



Gestion forestière et dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*): synthèse bibliographique et mesures de conservation

Hugo Cayuela, Eric Bonnaire, Julian Pichenot, Aurélien Besnard

► To cite this version:

Hugo Cayuela, Eric Bonnaire, Julian Pichenot, Aurélien Besnard. Gestion forestière et dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*): synthèse bibliographique et mesures de conservation: Forest management and population dynamics of the Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*): bibliographic review and conservation measures. Bulletin de la Société Herpétologique de France, 2021, 178, pp.38-56. 10.48716/bullshf.178-3 . hal-04049380

HAL Id: hal-04049380

<https://hal.science/hal-04049380>

Submitted on 28 Mar 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Gestion forestière et dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) : synthèse bibliographique et mesures de conservation

Forest management and population dynamics of the Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*): bibliographic review and conservation measures.

Hugo CAYUELA⁽¹⁾, Eric BONNAIRE⁽²⁾, Julian PICHENOT⁽³⁾ et Aurélien BESNARD⁽⁴⁾

⁽¹⁾ UMR 5023 LEHNA, Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, 69100 Villeurbanne, France.

⁽²⁾ Office National des Forêts (ONF), agence de Meurthe-et-Moselle, 54052 Nancy, France.

⁽³⁾ CERFE, Centre de Recherche et Formation en Eco-éthologie, 08240 Boulton-aux-Bois, France.

⁽⁴⁾ CNRS, PSL Research University, EPHE, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France.

Auteur correspondant : Hugo CAYUELA - hugo.cayuela51@gmail.com

Résumé – Durant le 20^{ème} siècle, les populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) ont subi un net déclin en Europe de l'Ouest, et en France tout particulièrement. Les causes de cette régression sont possiblement multiples, incluant la perte et la fragmentation d'habitat, ainsi que les changements climatiques. De nos jours, les forêts de production de bois abritent les plus grandes populations de Sonneurs à ventre jaune du territoire. La conservation de cette espèce apparaît donc étroitement dépendante des pratiques de gestion forestière. Depuis une dizaine d'années, l'intensification de l'exploitation forestière favorise l'élimination de plus en plus systématique des ornières, lesquelles constituent l'habitat de reproduction préférentiel du Sonneur à ventre jaune en forêt de production. L'empierrement des chemins forestiers et des places de dépôt de bois, ainsi qu'une tendance au comblement rapide des ornières après l'exploitation des parcelles, constituent des causes potentielles de déclin pour cette espèce. Dans cet article, nous effectuons une synthèse des travaux s'intéressant aux impacts des pratiques de gestion forestière sur la dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune en France. Nous débutons par une analyse de démographie comparée entre les populations d'environnements rivulaires et celles de forêts de production. Après avoir mis en évidence les particularités démographiques des populations forestières, nous rapportons les effets de l'empierrement et du goudronnage des chemins forestiers sur la dispersion. Puis, nous documentons l'effet de la destruction des patches d'ornières sur la survie des adultes et la viabilité à long terme des populations. Sur la base des faits scientifiques rassemblés dans cette synthèse, il résulte que ces pratiques de gestion font courir un risque majeur pour la viabilité des populations en forêt. Nous proposons une série de préconisations de gestion visant à assurer une meilleure adéquation entre les travaux forestiers et la conservation du Sonneur à ventre jaune dans les forêts de production françaises.

Mots-clés : gestion forestière, ornière, viabilité des populations, amphibiens, *Bombina variegata*.

Summary – During the 20th century, yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) populations suffered from a strong decline in western Europe, especially in France. The causes of this decline are potentially multiple, including habitat loss and fragmentation, and climate change. To date, production forests host the largest yellow-bellied toad populations in France. Conservation of this species is thus tightly linked to forest management practices. During the last decade, intensification of forest harvesting led to the increasing systematic removal of ruts, the preferential breeding habitat of yellow-bellied toad in production forests. Enstonement of forest paths and timber storage areas, and the rapid filling of ruts after forest harvesting, are potential causes of decline for this species. Here, we synthesize the results of papers focusing on the impact of forest management practices on yellow-bellied toad population dynamics. We started our review paper with a comparative demographic analysis between populations from riverine habitat and production forest. After highlighting the demographic characteristics of forest populations, we documented the influence of path enstonement and road pavement on yellow-bellied toad dispersal. We also reported the effect of rut patch destruction on adult survival and long-term population viability. In the light of scientific evidences gathered in our synthesis, we concluded that these forest management practices pose a major threat for forest populations viability and persistence. We proposed a set of management practices aimed at better alignment of forestry activities and yellow-bellied toad conservation in French production forests.

Key-words: forest management, rut, population viability, amphibians, *Bombina variegata*.

INTRODUCTION

Le déclin des populations d'amphibiens constitue un phénomène global (Alford *et al.* 2001, Stuart *et al.* 2004, Beebee & Griffiths 2005). Cette tendance affecte aussi l'Europe de l'Ouest où des espèces dites « communes » ont subi un net déclin de leurs populations ces cent dernières années (Petrovan & Schmidt 2016). Le Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) n'échappe pas à ce phénomène. Les populations de cette espèce, considérée comme extrêmement commune au 19^{ème} siècle, ont subi une forte régression au cours du siècle suivant, en particulier dans la partie occidentale de son aire de répartition (Massemmin & Cheylan 2001, Lescure *et al.* 2011). En France, l'espèce a ainsi disparu de plusieurs départements du sud, du nord et de l'ouest du pays (Lescure *et al.* 2011). De récentes études ont identifié des facteurs susceptibles d'être impliqués dans ce déclin (Hartel *et al.* 2010, Hartel & von Wehrden 2013, Cayuela *et al.* 2015a). Des phénomènes climatiques tels que des sécheresses et des crues extrêmes affectent négativement certains paramètres démographiques et peuvent avoir des effets délétères sur la viabilité des populations (Cayuela *et al.* 2014, 2015b, 2016a). De plus, la perte d'habitat et la fragmentation paysagère causées par l'urbanisation et l'intensification de l'agriculture semblent avoir fortement contribué au déclin de cette espèce (Pichenot 2008, Hartel *et al.* 2010, Hartel & von Wehrden 2013, Cayuela *et al.* 2015a). Cette situation alarmante a justifié la protection du Sonneur à ventre jaune aux niveaux européen (Annexe II de la Convention de Bern, Annexes II et IV de la Directive 92/43/CEE « Habitat, Faune, Flore ») et national, et son statut d'espèce « vulnérable » dans la liste rouge des amphibiens de France métropolitaine.

Malgré ce déclin généralisé, les populations de Sonneurs à ventre jaune semblent avoir bénéficié du développement de certaines activités humaines (e.g., exploitation forestière et extraction de granulats; voir Pichenot 2008, Buschmann *et al.* 2013). Ce phénomène a été particulièrement marqué dans les forêts de production qui hébergent actuellement les plus vastes populations de l'hexagone – en forêt domaniale de Verdun par exemple, plus de 15000 individus ont été identifiés et suivis entre 2008 et 2018 (Eric Bonnaire, données non publiées). Durant le siècle dernier, la mécanisation importante des travaux forestiers a conduit à la création massive de petites zones humides (des ornières principalement) qui se sont avérées constituer d'excellents sites de reproduction pour cette espèce

(Pichenot 2008, Cayuela *et al.* 2015a). Bien que nous disposions d'aucune donnée démographique antérieure à 1990, il semblerait que les populations qui préexistaient dans d'anciennes forêts exploitées (e.g., forêts domaniales de Chaux, de Parroy, et de Haguenau) ou dans des environnements agricoles extensifs avant leur transformation récente en forêt d'exploitation (e.g., forêts domaniales de Verdun et du Morthomme) aient vu leur taille s'accroître du fait de la prolifération des ornières. En parallèle, la sylviculture a vraisemblablement conduit à la disparition progressive des sites de reproduction originels (e.g., chablis inondés, dépressions en eau dans des zones de régénération naturelle) du fait de l'artificialisation des forêts et de l'altération de leur régime de perturbations naturelles (par les tempêtes, les incendies, et les pathogènes des arbres notamment). De façon générale, la gestion forestière de la seconde moitié du 20^{ème} siècle semble avoir eu un effet positif sur les populations de Sonneurs à ventre jaune en augmentant la quantité de sites de reproduction disponibles et a probablement freiné le déclin de l'espèce amorcé à la fin du 19^{ème} siècle dans un certain nombre de régions (Massemmin & Cheylan 2001, Lescure *et al.* 2011).

Depuis une dizaine d'années cependant, l'intensification de l'exploitation des forêts a occasionné de profonds changements dans les pratiques de gestion forestière, parmi lesquelles l'élimination de plus en plus systématique des ornières. D'une part, l'empierrement des chemins forestiers et des places de dépôt de bois s'est considérablement développé, réduisant ainsi le potentiel de création d'ornières et augmentant le risque de fragmentation paysagère pour ces populations. D'autre part, les exploitants de bois ont pour obligation de combler les ornières qu'ils créent durant l'exploitation d'une parcelle, diminuant encore la quantité d'ornières produites et laissées disponibles. De façon générale, cette politique de suppression des ornières est justifiée par la nécessité d'entretien et/ou d'amélioration des voies d'extraction de bois. Cependant, les menaces qu'elles font peser sur le Sonneur à ventre jaune et son habitat de reproduction (tous deux protégés par la Directive 92/43/CEE et par l'arrêté du 19 novembre 2007 fixant la liste des amphibiens et des reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection) confronte les gestionnaires forestiers à un dilemme. En effet, l'élimination planifiée et progressive des ornières devrait avoir un impact négatif fort sur la viabilité des populations de Sonneurs à ventre jaune, et à terme conduire à des extinctions locales, y compris dans

des massifs forestiers bénéficiant d'un haut statut de protection (e.g., sites Natura 2000). Si des déclin de populations ont été ponctuellement constatés et attribués à ces pratiques, nous ne disposons pas de données quantifiant ce phénomène jusqu'à récemment. Ces dernières années, une série d'études a mis en évidence les effets délétères de l'élimination des ornières sur la dynamique des populations et la distribution du Sonneur à ventre jaune dans différentes forêts domaniales de l'est de la France (Cayuela *et al.* 2015, 2018, 2019b).

Dans cet article, nous effectuons une synthèse de ces travaux. Afin de définir avec précision le cadre conceptuel dans lequel s'intègrent ces études, nous commencerons par faire un bref rappel des processus démographiques impliqués dans la dynamique des populations d'amphibiens. Ensuite, nous détaillerons comment les activités forestières, au travers d'une augmentation de l'imprévisibilité spatiotemporelle des sites de reproduction, influencent la démographie des populations de Sonneurs à ventre jaune. Pour ce faire, nous nous appuierons sur les résultats de différentes études établissant une comparaison entre les traits démographiques des populations d'environnements rivulaires (sans exploitation forestière) et ceux des populations des forêts de production. Ensuite, nous documenterons les effets du comblement des ornières, ainsi que de l'empierrement et du goudronnage des chemins forestiers et des places de dépôt, sur la démographie et la viabilité à long terme des populations de cette espèce. Enfin, nous formulerons une série de préconisations de gestion visant à améliorer l'adéquation entre les activités de foresterie et la conservation du Sonneur à ventre jaune dans les forêts de production.

Dynamiques des populations d'amphibiens spatialement structurées

Les amphibiens présentent généralement des populations dites « spatialement structurées » (Marsh & Trenham 2001, Smith & Green 2005). Ce terme générique (Thomas & Kunin 1999) inclut tous les modèles populationnels classiquement considérés dans le cadre d'étude des « métapopulations » (Hanski & Gaggiotti 2004, Gilpin 2012), tels que les métapopulations « vraies » (de type « Levins »), les populations dites morcelées (ou « patchy »), les systèmes « continent-île » et les systèmes « source-puits ». Ces populations spatialement structurées sont composées de différentes sous-populations occupant des patchs de reproduction (groupes d'ornières ou de mares cupulaires rocheuses dans

le cas du Sonneur à ventre jaune) connectés entre eux par des flux d'individus dispersants (Perret *et al.* 2003, Safner *et al.* 2011, Green & Bailey 2015, Barrile *et al.* 2021). La dynamique de ces sous-populations est gouvernée par des processus démographiques intrinsèques (mortalité et natalité) et extrinsèques (émigration et immigration résultant de la dispersion) aux patchs. Ces processus affectent le taux d'accroissement démographique des sous-populations et déterminent la dynamique de colonisation-extinction des patchs (Thomas & Kunin 1999). Les caractéristiques environnementales des patchs affectent les taux de mortalité et de natalité, ainsi que les taux d'émigration et immigration. En affectant la « transience » (i.e., mouvements des individus dans la matrice paysagère ; voir Clobert *et al.* 2009), la composition et la configuration des paysages déterminent la connectivité fonctionnelle et le degré d'interdépendance démographique des sous-populations (Baguette *et al.* 2013).

Démographie comparée des populations d'environnements rivulaires et de forêts de production

Prévisibilité spatiale et temporelle des patchs de reproduction

Une série d'études a récemment procédé à une analyse de démographie comparée entre les populations d'habitats rivulaires et celles de forêts de production (Cayuela 2016b, 2016c). Dans les habitats rivulaires, le Sonneur à ventre jaune se reproduit dans des patchs de mares cupulaires rocheuses (Cayuela *et al.* 2011, 2013) résultant de processus érosifs à long terme (Fig.1). Les taux annuels d'apparition et de disparition des patchs y sont nuls. Le nombre et la localisation des patchs présentent de ce fait un fort degré de prévisibilité interannuel. Dans les forêts de production, l'espèce se reproduit dans des patchs de pièces d'eau (ornières dans la majorité de cas) résultant des travaux d'extraction, de transport et de stockage du bois (Fig.1). Le comblement progressif de ces sites par atterrissement naturel ou leur destruction par les forestiers conduisent à une forte dynamique de disparition/création des patchs, dont le degré de prévisibilité interannuel est faible. Par exemple, en forêt domaniale de la Croix-au-Bois durant la période 2006-2008, 20 à 50% des patchs présents chaque année étaient nouveaux, tandis que le taux de disparition annuel fluctuait entre 5 à 17% (Cayuela *et al.* 2016c). En forêt domaniale de Verdun, entre

2012 et 2014, le taux de création annuel variait de 24 à 25% tandis que le taux de disparition fluctuait entre 9 et 21% (Cayuela *et al.* 2016c).

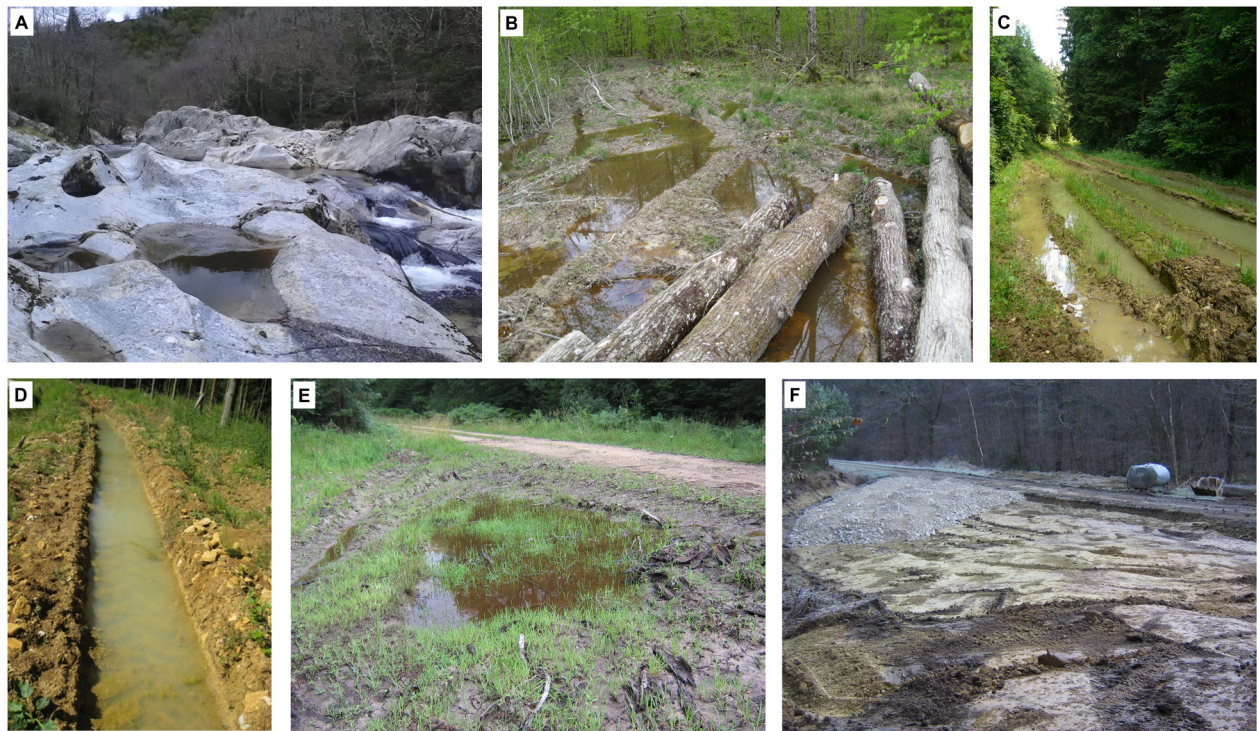


Figure 1 – Patches de reproduction du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) dans un environnement rivulaire (A ; photo prise en Ardèche, 07) et en forêt d'exploitation [B-D ; photos prises en forêts domaniales de Verdun (Meuse, 55) et de Darney (Vosges, 88)]. Les photos E et F montrent la destruction d'un patch de reproduction en forêt domaniale de la Croix-au-Bois (Ardennes, 08). Le patch a été utilisé par l'espèce entre 2000 et 2006 (photo E) et a été détruit durant l'hiver 2006-2007 lors de l'empierrement d'une place de dépôt de bois (photo F). Les photos C et D correspondent à des ornières et les photos B et E à des « ornières-mares » utilisées par le Sonneur à ventre jaune pour sa reproduction. Photos : Hugo Cayuela, Ludivine Quay, Eric Bonnaire, et Julian Pichenot.

Figure 1 – Breeding patches of the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) in a riverine environment (A; picture taken in Ardèche, 07) and in harvested woodland [B-D; pictures taken in the domanial forests of Verdun (Meuse, 55) and Darney (Vosges, 88)]. Pictures E and F show the destruction of a breeding patch in the domanial forest of La Croix-au-Bois (Ardennes, 08). The patch has been occupied by the species between 2000 and 2006 (picture E) and has been destroyed during the winter 2006-2007 when the timber landing area was paved (picture F). Pictures C and D correspond to ruts, and pictures B and E to "rut-ponds" used by yellow-bellied toads for breeding. Pictures: Hugo Cayuela, Ludivine Quay, Eric Bonnaire, and Julian Pichenot.

Prévisibilité des patches de reproduction et processus de mortalité-natalité

Deux études ont examiné comment les différences de prévisibilité des patches affectent les processus de natalité et de mortalité (Cayuela *et al.* 2016b, Cayuela *et al.* 2020a). Les analyses démographiques ont montré que la survie annuelle avant et après la maturité sexuelle est plus faible dans les forêts de production que dans les habitats rivulaires (Fig. 2A) ; ce patron apparaît généralisé à l'ensemble des habitats « naturels » (ruisseaux intermittents, zones de source) où les taux de survie sont systématiquement supérieurs (voir les populations

du Champsaur, Astruc *et al.* 2014 ; et celles de *B. variegata* pachypus en Ligurie et en Italie centrale, Angelini *et al.* 2018) à ceux estimés en forêt de production. Le temps de vie reproductif varie de 2,4 à 3,6 ans dans les populations forestières contre 7,3 à 11,5 ans dans les populations rivulaires. La diminution de la durée de vie s'accompagne aussi d'une sénescence actuarielle (i.e., l'augmentation de la mortalité avec l'âge) plus forte et plus précoce dans les populations forestières que dans les populations rivulaires (Figure 2B-E). Par ailleurs, la fécondité réalisée (i.e., le nombre de juvéniles produits par femelle et par an) est plus élevée dans les forêts de production que dans les habitats rivulaires. De façon générale, ces résultats suggèrent qu'une mortalité accrue est compensée par une augmentation de la

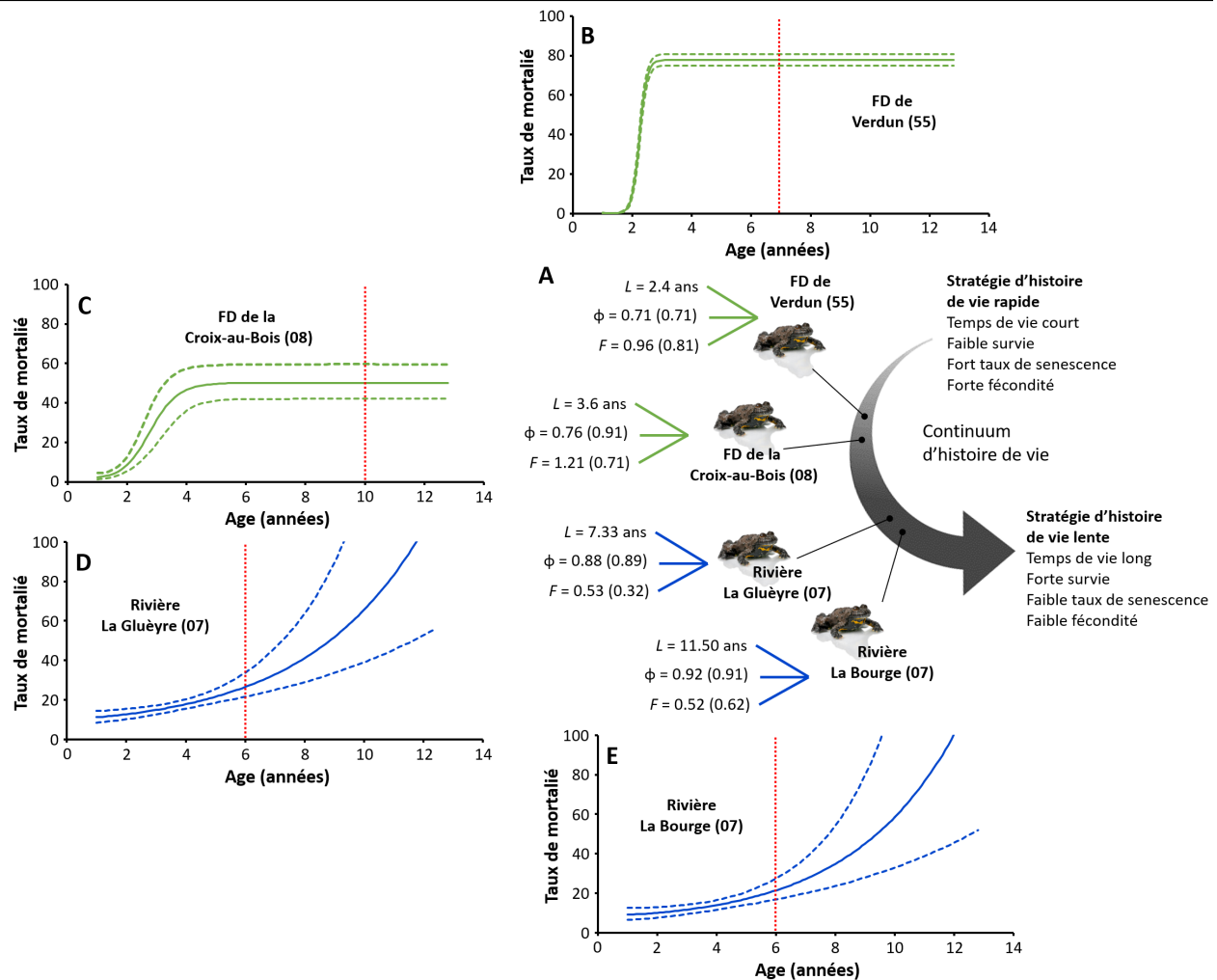


Figure 2 – Stratégies d'histoire de vie et patrons de senescence actuarielle dans quatre populations de Sonneurs à ventre de jaune (*Bombina variegata*) occupant des habitats rivulaires [rivières de la Glueyre et de la Bourge, Ardèche (07)] et des forêts d'exploitation [Forêts domaniales de Verdun, Meuse (55), et de la Croix-au-Bois, Ardennes (08)]. (A) Position des populations de Sonneurs à ventre jaune le long du continuum d'histoire de vie. Trois paramètres démographiques sont considérés pour chaque population : Φ = la survie adulte, L = le temps de vie adulte (en années) calculé via la formule $\Phi/(1-\Phi)$, F = la fécondité réalisée des femelles (nombre moyen de juvéniles produits par femelle et par an). (B-E) Patron de senescence actuarielle (taux de mortalité en fonction de l'âge) décrit par une fonction logistique dans les populations d'environnement forestier et par une fonction de Gompertz dans les populations d'environnement rivulaire. La ligne continue indique l'estimation moyenne et les lignes en pointillés les intervalles de crédibilité à 95%. Les prédictions à gauche de la ligne verticale rouge correspondent aux âges observés pendant le suivi et à droite les projections du modèle. Cette figure est adaptée de Cayuela et al. 2020a.

Figure 2 – Life history strategy and patterns of actuarial senescence (i.e., increase of mortality with age) in four populations of Yellow-bellied Toads (*Bombina variegata*) occupying riverine environments [rivers la Glueyre and la Bourge, Ardèche (07)] and harvested woodland [domanian forests of Verdun, Meuse (55), and la Croix-au-Bois, Ardennes (08)]. (A) Position of the species along the slow-fast continuum of life history. Three demographic parameters are considered for each population: Φ = adult survival, L = lifespan (in years) calculated using the formulae $\Phi/(1-\Phi)$, F = realized fecundity of females (i.e., average number of juveniles produced by female per year). (B-E) Patterns of actuarial senescence (mortality rate according to age) described by logistic and Gompertz functions in harvested woodland and riverine environments respectively. Mean estimate and 95% credible intervals are shown in full and broken lines respectively. Predictions on the left of the red vertical line correspond to ages observed during the capture-recapture survey; model projections are shown on the right of the red line. This figure has been adapted from Cayuela et al. 2020a.

fécondité dans les forêts de production (Fig. 2A). Cette réponse compensatoire par le recrutement conduit à une accélération des stratégies d'histoire de vie dans les forêts de production.

Prévisibilité des patchs de reproduction, dispersion, et viabilité à long terme des populations

Les différences de prévisibilité des patchs dans les forêts de production et les habitats rivulaires affectent les taux et les distances de dispersion natale et reproductive (Cayuela *et al.* 2016c, 2020b). Dans les populations forestières, les taux de dispersion reproductive sont 10 à 20 fois supérieurs en interannuel, et 5 à 10 fois supérieurs en intra-annuel, à ceux observés dans les populations rivulaires (Fig. 3A-B). Concernant la dispersion natale, les taux sont nuls dans les populations rivulaires alors qu'ils sont similaires à ceux de la dispersion de reproduction dans les populations forestières (Fig. 3A-3B). Dans les forêts de production, les kernels de dispersion (i.e., distribution des probabilités de dispersion en fonction de la distance ; voir Nathan *et al.* 2012) ont une forme leptokurtique (distribution avec une longue queue) qui varie entre les stades de vie et les populations (Fig. 4) ; de tels kernels n'ont pas pu être établis pour les populations rivulaires où les événements de dispersion sont trop rares pour obtenir des prédictions robustes.

Les variations de patrons de dispersion entre environnements rivulaires et forestiers s'accompagnent de spécialisations comportementales et morphologiques. À l'aide d'élevages réalisés en conditions contrôlées en laboratoire (Fig. 3C), Cayuela *et al.* (2020b) ont ainsi mis évidence que les métamorphes issus de parents de populations forestières présentent un comportement d'exploration et une propension à la prise de risques plus marqués que ceux de populations rivulaires (Fig. 3D-E). De plus, les métamorphes issus de parents de populations forestières possèdent des membres postérieurs plus longs que ceux provenant de populations rivulaires (Fig. 3F). Cette spécialisation phénotypique, transmise de façon transgénérationnelle, faciliterait la dispersion dans les forêts de production.

La dispersion joue un rôle central dans le fonctionnement et la viabilité à long terme des populations forestières où la dynamique de création-disparition des patchs contraint une partie des individus à disperser une ou plusieurs fois dans leur vie. Des simulations démographiques (Cayuela *et al.* 2020b) ont montré que cette dynamique des patchs conduit inévitablement à l'extinction des

populations en cas d'absence de la dispersion, et que la vitesse d'extinction s'accroît à mesure que la période de persistance des patchs (3 à 9 ans dans l'étude) diminue. Les simulations ont aussi montré que le risque d'extinction des populations augmente avec les coûts de mortalité associés à la dispersion.

Contribution de la survie et de la reproduction au taux d'accroissement

Des analyses de viabilité de population, réalisées dans six populations de Sonneurs à ventre jaune dont deux en forêts de production, ont montré que la survie adulte est le paramètre ayant la plus grande contribution (i.e., élasticité) au taux de croissance des populations (Cayuela *et al.* 2019a, 2020a). La fécondité réalisée, ainsi que la survie aux stades juvénile et subadulte, ont une contribution plus faible et relativement égale entre elles. Ainsi, dans les populations des forêts domaniales de la Croix-au-Bois et de Verdun, l'élasticité de la survie adulte est deux fois plus élevée que celle de la survie juvénile et de la fécondité réalisée (Cayuela *et al.* 2020a). Sur le plan de la conservation, ces résultats indiquent que, quel que soit l'environnement, les pratiques de gestion doivent tendre à éviter toute baisse de la survie adulte. En parallèle, des mesures de gestion peuvent favoriser l'augmentation de la fécondité réalisée des femelles en améliorant par exemple la quantité et la qualité des sites de reproduction.

Effets de l'intensification de l'exploitation forestière sur la dynamique des populations

La gestion forestière constitue un facteur déterminant pour la démographie et la spécialisation phénotypique du Sonneur à ventre jaune. Prises ensembles, les études détaillées ci-dessus montrent que la faible prévisibilité spatio-temporelle des patchs de reproduction conduit à des réponses démographiques et phénotypiques originales en contexte de forêt de production. Pourtant, de récentes études indiquent que l'intensification de l'exploitation forestière impacte négativement la dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune et menace leur viabilité à long terme.

Effets de la destruction des patchs d'ornières sur la survie et la viabilité des populations

La destruction des patchs d'ornières, réalisée dans le cadre de travaux d'empierrement et de remises en

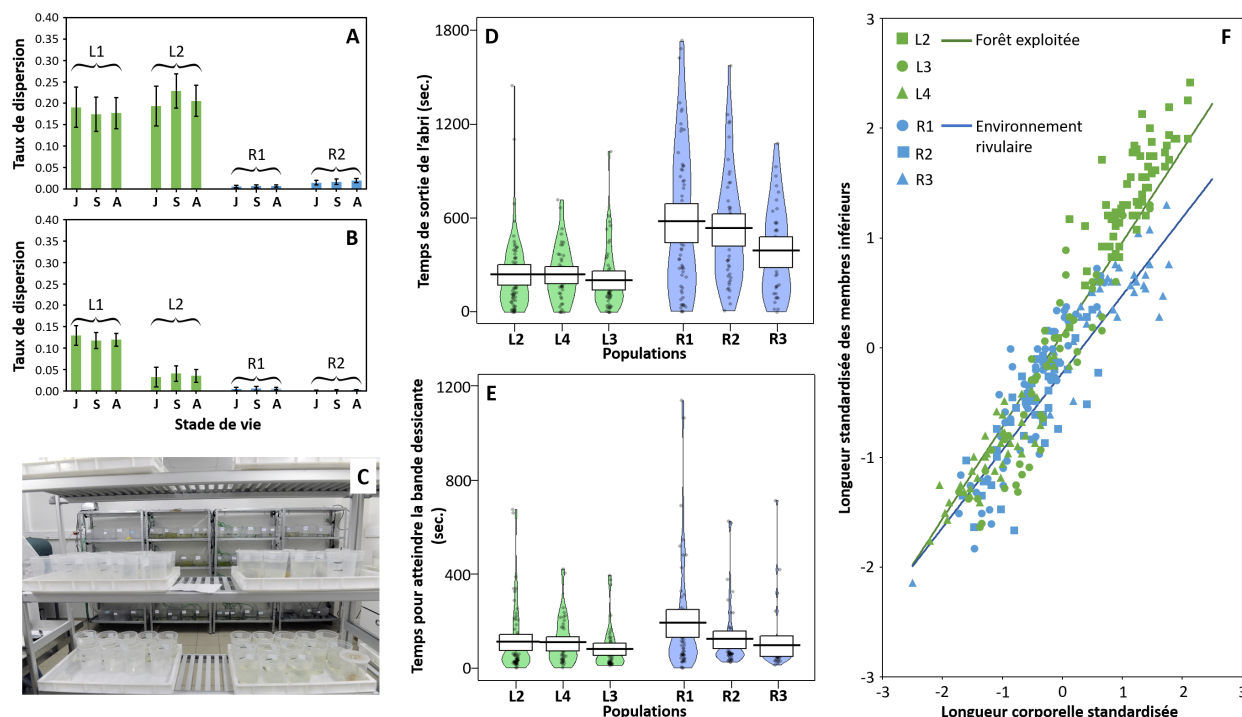


Figure 3 – Dispersion et spécialisation phénotypique dans des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) en contexte de forêts d'exploitation (en vert ; populations L1, L2, L3 et L4) et d'habitats rivulaires (en bleu ; populations R1, R2 et R3). (A-B) Dispersion interannuelle (A) et intra-annuelle (B) à trois stades de vie (juvénile J, subadulte S, et adulte A). Les taux de dispersion sont fournis avec leurs intervalles de confiance à 95% (en barres d'erreur). (C-D-E-F) Les changements de dispersion dans les deux environnements s'accompagnent d'une spécialisation comportementale et morphologique chez les métamorphes. Des élevages en "common garden" (réalisé sur la Plateforme d'expérimentation animale de l'EcoAquatron l'Université Lyon 1, photo C) et des tests en arène expérimentale ont montré que les métamorphes issus de parents provenant de forêts d'exploitation présentent une plus forte propension à l'exploration (D-E) et des membres postérieurs plus long à la métamorphose (F) que ceux issus d'habitats rivulaires. Ces graphiques sont adaptés de Cayuela *et al.* 2020b.

Figure 3 – Dispersal and phenotypic specialization in Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*) populations in harvested woodland (in green; populations L1, L2, L3, and L4) and riverine environments (in blue; populations R1, R2, and R3). (A-B) Interannual (A) and intra-annual (B) dispersal at three life stages (juvenile J, subadult S, and adult A). Dispersal rates are provided with their 95% confidence intervals (error bars). (C-D-E-F) Differences in dispersal rates between the two environments are associated with behavioral and morphological specializations in metamorphs. Common garden experiments (realized on the experimental platform EcoAquatron at the university of Lyon 1, picture C) and behavioral trials in arena showed that metamorphs with parents from harvested woodland show stronger exploration behavior and have longer hind limb than metamorphs with parents from riverine habitats. This figure is adapted from Cayuela *et al.* 2020b.

état de pistes de débardage et de places de dépôt de bois, affecte négativement la survie adulte et la viabilité à long terme des populations de Sonneurs à ventre jaune (Cayuela *et al.* 2018). Ces résultats ont été mis évidence par une étude réalisée entre 2000 et 2008 dans la forêt domaniale de la Croix-au-Bois dans laquelle des comblements d'ornières ont été effectués de façon répétée par les gestionnaires forestiers pendant les périodes de reproduction et d'hivernage de l'espèce. Les analyses ont tout d'abord révélé de forts taux de dispersion non-obligatoires (i.e., ne résultant pas de la destruction d'un patch), corroborant l'idée d'une forte propension à la dispersion dans les populations forestières (Fig. 5B). Ces analyses ont aussi montré que la destruction des

patches occasionnait une baisse de 44 % de la survie chez les mâles et de 45 % chez les femelles (Fig. 5A). De plus, des simulations démographiques ont mis en évidence qu'une augmentation de la fréquence de destruction des patches accroît drastiquement le risque d'extinction de la population (Fig. 5D-E), même lorsque le nombre de patches est maintenu constant dans le temps ; c'est-à-dire sans perte nette d'habitat (i.e., création de patches en nombre identique à ceux comblés). Quelle que soit la fréquence de destruction de patch considérée, toutes les simulations conduisaient à l'extinction de la population en moins d'une centaine d'années, à l'exception d'un scénario où les patches disposaient d'une durée de vie de 8 ans avant destruction (Fig.

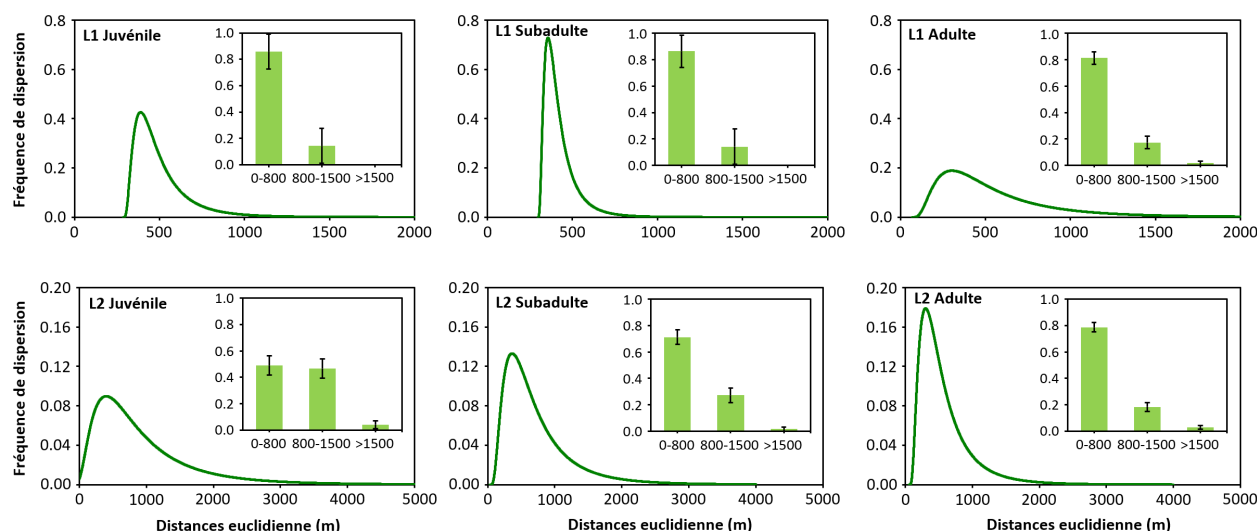


Figure 4 – Distances de dispersion à trois stades de développement (juvénile, subadulte et adulte) dans des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*) en contexte de forêt d'exploitation. Deux kernels de dispersion sont fournis, l'un à partir des données brutes (courbe) et l'autre avec les estimations issues de modèles capture-recapture (par classe de distance, estimation moyenne et intervalle de confiance à 95%). Les populations sont situées dans les forêts domaniales de la Croix-au-Bois (L1) et de Verdun (L2). Ces graphiques sont adaptés de Cayuela *et al.* 2020b.

Figure 4 – Dispersal distances at three life stages (juvenile, subadult, and adult) in Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*) populations from harvested woodland. Two dispersal kernels are provided, one from raw data (i.e., curve) and the other displaying estimates from capture-recapture models (per distance class, average estimate and 95% confidence intervals). Populations are located in the domanial forests of la Croix-au-Bois (L1) and Verdun (L2). The figure is adapted from Cayuela *et al.* 2020b.

5C). La vitesse d'extinction s'accroîtrait lorsque la fécondité réalisée était réduite de 50 % (Fig. 5D) et de 100 % (Fig. 5E) du fait de la destruction du patch. En conclusion, cette étude montre que le comblement des ornières, même pratiqué durant la période d'hivernage, a un effet délétère sur la viabilité à long terme et la conservation des populations de Sonneurs à ventre jaune en forêts de production.

Effets de la perte nette de patches de reproduction sur la viabilité des populations

En plus de la fréquence de destruction, la perte nette de patches d'ornières (volontairement écartée dans les simulations de Cayuela *et al.* 2018) est un facteur de déclin majeur pour les populations de Sonneurs à ventre jaune. Un comblement rapide et systématique des ornières au terme de l'exploitation des parcelles, ainsi que l'empierrement progressif des chemins forestiers et des places de dépôt de bois, tendent à réduire la quantité de patches disponibles dans les massifs forestiers. Dans la forêt domaniale de la Croix-au-Bois, ces pratiques de gestion ont conduit à une forte chute du nombre de patches de reproduction (Fig. 6). De 2006 à 2008, celui-ci est resté à peu près constant, variant entre

20 et 28 selon les années. Après une interruption du suivi démographique entre 2009 et 2014, deux nouvelles années de suivi ont montré une baisse spectaculaire du nombre de patches entre 2008 et 2016. Cette diminution s'est accompagnée d'une baisse importante de la taille de la population, laquelle a perdu 96 % de ses effectifs entre 2008 et 2020 (Alleman 2020). Ce cas d'étude constitue un exemple des effets combinés d'une forte fréquence de destruction des patches et d'une réduction drastique de leur nombre sur la viabilité d'une population de Sonneurs à ventre jaune en forêt de production.

Effet de l'empierrement et du goudronnage des chemins sur la dispersion

Une étude a examiné l'effet des chemins empierrés et des routes goudronnées (Figure 7) sur la dispersion natale et de reproduction (Cayuela *et al.* 2019b). Elle a été réalisée entre 2012 et 2016 en forêt domaniale de Verdun, sur un large échantillon d'individus (plus de 8000) suivis par capture-recapture. Les analyses ont révélé que les deux types d'infrastructures de transport avaient un effet négatif sur la dispersion, quelle que soit la classe d'âge considérée (juvénile, subadulte, et adulte).

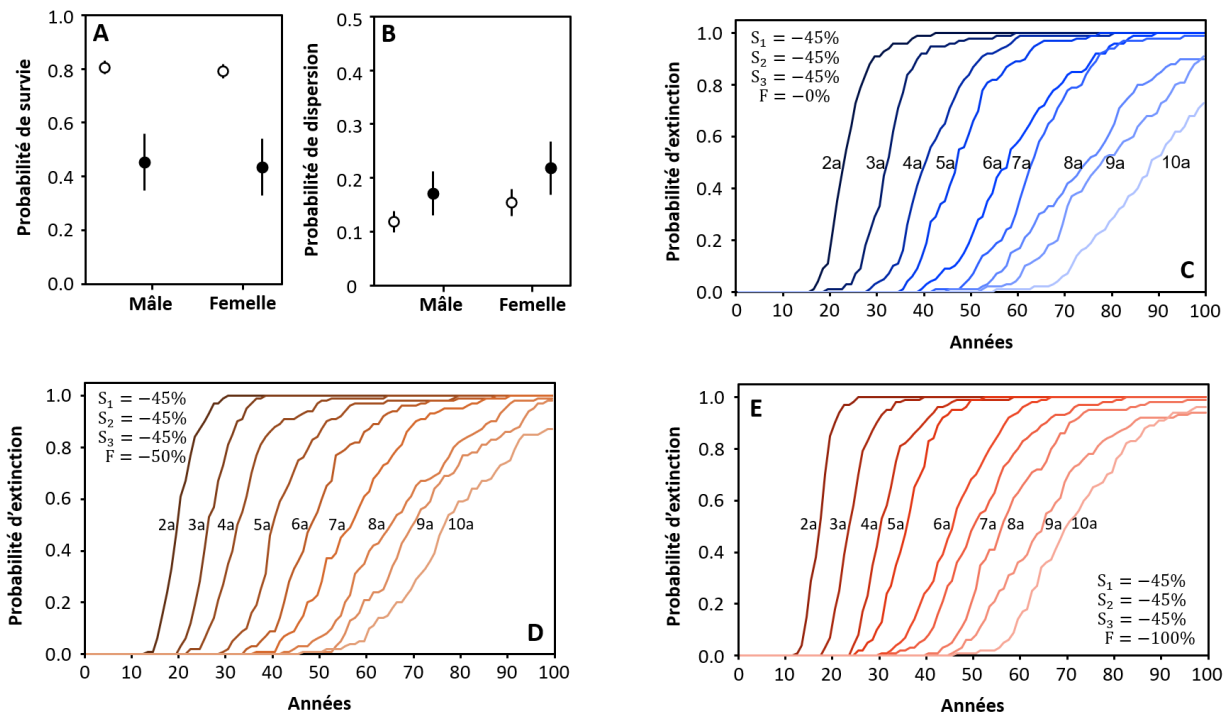


Figure 5 – Effet de la destruction des patches de reproduction sur la survie, la dispersion et le risque d'extinction dans une population forestière (forêt domaniale de la Croix-au-Bois, Ardennes, 08) de Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*). (A) La probabilité de survie des individus ayant vécu une destruction de patch (cercle plein) est inférieure de 45% à celle des individus n'ayant pas subi de destruction de leur patch (cercle vide); les estimations sont issues de modèles de capture-recapture. (B) Les probabilités de dispersion intra-annuelle (cercle vide) et interannuelle (cercle plein) des femelles sont supérieures à celles des mâles. (C-E) Influence du temps de vie des patches (en années) avant leur destruction sur la probabilité d'extinction de la population. Une vaste gamme de situations a été considérée dans les simulations où la durée de vie d'un patch varie entre 2 et 10 ans (courbes 2a, 3a, etc...). La figure montre trois scénarios possibles : (C) suite à une destruction de patch, la survie subit une baisse de 45% (mise en évidence dans les modèles de capture-recapture) et la fécondité des femelles n'est pas affectée, (D) la survie subit une baisse de 45% et la fécondité de 50%, (E) la survie subit une baisse de 45% et la fécondité de 100%. Ces graphiques sont adaptés de Cayuela et al. 2018.

Figure 5 – Effect of breeding patch destruction on survival, dispersal, and extinction risk in a Yellow-bellied Toad population (*Bombina variegata*) from harvested woodland (domanial forest of la Croix-au-Bois, Ardennes, 08). (A) Individuals that have experienced patch destruction (full circles) suffer from a survival loss of 45% compared to those that have not experienced this event (empty circles). (B). Both intra-annual (empty circles) and interannual (full circles) dispersal probabilities are higher in females than in males. (C-E) Influence of patch lifespan (in years) before their destruction on population extinction probability. A broad range of situations has been considered in the simulations where the lifespan of a breeding patch varies from 2 to 10 years (curves 2a, 3a, etc...). The figure shows three possible scenarios: (C) following patch destruction, survival decreases of 45% (according to capture-recapture model inferences) and female fecundity remains unaffected, (D) survival and female fecundity decreases of 45% and 50% respectively, (E) survival and female fecundity decreases of 45% and 100% respectively. This figure is adapted from Cayuela et al. 2018.

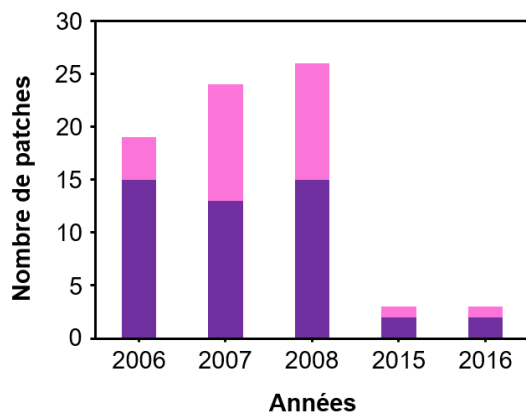


Figure 6 – Diminution du nombre de patches de reproduction entre 2006 et 2016 en forêt domaniale de la Croix-au-Bois (Ardennes, 08). Les grands patches (avec une surface cumulée d'ornières comprise entre 23 et 101 m²) et les petits patches (surface < 23 m²) apparaissent respectivement en rose et en violet.

Figure 6– Decrease in the number of breeding patches between 2006 and 2016 in the domanial forest of La Croix-au-Bois (Ardennes, 08). Large (with a cumulative surface of ruts ranging from 23 to 101 m²) and small (cumulative surface < 23 m²) patches are shown in pink and purple respectively.

Les chemins empierrés ont un effet moins négatif que les routes asphaltées (Fig. 7), dont la probabilité de franchissement est inférieure à 20% (Fig. 7A). Ces résultats mettent en évidence les effets négatifs de ce type d'infrastructures sur la dispersion et la connectivité fonctionnelle au sein d'un grand massif forestier (Fig. 7).

Une baisse du potentiel de dispersion peut sévèrement impacter la viabilité à long terme des populations au travers de trois mécanismes largement étudiés par les démographes et les généticiens des populations. Tout d'abord, la baisse de dispersion induite par la présence de barrières physiques augmente le risque d'extinction locale en diminuant l'apport d'immigrants dans les patchs (« sauvetage démographique » Carlson *et al.* 2014) et réduit parallèlement les chances de colonisation de nouveaux patchs (Harrison 1991, Hanski 1999, Gilpin 2012). De plus, une baisse

drastique de la dispersion conduit à une réduction des flux de gènes chez le Sonneur à ventre jaune (Cayuela *et al.* 2020b), ce qui augmente le risque de consanguinité et réduit les chances de « sauvetage génétique » (Carlson *et al.* 2014), un mécanisme limitant le fardeau génétique via l'apport d'immigrants dans les différentes sous-populations. Enfin, une diminution de la dispersion réduit aussi le polymorphisme génétique (Cayuela *et al.* 2020b) et limite les chances de « sauvetage évolutif » (Carlson *et al.* 2014) lorsque les populations sont exposées à des changements environnementaux.

Effet de la taille et du niveau de rajeunissement des patchs d'ornières sur la dispersion et la reproduction

À ce jour, l'influence des caractéristiques des patchs sur la démographie du Sonneur à ventre jaune

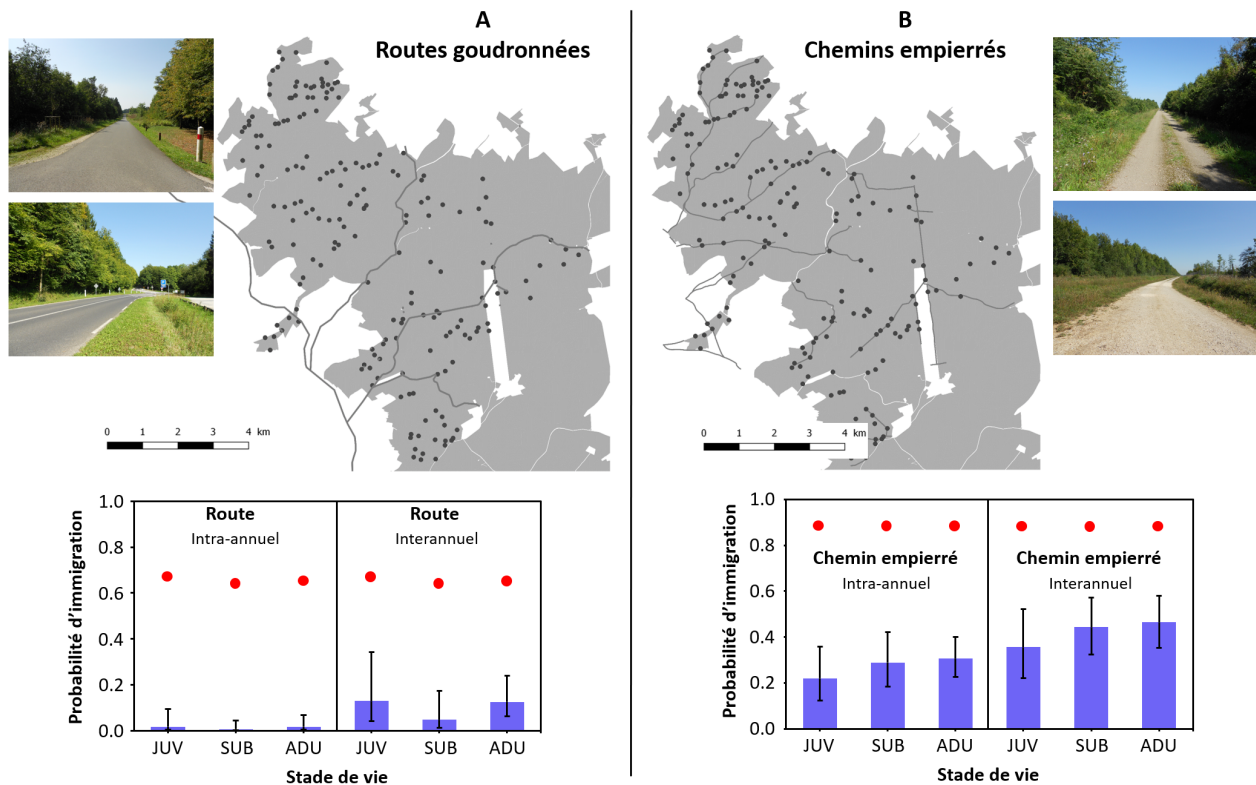


Figure 7 – Effets des routes goudronnées (A) et des chemins empierrés (B) sur la dispersion à trois stades de vie (juvénile JUV, subadulte SUB et adulte ADU) en forêt domaniale de Verdun. La probabilité qu'un individu dispersant immigrer dans un patch après avoir traversé un chemin empierré ou une route est inférieure à celle attendue sous l'effet du hasard (point rouge). Les chemins empierrés et les routes ont donc un fort effet négatif sur la dispersion intra-annuelle et interannuelle quel que soit le stade de vie. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par des barres d'erreur. Ces graphiques sont adaptés de Cayuela *et al.* 2019b.

Figure 7 – Effects of paved roads (A) and gravel tracks (B) on dispersal at three life stages (juvenile JUV, subadult SUB, and adult ADU) in the domania forest of Verdun. The probability that a dispersing individual immigrates into a patch after crossing a paved road or a gravel track was lower than under random expectation (red point). Both paved roads and gravel tracks have a strong negative effect on intra-annual and interannual dispersal regardless of life stages. Error bars show 95% confidence intervals. This figure is adapted from Cayuela *et al.* 2019b.

restent mal connus. Seule une étude (Boualit *et al.* 2018) a documenté l'effet de la taille et du niveau de rajeunissement des patchs sur la dispersion et le succès reproducteur de cette espèce en forêt de production. Les auteurs ont montré que la présence et le nombre de jeunes métamorphosés augmentent avec la taille du patch et le degré de rajeunissement annuel de celui-ci (causé par les passages d'engins motorisés). Parallèlement, ces deux facteurs environnementaux affectent aussi la dispersion des adultes : la probabilité d'émigration est plus faible dans les grands patchs (23 à 108 m²) que dans les petits (2.5 à 23 m²). Cette probabilité est aussi plus faible dans les patchs fortement rajeunis (42 à 100 % de la surface) que dans ceux qui le sont faiblement (0 à 42 %). À l'inverse, la probabilité d'immigration est plus forte dans les grands patchs fortement rajeunis. Au travers de cette dispersion contexte-dépendante (dite « informée » ; Clobert *et al.* 2009), les adultes semblent ajuster leurs décisions d'émigration et d'immigration en fonction des perspectives de succès reproducteur dans les patchs. Ces comportements individuels ont ensuite des conséquences importantes sur la viabilité des populations puisque des simulations ont montré qu'une immigration « informée », dépendante de l'âge des patchs, réduit le risque d'extinction des populations forestières (Cayuela *et al.* 2020b).

Conséquences de l'intensification de l'exploitation forestière sur la distribution spatiale du Sonneur à ventre jaune

Les effets de la destruction des patchs de reproduction, ainsi que de l'empierrement et du goudronnage des chemins forestiers, sur les paramètres démographiques ont par la suite de sérieuses conséquences sur la distribution régionale du Sonneur à ventre jaune. Une étude réalisée à l'échelle de l'Alsace et publiée en 2015 (Cayuela *et al.* 2015a) a ainsi montré que la probabilité d'occupation d'un patch forestier (i.e., un quadrat de 300 x 300 m) augmente avec la quantité d'ornières disponibles et la densité de pistes non-empierreées au sein de celui-ci. De plus, cette probabilité décroît avec la densité de routes dans un rayon de 1500 m autour du quadrat. Cette étude indique que la disparition progressive des ornières et la fragmentation des massifs forestiers causée par le développement des voies de transport constituent un risque majeur pour la conservation du Sonneur à ventre jaune.

Préconisations de gestion

À la lumière de ces éléments, nous proposons une série de recommandations de gestion pouvant s'intégrer dans des programmes de conservation (e.g., DOCOB), des plans d'aménagements et de gestion (e.g., documents d'aménagement des forêts publiques, plans simples de gestion des forêts privées), ainsi que dans le cadre de l'application de la séquence ERC (« éviter-réduire-compenser »). Nous identifions aussi de futurs axes de recherche qui favoriseront une meilleure compréhension de l'écologie du Sonneur à ventre jaune en forêt de production et de l'influence de la gestion forestière sur la dynamique de ses populations.

Éviter l'empierrement et le goudronnage des chemins forestiers et des places de dépôt

L'empierrement et le goudronnage des chemins forestiers accroissent la fragmentation des populations par leurs effets négatifs sur l'intensité de la dispersion entre patchs, et conduisent à une perte nette de surface d'habitat de reproduction du fait du comblement des ornières. Malgré leurs conséquences délétères, ces pratiques apparaissent nécessaires à la desserte des massifs forestiers, et de ce fait semblent difficilement pouvoir être abandonnées. Cependant, elles ont connu au cours de la dernière décennie un développement important en raison d'une politique d'intensification marquée de la récolte dans les forêts publiques. À ce titre, nous recommandons, dans un contexte où de nombreux massifs forestiers sont déjà suffisamment bien équipés, de limiter les empierrements aux projets pour lesquels la plus-value financière espérée sur les ventes de bois permettra de couvrir les frais engagés pour l'empierrement ou le goudronnage du chemin ; ce qui est en théorie le principal critère d'éligibilité de ces projets d'aménagement.

Ensuite, il est généralement considéré par les gestionnaires forestiers qu'un chemin d'une largeur de trois mètres doit avoir un impact négligeable sur la connectivité fonctionnelle. Cependant, les travaux de Cayuela *et al.* (2019b) ont montré que ce postulat est erroné, conduisant à une sous-estimation des enjeux écologiques dans les schémas de desserte des massifs forestiers. Nous recommandons donc une meilleure prise en compte de la fragmentation des habitats forestiers engendrée par ce type d'aménagements lors de l'élaboration des schémas de desserte. Des schémas « rayonnants » avec des chemins « en cul-de-sac » pourraient être privilégiés par rapport à des « quadrillages » qui

divisent profondément les massifs, fragmentent les réseaux écologiques, et réduisent la connectivité fonctionnelle pour le Sonneur à ventre jaune, et possiblement d'autres espèces.

Éviter le comblement systématique des ornières après exploitation

Une pratique tendant à s'intensifier consiste à combler les ornières avant que celles-ci n'aient pu être colonisées une première fois par le Sonneur à ventre jaune (le plus souvent pendant l'hiver). Cette pratique entraîne une perte nette de la surface d'habitat de reproduction potentiel à l'échelle des massifs forestiers. Les pertes de patchs, causées par un comblement naturel ou des travaux forestiers, ne sont en effet plus compensées par la création de nouveaux patchs disponibles pour la reproduction après exploitation. Selon les massifs forestiers, ce phénomène peut conduire à une forte baisse du nombre de patchs en moins d'une décennie (voir le cas de la forêt domaniale de la Croix-au-Bois, Figure 6), ce qui augmente inévitablement le risque d'extinction des populations. À ce titre, nous recommandons l'évitement du comblement systématique des ornières après l'exploitation d'une parcelle. Nous encourageons les gestionnaires forestiers à conserver des ornières d'une profondeur comprise entre 10 et 40 cm (de hauteur d'eau), particulièrement favorables à la reproduction. Nous suggérons de limiter ces comblements aux zones ayant un rôle essentiel pour l'extraction de bois. Nous recommandons enfin que ces préconisations concernent les ornières situées sur les pistes en terrain naturel ou leurs abords immédiats. Elles ne visent pas les ornières situées au sein des parcelles, dont les gestionnaires forestiers cherchent généralement à éviter la création afin de limiter les impacts à long terme du tassement des sols sur la production de bois (pouvant aller jusqu'au dépérissement des arbres).

Réduire l'impact délétère de l'empierrement et du goudronnage des chemins sur la connectivité fonctionnelle

Lorsque l'empierrement ou le goudronnage d'un chemin ne peuvent être évités, des aménagements devraient être mis en œuvre afin d'accroître la transparence de l'infrastructure et réduire son effet négatif sur la connectivité fonctionnelle. Nous préconisons la mise en place de dispositifs dédiés à la traversée de la petite faune (buses, ecoducs) sur le modèle de ce qui se pratique sur des axes routiers

plus importants. Ces dispositifs doivent être répartis régulièrement et judicieusement sur le tracé du chemin afin de faciliter le passage de l'ouvrage par le Sonneur à ventre jaune et le reste de la petite faune. Des massifs forestiers pourraient être choisis pour tester le dimensionnement optimal de tels dispositifs et en évaluer l'efficacité, dans le cadre de suivis de populations par capture-recapture ou d'expérimentations dédiées (e.g., Testud *et al.* 2020).

Eviter la concentration des exploitations et répartir l'effort de coupe dans l'espace

Lorsque le gestionnaire forestier élabore son plan de gestion durable (i.e., document d'aménagement forestier en forêt publique), et plus particulièrement lorsqu'il conçoit l'état d'assiette des coupes par année, une stratégie souvent retenue consiste à programmer les exploitations d'un même secteur sur une période limitée. En concentrant ainsi l'activité d'une ou quelques années d'exploitations consécutives sur une zone donnée, le gestionnaire forestier peut constituer des lots commercialement plus attractifs et limiter les circulations d'engins sur les autres parties de la forêt qui jouissent pendant cette période d'une relative quiétude. Pour le secteur concerné, l'activité est donc plus intense, avec des passages répétés d'engins lourds sur le même « collecteur » tout au long de la saison voire pendant plusieurs années consécutives. Dans ces conditions, en cas de présence du Sonneur à ventre jaune, il devient donc difficile de protéger les ornières sans engendrer de fortes contraintes sur les exploitations. Pour limiter ce problème, nous préconisons, dans les zones de présence de l'espèce, de répartir les exploitations dans l'espace, de façon à n'avoir que des passages épisodiques d'engins. D'une part, les ornières créées et colonisées peuvent être ainsi préservées plus facilement sans hypothéquer une autre exploitation. D'autre part, cette mesure de gestion permet de limiter le risque de mortalité embryonnaire, larvaire, et postmétamorphique associé à la sortie des bois issus de l'exploitation d'une autre parcelle desservie par la même voie de vidange.

Réduire l'impact démographique des destructions de patchs de reproduction

L'étude publiée par Cayuela *et al.* (2018) a montré que la destruction d'un patch entraîne une baisse importante de la survie des adultes, qui constitue le paramètre le plus important pour le taux d'accroissement des populations (Cayuela

et al. 2015b, 2016a, 2019a, 2020a). Par ailleurs, la destruction d'un patch entraîne inévitablement une perte complète de la reproduction si l'opération est réalisée durant la période de développement larvaire. Lorsque la destruction d'un patch est inévitable, l'opérateur responsable de la destruction devrait donc chercher à réduire ses impacts.

L'opération devrait être nécessairement réalisée en dehors de la période d'activité de l'espèce (mars-septembre) afin de ne pas éliminer les œufs, les larves et les adultes occupant les ornières. Bien que les adultes soient absents des patches entre octobre et février, les résultats de Cayuela *et al.* (2018) suggèrent néanmoins qu'un comblement hivernal entraîne une baisse de survie. Il est possible que cette baisse soit associée aux coûts de la dispersion obligatoire ; cette dispersion est contrainte et pourrait occasionner une augmentation de la mortalité. Nous recommandons donc que la destruction soit compensée par la création d'un patch de substitution situé à une faible distance du patch détruit afin de limiter les coûts de dispersion (voir la section Compenser ci-dessous). Par ailleurs, il est aussi possible que l'altération de l'habitat terrestre (e.g., déstructuration du sol, comblement des anfractuosités du sol) autour du patch détruit entraîne une augmentation de la mortalité durant l'hivernage. En effet, des suivis télémétriques sur des individus adultes ont permis d'identifier plusieurs sites d'hivernage localisés dans des galeries de rongeurs et autres anfractuosités du sol ou de la roche, dans un rayon variant de quelques mètres à quelques centaines de mètres autour des ornières utilisées pour la reproduction (Pichenot 2008). Pour cette raison, nous proposons de limiter l'extension des opérations de comblement/arasement autour des patches.

Compenser la destruction des patches de reproduction par la création de patches de substitution

Lorsque la destruction d'un patch de reproduction n'a pas pu être évitée, celle-ci devrait être compensée par la création d'un patch de substitution. Cette mesure de compensation devrait être favorable au Sonneur à ventre jaune puisque celui-ci présente une forte propension à coloniser des patches nouvellement créés (Pichenot 2008, Hartel 2008, Cayuela *et al.* 2016b) et que les caractéristiques des sites de reproduction (e.g., surface, profondeur, niveau d'ensoleillement) sont faciles à reproduire. Les résultats d'une large série d'études permettent de proposer des recommandations claires

concernant la création des patches de reproduction de substitution :

(1) Capacité de rétention d'eau du patch. L'assèchement des pièces d'eau avant la métamorphose des têtards constitue la principale cause de mortalité larvaire naturelle dans les ornières (Barandun & Reyer 1997, Reyer & Barandun 1997). Nous recommandons donc d'installer les patches de substitution sur des sols hydromorphes (à dominante argileuse), ce qui améliore leur capacité de rétention d'eau et étend leur hydropériode. Lorsque c'est possible, nous conseillons d'installer les patches de substitution dans des dépressions naturelles, ce qui favorise la concentration des eaux de ruissellement dans le patch, ainsi qu'à proximité de sources et de zones de suintement.

(2) Type de pièces d'eau composant le patch. Les ornières constituent l'habitat préférentiellement sélectionné par les adultes reproducteurs en forêt de production au détriment des mares naturelles et artificielles (Martin *et al.* 2001). De plus, les « ornières-mares » (Figure 1B et 1E), sorte de grandes flaques d'eau qui se créent au niveau des places de dépôt de bois et des carrefours de pistes, peuvent constituer des sites aquatiques dont les conditions sont optimales pour la reproduction. En effet, ces pièces d'eau sont généralement de grande superficie (parfois plusieurs dizaines de mètres carrés) et bénéficient le plus souvent d'un bon ensoleillement du fait de leur emplacement en lisière des parcelles (pour l'effet de la surface et de l'ensoleillement des patches, voir les points 3 et 4 ci-dessous). Nous recommandons donc que les patches de substitution soient composés d'ornières ou d'ornières-mares. Pour maximiser les capacités de rétention d'eau de l'ornière, celle-ci doit être créée par un engin lourd (e.g., tracteurs de débardage, porteurs chargés) sur un sol suffisamment humide, si nécessaire avec plusieurs passages de l'engin afin de bien en tasser le fond. Les stockages du bois sur un terrain naturel peuvent également contribuer à ces tassements localisés qui, lorsqu'ils sont associés à la formation de dépressions, s'avèrent propices à la rétention d'eau.

(3) Surface en eau du patch. Les résultats de Boualit *et al.* (2019) suggèrent que les adultes sélectionnent préférentiellement des patches avec une surface totale d'ornières en eau comprise entre 23 et 108 m², avec un succès reproducteur maximal au-delà de 100 m². Nous recommandons donc la création de patches de substitution avec une surface égale ou supérieure à 100 m². Le

nombre d'ornières à créer pour produire cette surface est à ajuster en fonction de la topographie et de l'espace disponible en dehors des parcelles forestières.

(4) Ensoleillement des patchs. Des études ont mis en évidence que les pièces d'eau de reproduction bénéficient généralement d'un haut niveau d'ensoleillement (Pichenot 2008). En effet, une forte température de l'eau favorise l'accélération du développement larvaire (Morand *et al.* 1997), mais réduit aussi la taille corporelle et la condition physique des individus à la métamorphose (Sinsch *et al.* 2020), ce qui affecte négativement les performances locomotrices (Sinsch *et al.* 2020) et la survie post-métamorphique chez les amphibiens en général (Altwegg & Reyer 2003, Scott *et al.* 2007). Nous recommandons de faire varier au sein d'un patch le niveau d'ensoleillement des ornières, ce qui permet de fournir des sites à haute température et à développement larvaire rapide, et d'autres sites à plus faible température et à développement lent (du reste moins prompts au risque d'assèchement). Ce gradient d'ensoleillement peut être notamment obtenu en plaçant les ornières à différentes distances des bords des parcelles forestières.

(5) Entretien des patchs par rajeunissements réguliers. Maintenir la qualité des patchs de substitution dans le temps peut être une option favorisée par le gestionnaire, en particulier lorsque les populations de Sonneurs à ventre jaune sont de petite taille. Les résultats de Boualit *et al.* (2019) ont montré que les adultes sélectionnent préférentiellement des patchs avec un pourcentage élevé de surface d'ornières rajeunies annuellement via des passages d'engins (voir aussi Warren & Büttner 2008). Ces travaux ont aussi montré que le succès reproducteur est plus important dans ces sites, et est maximal lorsque 100% de la surface du patch est rajeunie. Ceci peut être causé par deux mécanismes non-exclusifs : tout d'abord, les passages d'engins recréent les ornières en cours d'atterrissement et de végétalisation et recompactent leur fond, ce qui renforce leur capacité de rétention et réduit le risque de mortalité larvaire par assèchement de la pièce d'eau. Par ailleurs, la perturbation importante résultant des passages d'engins pourrait causer une altération des communautés de prédateurs aquatiques, en détruisant notamment les œufs et les larves d'odonates et de dytiques hivernant dans les ornières. Lorsqu'un patch de

substitution est créé dans le cadre de mesures de compensation, nous recommandons qu'un rajeunissement par passages répétés d'engins lourds soit effectué tous les deux ans, en dehors de la période de reproduction, afin de maintenir la fonctionnalité du patch dans le temps. Ces rajeunissements peuvent être effectués de manière opportuniste si le patch est situé à proximité d'une voie de passage habituelle des engins (e.g., voie de vidange desservant un canton).

(6) Connectivité et intégration dans le réseau de patchs existant. Les kernels de dispersion établis dans Cayuela *et al.* (2020b) fournissent des indications utiles pour l'intégration des patchs de substitution dans le réseau de patchs préexistants. Ils montrent notamment que les chances de colonisation d'un patch de substitution seront plus fortes si celui-ci était situé à une distance comprise entre 100 et 500 m du plus proche patch voisin. De plus, les travaux de Martin *et al.* (2001) tendent à suggérer que l'occupation des pièces d'eau de reproduction par les adultes dépend étroitement du nombre de sites aquatiques présents dans un rayon de 250 m. Cette étude semble aussi indiquer que les adultes et les immatures utilisent le réseau de fossés et de ruisseaux pour se déplacer entre les patchs de reproduction. Par ailleurs, il est probable que certains milieux aquatiques permanents (notamment les ruisseaux et zones de source) représentent des refuges pour les individus en cas d'assèchement des ornières, comme le suggèrent des modélisations de distribution de l'espèce considérant la présence de ces éléments dans le paysage (Pichenot 2008). Nous recommandons donc une distance de 250 m entre les patchs, et si possible un positionnement des patchs le long de ruisseaux, de fossés ou de zones de sources, afin de maximiser la connectivité fonctionnelle entre les patchs. Ce positionnement offrira également la possibilité aux individus de se réfugier facilement dans des lieux humides, en particulier lors des sécheresses qui ont un effet négatif sur la survie des adultes (Cayuela *et al.* 2014).

(7) Réduction des conflits d'usage ultérieurs. Dans les cas où cela est possible, nous suggérons que les sites de substitution soient installés dans des zones où ils ne constitueront pas une gêne pour des travaux ultérieurs. Cette précaution permettra d'éviter d'attirer des individus dans des zones (e.g., chemins desservant plusieurs cantons et utilisés très fréquemment par les

engins) qui seront inévitablement soumises à conflit entre conservation de l'espèce et exploitation forestière par la suite.

Améliorer les connaissances sur les conséquences démographiques de la gestion forestière

Malgré l'accumulation d'études sur l'écologie et la conservation du Sonneur à ventre jaune en forêt de production, des éléments de connaissance font encore défaut afin de mieux comprendre les effets de certaines pratiques de gestion sur la dynamique des populations (tableau 1). En particulier, aucune étude n'a évalué rigoureusement à ce jour l'efficacité des sites de substitution comme mesure

de compensation, en mesurant notamment la contribution démographique (en termes de pertes et gains) d'un patch de substitution à la dynamique générale de la population.

Cette contribution démographique est vraisemblablement influencée par les caractéristiques intrinsèques du patch (e.g., surface, nombre d'ornières, régime de rajeunissement), son intégration spatiale (e.g., distance au patch voisin le plus proche, taille du patch voisin le plus proche, nombre de patches voisins) dans le réseau de patches préexistant, ainsi que la composition de la matrice paysagère (e.g., type de peuplement, présence de barrières physiques). Par ailleurs, il serait pertinent d'examiner l'effet de l'entretien des sites par rajeunissements réguliers sur la dynamique

Tableau 1 – Effets de la gestion forestière sur les paramètres démographiques du Sonneur à ventre jaune. Trois paramètres sont considérés : la survie adulte, la reproduction, et la dispersion, laquelle est décomposée en trois étapes (émigration du patch de départ, « transience » dans la matrice paysagère, et immigration dans le patch d'arrivée). Les effets peuvent être positifs, négatifs, ou inconnus (?), et intervenir durant la période de reproduction ou d'hivernage. Les paramètres peuvent aussi ne pas être concernés par l'effet considéré (-). La destruction d'un patch ou le passage d'engins mécanisés dans celui-ci peuvent avoir un effet direct et immédiat (e.g., mortalité par écrasement ou enfouissement, émigration forcée) durant la période de reproduction, ou indirect et retardé lorsque l'évènement intervient durant l'hivernage (e.g., mortalité au printemps suivant du fait d'une dispersion forcée, effet positif sur la reproduction suivante). Les altérations de l'habitat terrestre correspondent à une large gamme de changements environnementaux (e.g., déstructuration du sol en dehors des patches de reproduction, augmentation de la température et diminution de l'hygrométrie causées par la perte du couvert forestier) engendrés par les travaux forestiers. Les sites aquatiques non-reproductifs correspondent à des habitats (e.g., zones de source, mares permanentes riches en végétation) ayant vraisemblablement une fonction de refuge estival ou un lien avec l'acquisition de ressources trophiques (Cayuela *et al.* 2017), ou pouvant éventuellement faciliter les mouvements (Martin *et al.* 2001).

Table 1 – Effects of forest management on Yellow-bellied Toad demographic parameters. Three parameters are considered: adult survival, reproduction, and dispersal, which includes three stages (emigration from the patch of departure, transience in the landscape, and immigration into the patch of arrival). The effects can be positive, negative, or unknown (?), and can occur during the breeding or overwintering periods. A given management operation can be non-relevant for a specific demographic parameter (-). Patch destruction and vehicle traffic on breeding patches may have direct immediate effects (e.g., mortality, forced emigration) or delayed effects if they occur during toad overwintering (e.g., mortality during the following spring caused by forced dispersal, positive effect on further reproduction). Alterations of terrestrial habitat cover a wide range of environmental changes (e.g., soil de-structuring outside breeding patches, increase in air temperature and dehydration risk due to forest cover loss) resulting from logging operations. Non-breeding aquatic sites correspond to habitats (e.g., springs, highly-vegetated permanent ponds) used by toads as aestival refuges or feeding zones (Cayuela *et al.* 2017), or facilitating movements (Martin *et al.* 2001).

Action	Survie	Reproduction	Dispersion		
			Emigration	Transience	Immigration
Période de reproduction					
Destruction de patch	Négatif ¹	Négatif*	Positif ¹	-	-
Création de patch	?	Positif*	?	-	Positif*
Passage d'engins dans le patch	?	?	?	-	?
Altérations de l'habitat terrestre	?	-	?	?	?
Présence de chemin empierré	?	?	?	Négatif ²	-
Présence de route goudronnée	?	?	?	Négatif ²	-
Utilisation de sites aquatiques non-reproductifs	?	-	-	?	-
Période d'hivernage					
Destruction de patch	Négatif ¹	?	Positif ¹	-	-
Création de patch	?	Positif*	?	-	Positif*
Passage d'engins dans le patch	-	Positif ³	Négatif ³	-	Positif ³
Altérations de l'habitat terrestre	?	?	-	-	-

¹Cavuela *et al.* 2018. ²Cavuela *et al.* 2018. ³Boualit *et al.* 2019. *Données non-publiées

générale de la population au travers d'études comparant des situations avec et sans entretien des sites.

L'utilisation de l'habitat terrestre et de l'habitat aquatique non-reproductif par l'espèce, ainsi que l'influence de la gestion forestière sur ceux-ci, sont aujourd'hui assez mal documentés. Plus spécifiquement, l'impact de l'altération de l'habitat terrestre (e.g., compaction et déstructuration du sol durant les coupes et l'extraction du bois) pendant l'hivernage et la période d'activité sur la survie des adultes et des immatures, restent inconnus. Par ailleurs, une étude conduite dans une population rivulaire a suggéré que des sites aquatiques non-reproductifs (zones de source, pièces d'eau permanentes riches en matière organique) pourraient jouer un rôle de refuge et/ou de réservoir en ressources nutritives, pour les immatures et les femelles notamment (Cayuela *et al.* 2017). Bien que l'utilisation de tels sites ait déjà été observée en forêt de production (Pichenot 2008 ; Bonnaire, données non-publiées), leur influence sur les paramètres démographiques et la viabilité des populations est à ce jour non-documentée.

Nous souhaitons enfin souligner que l'investigation de ces questions requiert la mise en place de protocoles d'échantillonnage standardisés permettant de tester rigoureusement les hypothèses de travail. Nous insistons aussi sur le fait que les suivis démographiques à long terme par capture-recapture (e.g., forêt domaniale de Verdun et de la Croix-au-Bois) facilitent la mise en place d'études plus ciblées sur des questions précises de conservation (voir par exemple Cayuela *et al.* 2017, 2019b). Nous recommandons donc la mise en place, ou le maintien quand ils existent, de suivis démographiques à long terme dans des sites d'études pilote susceptibles d'accueillir des expérimentations de gestion conservatoire, réalisées en étroite partenariat avec les gestionnaires forestiers.

CONCLUSION

La mécanisation de l'exploitation des forêts amorcée dans les années 80 a occasionné de profonds changements dans la dynamique des habitats forestiers, en créant notamment des taches de perturbation et en favorisant la création de petites zones humides pionnières présentant un temps de persistance limité. Ce phénomène a vraisemblablement eu un impact positif sur la dynamique des populations de Sonneurs à ventre

jaune, les effectifs rencontrés dans les forêts de production (e.g., Cayuela *et al.* 2019b) étant souvent largement supérieurs à ceux documentés dans les habitats naturels existant encore de nos jours (e.g., Astruc *et al.* 2014, Angelini *et al.* 2018). De ce point de vue, le cas d'étude du Sonneur à ventre jaune apparaît des plus originaux, révélant un effet positif des perturbations et du rajeunissement des forêts sur la dynamique des populations d'un amphibien. Il contraste fortement avec les travaux issus d'Amérique du nord qui ont révélé des effets délétères du rajeunissement des peuplements et des coupes forestières sur la survie et les mouvements de la majorité des espèces d'amphibiens forestiers (Semlitsch *et al.* 2009, Todd *et al.* 2009, Popescu & Hunter 2011, Haggerty *et al.* 2019).

Notre synthèse montre que la forte imprévisibilité spatio-temporelle des petites zones humides créées par les travaux forestiers conduit à l'accélération des stratégies d'histoires de vie et favorise l'expression de traits phénotypiques facilitant la dispersion. Bien que les mécanismes (sélection ou plasticité) sous-tendant ces spécialisations démographiques et comportementales soient encore mal connus, il semblerait que l'exploitation forestière agisse comme un déterminant évolutif conduisant à l'adaptation locale des populations de Sonneurs à ventre jaune. Ces résultats illustrent une nouvelle fois les capacités d'évolution rapide des vertébrés (oiseaux : Perrier *et al.* 2018 ; reptiles : French *et al.* 2018 ; poissons : Reid *et al.* 2016) face à des changements environnementaux induits par les activités de l'homme.

Malheureusement, l'intensification de l'exploitation forestière débutée dans le courant des années 2000 conduit progressivement à l'élimination des petites zones humides qui ont jadis favorisé la dynamique des populations et l'adaptation locale du Sonneur à ventre jaune dans les forêts de production françaises. Face à cette situation alarmante, nous avons synthétisé les éléments de connaissance récemment publiés dans la littérature scientifique concernant les effets délétères de ces changements de gestion forestière sur la viabilité à long terme des populations de Sonneurs à ventre jaune. Nous avons présenté ici des mesures pouvant permettre de concilier l'exploitation du bois et la viabilité à long terme des populations de cette espèce. Nous espérons que ces bonnes pratiques pourront aussi bénéficier à d'autres amphibiens (e.g., triton alpestre et triton palmé) réalisant des étapes cruciales de leur cycle de vie dans les ornières forestières.

De façon plus générale, nous souhaitons plaider pour une gestion forestière véritablement

« intégrée », dans laquelle l'ensemble des espèces et leurs interactions avec le milieu sont les garants du bon fonctionnement d'un écosystème productif et résilient. Nous demandons que la préservation de cet écosystème ne soit plus perçue par les forestiers comme une contrainte dont les coûts viennent grever les bénéfices de l'exploitation du bois. Dans un contexte global d'érosion de la biodiversité et de multiplication des stress infligés aux écosystèmes, une gestion forestière plus respectueuse des fonctionnalités écologiques doit être mise en œuvre pour favoriser la préservation sur le long terme des espèces et des habitats forestiers. A ce titre, nous souhaitons rappeler que l'État français a confié au gestionnaire des forêts publiques une mission de conservation de la biodiversité qui ne devrait pas être subordonnée aux objectifs financiers et commerciaux des acteurs de la filière bois. Nous rappelons également que la destruction de l'habitat d'une espèce protégée (telles que les ornières occupées par le Sonneur à ventre jaune pour sa reproduction) constitue une entorse à la législation et devrait faire l'objet d'un dépôt systématique de dossier de demande de dérogation, avec consultation des instances concernées. Enfin, nous espérons que cette synthèse contribuera également à démarrer une réflexion générale sur la conservation et la gestion des petites zones humides qui, malgré leur vulnérabilité et leur forte valeur patrimoniale, ne bénéficient pour l'heure d'aucune protection réglementaire spécifique.

Remerciements : Nous remercions les trois relecteurs, Matthieu Berroneau, Claude Miaud, et Jean-Pierre Vacher, pour leurs conseils avisés et constructifs durant l'évaluation du manuscrit. Nous tenons aussi à remercier l'éditeur en chef provisoire, Jean-Marie Ballouard, pour l'intérêt qu'il a porté à notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Alford R. A., Dixon P. M. & Pechmann J. H. 2001 – Ecology: Global amphibian population declines. *Nature*, 412: 499–500.

Alleman C. 2020 – Conservation du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) dans un contexte d'exploitation forestière. Suivi et évolution d'une population dans un massif forestier des Ardennes. Rapport de stage de Master 2 Science pour l'Environnement, Université de la Rochelle, Faculté des Sciences et Technologies.

Altwegg R. & Reyer H. U. 2003 – Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution*, 57: 872–882.

Angelini C., Tiberi A., Cari B. & Giachi F. 2018 – Survival and recruitment in the population ecology of the endangered *Bombina pachypus* (Amphibia: Anura). *Amphibia-Reptilia*, 39: 265–274.

Astruc G., Farny G., Corail M., Combrisson D. & Dudouet C. 2014 – Dynamique des populations et phénologie des Sonneurs à ventre jaune *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) dans le Parc national des Écrins. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 149: 9–23.

Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V. M. & Turlure C. 2013 – Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biol. Rev.*, 88: 310–326.

Barandun, J. & Reyer H. U. 1997 – Reproductive ecology of *Bombina variegata*: development of eggs and larvae. *J. Herpetol.*, 31: 107–110.

Barrile G. M., Walters A., Webster M. & Chalfoun A. D. 2021 – Informed breeding dispersal following stochastic changes to patch quality in a pond-breeding amphibian. *J. Anim. Ecol.*, in press.

Beebee T. J. & Griffiths R. A. 2005 – The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biol. Conserv.*, 125: 271–285.

Boualit L., Pichenot J., Besnard A., Helder R., Joly P. & Cayuela H. 2019 – Environmentally mediated reproductive success predicts breeding dispersal decisions in an early successional amphibian. *Anim. Behav.*, 149: 107–120.

Buschmann H., Scheel B. & Jacob A. 2013 – Populationsstruktur und-entwicklung der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) in Schaumburg (Niedersachsen). *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 20, 11–36.

Carlson S. M., Cunningham C. J. & Westley P. A. 2014 – Evolutionary rescue in a changing world. *Trends Ecol. Evol.*, 29: 521–530.

Cayuela H., Cheylan M. & Joly P. 2011 – The best of a harsh lot in a specialized species: breeding habitat use by the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) on rocky riverbanks. *Amphibia-Reptilia*, 32: 533–539.

Cayuela, H., Besnard, A. & Joly, P. 2013 – Multi-event models reveal the absence of interaction between an invasive frog and a native endangered amphibian. *Biol. Invasions*, 15: 2001–2012.

Cayuela H., Besnard A., Bonnaire E., Perret H., Rivoalen J., Miaud C. & Joly P. 2014 – To breed or not to breed: past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia*, 176: 107–116.

Cayuela H., Lambrey J., Vacher J. P. & Miaud C. 2015a – Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape. *Popul. Ecol.*, 57: 433–443.

Cayuela H., Arsovski D., Boitaud S., Bonnaire E., Boualit L., Miaud C., Joly P. & Besnard A. 2015b – Slow life history and rapid extreme flood: demographic mechanisms and their consequences on population viability in a threatened amphibian. *Freshwater Biol.*, 60: 2349–2361.

Cayuela H., Arsovski D., Bonnaire E., Duguet R., Joly P. & Besnard A. 2016a – The impact of severe drought on

survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian. *Ecosphere*, 7: e01246.

Cayuela H., Arsovski D., Thirion J. M., Bonnaire E., Pichenot J., Boitaud S., Brison A. L., Miaud C., Joly P. & Besnard A. 2016b – Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology*, 97: 980–991.

Cayuela H., Boualit L., Arsovski D., Bonnaire E., Pichenot J., Bellec A., Miaud C., Léna J. P., Joly P. & Besnard A. 2016c – Does habitat unpredictability promote the evolution of a colonizer syndrome in amphibian metapopulations? *Ecology*, 97: 2658–2670.

Cayuela H., Arsovski D., Thirion J. M., Bonnaire E., Pichenot J., Boitaud S., Miaud C., Joly P. & Besnard A. 2016d – Demographic responses to weather fluctuations are context dependent in a long-lived amphibian. *Global Change Biol.*, 22: 2676–2687.

Cayuela H., Pradel R., Joly P. & Besnard A. 2017 – Analysing movement behaviour and dynamic space-use strategies among habitats using multi-event capture-recapture modelling. *Methods Ecol. Evol.*, 8: 1124–1132.

Cayuela H., Besnard A., Quay L., Helder R., Léna J. P., Joly P. & Pichenot J. 2018 – Demographic response to patch destruction in a spatially structured amphibian population. *J. Appl. Ecol.*, 55: 2204–2215.

Cayuela H., Gillet L., Laudelout A., Besnard A., Bonnaire E., Levionnois P., Muths E., Dufrene M. & Kinet T. 2019a – Survival cost to relocation does not reduce population self-sustainability in an amphibian. *Ecol. Appl.*, 29: e01909.

Cayuela H., Bonnaire E., Astruc G. & Besnard A. 2019b – Transport infrastructure severely impacts amphibian dispersal regardless of life stage. *Sci. Rep.*, 9: 1–10.

Cayuela H., Lemaître J. F., Bonnaire E., Pichenot J. & Schmidt B. R. 2020a – Population position along the fast-slow life-history continuum predicts intraspecific variation in actuarial senescence. *J. Anim. Ecol.*, 89: 1069–1079.

Cayuela H., Besnard A., Cote J., Laporte M., Bonnaire E., Pichenot J., Schtickzelle N., Bellec A., Joly P. & Léna J. P. 2020b – Anthropogenic disturbance drives dispersal syndromes, demography, and gene flow in amphibian populations. *Ecol. Monogr.*, 90: e01406.

Clobert J., Le Galliard J. F., Cote J., Meylan S. & Massot M. 2009 – Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.*, 12: 197–209.

French S. S., Webb A. C., Hudson S. B. & Virgin E. E. 2018 – Town and country reptiles: a review of reptilian responses to urbanization. *Integr. Comp. Biol.*, 58: 948–966.

Gilpin M. 2012 – Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, Londres. 336 p.

Green A. W. & Bailey L. L. 2015 – Reproductive strategy and carry-over effects for species with complex life histories. *Popul. Ecol.*, 57, 175–184.

Haggerty C. J., Crisman T. L. & Rohr J. R. 2019 – Effects of forestry-driven changes to groundcover and soil moisture on amphibian desiccation, dispersal, and survival. *Ecol. Appl.*, 29: e01870.

Hanski I. 1999 – Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford. 328 p.

Hanski I. A., Gaggiotti O. E. & Gaggiotti O. F. 2004 – Ecology, genetics and evolution of metapopulations. Academic Press.

Harrison S. 1991 – Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 73–88.

Hartel T., Schweiger O., Öllerer K., Cogălniceanu D. & Arntzen J. W. 2010 – Amphibian distribution in a traditionally managed rural landscape of Eastern Europe: probing the effect of landscape composition. *Biol. Conserv.*, 143: 1118–1124.

Hartel T. & von Wehrden H. 2013 – Farmed areas predict the distribution of amphibian ponds in a traditional rural landscape. *PloS one*, 8: e63649.

Lescure J., Pichenot J. & Cochard P. O. 2011 – Régression de *Bombina variegata* (Linné, 1758) en France par l'analyse de sa répartition passée et présente. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 137: 5–41.

Marsh D. M. & Trenham P. C. 2001 – Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conserv. Biol.*, 15: 40–49.

Martin R., Merouch A. & Dupuy G. 2001 – Gestion du Crapaud sonneur à ventre jaune. Résultats préliminaires en forêt domaniale de l'Allier. *Rev. For. Française*, 53: 176–183.

Massemin D. & Cheylan E. M. 2001 – Eléments bibliographiques sur le statut passé et actuel du Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (L.) (Anura; Discoglossidae) en région méditerranéenne française. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 97: 41–47.

Morand A., Joly P. & Grolet O. 1997 – Phenotypic variation in metamorphosis in five anuran species along a gradient of stream influence. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 320: 645–652.

Nathan R., Klein E., Robledo-Arnuncio J. J. & Revilla E. 2012 – Dispersal kernels. In: Dispersal ecology and evolution. Bague M., Benton T. G., Bullock J.M. (éds), Pp 187–210. Oxford University Press, Oxford. 462 p.

Perret N., Pradel R., Miaud C., Grolet O. & Joly P. 2003 – Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *J. Anim. Ecol.*, 72: 567–575.

Perrier C., Lozano del Campo A., Szulkin M., Demeyrier V., Gregoire A. & Charmantier A. 2018 – Great tits and the city: Distribution of genomic diversity and gene-environment associations along an urbanization gradient. *Evol. Appl.*, 11: 593–613.

Petrovan S. O. & Schmidt B. R. 2016 – Volunteer conservation action data reveals large-scale and long-term negative population trends of a widespread amphibian, the common toad (*Bufo bufo*). *PloS one*, 11: e0161943.

- Pichenot J. 2008 – Contribution à la Biologie de la Conservation du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata* L.) – Ecologie spatiale et approche multi-échelles de la sélection de l'habitat en limite septentrionale de son aire de répartition. Thèse de Doctorat, Université de Reims.
- Popescu V. D. & Hunter M. L. 2011 – Clear-cutting affects habitat connectivity for a forest amphibian by decreasing permeability to juvenile movements. *Ecol. Appl.*, 21: 1283–1295.
- Reid N. M., Proestou D. A., Clark B. W., Warren W. C., Colbourne J. K., Shaw J. R., Karchner S. I., Hahn M. E., Nacci D., Oleksiak M. F., Crawford D. L. & Whitehead A. 2016 – The genomic landscape of rapid repeated evolutionary adaptation to toxic pollution in wild fish. *Science*, 354: 1305–1308.
- Reyer H. U. & Barandun J. 1997 – Reproductive ecology of *Bombina variegata*: characterisation of spawning ponds. *Amphibia-Reptilia*, 18: 143–154.
- Safner T., Miaud C., Gaggiotti O., Decout S., Rioux D., Zundel S. & Manel S. 2011 – Combining demography and genetic analysis to assess the population structure of an amphibian in a human-dominated landscape. *Conservation Genetics*, 12: 161–173.
- Scott D. E., Casey E. D., Donovan M. F. & Lynch T. K. 2007 – Amphibian lipid levels at metamorphosis correlate to post-metamorphic terrestrial survival. *Oecologia*, 153: 521–532.
- Semlitsch R. D., Todd B. D., Blomquist S. M., Calhoun A. J., Gibbons J. W., Gibbs J. P., Graeter G. J., Harper E. B., Hocking D. J., Hunter M. L., Patrick D. A., Rittenhouse T. A. G. & Rothermel B. B. 2009 – Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. *BioScience*, 59: 853–862.
- Sinsch U., Leus F., Sonntag M. & Hantzschmann A. M. 2020 – Carry-over effects of the larval environment on the post-metamorphic performance of *Bombina variegata* (Amphibia, Anura). *Herpetol. J.*, 30: 126–134.
- Smith A. M. & M Green D. 2005 – Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28: 110–128.
- Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S., Fischman D. L. & Waller R. W. 2004 – Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783–1786.
- Testud G. (2020). Étude de la perméabilité de la LGV Bretagne-Pays de la Loire (BPL) aux déplacements des amphibiens. Thèse de Doctorat, Université Paris Sciences et Lettres.
- Thomas C. D. & Kunin W. E. 1999 – The spatial structure of populations. *J. Anim. Ecol.*, 68: 647–657.
- Todd B. D., Luhring T. M., Rothermel B. B. & Gibbons J. W. 2009 – Effects of forest removal on amphibian migrations: implications for habitat and landscape connectivity. *J. Appl. Ecol.*, 46: 554–561.
- Warren S. D. & Büttner R. 2008 – Relationship of endangered amphibians to landscape disturbance. *J. Wildlife Manage.*, 72: 738–744.