la mesure de l'activité (Fig. 253), comme alternative à la performance, proposé par Gunderson & Leal (2016). Ces deux méthodes sont ici envisagées.

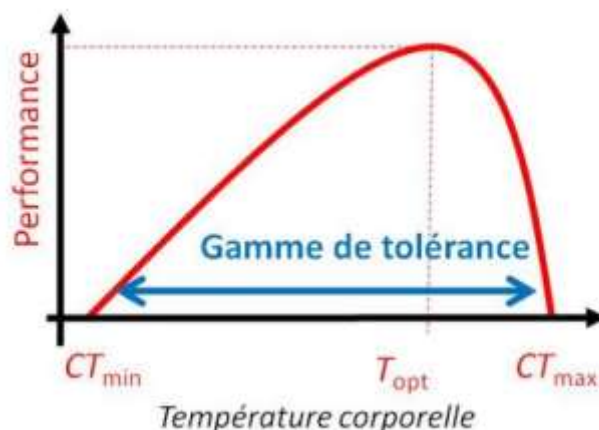


Fig. 252. Allure générale d'une courbe de performance thermique illustrant les paramètres d'intérêt : CT_{min} , CT_{max} et T_{opt} (d'après Huey et al. 2012).

⁷ Les températures de l'eau (T_w) sont suivies en continu, avec un pas de temps de 30'. Entre 1 à 3 sondes Tidbit et 1 sonde Hobo prov2 waterproof ont été installées sur chacun des sites à partir du 16/08/2017.

⁸ A **thermal 'performance' or 'fitness' curve** serves as a convenient descriptor of how a change in body temperature (T_b) influences physiological sensitivity and fitness of ectotherms

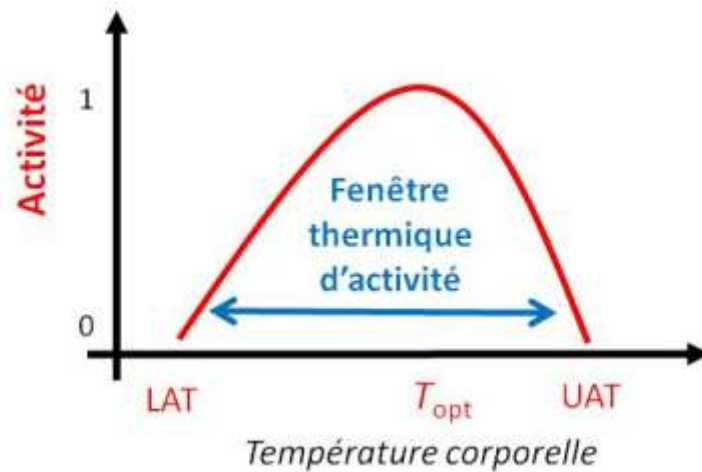


Fig. 253. Allure générale d'une courbe d'activité illustrant les paramètres d'intérêt : *LAT*, *UAT*, *T_{opt}* (d'après Gunderson & Leal 2016).

- *Construction des courbes de performance à partir des mesures de terrain*

Mesure in situ des performances de nage

Les mesures de nage des têtards ont été effectuées dans un tube en PVC (Fig. 254) inventé et construit *de novo* spécialement pour ce travail. Pour limiter les mouvements verticaux et latéraux, il a été introduit juste assez d'eau pour que l'individu soit totalement immergé. L'ouverture pratiquée sur le dessus du tube permet l'enregistrement de la nage, réalisé à l'aide d'un appareil vidéo (Olympus TG4 supportant la haute définition 1080p) fixé sur trépied.



Fig. 254. Têtard nageant dans le 'couloir de nage' inventé et construit *de novo* spécialement pour ce travail dans un tube en PVC (F. D'Amico)

Les têtards sont introduits dans le tube par l'un des coudes et le mouvement est provoqué, lorsque cela est nécessaire, par un stimulus tactile en touchant délicatement le bout de la queue, réitéré le cas échéant jusqu'à ce que le têtard ait parcouru la longueur du tube. Ce déplacement appelé «*burst swimming*» s'apparente à un «*sprint*». Pour chaque température, un échantillon expérimental a été constitué en sélectionnant au hasard un maximum de 10 têtards. Chacun de ces têtards (individu) a nagé 5 fois consécutivement ($n= 5$ répétitions par individu) avec plusieurs secondes de repos entre chaque répétition de façon à éviter une situation de nage en exhaustion. Chacun des individus n'est mobilisé que pour une seule température de nage expérimentale au cours d'une journée. Enfin, pour

ne pas modifier la température corporelle des têtards pendant l'expérience, c'est seulement à la fin de chaque série que les individus ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse Facom®, avec une précision au millimètre. La masse des individus n'a pas pu être estimée dans ces conditions de terrain.

Prise en compte des contraintes thermiques dans l'environnement naturel

Les TPC – Courbes de performance thermique – se construisent à partir de la température corporelle T_b et non de la température du milieu ambiant, ici l'eau, T_w . Il n'est cependant pas possible de mesurer la T_b des têtards qui se fait habituellement au niveau du cloaque chez les grands amphibiens. Compte tenu de la taille des têtards, et de leur grande vulnérabilité, T_w est utilisée comme proxy de T_b des têtards, ce qui est une approximation réaliste étant donné que les têtards n'ont que peu –ou pas– de capacité de thermorégulation physiologique, et que leur T_b évolue rapidement avec T_w du fait de leur petite taille.

Les sites de présence des têtards pouvant être difficilement accessibles, du matériel facilement transportable par une personne a été utilisé pour réaliser les tests de performance de nage *in situ*. Sur le terrain, par opposition aux conditions contrôlées du laboratoire⁹, il n'est pas possible de contrôler la température de l'eau et le maintien à une valeur constante de T_w est délicat lorsque les conditions météorologiques changent rapidement pendant une journée. Il est logique dans ce cas d'utiliser au maximum l'eau des sites d'étude, et ceci d'autant plus que les variations naturelles de la température de celle-ci sont importantes sur la période de développement des têtards. Une conséquence logique, et pratique, est que les têtards sont déjà acclimatés et sont directement mobilisables pour les mesures sur le terrain. Toutefois, les variations météorologiques naturelles pendant la période d'étude n'ont pas été suffisamment amples pour obtenir les températures extrêmes souhaitées (mini et maxi) dans le couloir de nage et il a fallu dans quelques cas modifier expérimentalement la température de l'eau en l'élevant ou l'abaissant de quelques degrés (en apportant de l'eau chaude ou refroidie avec des glaçons dans une bouteille isotherme). La gamme de température souhaitée pour les expériences (mini : 7 à maxi : 25°C) correspond aux températures naturellement rencontrées au cours du développement des têtards, conformément aux mesures préalablement effectuées dans des cours d'eau similaires (D'Amico, données originales). Quand une modification expérimentale de la température de l'eau a été opérée, une acclimatation des têtards a été réalisée avec un gradient de 2°C pendant 10 min. La vitesse d'acclimatation était environ 3 fois plus rapide que classiquement en laboratoire mais ce choix de gradient représentait le meilleur compromis entre tolérance physiologique des têtards, maintien efficace de la température ciblée pendant la durée des tests et fenêtre de temps nécessaire pour le travail *in situ*. La stationnarité de la température de l'eau (T_w) dans le couloir de nage était régulièrement vérifiée à l'aide d'un thermomètre laser infrarouge [FLUKE 561 IR Thermometer ; www.fluke.com].

- *Construction des courbes d'activité à partir des mesures de terrain*

Mesure de l'activité sur le terrain

Ce deuxième volet de l'étude relève d'une approche innovante décrite en 2016, dont la mise en œuvre se fait en déployant deux méthodologies proches. Comme cette méthode récente n'a pas encore perfructué dans le champ disciplinaire, et qu'elle a dû être adaptée de façon inédite pour être applicable aux têtards de batraciens, elle est décrite en détail ici. Appliquée uniquement jusqu'à ce jour sur *Anolis cristatellus*, une espèce de lézard, mais présentée comme de portée générale (GUNDERSON & LEAL, 2016),

⁹ Classiquement, en laboratoire, la réalisation des tests de performance se fait à des températures (T_w ou T_b) prises dans un ordre aléatoire. Dans ces conditions maîtrisées, les animaux peuvent être progressivement acclimatés. Dans le cas des études portant sur les têtards, ceux-ci le sont avec un rythme allant jusqu'à 4 à 5°C/h (Huey *et al.* 2012; Sinclair *et al.* 2016).

elle repose sur la caractérisation d'une vigueur d'activité, sur la base d'une mesure de budget temporel d'activité, défini lui-même comme la durée passée en dehors d'un refuge pendant un laps de temps donné. Cependant, les têtards de Grenouille des Pyrénées ne font pas partie de cette catégorie puisqu'ils ne disposent *a priori* pas de refuge au sens strict du terme. Ainsi pour cette étude, le budget temporel alloué à l'activité est défini comme la durée pendant laquelle l'individu s'implique dans un effort physique visible pendant un laps de temps donné. Les têtards ont deux types d'activité : déplacement et alimentation.

Pour mesurer la vigueur d'activité, les têtards ont été filmés *in situ* grâce à un système d'enregistrement vidéo sur trépied (Caméra AEE SD23, vidéos haute définition en 1080px et angle de vue de 175°). Ces enregistrements ont été réalisés en parallèle avec les tests de performance pour bénéficier des mêmes conditions (température, moment de la journée, paramètres météorologiques, etc) et ainsi rendre comparable les résultats. En laboratoire, les analyses vidéo pour mesurer la vigueur d'activité sont faites de deux manières :

- La première méthode repose sur un suivi individuel (dit « focal-animal sampling » (GUNDERSON & LEAL, 2016) dans lequel, toutes les 5 minutes, un individu est tiré au sort parmi les individus visibles, et, pendant cette période, la durée de l'activité (déplacement et alimentation) de l'individu sélectionné est quantifiée. Cette méthode permet d'établir la vigueur d'activité réelle moyenne de la population à une T_b donnée. En effet, les individus actifs sont des individus ayant eu un effort physique perceptible durant les 5 minutes d'observation contrairement aux inactifs qui n'ont produit aucun effort. Dans ce cas, les individus actifs et inactifs sont visibles, la vigueur d'activité mesurée de façon aléatoire dans la population correspond donc à la vigueur d'activité réelle.
- La seconde méthode consiste à mesurer la vigueur d'activité sur les individus actifs uniquement, celle-ci étant ensuite pondérée par la proportion d'individus actifs (qui peut être assimilée à une probabilité d'activité) pour obtenir la vigueur d'activité réelle. Ainsi, lorsque la vigueur d'un individu est nulle (i.e. l'individu est inactif), un autre individu est tiré choisi d'une manière aléatoire et son activité est mesurée. La probabilité d'activité est ici mesurée comme le nombre d'individus qui ont été actifs pendant ces mêmes 5 min d'enregistrement. Dans une logique de compromis, 10 individus (dont l'individu mesuré) ont été pris en compte afin de disposer d'une variabilité individuelle importante tout en permettant une charge analytique vidéo raisonnable.

Facteurs de variabilité

La taille des têtards pouvant influencer la vigueur d'activité, les valeurs minimale et maximale des tailles des individus présents dans la vasque sont estimées, soit en mesurant directement certains individus après la fin de l'enregistrement ou en se référant aux valeurs obtenues lors des tests de performance réalisés dans la même vasque. Il est important de noter que les mesures d'activité n'ont jamais été réalisées sur des individus ayant participé dans la même journée à un test de performance. Enfin, comme précédemment, T_w est utilisée comme proxy de T_b des têtards. Les têtards étant maintenus dans leur habitat, la T_b pourrait différer légèrement de la T_w en raison d'une possible thermorégulation comportementale des têtards, bien qu'elle reste limitée¹⁰. La T_w dans les vasques, mesurée au moyen d'imagerie infrarouge (Caméra FLIR C3), est homogène comme attendu du fait de la faible profondeur des vasques et du courant qui mélange constamment la colonne d'eau.

¹⁰ L'environnement boisé empêche largement le comportement d'insolation qui pourrait rendre la T_b plus importante que T_w .

– *Analyses des enregistrements vidéo*

Toutes les analyses des séquences vidéo pour l'établissement des courbes de performance thermique et de vigueur d'activité ont été faites à l'aide du logiciel¹¹ libre Tracker version 4.97 (<https://physlets.org/tracker/>). Un repère d'une longueur de 275 mm a été tracé sur le fond du tube pour permettre d'analyser les vidéos dans un espace dimensionné. Le logiciel Tracker a permis l'estimation semi-automatique ou manuelle de trois grandeurs : vitesse moyenne de déplacement en ligne droite pour parcourir la longueur du tube, vitesse maximale lors du déplacement et vitesse initiale atteinte sur la distance parcourue après le premier stimulus.

– *Analyses statistiques*

Le protocole expérimental présente une structure hiérarchique (emboîtée) avec des effets aléatoires, conduisant à une source classique de pseudoréplication. Ainsi, pour chaque température testée, à différentes dates, 10 individus ont été choisis pour subir les tests de nage, chacun d'entre eux ayant nagé à 5 reprises consécutivement ($n=5$ répétitions par individu). Autrement dit, pour chaque paire de conditions (température x date), la matrice de données présente $5 \times 10 = 50$ valeurs. Ces valeurs (mesures) ne peuvent être qualifiées de répliquats « vrais » pour les raisons suivantes: 1) elles ne sont pas indépendantes puisqu'elles sont répétées sur le même individu, 2) elles s'organisent –en partie– sous forme de série temporelle, puisque les mesures de vitesse de nage sont faites sous forme de séquence temporelle, la mesure n° 2 étant faite après la n° 1 et ainsi de suite jusqu'à la 5^{ème} mesure. La pseudoréplication est une contrainte majeure parce qu'elle ne respecte pas l'une des plus importantes conditions des analyses statistiques, à savoir l'indépendance des erreurs. Les mesures répétées sur le même individu ont typiquement des erreurs non indépendantes parce que les caractéristiques propres de l'individu se trouvent refléchies dans chacune des mesures faites sur lui, et que les mesures répétées sont temporellement corrélées les unes aux autres. Conscient des problèmes associés à la pseudoréplication (HURLBERT, 1984), il convient de parler de répétitions (mesures répétées) plutôt que de répliquats. L'un des problèmes majeurs associés au traitement de ces données est une inflation artificielle du nombre de degrés de libertés et de la significativité statistiques des tests réalisés sur ces données.

Pour analyser de façon appropriée ce type de données, il y a plusieurs possibilités: 1) réduire les mesures à une valeur moyenne pour les analyses, 2) conduire des analyses séparées pour chaque répétition et 3) choisir des analyses adaptées basées sur l'analyse des séries temporelles ou, 4) plus logiquement dans le cas présent, utiliser des modèles à effets mixtes. Ces modèles à effets mixtes sont basés sur la reconnaissance de deux types d'effets : effets fixes et effets aléatoires. En général, les effets fixes influencent seulement la moyenne de la variable réponse, tandis que les effets aléatoires influencent seulement la variance associée à la variable réponse. De plus, les effets fixes ont des niveaux de facteurs informatifs, ce que n'ont pas les effets aléatoires. Les effets aléatoires sont prépondérants dans le cas d'études basées sur l'observation et présentant une structure hiérarchique des expériences dont le design implique différentes échelles spatiales ou temporelles. En étant conscient de toutes ces limitations, un premier traitement simple des données a été envisagé pour obtenir les TPCs en utilisant un modèle linéaire classique gaussien (ANGILLETTA ET AL., 2002) et une approche simplifiée par GAMM (VICKERS ET AL., 2017).

Au final, en plus de l'estimation utile des paramètres caractéristiques recherchés (*CTmin*, *CTmax*, *LAT*, *UAT*, *Topt*, *Tab*, *CXVIII*) et de l'intervalle de confiance associé (IC) à chacun d'entre eux, les analyses

¹¹ Tracker is a free video analysis and modeling tool built on the Open Source Physics (OSP) Java framework. Tracker video modeling is a powerful way to combine videos with computer modeling.

permettent la représentation graphique dans une représentation continue sous forme de Courbe de performance thermique (TPC) et de Courbe de vigueur d'activité réelle ou effective (EAVC).

Tab. CXVIII. Signification des abréviations et sigles utilisés

Abréviations	Traduction anglaise	Traduction française
AVC	Activity Vigour Curve	Courbe de vigueur d'activité
CT	Critical thermal limits	Limites thermiques critiques
EAVC	Effective Activity Vigour Curve	Courbe de vigueur d'activité réelle
GAMM	Generalized Additive Mixed Modeling	Modèle mixte additif généralisé
LAT	Lower Activity Thresholds	Seuil inférieur d'activité
PAC	Probability of Activity Curve	Courbe de probabilité d'activité
T_b	Body Temperature	Température corporelle
TC_{max}	Critical Thermal maximum	Maximum thermique critique
TC_{min}	Critical Thermal minimum	Minimum thermique critique
T_{opt}	Optimum body Temperature	Température corporelle optimale
TPC	Thermal Performance Curve	Courbe de performance thermique
T_{pref}	Preferred body Temperature	Température corporelle préférée
T_w	Water Temperature	Température de l'eau
UAT	Upper Activity Thresholds	Seuil supérieur d'activité

- **Résultats**

- *Courbes de performance thermique (TPCs) et paramètres estimés*

La construction des courbes a été faite à partir de 141 individus testés sur une gamme de température allant de 9 à 20°C (Tab. CXIX). Les estimations faites à partir des trois types de performance envisagées (à savoir vitesse moyenne –Fig. 255, maximale et vitesse initiale) sont proches. T_{opt} varie de 13,1°C à 13,3°C selon la performance. Les estimations étant très proches pour les trois types de performances, il n'y a vraisemblablement pas de différences entre ces trois performances, mais des tests statistiques appropriés doivent encore être réalisés pour le confirmer.

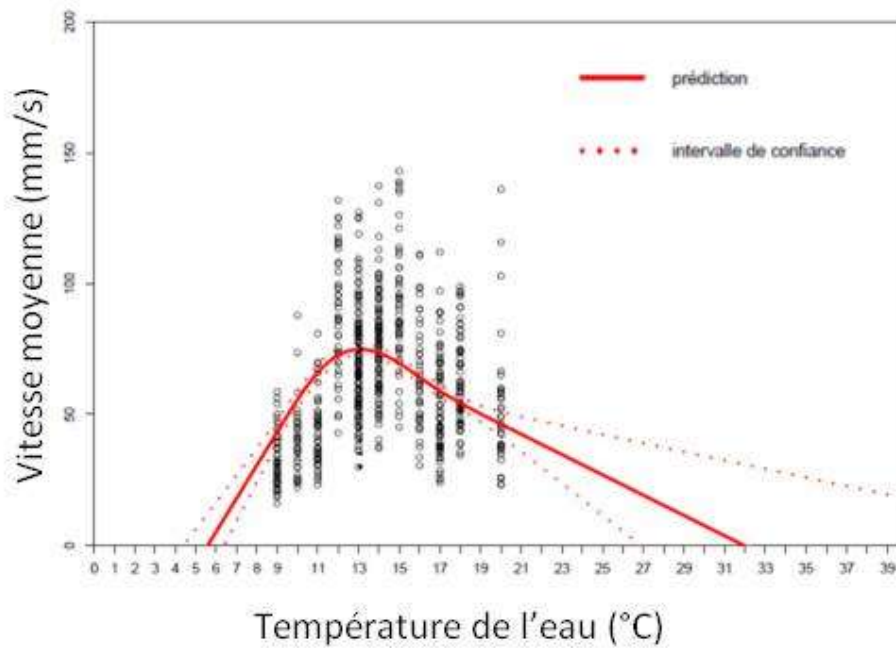


Fig. 255. Courbe de performance thermique (TPC) des têtards de grenouille des Pyrénées obtenue à partir des mesures de vitesse moyenne.

Tab. CXIX. Valeurs estimées de T_{opt} , CT_{min} et CT_{max} pour les têtards de Grenouille des Pyrénées pour les 3 types de performance testées: vitesse moyenne, vitesse maximale (B) et vitesse initiale.

Variable dépendante	T_{opt} [I.C.]	CT_{min} [I.C.]	CT_{max} [I.C.]
(performance)			
Vitesse moyenne	13.1 [11.9 - 14.3]	5.5 [4.4 - 6.4]	31.9 [26.8- >40]
Vitesse maximale	13.1 [11.9 - 14.3]	3.8 [2.0 - 5.0]	41.2 [31.8->40]
Vitesse initiale	13.3 [12.2 - 14.4]	4.5 [3.0 - 5.6]	39.2 [30.6->40]

- *Courbes de vigueur d'activité (EAVCs) et paramètres estimés*

Pour la construction des EAVC (Fig. 256), 283 individus ont été observés (soit environ 24h d'observation focale) sur une gamme de température allant de 10 à 20°C. La probabilité va donc très peu modifier T_{opt} mais elle va réduire de plus en plus la vigueur d'activité au fur et à mesure que la température s'éloigne de T_{opt} . La conséquence possible est une réduction de la fenêtre thermique d'activité. T_{opt} , LAT et UAT étant compris dans la gamme de température testée, leurs estimations sont *a priori* plus précises que pour les caractéristiques des TPC (Tab. CXX). Avec cette approche, T_{opt} est égale à 14,2 °C. Les deux méthodes fournissent des vigueurs d'activité réelle identiques.

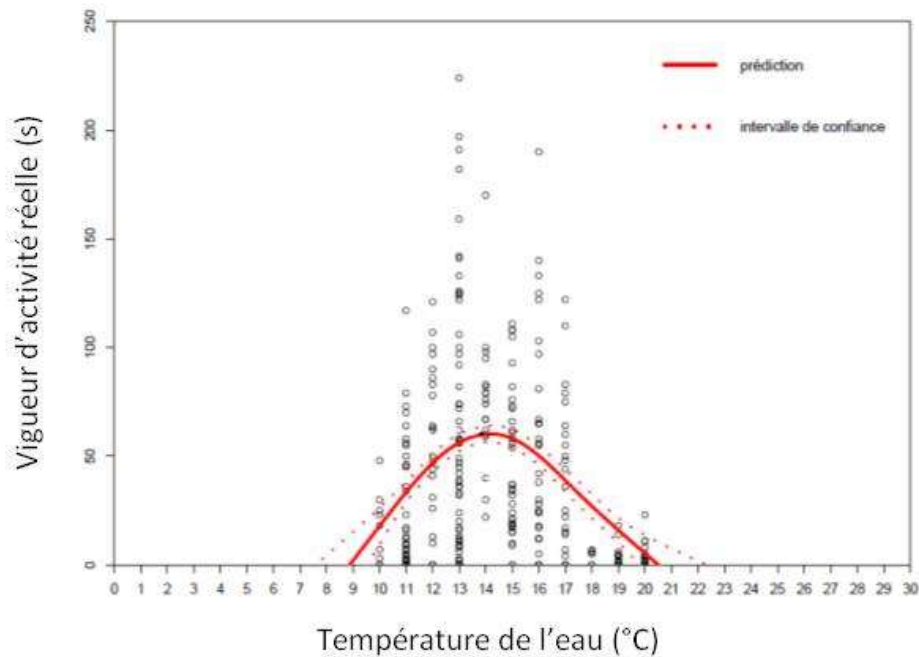


Fig. 256. Courbe de vigueur d'activité (EAVC) des têtards de grenouille des Pyrénées.

Tab. CXX. Valeurs estimées de T_{opt} , LAT et UAT pour les têtards de Grenouille des Pyrénées.

LAT [I.C.]	T_{opt} [I.C.]	UAT [I.C.]
8.9 °C [7.6 – 9.6]	14.2 °C [13.0 – 15.3]	20.5 °C [19.7 – 22.2]

– *Récapitulatif: la sensibilité thermique révélée par les TPCs et les EAVCs*

La première approche (Fig. 255) indique une T_{opt} de 13,1 °C et une gamme de tolérance de 26,4 à 37,4 °C (selon la performance testée) tandis que la deuxième approche (Fig. 256) fournit une T_{opt} de 14,2 °C et une fenêtre thermique de 11,6 °C. La plus petite fenêtre thermique obtenue à partir de l'EAVC contraste avec la plus grande gamme de tolérance thermique révélée par les TPCs. Par ailleurs, l'écart de 1 °C dans ces estimations de T_{opt} s'explique simplement par le fait que les organismes ne se livrent pas à des activités sur toute la gamme de température qu'ils peuvent tolérer (HUEY *et al.*, 2012) et que les deux approches ne mesurent pas exactement les mêmes phénomènes. Des deux approches, seule la deuxième correspond à une mesure de l'activité volontaire, plus révélatrice de la réalité biologique de terrain.

• *Discussion*

Cette étude basée sur deux approches complémentaires, l'une éprouvée basée sur les TPCs (HUEY *et al.*, 2012), l'autre innovante construite sur les EAVCs (GUNDERSON & LEAL, 2016), fournit pour la première fois les descripteurs essentiels de vulnérabilité thermique des têtards de Grenouille des Pyrénées. La fragilité de la Grenouille des Pyrénées est la raison majeure qui a prévalu pour développer ces deux principes sur le terrain, ce qui constitue une prouesse rarement réalisée (B. Sinervo et D. Miles, *com. pers.*) : la grande majorité des études dans ce domaine est faite dans les conditions contrôlées et simples du laboratoire.

– *L'apport de l'approche innovante basée sur la caractérisation de la vigueur d'activité*

D'un point de vue théorique, les TPC et les EAVC mesurent toutes les deux une intensité de l'effort physique, appelé performance pour les TPC et vigueur d'activité pour les EAVC. Cependant, en plus des mesures de la sensibilité physiologique à la température, les EAVC mesurent aussi la sensibilité thermique comportementale par l'intermédiaire de la probabilité d'activité. Les valeurs estimées de T_{opt} diffèrent certes de 1°C mais les intervalles de confiance se chevauchent. La principale différence s'observe au niveau de la gamme de tolérance qui paraît être presque trois fois plus importante que la fenêtre thermique d'activité. Cette différence a aussi été mise en évidence dans l'étude de Gunderson & Leal (2016). Cet écart est justifié par une différence fondamentale dans la mesure de l'effort physique entre ces deux principes : les TPC mesurent une activité forcée tandis que les EAVC analysent une activité volontaire. Par ailleurs, les TPC mesurent la locomotion alors que la majorité du temps-budget d'activité est allouée à l'alimentation. Il convient de rappeler également qu'il est inexact de supposer que les organismes se livreront à des activités sur toute la gamme de température qu'ils peuvent tolérer (SINCLAIR ET AL., 2016).

– *Une espèce généraliste d'un point de vue thermique?*

L'hypothèse connue sous sa terminologie d'origine¹², l'hypothèse dite « a jack-of-all-temperatures is a master of none », prédit qu'une espèce spécialiste d'un point de vue thermique va avoir de meilleures performances sur une largeur de performance faible par rapport à une espèce généraliste qui va montrer des performances moyennes dans une largeur de performance plus importante (ANGILLETTA ET AL., 2002). A défaut de disposer d'éléments de comparaison, les TPC obtenues pourraient en première analyse indiquer que les têtards de *Rana pyrenaica* possèdent des aptitudes de généralistes avec une largeur de performance très importante au vue de la gamme de température du milieu (Fig. 256 et Tab. CXIX). Ces résultats sont cohérents, puisque ces organismes disposent de peu de possibilité de thermorégulation comportementale (thermoconformité) et que leur habitat thermique est très variable : il leur est donc indispensable d'avoir un niveau de performance important sur une large gamme de température. Cette conclusion ne repose que sur l'analyse des TPCs, et n'est qu'une hypothèse à ce stade qui doit être étayée et confrontée avec les informations tirées des EAVCs, dans un corpus théorique encore manquant.

– *Vers des analyses statistiques plus poussées*

Les premières analyses effectuées n'échappent pas aux limites inhérentes connues pour ces approches. A titre d'exemple, en comparant AVC et PAC nécessaires à l'établissement des EAVCs (résultats non développés ici), il est facile de constater que les seuils d'activité (LAT et UAT) sont plus importants pour la probabilité d'activité et conduisent à une fenêtre thermique d'activité plus grande. Ce résultat pourrait être expliqué par l'utilisation d'un modèle statistique différent pour la

¹² Il n'existe pas de traduction française admise.

construction de la PAC (modèle linéaire de type polynôme du second degré) qui, contrairement au GAMM, permet uniquement de prendre en compte la température de l'eau. Les GAMMs, compte tenu de la flexibilité qu'offrent ces approches, sont prometteuses pour la détermination des fenêtres thermiques. Une étude statistique plus poussée, à conduire ultérieurement, permettra d'inclure des facteurs supplémentaires dans les modèles (par exemple : l'heure de la journée, la taille des têtards) pour obtenir une description plus complète des PACs. Autre illustration, lors de la sélection de modèles, la taille des têtards s'est révélée être une composante importante qui influencerait la vitesse de locomotion. Cependant, le développement des têtards est particulier : quelques temps avant l'apparition des pattes, la taille des têtards commence à diminuer. Ce phénomène est mis en évidence sur la courbe de croissance des têtards étudiés. L'absence de données concernant le stade de développement des têtards constitue une limite à l'étude. En effet, en raison de la métamorphose, des individus de taille identique mais ayant un stade de développement différent, pourraient avoir des performances de nage légèrement différentes.

Compte tenu du gros investissement qu'ont représenté les mesures sur le terrain et le travail d'exploitation des données vidéo au labo (près de 80% de temps de travail), le traitement par des modèles à effets mixtes n'a pas pu être effectué dans toutes ses dimensions, en modélisant les différentes sources d'effets possibles et leurs combinaisons, et en intégrant la dépendance des données. En effet, et c'est un point important, aucun individu n'étant marqué, la probabilité de mobiliser un même têtard pour plusieurs mesures séparées (lors des différentes journées de terrain) n'est pas nulle ; ceci peut être considéré comme un défi méthodologique à relever et dont les solutions seront de portée générale, en dépassant le cadre de cette étude. Ces développements nécessaires devront faire l'objet d'un travail statistique dédié ultérieurement au LMAP¹³.

– *Perspectives*

Avec ces résultats, les descripteurs essentiels de la niche et de la sensibilité thermiques des têtards de cette espèce sont désormais disponibles. La méthode de « substitution du temps par l'espace », qui consiste à utiliser les phénomènes spatiaux contemporains pour comprendre et modéliser des processus temporels futurs ou passés qui ne sont pas directement observables (BLOIS *et al.*, 2013), permettra de modéliser la vulnérabilité différentielle des différents noyaux populationnels sur le versant français de l'aire actuelle et connue de répartition. Les noyaux populationnels situés autour d'Iraty, 400 m plus haut en altitude que les populations étudiées dans la vallée d'Aspe, sont selon toute évidence caractérisés par des contraintes thermiques différentes : avec une perte moyenne de 0,5°C tous les 100 m d'altitude, la différence théorique entre les deux localités devrait être d'environ 2°C. Il peut donc s'avérer intéressant de comparer les résultats des populations situées à ces deux altitudes pour comprendre les effets d'une différence de 2°C (écart qui rappelons-le est la hausse maximale envisagée dans le cadre de l'accord de Paris lors de la COP21) sur la sensibilité thermique de l'espèce et caractériser un risque différentiel d'extinction.

Il reste aussi à étudier la sensibilité thermique du stade adulte. Compte tenu de la taille réduite de la population (cf BERRONEAU, 2014a), et de la fragilité de celle-ci, il n'est pas envisageable de mettre en place les mêmes expériences que pour les têtards. L'idée est de développer le cadre théorique de Gunderson & Leal (2016) en construisant des EAVCs directement à partir de données de comptage des adultes réalisés dans le cadre du programme les sentinelles du climat, en combinant de façon innovante la dimension thermique et les données de comptage pour dériver des EAVCs inédites.

¹³ Ceci pourrait faire l'objet du travail d'un post-doctorant spécialisé en statistiques.