



Université d'Angers  
Faculté des Sciences  
2 boulevard Lavoisier  
49045 Angers

Laboratoire d'Ecologie Animale  
UMR-MA Paysage et Biodiversité  
Faculté des Sciences  
49045 Angers

## Influence des paramètres environnementaux sur la stratégie de reproduction de la Grenouille agile (*Rana dalmatina* Bonaparte, 1938)



Rapport de stage de Maîtrise  
de  
**Biologie des Populations et des Ecosystèmes**

Présenté par Emilie COSTA

Directeur de stage :  
Professeur Thierry LODE

Année universitaire  
2004-2005

|  |  |
|--|--|
| <p align="center"><b>Université d'Angers</b><br/> <b>Faculté des Sciences</b><br/> 2 boulevard Lavoisier<br/> 49045 Angers Cedex</p>   | <p align="center"><b>Maitrise de Biologie des Populations<br/> et des Ecosystèmes</b></p>                          |
| <p align="center">Responsable de la Maîtrise<br/> <b>Alain PAGANO</b></p>  | <p align="center">Date de soutenance : 21 juin 2005</p>  |
| <p>Auteur<br/><br/> <b>Emilie COSTA</b></p>  | <p>Organisme d'accueil :<br/> <b>Laboratoire d'Ecologie Animale<br/> UFR Sciences<br/> Université d'Angers</b></p> |
| <p align="center">Année universitaire 2004-2005</p>  | <p align="center">Maitre de stage : <b>Thierry LODÉ</b></p>  |
| <p><b>Titre : Influence des paramètres environnementaux sur la stratégie de reproduction de la Grenouille agile (<i>Rana dalmatina</i> Bonaparte, 1938)</b></p>  |  |
| <p>Les stratégies de reproduction chez les animaux résultent d'un compromis adaptatif entre les pressions évolutives distinctes, et souvent contraires, entre les deux sexes concernés. L'étude de la polyandrie chez <i>Rana dalmatina</i> permet de déterminer les bénéfices que peuvent tirer les femelles de ce type de reproduction. Neuf sites de reproduction (quatre polyandres et cinq monoandres) ont été caractérisés en fonction de variables des habitats aquatiques et terrestres. Des études statistiques (analyse de variance, régression multiple et test de Kruskal-Wallis) semblent montrer que les habitats des populations polyandres correspondent à des habitats optimaux de reproduction (ensoleillement et température importante, périmètre de la mare...). La présence d'habitats de qualité permettrait aux femelles d'augmenter leur fitness en produisant une descendance dont le sex-ratio serait biaisé en faveur des mâles. La sur-représentation des mâles dans les populations polyandres serait responsable de l'augmentation du conflit intra-sexuel pour l'accès aux femelles et, ainsi, à la mise en place d'une polyandrie par copulation forcée. Le choix de la sélection de l'habitat permettrait à certaines populations d'augmenter leur fitness par le biais du sex-ratio biaisé même si le coût lié à la polyandrie est important. L'importance des bénéfices indirects n'ont pas été considérés dans cette étude alors qu'il est probable que l'augmentation de la variabilité génétique chez les populations d'amphibiens permet de palier les coûts liés à l'augmentation de la consanguinité.</p> <p><u>Mots clefs</u> : polyandrie, <i>Rana dalmatina</i>, bénéfices génétiques, sélection de l'habitat, succès reproducteur.</p> |  |
| <p><b>Influence of environmental parameters on reproductive strategy of the Agile frog (<i>Rana dalmatina</i> Bonaparte, 1938)</b></p>   |  |
| <p>The reproductive strategies amongst animals result from an adaptive compromise between distinct evolutionary pressures, and, often contradictory, between the two sexes concerned. The study of polyandry in <i>Rana damaltina</i> allows us to determine the benefits that the female may obtain from this type of reproduction. Nine reproduction sites (four polyandrous and five monoandrous) were selected in relation to variable habitats, both aquatic and terrestrial. Statistical analysis (variation analysis, multiple regression and the Kruskal Wallis test) seem to show that the habitats of polyandrous populations correspond to the best reproductive habitats (significant sunshine and a high temperature, perimeter of the pond) The presence of high quality habitats would seem to allow the females to increase their fitness by producing offspring where the sex ratio is biased in favour of the males. The over-representation of males in polyandrous populations would appear to be responsible for the inter sexual conflict for access to females and thus to the establishment of polyandry by forced copulation. The choice of selection of the habitat would seem to allow some populations to increase their fitness by means of the expedient of the biased sex ratio even if the cost linked to polyandry is significant. The importance of indirect benefits has not been considered in this study so it is probable that the increase of genetic variation among amphibian populations compensates for the costs linked to the increase in inbreeding.</p> <p><u>Key words</u>: polyandry, <i>Rana damaltina</i>, genetic benefits, habitat selection, reproductive success.</p>   |  |

# SOMMAIRE

|  |    |
|--|----|
| INTRODUCTION   | 4  |
| Les coûts et les bénéfices   | 5  |
| Polyandrie chez les amphibiens   | 7  |
| Polyandrie chez <i>Rana dalmatina</i>  | 9  |
| MATERIEL BIOLOGIQUE  | 12 |
| Caractéristiques, description et dimorphisme sexuel                              | 12 |
| Distribution   | 13 |
| Biologie   | 13 |
| Reproduction et pontes   | 14 |
| METHODES   | 15 |
| Détermination des effectifs et du sexe-ratio de chaque mare                      | 15 |
| Caractérisation de l'habitat   | 16 |
| Etudes statistiques  | 18 |
| RESULTATS  | 20 |
| Détermination des effectifs et du sexe-ratio de chaque mare                      | 20 |
| Caractérisation de l'habitat   | 22 |
| Etude statistique des variables de l'habitat                                     | 22 |
| DISCUSSION   | 35 |
| CONCLUSION   | 43 |
| REMERCIEMENTS  | 44 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES  | 45 |
| ANNEXES  | 48 |
| Annexe 1 : Fiches caractéristiques de chaque mare                                | 49 |
| Annexe 2 : Procédures SAS  | 69 |
| Annexe 3 : Vérification des hypothèses sur les résidus de la régression linéaire | 72 |
| Annexe 4 : Résultats du test de Kruskal-Wallis                                   | 77 |

# INTRODUCTION

« *La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort.* » (Bichat, 1800). Avant sa mort, l'organisme va laisser une part essentielle de lui-même qui permettra de perpétuer la vie, c'est l'acte de reproduction. Par ailleurs, seuls les individus les plus aptes à survivre en fonction des pressions de leur environnement vont pouvoir se reproduire et, ainsi, transmettre leur patrimoine génétique à la descendance.

Lors d'une reproduction sexuelle, la divergence biologique entre les partenaires mâles et femelles entraîne un conflit entre les sexes responsable des variations de comportements reproducteurs. La différence de taille entre les gamètes, anisogamie, est généralement associée au fait que la femelle a la charge de l'apport énergétique nécessaire à la reproduction des descendants alors que le mâle se contente de produire uniquement le matériel véhiculant son information génétique (Bell, 1978). Par conséquent, les mâles privilégient la quantité puisque leur succès reproducteur dépendra du nombre de reproductions qu'ils auront menées à leurs termes, alors que les femelles privilégient la qualité afin d'assurer la survie de leur progéniture (Daly & Wilson, 1983).

Les pressions évolutives s'exercent donc de façon distincte et même contraire sur les deux sexes. Le succès reproducteur des femelles chez de nombreuses espèces gonochoriques dépend moins de leur faculté à trouver un partenaire que des soins qu'elles pourront apporter à leur progéniture. Chez les mâles, le succès reproducteur résulte surtout de l'aptitude à écarter les rivaux. « La sélection sexuelle ne dépend pas de la lutte pour l'existence mais de la lutte entre mâles, pour s'assurer la possession des femelles. Cette lutte ne se termine pas par la mort des vaincus, mais par le défaut ou la petite quantité de descendants » (Darwin, 1859).

Ainsi, cette sélection naturelle et sexuelle consiste à retenir les traits d'histoire de vie des animaux qui vont accroître le succès reproducteur des individus en augmentant le nombre et la qualité des reproductions : la valeur adaptative ou fitness. La valeur adaptative implique par conséquent à la fois les deux partenaires, déterminant une **stratégie de reproduction**. Le conflit sexuel est une cause importante dans l'élaboration des stratégies de reproduction par la mise en place de compromis entre les coûts et les bénéfices pour chaque individu.

La nature des relations diffère beaucoup entre les mâles et les femelles dans le monde animal et, en dépit de la diversité des rassemblements reproducteurs, il est possible de ne retenir que six classes originales de systèmes sexuels : l'individualisme, la polygynie, la polygynandrie, la monogamie, la coopération reproductive et **la polyandrie**.

La stratégie polyandre est une stratégie par laquelle une femelle se reproduit avec plusieurs mâles lors d'un cycle reproducteur ; les œufs de ces femelles ont alors été fécondés par au moins deux mâles (la reproduction multiple ne génère pas forcément une paternité multiple). La polyandrie génère un avantage évident pour la fitness des mâles, chaque reproduction supplémentaire augmente généralement le nombre d'œufs que le mâle fertilise ; par contre, l'avantage au niveau de la fitness de la femelle est déjà moins clair (Fox *et al.*, 2003). Ainsi, la polyandrie nécessite, pour être acceptée en termes d'évolution, que les femelles en tirent des bénéfices supérieurs aux coûts qui peuvent en découler.

**Les coûts et les contraintes** liés à la polyandrie sont de plusieurs sortes : la paternité multiple engendre une augmentation de l'énergie et du temps nécessaire à la reproduction. La surconsommation d'énergie et la multiplication des accouplements peuvent permettre l'augmentation du transfert de maladies sexuellement transmissibles et de parasites (Jennions & Petry, 2000). De plus, les individus sont plus exposés aux risques de prédation ; ce risque existe chez les femelles (Thornhill & Alcock, 1983) et chez les mâles lorsqu'ils adoptent un comportement de recherche de la femelle (Lodé *et al.*, 2004b). Chez *Crinia georgiana* (Byrne & Roberts, 1999), la polyandrie génère une baisse de 30 % de la fertilisation. De plus, les femelles risquent la mort par blessure ou par asphyxie (2% de risques chez *Crinia georgiana*). Le cas des amphibiens est marqué par leur type de reproduction ; en effet, la polyandrie simultanée couplée avec une fertilisation externe peut être plus sensible aux interférences directes liées à la compétition des mâles qu'une polyandrie avec fécondation interne (Byrne & Roberts, 1999).

Le fait que les stratégies polyandres persistent, en dépit des multiples pressions de sélection agissant de façon continue, montre que les populations polyandres tirent des bénéfices de cette stratégie. Les coûts sont, ainsi, supplantés par deux sortes de bénéfices, les bénéfices directs et les bénéfices indirects.

**Les bénéfices directs sont aussi appelés matériels.** Ils incluent : l'augmentation des soins parentaux, un meilleur accès au site de ponte, une protection contre le harcèlement des mâles ou polyandrie dite de commodité (Cordero & Andrés, 2002), l'offre de cadeaux nuptiaux à la femelle par les mâles, la formation de coalitions sociales. Les bénéfices matériels permettent, par ailleurs, l'assurance de la fertilisation car certains mâles peuvent être stériles et la quantité de sperme peut être insuffisante (Jennions & Petrie, 2000). Ainsi les femelles récupèrent des bénéfices directs matériels en obtenant différents types de ressources provenant de plus d'un mâle.

**Les bénéfices indirects** sont génétiques ; ils sont de deux sortes : le premier type de bénéfice correspond à l'augmentation de la viabilité de la descendance.

Les forces de sélection naturelle et de sélection sexuelle s'équilibreraient selon le modèle du choix des femelles (Fisher, 1930). Ce modèle stipule que les caractères extravagants sont liés à des traits sélectionnés au cours de l'histoire de vie des animaux. Si le trait extravagant est associé à des caractéristiques de vigueur physique du mâle, le choix orienté des femelles vers ces mâles accroît également la probabilité de survie des néonates (modèle des caractéristiques indicatrices d'Andersson, 1994). Selon la théorie des « good genes », au travers de la survie des individus possédant des traits extravagants, ce sont les gènes favorables de ces individus qui seraient sélectionnés (Kirkpatrick, 1987). Cette théorie est associée au mécanisme du « meilleur mâle ».

L'hypothèse de la sélection sexuelle de Fisher, ou « Runaway Process », reprend le principe du choix évolutif des femelles mais considère ce choix comme aléatoire ; les traits mâles ne sont pas forcément des indices de viabilité et sont souvent considérés comme arbitraires mais ce choix des femelles, s'il n'augmente pas la viabilité de la descendance, en augmente l'attractivité pour la reproduction (Jennions & Petrie, 2000).

Dans de nombreuses espèces monoandres, la polyandrie peut permettre de pallier quelques imperfections génétiques du mâle. En effet, l'hypothèse du « trading-up » démontre que des femelles provoqueraient de nouvelles reproductions « hors accouplement » si les mâles rencontrés postérieurement possèdent des ressources génétiques potentiellement supérieures (Extra Pair Copulation) (Møller, 1997). Chez certaines espèces, la reproduction étant particulièrement explosive, la femelle n'a pas la possibilité de choisir les mâles avec lesquels elle se reproduit, par conséquent, certains mécanismes permettent à la femelle de choisir le meilleur mâle mais de façon post-copulatoire. L'hypothèse de la « compatibilité génétique » démontre que les femelles favorisent la stratégie polyandre afin de réduire la probabilité que tous leurs œufs soient fertilisés par un mâle de faible qualité ou un mâle génétiquement incompatible (Jennions & Petrie, 2000). Chez le pseudoscorpion *Cordylochernes scorpioides*, la femelle augmente de cette façon son succès reproducteur de plus de 30 % (Newcomer *et al.*, 1999).

La polyandrie, hormis l'augmentation de la vigueur de la descendance par la sélection du meilleur matériel génétique, peut permettre, par l'augmentation du nombre de partenaires, d'accroître la variabilité de la descendance.

Chez la vipère (*Vipera berus*), la proportion de descendance viable augmente avec le nombre de reproductions. La reproduction multiple accroît la compétition intra-utérine

potentielle entre les spermatozoïdes des différents mâles. Ainsi, le spermatozoïde le plus fertilisant est celui qui augmentera le plus la fitness de la progéniture. L'augmentation de la qualité de la descendance au travers de la compétition spermique intra-utérine (hypothèse de la « qualité intrinsèque du mâle ») est un avantage sélectif pour les femelles polyandres (Madsen *et al.*, 1992).

Lorsque les populations sont isolées ou que la reproduction est particulièrement endogame, la variabilité génétique tend à diminuer. Le phénomène de « inbreeding depression » ou consanguinité diminue la viabilité de la descendance parce qu'il diminue l'hétérozygotie, augmente l'expression phénotypique d'allèles délétères récessives ou conduit à des interactions épistatiques entre les loci homozygotes (Brown, 1997). La consanguinité peut générer au sein de la descendance des individus malformés ou mort-nés (Madsen *et al.*, 1996). Lorsque les femelles se reproduisent avec de multiples mâles, elles diminuent le risque que leur progéniture soit fécondée par un individu parent (Stockley *et al.*, 1993).

Dans les différentes hypothèses d'augmentation de la diversité génétique de la descendance (citée précédemment), les femelles ont la possibilité de détecter le « meilleur mâle » par des mécanismes pré ou post-copulatoires. Pourtant, les femelles n'ont pas toujours la capacité d'identifier le meilleur mâle et, dans ces circonstances, la sélection pourrait favoriser les femelles qui se reproduisent avec plusieurs mâles afin de répartir les risques (la théorie du « bet-hedging »). Un approvisionnement génétiquement divers de spermatozoïdes pourrait potentiellement permettre d'optimiser la fitness de la femelle dans un environnement variable (Jennions & Petrie, 2000). La polyandrie réduit alors de façon importante la variation de la fitness de la descendance au travers des générations et de l'environnement (Fox & Rauter, 2003).

La polyandrie est plus ou moins répandue dans le règne animal (Review : Jennions & Petrie, 2000), elle a pourtant été démontrée dans la plupart des grands groupes animaux, insectes, reptiles, oiseaux, poissons, mammifères et amphibiens.

Chez les amphibiens, la polyandrie a été démontrée chez plusieurs espèces. Plusieurs traits de comportement de l'histoire de vie comme la fécondation externe via l'amplexus, les soins parentaux faibles ou absents et la promiscuité des mâles dans les congrégations de reproduction suggèrent que la reproduction multiple et la compétition spermique devraient être des phénomènes communs chez les Anoures (Robert *et al.*, 1999). Seules quatre espèces ont été identifiées comme polyandres par des analyses génétiques de parenté, mais les comportements qui y sont liés sont particulièrement distincts.

Lors de la reproduction de la **Rainette aux yeux rouges** (*Agalychnis callidryas*), les amplexus multiples (36 % des amplexus) se font de deux façons, deux mâles sont positionnés côte à côte sur le dos de la femelle, ou bien, la femelle et le premier mâle sont rejoints par un troisième mâle qui se place derrière le couple en amplexus (D'Orgeix *et al.*, 1995).

**La Grenouille rousse** (*Rana temporaria*) possède une reproduction explosive. La paternité multiple des pontes ne résulte pas d'un amplexus multiple ; en effet, un à plusieurs mâles suivent les amplexus lorsque le couple cherche un lieu pour déposer la ponte. De quelques secondes à quelques heures après la ponte, ces individus étirent la ponte et déposent leur sperme (Vieites *et al.*, 2004). Ce genre de comportement est appelé « piratage de ponte » (Figure 1). Sur la totalité des études faites, 84 % de ces pontes ont été fécondés par deux mâles dont un « pirate ». Le piratage des pontes offre un avantage direct au niveau de la fitness chez les mâles et les femelles. Les femelles gagnent en nombre de descendants par la piraterie et les pirates ont l'opportunité de fertiliser

des œufs alors que la disponibilité des femelles est faible (Vieites *et al.*, 2004).

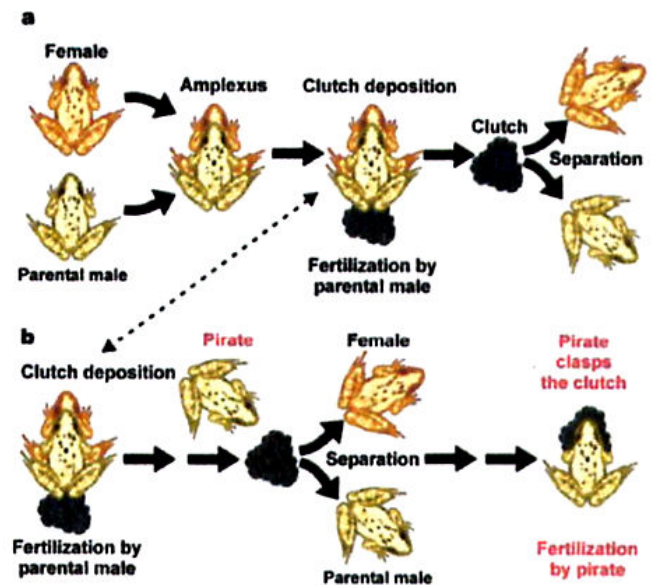


Figure 1 : Représentation schématique du système de reproduction de *Rana temporaria*, principe du « piratage de ponte » (Vieites *et al.*, 2004).

Un autre système de reproduction multiple a été mis en place par *Rana temporaria*. Dans des conditions importantes de densité de population (Figure 2) et lorsque la reproduction est explosive, certains mâles peuvent se retrouver près d'un couple en amplexus et lâcher leur sperme lorsque la femelle commence à déposer ses œufs. C'est le mécanisme de la diffusion spermatique (Laurila & Seppa, 1998).



Figure 2 : Grenouilles rousses entourées de leurs pontes au sein d'une frayère (Duguet & Melki, 2003)



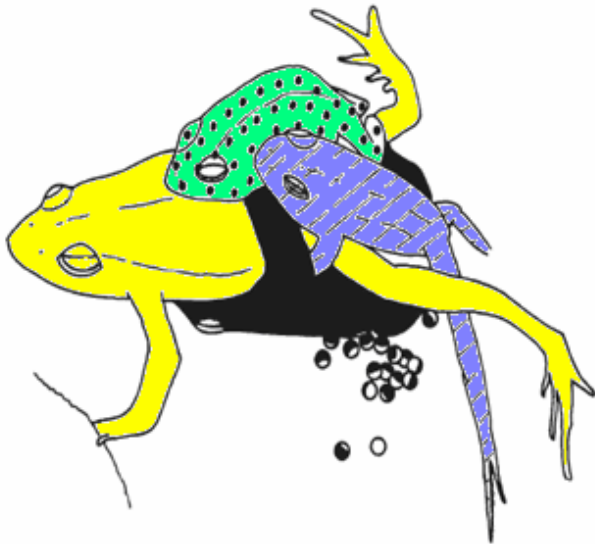


Figure 3: Dessin représentant un amplexus multiple chez *Crinia georgiana* (Roberts *et al.*, 1999) (La femelle est en jaune).

La Grenouille australienne (*Crinia georgiana*) a 43,5 % de ses pontes qui proviennent de reproductions multiples du fait d'amplexus synchrones (Roberts *et al.*, 1999). La polyandrie peut résulter d'un amplexus multiple : deux mâles, ou plus, se trouvent en amplexus, le premier mâle se trouve en position dorsale, le deuxième est en amplexus ventral, par conséquent, les cloaques des deux mâles se trouvent approximativement opposés. Les amplexus multiples peuvent concerner jusqu'à trois mâles physiquement aptes à féconder la ponte (**Figure 3**) (Roberts *et al.*, 1999).

Lors de la découverte de la polyandrie chez la **Grenouille agile** (Lodé & Lesbarrères, 2004a), seules quelques pontes ont montré une paternité multiple (**17,9 %**). De plus, dans les pontes polyandres, la majorité de la ponte a été fécondée par un premier mâle (72,6%) et la proportion de têtards issus d'un deuxième mâle est à peu près constante sur les différentes pontes (Lodé *et al.*, 2004a). La Grenouille agile montre des caractéristiques plutôt monoandres ; pourtant, la polyandrie est constante sur plusieurs sites étudiés et, ainsi, pourrait être un mode de reproduction favorisant la fitness chez certains individus. Trois hypothèses ont été émises sur la cause proximale du comportement de polyandrie chez la Grenouille agile (Lodé *et al.*, 2004a) .

La paternité multiple pourrait résulter de diffusion spermatique provenant de la fertilisation des pontes voisines par des mâles. Cette hypothèse a été exclue car la distance entre les pontes est trop importante et la viabilité de spermatozoïdes pas assez longue. La paternité multiple pourrait provenir d'une fertilisation secondaire, ou piratage des pontes. Des analyses ont montré que seulement 2 % des pontes pourraient provenir de ce type de reproduction multiple (Lodé, com. pers.) bien que le piratage ait été observé chez d'autres populations de Grenouille agiles (Vieites, 2005, Com. Pers.).

La dernière hypothèse, et apparemment la plus probable, serait que la polyandrie résulterait de reproduction synchrone. Des amplexus multiples ont été observés lors de la

période de reproduction (Lodé *et al.*, 2004a) mais le mode de reproduction est encore en étude.

Ces différences au niveau du comportement sexuel et de la fréquence de la polyandrie suggèrent que des facteurs sélectifs très différents pourraient avoir favorisé l'adoption de cette stratégie chez différentes espèces d'amphibiens (Robert & al, 1999).

Les coûts liés à une reproduction polyandre sont importants ; par conséquent, il ne peut exister de reproduction multiple que si les femelles en tirent un bénéfice conséquent. Les amphibiens, et notamment les mâles de *Rana dalmatina*, n'offrent aucun investissement pré ou post-copulatoire pour la progéniture ; la fécondation externe dispense le mâle de cadeaux nuptiaux et la reproduction multiple ne semble pas permettre un surplus de sperme (Lodé, comm. pers). De plus, chez *Rana dalmatina*, la polyandrie seule ne semble pas générer de bénéfices à la descendance (théorie des « good genes ») (Krishnakumar, *unpublished*). Le cas est similaire chez *Crinia georgiana*, la paternité multiple ne semble promouvoir davantage de croissance, ni de survie par rapport à une paternité simple ; par contre l'hypothèse de la compétition spermique semble rester valide et ainsi, la transmission des « good genes » peut se faire au travers de l'héritabilité de la qualité du sperme (Byrne et Roberts, 2004).

Les bénéfices directs sont limités par la pauvreté de l'investissement masculin dans la reproduction. Les bénéfices génétiques, par ailleurs, ne semble pas augmenter la viabilité des descendants ; par conséquent, les bénéfices que la femelle de *Rana dalmatina* tire de la stratégie de reproduction polyandre pourraient être corrélés à l'environnement, soit par bénéfice direct, soit pour l'« inbreeding avoidance », soit pour augmenter la variabilité génétique de sa descendance (théorie du « bet-hedging »).

L'hypothèse émise par ce rapport est que l'ambivalence des stratégies de reproduction chez la Grenouille agile est liée à l'environnement (au micro-habitat) dans lequel elle se reproduit. En effet, selon les fondements de la théorie de la sélection de l'habitat, les animaux sélectionnent les caractéristiques de leur environnement pour optimiser leur reproduction (Macloughlin *et al.*, 2002). Par conséquent, il est nécessaire de déterminer si l'environnement apporte un bénéfice direct aux individus polyandres. Les populations de Grenouilles agiles polyandres ont montré un sexe-ratio fortement biaisé en faveur des mâles ; ainsi, la deuxième hypothèse est que l'environnement est générateur d'un sexe-ratio biaisé. La réponse à ces questions permettra de déterminer l'importance des bénéfices indirects sur cette stratégie qui divise l'espèce en deux entités différentes dans leur stratégie de reproduction.

L'objectif de cette étude est de mettre en relation la stratégie de reproduction de la population, son sexe-ratio et les pressions environnementales agissant sur le site de ponte.

# MATERIEL BIOLOGIQUE : *Rana dalmatina*

Bonaparte, 1840

## 1. Caractéristiques, description et dimorphisme sexuel :

Cette anoure de taille moyenne, mesurant de 45 à 65 mm, est élancée avec un museau proéminent, long et légèrement arrondi (**Figure 4**). Elle possède un masque temporal contrasté avec un tympan de grande taille. La face supérieure du corps est brune roussâtre ou grisâtre plus ou moins foncée, uniforme ou légèrement tachetée de sombre (Duguet & Melki, 2003). On observe parfois une bande dorsale claire, souvent faiblement marquée (Nöllert & Nöllert, 2003). La coloration de la face inférieure varie entre le blanc nacré,

le jaunâtre ou le rosé, généralement uniforme (Duguet & Melki, 2003).



Figure 4: Photo de *Rana dalmatina*  
(Photo :Boris Berglund)

La principale caractéristique physique de cette grenouille est la taille de ses membres postérieurs ; en effet, ceux-ci possèdent une articulation tibio-tarsienne qui dépasse la pointe du museau, parfois largement et lui permettent de faire des bonds de plus de 2 m, d'où son nom d'espèce (Nöllert & Nöllert, 2003). Lors de la période de reproduction, les mâles possèdent une callosité nuptiale grisâtre sur la face interne du pouce des membres antérieurs lui permettant d'agripper la femelle lors de l'amplexus, alors qu' en dehors de la période de reproduction, ces callosités sont blanches. Les mâles possèdent des membres antérieurs plus massifs que ceux des femelles. Ils ne possèdent pas de sacs vocaux (Duguet & Melki, 2003). Les femelles sont un peu plus trapues que les mâles et possèdent des ponctuations rouges sur le ventre (Nöllert & Nöllert, 2003).

## 2. Distribution



Figure 5 : Répartition de la grenouille agile (Nöllert & Nöllert, 2003).

La Grenouille agile est présente dans la majeure partie de l'Europe avec quelques populations isolées dans le nord de l'Europe et le pourtour de la Méditerranée (Nöllert & Nöllert, 2003) (**Figure 5**). Sa présence est généralement associée aux boisements et aux fourrés : forêt de plaine, boisement alluviaux, bocage... Cet amphibien est très ubiquiste sur ses zones de reproduction, cohabitant souvent avec d'autres amphibiens, mais évite généralement les zones riches en poissons (Duguet & Melki, 2003).

## 3. Biologie

L'adulte fréquente en saison estivale un domaine vital distinct de celui de ses congénères, en boisement ou en prairie, d'une superficie de quelques dizaines de mètres carrés. La distance entre le domaine vital et le site de reproduction atteint parfois un km. Il est actif surtout en fin d'après midi, en début de soirée et en début de matinée. Il se nourrit de petits invertébrés capturés à l'affût (arachnides, diplopodes, insectes...) (Duguet & Melki, 2003).

Les dernières sorties ont été notées vers la fin octobre ou en novembre. L'espèce effectue vraisemblablement une migration automnale et hiverne à terre, sans doute à proximité du site de reproduction. Les premières sorties s'observent environ quatre mois plus tard, en février ou au début mars, rarement en janvier, à une température d'une dizaine de degrés environ. La saison de reproduction démarre immédiatement et est caractérisée comme explosive, bien qu'elle puisse s'étaler sur plusieurs semaines en cas de conditions météorologiques médiocres. Le développement de l'embryon dure de 20 à 30 jours. La phase larvaire dure 3 mois et se déroule entre mars et juillet avec des métamorphoses dès la mi-juin. La maturité sexuelle est atteinte vers l'âge de 3 ans. La longévité moyenne dans la nature s'élève à 4 ou 5 ans (Duguet & Melki, 2003).

#### 4. Reproduction et pontes

La Grenouille agile est une espèce monotypique dont le chant nuptial est d'intensité faible et émis au fond de l'eau, de nuit (Duguet & Melki, 2003) (**Figure 6**).

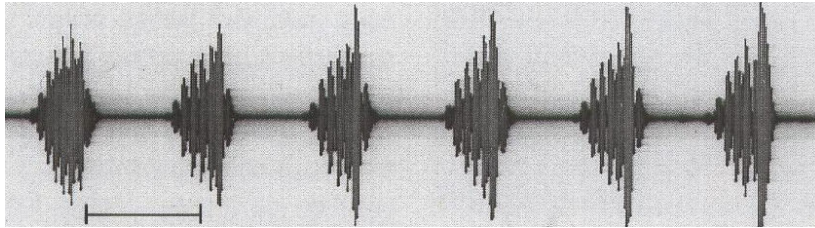


Figure 6 : Sonagramme d'un chant d'accouplement de *Rana dalmatina* ; à 18°C, la distance entre deux groupes d'impulsion est de 100ms (Nöller & Nöller, 2003).

La femelle disposée à pondre choisit toujours un endroit herbeux. La reproduction se fait par amplexus (**Figure 7**) et donc fécondation externe. La ponte est principalement attachée par son centre à un support vertical (**Figure 8**), plus rarement posée sur le fond ou flottant à la surface. C'est une boule plutôt compacte de 500 à 2100 œufs. Ces œufs ont un diamètre de 1,7 à 3,0 mm et sont bicolores avec un pôle supérieur brun noir et un pôle inférieur blanchâtre (Duguet & Melki, 2003).



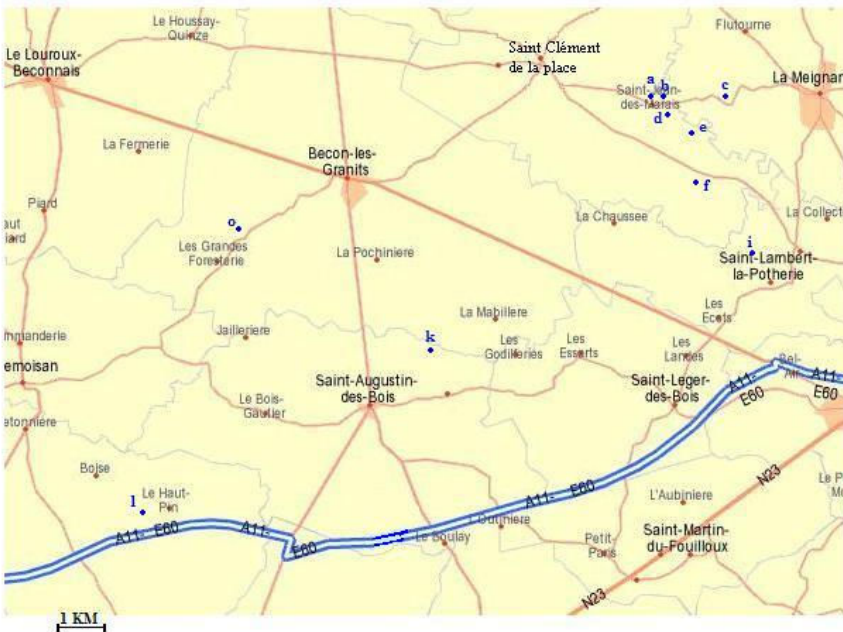
Figure 7 : Photo d'amplexus de Grenouille agile observé le 16 mars 2005, mare « La Gaudinière ».

Figure 8 : Photo de ponte de Grenouille agile observée le 8 mars 2005, mare « Le bon Conseil »



# METHODES

Neufs populations de *Rana dalmatina* ont été échantillonnées sur neufs mares différentes situées autour de Saint Clément-de-la-Place (N 47°30' / W 0°45') et Bécon-les-Granits dans l'ouest de la France (Maine et Loire, 49) (**Figure 9**).



**Figure 9:**

Carte représentant les différents sites de reproduction de la grenouille agile étudiés. Les lettres représentent les sites et correspondent à ceux du tableau.

Sur les neufs mares échantillonnées, cinq possèdent des Grenouilles agiles dont la stratégie de reproduction est monoandre et quatre dont la stratégie est polyandre. L'échantillonnage s'est fait entre les mois de février et d'avril, pour les données relative aux Grenouilles agiles, et la caractérisation des mares s'est faite en avril et mai.

## 1. Détermination des effectifs et du sexe-ratio de chaque mare.

Le but de l'étude était de déterminer les effectifs de mâles et de femelles et de localiser les différents territoires. La cartographie des territoires s'est fait par un plan grossier de la mare. Le comptage des pontes en matinée dans les différents sites a permis d'évaluer l'importance de la reproduction sur le site. Lors du pic d'activité de reproduction, vers 23h, des individus de Grenouilles agiles adultes ont été prélevés afin d'être comptés et un doigt a été coupé en vue d'analyses génétiques sur la population. L'effectif des mâles et des femelles

a permis de calculer le sexe-ratio des populations de chaque mare. Le sexe-ratio correspond au nombre de mâles divisé par le nombre de femelles

## 2. Caractérisation de l'habitat.

L'étude des caractéristiques de l'habitat a été faite aux mois d'avril et de mai afin de déterminer de façon plus précise les espèces végétales présentes.

Pour chacune de sites de reproduction, les variables enregistrées sont de deux catégories distinctes : les variables aquatiques et les variables terrestres (**tableau I**). Les variables ont été caractérisées sur les mares et sur un périmètre de 100 m autour de la mare ; par conséquent, seul le microhabitat à été caractérisé, les variables du paysage n'ont pas été prises en compte.

|  |         |   |
|--|---------|---|
| <b>Stratégies de reproduction</b>                              | - STRA  | - Monoandre, Polyandre (1-2)                |
| <b>Nombre de pontes</b>  | - PON   |   |
| <b>Degré d'ouverture de la mare.</b>                           | - OUV   | - Ouverte, semi-ouverte, fermée (0-2)       |
| <b>Niveau d'anthropisation.</b>                                |         | - 0 à 4 ( $\Sigma$ (ROU + HAB + CHA + ANI)) |
| - Présence d'une route à moins de 100m                         | - ROU   | o Absence, présence (0,1)                   |
| - Présence d'une habitation à moins de 100m                    | - HAB   | o Absence, présence (0,1)                   |
| - Présence d'un champ cultivé à moins de 100m                  | - CHA   | o Absence, présence (0,1)                   |
| - Présence d'animaux domestiques à moins de 100m               | - ANI   | o Absence, présence (0,1)                   |
| <b>Variables mésologiques.</b>                                 |         |   |
| - Périmètre de la mare.  | - PER   |   |
| - Profondeur maximale.   | - PROF  |   |
| - Pente des rives (douces, moyennes, abrupte).                 |         |   |
| - Pente douce  | - PDOU  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Pente moyenne  | - PMOY  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Pente forte  | - PFOR  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Nature du substrat (minéral, organique, litière forestière). |         |   |
| - Substrat minéral   | - SMIN  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Substrat organique   | - SORG  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Substrat type litière forestière                             | - SLIT  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| <b>Variables physico-chimiques.</b>                            |         |   |
| - Ph.  | - PH    |   |
| - Température (°C)   | - TEMP  |   |
| - Turbidité.   | - TURB  |   |
| - Matière En Suspension (MES/mL).                              | - MES   |   |
| - Conductimétrie.  | - COND  |   |
| <b>Variables biotiques.</b>                                    |         |   |
| - Ripisylve.   |         |   |
| - Herbacées  | - HERB  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Arbres   | - ARB   | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Arbustes   | - ARBU  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Ronces   | - RON   | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Végétation aquatique.  |         |   |
| - Flottante  | - VFLO  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Emergée  | - VEM   | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Submergée  | - VSUB  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Bois mort  | - BMOR  | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Recouvrement total des plantes à la surface de la mare.      | - REC   | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| - Surface d'ensoleillement de la mare                          | - ENS   | - 0%, <20, 21-40, 41-60, 61-80, >80% (0-5)  |
| <b>Macrofaune.</b>   |         |   |
| - Présence de poisson  | - POI   | - Absence, peu abondant, abondant (0-2)     |
| - Présence d'amphibiens  | - AMPHI | - Absence, peu abondant, abondant (0-2)     |

**Tableau I** : Variables étudiées pour la caractérisation de l'habitat de reproduction des Grenouilles agiles.



Les variables ont été choisies en fonction de l'impact qu'elles peuvent avoir sur les grenouilles mais aussi sur leur descendance en termes de fitness.

Le calcul du nombre de pontes correspond à l'importance de la reproduction sur le site. Les variables mésologiques (le périmètre de la mare, la profondeur maximale et la pente des rives) ainsi que les variables biotiques (la proportion de végétation aquatique et la proportion de ronces) montre la qualité du site de ponte. Ces variables sont nécessaires au dépôt des pontes après l'accouplement, leur présence permet de déterminer si le site est propice à la reproduction (Lesbarrères & Lodé, 2002).

La proportion de strate herbacée, d'arbres et arbustes permet de déterminer l'ouverture de la mare. La surface d'ensoleillement, la température, la quantité de matière en suspension et la turbidité permettent de déterminer la qualité du milieu pour le développement des têtards de grenouilles. Les têtards sont microphages, ils se nourrissent principalement de particules en suspension dans l'eau, de bactéries et de microorganismes planctoniques (Duguet & Melki, 2003).

La température, proportionnelle à la surface d'ensoleillement, diminue la durée de métamorphose des larves (Percsy, 1994). L'élévation de la température favorise ainsi la présence de cette espèce (Lesbarrères & Lodé, 2002). La nature du substrat permet d'analyser l'eutrophisation du milieu. L'étude de la macrofaune (abondance de poissons et d'amphibiens) permet de prendre en compte l'importance des interactions de prédation et de compétition dans la dynamique des populations de Grenouille agile dans leur habitat aquatique. Le pH a été analysé car l'acidification de l'habitat peut générer le déclin des populations d'amphibiens ; en effet, les pH bas peuvent affecter les têtards et avoir d'importantes conséquences sur le succès reproducteur des populations de grenouilles (Pasanen *et al.*, 1998). Enfin, les conditions d'anthropisation des populations ont été mesurées en fonction de la présence de routes (effet sur la mortalité des reproducteurs et sur l'isolement des populations) (Lesbarrères *et al.*, 2003), présence d'habitation et de champs cultivés (pollution) et présence d'animaux domestiques (destruction de la ripisylve).

### 3. Etudes statistiques

Le logiciel d'étude statistique utilisé est SAS. Les procédures utilisées dans l'analyse des variables caractéristiques de l'environnement sont des procédures de description statistique, les procédures d'analyse discriminante et de régression multiple (Voir annexes).

- Etude de la corrélation entre les variables caractéristiques de l'environnement et le nombre de pontes par mare ; utilisation de la régression linéaire multiple

La régression linéaire est un modèle mathématique prédictif, elle teste la nature de la relation entre une variable dépendante et un variable indépendante à l'aide d'un modèle spécifié. La régression linéaire dans le cas de l'étude est multiple puisque le modèle contient plusieurs variables indépendantes :

$$Y_t = \alpha_0 + \alpha_1 X_{1,t} + \alpha_2 X_{2,t} + \dots + \alpha_{27} X_{27,t} + e_t \quad \text{où } t \in \{1, \dots, 9\}.$$

La variable NOMBRE DE PONTES  $Y_t$  avec  $t$  variant de 1 à 9 est écrite comme combinaison linéaire des  $X_{it}$ ,  $i$  variant de 1 à 27.

En effet, pour simplifier l'écriture on notera :

- $X_1$  la variable OUVERTURE
- $X_2$  la variable ANTHROPISATION
- $X_3$  la variable PERIMETRE...

Pour tester la significativité du modèle dans sa globalité ainsi que celle de chaque coefficient de la régression, les tests de Fisher et de Student ont été utilisés :

- **Le test de Student** teste l'hypothèse nulle : le coefficient  $\alpha_i$  est nul contre l'alternative au seuil 95% ; ce test permet de savoir si une variable explicative figurant dans le modèle est réellement, significativement, contributive pour expliquer la variable endogène en testant si son coefficient est significativement différent de 0.

- **Le test de Fisher** teste la significativité globale du modèle de régression, c'est-à-dire si l'ensemble des variables explicatives a une influence sur la variable à expliquer. On teste l'hypothèse nulle : « tous les coefficients sont nuls contre l'alternative : il existe au moins un des coefficients non nuls au seuil 5% ».

Les résultats de la régression multiple ont donné les caractéristiques de l'habitat de la Grenouille agile qui semblent augmenter le nombre de ponte donc la fitness et la densité de la population.

- Etude de la corrélation entre les variables caractéristiques de l'environnement et la variable stratégie de reproduction.

- Test de Kruskal-Wallis.

La taille de l'échantillon est trop faible pour obtenir une estimation fiable de paramètres statistiques et il est impossible de normaliser la distribution des variables considérées. Ainsi, un test non paramétrique est nécessaire afin d'expliquer la stratégie de reproduction en fonction des caractéristiques de l'habitat. Le test utilisé est le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis. Ce test vérifie l'égalité des médianes des variables. Les variables sont les caractéristiques des sites de ponte par groupes de population ayant des stratégies de reproduction différentes.

- Analyse discriminante

L'analyse discriminante a pour objectif principal d'effectuer une prédiction compte tenu des valeurs prises par certaines variables. La variable dépendante est une variable nominale ou ordinaire (ici, la stratégie de reproduction).

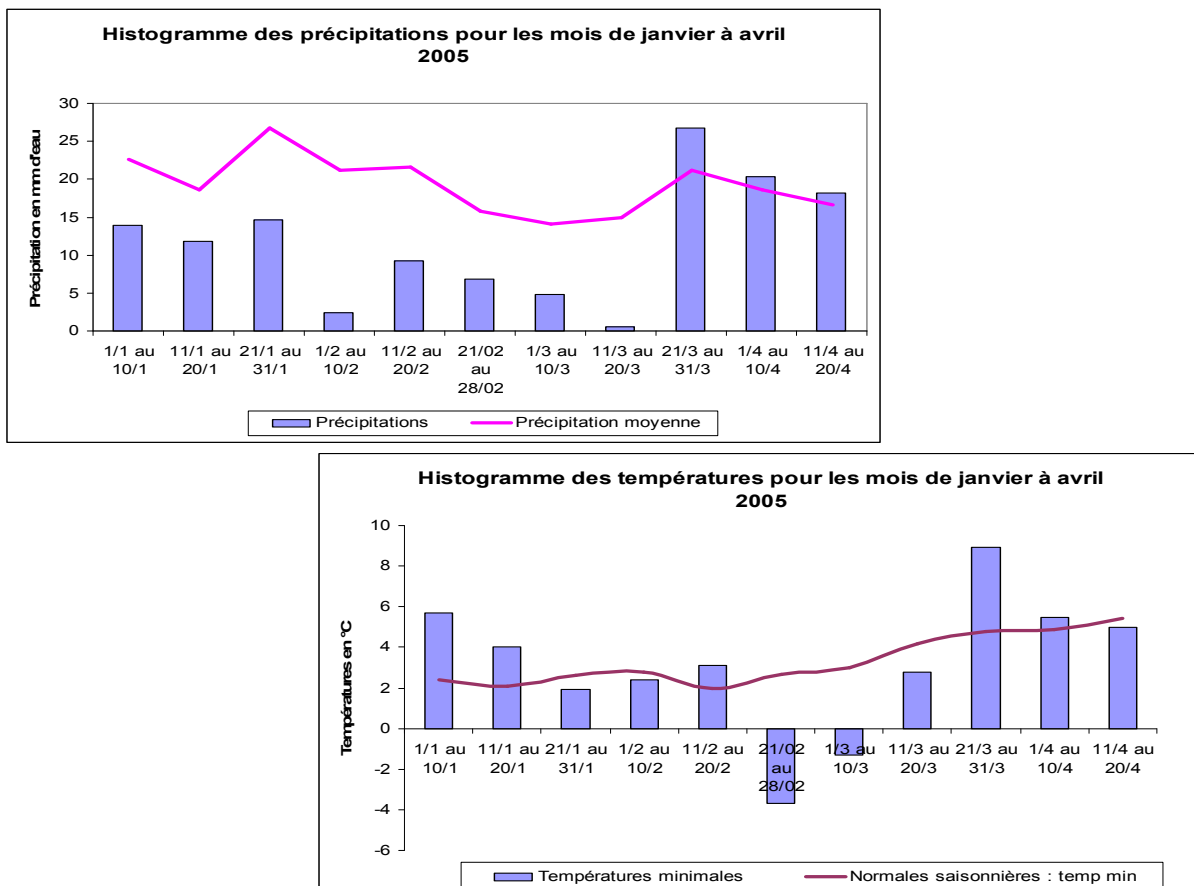
Les résultats du test de Kruskal-Wallis et les résultats de l'analyse discriminante vont permettre de comparer les types d'habitat en fonction du type de reproduction, et ainsi, si les habitats sont différents, déterminer le type d'habitat des grenouilles de stratégie polyandre. Les caractéristiques de l'habitat ainsi corrélées permettront de déterminer si l'habitat peut avoir un bénéfice direct pour la stratégie de reproduction polyandre et, sinon, déterminer si la polyandrie est une réponse aux pressions de cet habitat.

# RESULTATS

## 1. Détermination des effectifs et du sexe-ratio de chaque mare.

La détermination des effectifs et du sexe-ratio a été quelque peu laborieuse. Les conditions météorologiques (températures et pluviométrie) ont été désavantageuses lors de la reproduction de *Rana dalmatina* cette année (**Figure 10**).

Les précipitations, inférieures aux normales saisonnières, ont causé une importante sécheresse. Cette sécheresse est responsable d'une baisse importante du niveau d'eau des mares. De plus, il y a eu une vague de froid balayant exactement la période de reproduction ; les mares, déjà asséchée, sont restées en partie gelées jusqu'au début du mois de mars. Les populations de Grenouilles agile ont particulièrement souffert de ces conditions négatives et la densité des populations était particulièrement faible.



**Figure 10:** Histogramme des précipitations et histogramme des températures lors de la période de reproduction de la Grenouille agile (février à avril 2005).

Les méthodes de prélèvement proviennent d'un prélèvement stochastique des individus donc pour le nombre de femelles on ne considèrera pas le nombre de pontes mais le nombre d'individus prélevés afin que le protocole de comptage des individus soit équivalent entre les mâles et les femelles et, ainsi, que les résultats soient utilisables et représentatifs de la population.

Sur la totalité des neuf sites, les populations de Grenouille agile n'ont été observées que sur deux sites (**Tableau II**). La détermination du sexe-ratio a donné deux résultats équivalents sur les deux sites. Les stratégies des populations qui s'y reproduisaient sont différentes (stratégie monoandre pour la population du Rocher et stratégie polyandre pour la population de la Gaudinière), mais on ne peut déterminer aucune différence entre le sexe-ratio de la population polyandre et celle de la population monoandre. Par contre, le calcul du sexe-ratio n'existe que pour deux sites, la comparaison entre les sexe-ratio en fonction de la stratégie de reproduction n'est pas significativement acceptable. Les résultats ne pourront alors pas être pris en compte lors de la discussion.

| Mare          | Lieu-dit       | Nombre de pontes | Nombre de males | Nombre de femelles | Sex-ratio (nbre mâle/nbre femelles) | Sex-ratio opérationnel |
|---------------|----------------|------------------|-----------------|--------------------|-------------------------------------|------------------------|
| <b>Mare A</b> | Les Marais     | 3                | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare B</b> | Les Marais     | 0                | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare C</b> | La Malsoucière | 11               | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare D</b> | Les Marais     | 0                | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare E</b> | Le Bon Conseil | 7                | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare F</b> | La Nalais      | 0                | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare I</b> | La Gaudinière  | 31               | 19              | 12                 | 1,58                                | 1,8                    |
| <b>Mare K</b> | La Besnardière | 0                | 0               | 0                  | ?                                   | ?                      |
| <b>Mare L</b> | Le Rocher      | 11               | 9               | 5                  | 1,8                                 | 1,81                   |

Tableau II: Tableau récapitulatif du nombre de pontes et du nombre d'individus observés par mare échantillonnée.

## 2. Caractérisation de l'habitat (**Tableau III**).

(Voir annexe I : fiches caractéristiques des mares)

|               | STRA | PON | OUV | ANTHR | PER | PROF | TUR  | PH   | TEMP | MES  | COND | REC | Ripisylve |      |     |     |
|---------------|------|-----|-----|-------|-----|------|------|------|------|------|------|-----|-----------|------|-----|-----|
|               |      |     |     |       |     |      |      |      |      |      |      |     | HERB      | ARBU | ARB | RON |
| <b>Mare A</b> | 2    | 3   | 1   | 3     | 66  | 0,9  | 19,5 | 7,53 | 11   | 9    | 250  | 1   | 3         | 2    | 2   | 0   |
| <b>Mare B</b> | 1    | 0   | 2   | 2     | 25  | 0,35 | 9,1  | 7,56 | 11   | 2    | 222  | 5   | 5         | 0    | 1   | 0   |
| <b>Mare C</b> | 2    | 11  | 1   | 1     | 160 | 1,5  | 58   | 8,23 | 16   | 62,5 | 507  | 2   | 4         | 2    | 0   | 2   |
| <b>Mare D</b> | 1    | 0   | 0   | 2     | 40  | 1    | 33   | 8,33 | 14   | 26   | 553  | 0   | 5         | 0    | 1   | 2   |
| <b>Mare E</b> | 1    | 7   | 0   | 2     | 63  | 1,5  | 8    | 7,74 | 15   | 10   | 377  | 2   | 5         | 0    | 1   | 0   |
| <b>Mare F</b> | 2    | 0   | 1   | 3     | 200 | 1,5  | 60   | 8,35 | 16   | 82,5 | 377  | 0   | 3         | 2    | 2   | 1   |
| <b>Mare I</b> | 2    | 31  | 1   | 2     | 158 | 0,2  | 32   | 7,69 | 20   | 8    | 351  | 5   | 3         | 1    | 1   | 0   |
| <b>Mare K</b> | 1    | 0   | 1   | 3     | 59  | 1    | 9,2  | 7,88 | 15   | 4,5  | 372  | 1   | 2         | 2    | 2   | 3   |
| <b>Mare L</b> | 1    | 11  | 1   | 2     | 86  | 1    | 76   | 8,77 | 15   | 9    | 393  | 1   | 3         | 2    | 2   | 2   |

|               | PENTE |      |      | Nature du substrat |      |      | Végétation aquatique |     |      |      | Macrofaune |       | RAY |
|---------------|-------|------|------|--------------------|------|------|----------------------|-----|------|------|------------|-------|-----|
|               | PDOU  | PMOY | PFOR | SMIN               | SORG | SLIT | VFLO                 | VEM | VSUB | BMOR | POI        | AMPHI |     |
| <b>Mare A</b> | 0     | 1    | 5    | 1                  | 3    | 3    | 0                    | 1   | 0    | 1    | 1          | 2     | 4   |
| <b>Mare B</b> | 5     | 0    | 0    | 1                  | 1    | 5    | 5                    | 1   | 0    | 1    | 0          | 2     | 5   |
| <b>Mare C</b> | 2     | 0    | 4    | 1                  | 5    | 0    | 0                    | 5   | 1    | 0    | 1          | 2     | 5   |
| <b>Mare D</b> | 1     | 0    | 5    | 4                  | 1    | 2    | 0                    | 0   | 0    | 0    | 0          | 1     | 2   |
| <b>Mare E</b> | 0     | 5    | 0    | 2                  | 2    | 2    | 0                    | 5   | 2    | 0    | 1          | 2     | 5   |
| <b>Mare F</b> | 3     | 2    | 3    | 1                  | 4    | 2    | 0                    | 0   | 0    | 1    | 1          | 0     | 5   |
| <b>Mare I</b> | 5     | 0    | 0    | 1                  | 5    | 1    | 0                    | 5   | 0    | 0    | 0          | 1     | 5   |
| <b>Mare K</b> | 1     | 4    | 1    | 2                  | 1    | 2    | 0                    | 2   | 1    | 1    | 0          | 2     | 2   |
| <b>Mare L</b> | 3     | 1    | 1    | 1                  | 3    | 1    | 0                    | 1   | 0    | 1    | 2          | 1     | 3   |

Tableau III: Tableau récapitulatif des résultats obtenus lors de la caractérisation des neuf mares échantillonnées.

## 3. Etude statistique des variables de l'habitat

L'objectif de cette étude statistique est d'expliquer le nombre de pontes et la stratégie sexuelle de chaque population à partir d'un ensemble de variables caractéristiques de l'habitat.

L'étude de la stratégie de reproduction et du nombre de pontes en fonction des caractéristiques de l'habitat a montré des résultats assez mitigés. En effet, les tests statistiques ont souffert de la petite taille de l'échantillon représentatif de chaque stratégie. Il aurait été intéressant de caractériser un nombre plus important de mares afin d'augmenter la représentativité de l'échantillon ; ceci aurait probablement augmenté le nombre de variables du site de ponte caractéristiques de la stratégie et du nombre de pontes.

## 1. Etude de la corrélation entre les variables caractéristiques de l'environnement et le nombre de pontes par mare : régression multiple

Etude de la régression multiple totale entre le nombre de pontes de chaque mare et les variables de l'environnement.

### a. Mise en forme du modèle

Le modèle linéaire prend en compte les 27 variables exogènes liées au micro-habitat de la population.

La variable NOMBRE DE PONTES  $Y_t$  avec  $t$  variant de 1 à 9, est écrite comme combinaison linéaire des  $X_{it}$ ,  $i$  variant de 1 à 27.

En effet, pour simplifier l'écriture on notera :

- $X_1$  la variable OUVERTURE
- $X_2$  la variable ANTHROPISATION
- $X_3$  la variable PERIMETRE...

Soit le modèle :

$$Y_t = \alpha_0 + \alpha_1 X_{1,t} + \alpha_2 X_{2,t} + \dots + \alpha_{27} X_{27,t} + e_t \quad \text{Où } t \in \{1, \dots, 9\}.$$

Les erreurs  $e_t$  sont des variables aléatoires réelles inobservables. La validité du modèle sera testée par la suite et il sera modifié suivant les résultats obtenus.

La régression linéaire multiple est réalisée à partir de la variable NOMBRE DE PONTES par rapport aux variables caractéristiques de l'environnement.

Pour pouvoir interpréter les résultats (statistique de Fisher et de Student), il a été nécessaire de vérifier au préalable des hypothèses sur les résidus associés à cette régression.

### b. Choix d'un sous-ensemble de régresseurs.

La première partie de l'étude a été de sélectionner un ensemble de variables indépendantes par la méthode de régression pas à pas (*stepwise*) (**Tableau IV**) et la méthode d'introduction progressive (*forward*) (**Tableau V**).

| Summary of Stepwise Selection |                 |                    |                  |                 |                   |      |          |        |
|-------------------------------|-----------------|--------------------|------------------|-----------------|-------------------|------|----------|--------|
| Étape                         | Variable entrée | Variable supprimée | Nombre var. dans | R carré partiel | R carré du modèle | C(p) | Valeur F | Pr > F |
| 1                             | Temp            |                    | 1                | 0.5779          | 0.5779            | .    | 9.59     | 0.0174 |
| 2                             | Rec             |                    | 2                | 0.1940          | 0.7719            | .    | 5.10     | 0.0646 |
| 3                             | VFlo            |                    | 3                | 0.1363          | 0.9082            | .    | 7.42     | 0.0416 |
| 4                             |                 | Temp               | 2                | 0.0137          | 0.8945            | .    | 0.75     | 0.4269 |
| 5                             | Tur             |                    | 3                | 0.0820          | 0.9764            | .    | 17.40    | 0.0087 |
| 6                             | Profmaximale    |                    | 4                | 0.0137          | 0.9902            | .    | 5.58     | 0.0775 |
| 7                             | ouverture       |                    | 5                | 0.0078          | 0.9980            | .    | 11.65    | 0.0420 |
| 8                             | Mineral         |                    | 6                | 0.0019          | 0.9999            | .    | 44.18    | 0.0219 |
| 9                             | Ensoleillement  |                    | 7                | 0.0001          | 1.0000            | .    | 16028.0  | 0.0050 |

**Tableau IV:** Sélection d'un ensemble de variables indépendantes par la méthode de régression pas à pas (*stepwise*)

| Summary of Forward Selection |                 |                  |                 |                   |      |          |        |
|------------------------------|-----------------|------------------|-----------------|-------------------|------|----------|--------|
| Étape                        | Variable entrée | Nombre var. dans | R carré partiel | R carré du modèle | C(p) | Valeur F | Pr > F |
| 1                            | Temp            | 1                | 0.5779          | 0.5779            | .    | 9.59     | 0.0174 |
| 2                            | Rec             | 2                | 0.1940          | 0.7719            | .    | 5.10     | 0.0646 |
| 3                            | VFlo            | 3                | 0.1363          | 0.9082            | .    | 7.42     | 0.0416 |
| 4                            | Tur             | 4                | 0.0687          | 0.9769            | .    | 11.93    | 0.0260 |
| 5                            | Profmaximale    | 5                | 0.0133          | 0.9903            | .    | 4.10     | 0.1359 |
| 6                            | Arbu            | 6                | 0.0084          | 0.9987            | .    | 12.69    | 0.0706 |
| 7                            | Bois            | 7                | 0.0013          | 1.0000            | .    | 139.59   | 0.0538 |

**Tableau V:** Sélection d'un ensemble de variables indépendantes par la méthode d'introduction progressive (*forward*)

Les variables sélectionnées pour le modèle de régression sont : la température, le recouvrement de la mare, la proportion de végétation flottante, la turbidité, la profondeur maximale, l'ouverture, la proportion de substrat minéral, l'ensoleillement, la proportion d'arbres et de bois mort. L'ensemble des variables sélectionnées va être soumis à une régression multiple afin de déterminer lesquelles sont corrélées avec la quantité de ponte sur le site de reproduction.



c. Choix d'un modèle de régression à l'aide du coefficient de détermination ajusté

Plusieurs modèles de régression sont proposés en fonction de leur coefficient de détermination ajusté (R carré ajusté) (**Tableau VI**). Même si un modèle de régression possède le meilleur coefficient de détermination mais qu'il ne vérifie pas les hypothèses de base de la régression linéaire, il ne sera pas valable. Par conséquent, les modèles possédant le meilleur coefficient de détermination ajusté seront testés afin de vérifier les hypothèses de base du modèle de régression linéaire.

| Nombre dans le modèle | R carré ajusté | R-carré | Variables du modèle                          |
|-----------------------|----------------|---------|--|
| 6                     | <b>0.9912</b>  | 0.9978  | Profmaximale Tur Temp Poisson VSub Pmoy      |
| 5                     | <b>0.9869</b>  | 0.9951  | Profmaximale Tur Temp Poisson Pmoy           |
| 7                     | <b>0.9834</b>  | 0.9979  | Profmaximale Tur Temp Poisson Bois VSub Pmoy |
| 6                     | <b>0.9808</b>  | 0.9952  | Profmaximale Tur Temp Poisson Bois Pmoy      |
| 5                     | <b>0.9619</b>  | 0.9857  | Tur Temp Poisson Bois Pmoy                   |
| 4                     | <b>0.9495</b>  | 0.9748  | Tur Temp Poisson Pmoy                        |
| 5                     | <b>0.9451</b>  | 0.9794  | Tur Temp Poisson VSub Pmoy                   |

Tableau VI: Modèle de régression linéaire en fonction du coefficient de détermination.

d. Vérification des hypothèses sur les résidus

Avant de calculer les estimateurs moindres carrés ordinaires (m.c.o.) des coefficients de la régression, il faut vérifier d'une part, les hypothèses « standard » concernant les résidus et d'autre part, les hypothèses structurelles (liées à la matrice X). Les résidus  $(\varepsilon_t)_{t \in \{1, \dots, 9\}}$  sont des quantités observables définies par :  $\forall t \quad \varepsilon_t = Y_t - \hat{Y}_t$  où  $\hat{Y}_t$  est l'estimation m.c.o de  $Y_t$ .

Ces hypothèses sont les suivantes :

(H<sub>1</sub>) :  $E(\varepsilon_t) = 0$ , l'espérance mathématique de l'erreur est nulle

(H<sub>2</sub>) :  $E(\varepsilon_t^2) = \sigma_\varepsilon^2$ , la variance de l'erreur est constante ( $\forall t$ ) (homoscédasticité)

(H<sub>3</sub>) :  $E(\varepsilon_t \varepsilon_{t'}) = 0$  si  $t \neq t'$ , les erreurs sont non corrélées

De plus, on peut également tester la normalité des résidus. Cette hypothèse n'est pas essentielle mais en cas de non rejet, les erreurs étant normales, Y et  $\hat{\alpha}$  (estimateur m.c.o. de  $\alpha$ ) suivent également une loi normale et donc les tests sur les coefficients (tests de Student, de Fischer) sont des tests exacts sinon ils seraient asymptotiques.

Les hypothèses ont été vérifiées pour le deuxième modèle considéré (voir annexe) : le modèle liant la variable NOMBRE DE PONTE aux variables TURBIDITE, PROFONDEUR MAXIMALE, TEMPERATURE, ABONDANCE DE POISSONS et PENTE MOYENNE.

e. Analyse et interprétation des tests sur le modèle linéaire

En régression linéaire multiple, le test considère la significativité de la régression dans son ensemble. Pour tester la significativité du modèle dans sa globalité ainsi que celle de chaque coefficient de la régression, les tests de Fisher et de Student sont utilisés.

Dans le cas du modèle (profondeur maximale, turbidité, température, poisson, proportion de pente moyenne) : les hypothèses structurelles sont vérifiées et le modèle est donc valide.

- Test de Fischer : significativité globale du modèle

**Le test de Fisher :** La p-value correspondante est inférieure à 5% (p-value = 0.0005) donc on rejette l'hypothèse nulle « tous les coefficients sont nuls » ; ce qui signifie qu'on accepte l'hypothèse alternative «il existe au moins un coefficients non nul au seuil 5% » et que le modèle est globalement significatif (**Tableau VII**).

| Analyse de variance |    |                  |             |          |        |
|---------------------|----|------------------|-------------|----------|--------|
| Source              | DF | Somme des carrés | Carré moyen | Valeur F | Pr > F |
| Model               | 5  | 815.96445        | 163.19289   | 121.32   | 0.0012 |
| Error               | 3  | 4.03555          | 1.34518     |          |        |
| Corrected Total     | 8  | 820.00000        |             |          |        |

|                |          |          |        |
|----------------|----------|----------|--------|
| Root MSE       | 1.15982  | R-Square | 0.9951 |
| Dependent Mean | 7.00000  | Adj R-Sq | 0.9869 |
| Coeff Var      | 16.56886 |          |        |

Tableau VII : Tableaux récapitulatifs du test de Fisher.

- Vérification de la significativité de chaque variable : test de Student

**Le test de Student :** Pour toutes les variables, les p-values associées à chacune des t – stat sont inférieures à 5% (p-value<sub>prof max</sub> = 0,0389 ; p-value<sub>turbidité</sub> = 0,0024 ; p-value<sub>temp</sub> = 00.0003 ; p-value<sub>poisson</sub> = 0.0012 ; p-value<sub>pente moyenne</sub> = 00,0032) donc on rejette l'hypothèse selon laquelle le coefficient qui leur est associé est nul (**Tableau VIII**).

| Résultats estimés des paramètres |    |                                |            |                  |         |           |                       |
|----------------------------------|----|--------------------------------|------------|------------------|---------|-----------|-----------------------|
| Variable                         | DF | Résultat estimé des paramètres | Erreur std | Valeur du test t | Pr >  t | Tolérance | Inflation de variance |
| Intercept                        | 1  | -43.39719                      | 2.99105    | -14.51           | 0.0007  | .         | 0                     |
| Profmaximale                     | 1  | -4.88115                       | 1.38695    | -3.52            | 0.0389  | 0.38376   | 2.60581               |
| Tur                              | 1  | -0.43010                       | 0.04500    | -9.56            | 0.0024  | 0.12921   | 7.73931               |
| Temp                             | 1  | 4.47031                        | 0.22423    | 19.94            | 0.0003  | 0.44923   | 2.22604               |
| Poisson                          | 1  | 14.20186                       | 1.17495    | 12.09            | 0.0012  | 0.24360   | 4.10507               |
| Pmoy                             | 1  | -3.95438                       | 0.45504    | -8.69            | 0.0032  | 0.23019   | 4.34415               |

| Collinearity Diagnostics (intercept adjusted) |               |                    |                         |            |         |            |         |
|---|---------------|--------------------|-------------------------|------------|---------|------------|---------|
| Nombre  | Valeur propre | Index de condition | Proportion de variation |            |         |            |         |
|   |               |                    | Profmaximale            | Tur        | Temp    | Poisson    | Pmoy    |
| 1   | 2.06138       | 1.00000            | 0.05165                 | 0.01923    | 0.00585 | 0.04445    | 0.00144 |
| 2   | 1.51803       | 1.16530            | 0.04177                 | 0.01879    | 0.02615 | 0.00006783 | 0.07965 |
| 3   | 1.01099       | 1.42793            | 0.00016560              | 0.00010592 | 0.35303 | 0.02077    | 0.02688 |
| 4   | 0.34713       | 2.43689            | 0.55190                 | 0.00300    | 0.00753 | 0.25461    | 0.08229 |
| 5   | 0.06247       | 5.74419            | 0.35452                 | 0.95888    | 0.60744 | 0.68010    | 0.80975 |

Tableau VIII : Tableaux récapitulatifs du test de Student.

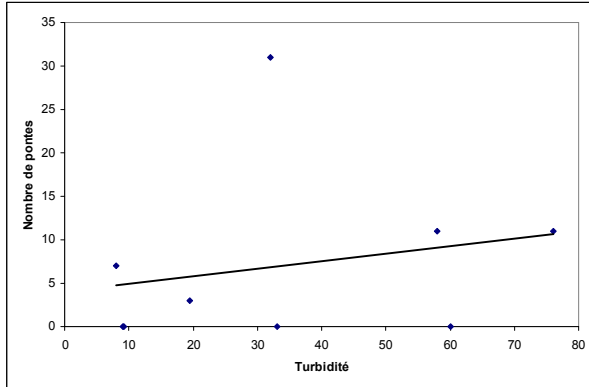
Les résultats de la régression linéaire multiple montrent que le nombre de pontes est significativement corrélé aux variables : **profondeur maximale, turbidité, température, présence de poissons et proportion de pente moyenne**. Il est important de savoir si ces variables sont corrélées positivement ou négativement avec le nombre de pontes, ainsi il est réalisé les courbes du nombre de pontes en fonction des différentes variables.

L'étude des variables en fonction du nombre de pontes permet de déterminer le signe de la corrélation entre ces variables et le nombre de pontes. La corrélation est déterminée par le calcul d'une droite de tendance.

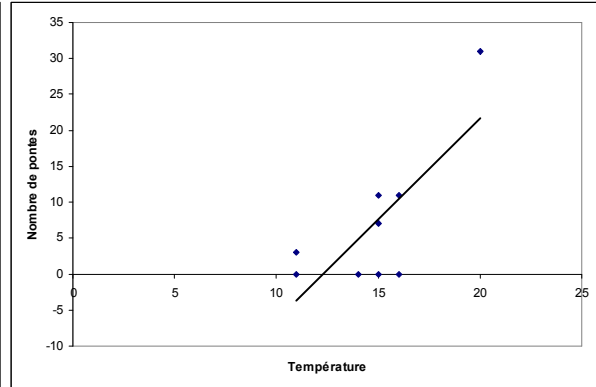
La turbidité et de la température sont corrélés positivement avec le nombre de pontes (**Figure 11 et 12**). Par contre, la profondeur maximale et la proportion de pente moyenne ont un effet négatif sur la quantité de pontes (**Figure 13 et 14**) et les résultats ne sont pas

particulièrement significatifs dans le cas de l'abondance de poissons (la courbe de tendance est de la forme  $y = cst$ ) (**Figure 15**).

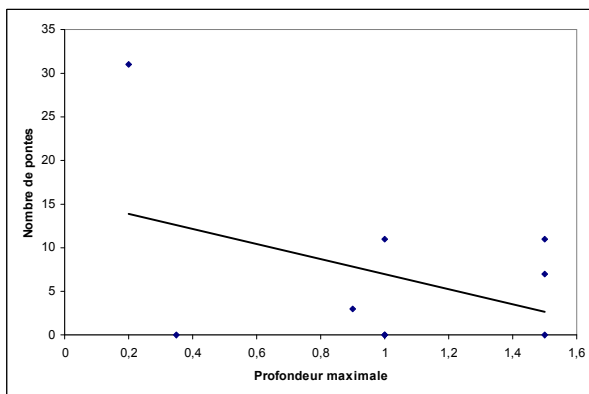
Par conséquent, la température et la turbidité semble être responsables de l'importance du nombre de pontes.



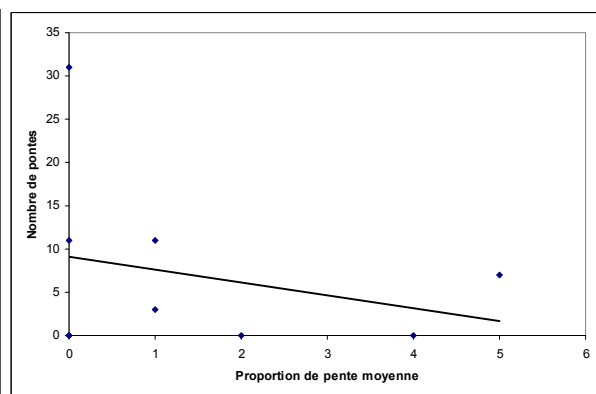
**Figure 11** : Courbe du nombre de pontes en fonction de la turbidité



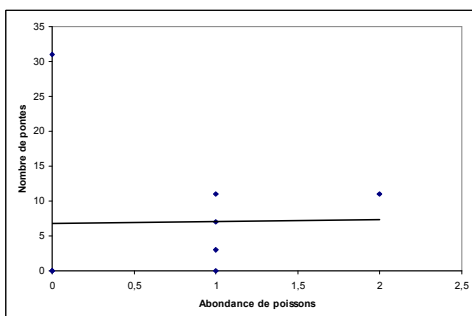
**Figure 12** : Courbe du nombre de pontes en fonction de la température



**Figure 13** : Courbe du nombre de pontes en fonction de la profondeur maximale de la mare



**Figure 14** : Courbe du nombre de pontes en fonction de la proportion de pente moyenne de la rive



**Figure 15** : Courbe du nombre de pontes en fonction de l'abondance de poisson dans la mare

## 2. Etude de la corrélation entre les variables caractéristiques de l'environnement et la variable stratégie de reproduction.

- Test de Kruskal-Wallis.

Les hypothèses statistiques sont :

$H_0$  : « Les médianes sont égales » (il n'y a pas de différences entre la variable environnementale étudiée en fonction de la stratégie de reproduction).

$H_1$  : hypothèse alternative « les médianes sont différentes ».

Le seuil de significativité utilisée pour ces test est  $\alpha = 0.05$  (5% d'erreur accepté).

Pour les variables périmètre et substrat organique, les p-values obtenues sont inférieurs à  $\alpha = 0,05$  (Périmètre :  $Pr > \text{Chi-Square} = 0,0275$  ; substrat organique :  $Pr > \text{Chi-Square} = 0,0170$ ) (**Tableau IX et X**). Ainsi, les résultats sont significatifs et l'hypothèse alternative est favorisée ( $H_1$ ).

Le périmètre et la proportion de substrat organique ne sont pas les mêmes selon les sites de reproduction. En effet, les mares des individus de stratégie polyandre sont caractérisées par un périmètre important et une teneur importante en substrat de type organique. (**Tableau XI**).

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable SOrg<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|---|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie   | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1   | 5  | 15.50            | 25.0             | 3.979112           | 3.1000      |
| 2   | 4  | 29.50            | 20.0             | 3.979112           | 7.3750      |
| Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.                                  |    |                  |                  |                    |             |

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 5.7000 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.0170 |

**Tableau IX** : Résultats du test de Kruskal-wallis sur la variable « proportion de substrat organique »

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Perimetre<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|--|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie  | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1  | 5  | 16.0             | 25.0             | 4.082483           | 3.200       |
| 2  | 4  | 29.0             | 20.0             | 4.082483           | 7.250       |

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 4.8600 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.0275 |

**Tableau X** : Résultats du test de Kruskal-Wallis sur la variable « Périmètre de la mare »

| Variable       | Nb | Moyenne     | Écart-type  | Minimum     | Maximum     |
|----------------|----|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Pontes         | 5  | 3.6000000   | 5.1283526   | 0           | 11.0000000  |
| ouverture      | 5  | 0.8000000   | 0.8366600   | 0           | 2.0000000   |
| anthropisation | 5  | 2.2000000   | 0.4472136   | 2.0000000   | 3.0000000   |
| Perimetre      | 5  | 54.6000000  | 23.2658548  | 25.0000000  | 86.0000000  |
| Profmaximale   | 5  | 0.9700000   | 0.4086563   | 0.3500000   | 1.5000000   |
| Pdouce         | 5  | 2.0000000   | 2.0000000   | 0           | 5.0000000   |
| Pmoy           | 5  | 2.0000000   | 2.3452079   | 0           | 5.0000000   |
| Pforte         | 5  | 1.4000000   | 2.0736441   | 0           | 5.0000000   |
| Mineral        | 5  | 2.0000000   | 1.2247449   | 1.0000000   | 4.0000000   |
| SOrg           | 5  | 1.6000000   | 0.8944272   | 1.0000000   | 3.0000000   |
| SFor           | 5  | 2.4000000   | 1.5165751   | 1.0000000   | 5.0000000   |
| Tur            | 5  | 27.0600000  | 29.3054261  | 8.0000000   | 76.0000000  |
| pH             | 5  | 8.0560000   | 0.4903366   | 7.5600000   | 8.7700000   |
| Temp           | 5  | 14.0000000  | 1.7320508   | 11.0000000  | 15.0000000  |
| MES            | 5  | 10.3000000  | 9.3648278   | 2.0000000   | 26.0000000  |
| Conduct        | 5  | 383.4000000 | 117.3426606 | 222.0000000 | 553.0000000 |
| Herb           | 5  | 4.0000000   | 1.4142136   | 2.0000000   | 5.0000000   |
| Arbu           | 5  | 0.8000000   | 1.0954451   | 0           | 2.0000000   |
| Arb            | 5  | 1.4000000   | 0.5477226   | 1.0000000   | 2.0000000   |
| Ronce          | 5  | 1.4000000   | 1.3416408   | 0           | 3.0000000   |
| VFlo           | 5  | 1.0000000   | 2.2360680   | 0           | 5.0000000   |
| VEm            | 5  | 1.8000000   | 1.9235384   | 0           | 5.0000000   |
| VSub           | 5  | 0.6000000   | 0.8944272   | 0           | 2.0000000   |
| Bois           | 5  | 0.6000000   | 0.5477226   | 0           | 1.0000000   |
| Rec            | 5  | 1.8000000   | 1.9235384   | 0           | 5.0000000   |
| Poisson        | 5  | 0.6000000   | 0.8944272   | 0           | 2.0000000   |
| Amphibiens     | 5  | 1.6000000   | 0.5477226   | 1.0000000   | 2.0000000   |
| Ensoleillement | 5  | 3.4000000   | 1.5165751   | 2.0000000   | 5.0000000   |

| Variable       | Nb | Moyenne     | Écart-type  | Minimum     | Maximum     |
|----------------|----|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Pontes         | 4  | 11.2500000  | 13.9612559  | 0           | 31.0000000  |
| ouverture      | 4  | 1.0000000   | 0           | 1.0000000   | 1.0000000   |
| anthropisation | 4  | 2.2500000   | 0.9574271   | 1.0000000   | 3.0000000   |
| Perimetre      | 4  | 146.0000000 | 56.7332942  | 66.0000000  | 200.0000000 |
| Profmaximale   | 4  | 1.0250000   | 0.6184658   | 0.2000000   | 1.5000000   |
| Pdouce         | 4  | 2.5000000   | 2.0816660   | 0           | 5.0000000   |
| Pmoy           | 4  | 0.7500000   | 0.9574271   | 0           | 2.0000000   |
| Pforte         | 4  | 3.0000000   | 2.1602469   | 0           | 5.0000000   |
| Mineral        | 4  | 1.0000000   | 0           | 1.0000000   | 1.0000000   |
| SOrg           | 4  | 4.2500000   | 0.9574271   | 3.0000000   | 5.0000000   |
| SFor           | 4  | 1.5000000   | 1.2909944   | 0           | 3.0000000   |
| Tur            | 4  | 42.3750000  | 19.8803714  | 19.5000000  | 60.0000000  |
| pH             | 4  | 7.9500000   | 0.4009988   | 7.5300000   | 8.3500000   |
| Temp           | 4  | 15.7500000  | 3.6855574   | 11.0000000  | 20.0000000  |
| MES            | 4  | 40.5000000  | 37.8439779  | 8.0000000   | 82.5000000  |
| Conduct        | 4  | 371.2500000 | 105.7871290 | 250.0000000 | 507.0000000 |
| Herb           | 4  | 3.2500000   | 0.5000000   | 3.0000000   | 4.0000000   |
| Arbu           | 4  | 1.7500000   | 0.5000000   | 1.0000000   | 2.0000000   |
| Arb            | 4  | 1.2500000   | 0.9574271   | 0           | 2.0000000   |
| Ronce          | 4  | 0.7500000   | 0.9574271   | 0           | 2.0000000   |
| VFlo           | 4  | 0           | 0           | 0           | 0           |
| VEm            | 4  | 2.7500000   | 2.6299556   | 0           | 5.0000000   |
| VSub           | 4  | 0.2500000   | 0.5000000   | 0           | 1.0000000   |
| Bois           | 4  | 0.5000000   | 0.5773503   | 0           | 1.0000000   |
| Rec            | 4  | 2.0000000   | 2.1602469   | 0           | 5.0000000   |
| Poisson        | 4  | 0.7500000   | 0.5000000   | 0           | 1.0000000   |
| Amphibiens     | 4  | 1.2500000   | 0.9574271   | 0           | 2.0000000   |
| Ensoleillement | 4  | 4.7500000   | 0.5000000   | 4.0000000   | 5.0000000   |

Variables liées aux sites de stratégie monoandre

Variables liées aux sites de stratégies polyandre

Tableau XI : tableau récapitulatif des statistiques descriptives des variables en fonction de la stratégie de reproduction

- Analyse discriminante

Afin de procéder à une analyse discriminante des variables, il est nécessaire de ne conserver dans la fonction discriminante que les variables indépendantes qui permettent de différencier le mieux les groupes. Ces variables sont identifiées à l'aide de méthodes de sélection telles que la méthode pas à pas (Stepwise) et la méthode d'introduction progressive (Forward) (Tableau XII).

| Stepwise Selection Summary |             |                |          |                 |          |        |                |             |  |           |
|----------------------------|-------------|----------------|----------|-----------------|----------|--------|----------------|-------------|--|-----------|
| Étape                      | Nombre dans | Saisi          | Supprimé | R carré partiel | Valeur F | Pr > F | Lambda de Wilk | Pr < Lambda | Corrélation canonique moyenne au carré | Pr > ASCC |
| 1                          | 1           | SOrg           |          | 0.7240          | 18.36    | 0.0036 | 0.27603093     | 0.0036      | 0.72396907                             | 0.0036    |
| 2                          | 2           | anthropisation |          | 0.3283          | 2.93     | 0.1377 | 0.18541997     | 0.0064      | 0.81458003                             | 0.0064    |
| 3                          | 3           | Arb            |          | 0.5779          | 6.85     | 0.0473 | 0.07826087     | 0.0034      | 0.92173913                             | 0.0034    |
| 4                          | 4           | Temp           |          | 0.7013          | 9.39     | 0.0375 | 0.02337662     | 0.0016      | 0.97662338                             | 0.0016    |
| 5                          | 5           | Pmoy           |          | 0.7048          | 7.16     | 0.0753 | 0.00689976     | 0.0019      | 0.99310024                             | 0.0019    |
| 6                          | 6           | Ensoleillement |          | 0.9564          | 43.92    | 0.0220 | 0.00030051     | 0.0009      | 0.99969949                             | 0.0009    |
| 7                          | 7           | Pdouce         |          | 0.9993          | 1478.38  | 0.0166 | 0.00000000     | <.0001      | 0.99999980                             | 0.0009    |

| Forward Selection Summary |             |                |                 |          |        |                |             |  |           |
|---------------------------|-------------|----------------|-----------------|----------|--------|----------------|-------------|--|-----------|
| Étape                     | Nombre dans | Saisi          | R carré partiel | Valeur F | Pr > F | Lambda de Wilk | Pr < Lambda | Corrélation canonique moyenne au carré | Pr > ASCC |
| 1                         | 1           | SOrg           | 0.7240          | 18.36    | 0.0036 | 0.27603093     | 0.0036      | 0.72396907                             | 0.0036    |
| 2                         | 2           | anthropisation | 0.3283          | 2.93     | 0.1377 | 0.18541997     | 0.0064      | 0.81458003                             | 0.0064    |
| 3                         | 3           | Arb            | 0.5779          | 6.85     | 0.0473 | 0.07826087     | 0.0034      | 0.92173913                             | 0.0034    |
| 4                         | 4           | Temp           | 0.7013          | 9.39     | 0.0375 | 0.02337662     | 0.0016      | 0.97662338                             | 0.0016    |
| 5                         | 5           | Pmoy           | 0.7048          | 7.16     | 0.0753 | 0.00689976     | 0.0019      | 0.99310024                             | 0.0019    |
| 6                         | 6           | Ensoleillement | 0.9564          | 43.92    | 0.0220 | 0.00030051     | 0.0009      | 0.99969949                             | 0.0009    |
| 7                         | 7           | Pdouce         | 0.9993          | 1478.38  | 0.0166 | 0.00000000     | <.0001      | 0.99999980                             | 0.0009    |

**Tableau XII:** Sélection d'un ensemble de variables indépendantes par la méthode de régression pas à pas (stepwise) et par la méthode d'introduction progressive (*forward*)

Les variables qui permettent le mieux de différencier les groupes sont les variables : substrat organique, anthropisation, proportion d'arbres, température, proportion de pente moyenne, proportion de pente douce et ensoleillement. L'analyse discriminante est alors menée sur ces variables.

Les premiers résultats fournissent d'abord les informations de base (**Tableau XIII**): la taille de l'échantillon (9 mares), le nombre de variables (7 : substrat organique, anthropisation, proportion d'arbres, température, pente moyenne, ensoleillement et proportion de pente douce), le nombre de groupes (2 : stratégie monoandre et stratégie polyandre), les degrés de liberté pour la variation totale (DF Total), pour la variation à l'intérieur des groupes (DF Within Classes) et pour la variation entre groupes (DF Between Classes).

Pour chaque groupe, on obtient principalement le nombre d'observations (Fréquence) ainsi que la probabilité d'obtenir chaque groupe (Probabilité à priori) sans l'analyse discriminante (**Tableau XIV**).

|                     |   |                           |   |
|---------------------|---|---------------------------|---|
| <b>Observations</b> | 9 | <b>DF Total</b>           | 8 |
| <b>Variables</b>    | 7 | <b>DF Within Classes</b>  | 7 |
| <b>Classes</b>      | 2 | <b>DF Between Classes</b> | 1 |

Tableau XIII : Informations de base

| Class Level Information |                 |           |             |            |                      |
|-------------------------|-----------------|-----------|-------------|------------|----------------------|
| Strategie               | Nom de variable | Fréquence | Pondération | Proportion | Probabilité a priori |
| 1                       | _1              | 5         | 5.0000      | 0.555556   | 0.500000             |
| 2                       | _2              | 4         | 4.0000      | 0.444444   | 0.500000             |

Tableau XIV : Classement des observations

Le classement de chaque observation est mené en utilisant l'analyse discriminante (**Tableau XV**). Le calcul de la probabilité à posteriori d'un membre de stratégie est la probabilité qu'une observation appartienne ou non à un groupe. C'est avec cette probabilité que le classement est effectué et les résultats montrent qu'aucune des observations n'est mal classée.

| Probabilité a posteriori d'un membre de Strategie |              |                       |        |        |  |
|---|--------------|-----------------------|--------|--------|--|
| Obs   | De Strategie | Classé dans Strategie | 1      | 2      |  |
| 1   | 1            | 1                     | 1.0000 | 0.0000 |  |
| 2   | 1            | 1                     | 1.0000 | 0.0000 |  |
| 3   | 1            | 1                     | 1.0000 | 0.0000 |  |
| 4   | 1            | 1                     | 1.0000 | 0.0000 |  |
| 5   | 1            | 1                     | 1.0000 | 0.0000 |  |
| 6   | 2            | 2                     | 0.0000 | 1.0000 |  |
| 7   | 2            | 2                     | 0.0000 | 1.0000 |  |
| 8   | 2            | 2                     | 0.0000 | 1.0000 |  |
| 9   | 2            | 2                     | 0.0000 | 1.0000 |  |

| Number of Observations and Percent Classified into Strategie |             |             |             |
|--|-------------|-------------|-------------|
| De Strategie   | 1           | 2           | Total       |
| 1  | 5<br>100.00 | 0<br>0.00   | 5<br>100.00 |
| 2  | 0<br>0.00   | 4<br>100.00 | 4<br>100.00 |
| <b>Total</b>   | 5<br>55.56  | 4<br>44.44  | 9<br>100.00 |
| <b>Priors</b>  | 0.5         | 0.5         |             |

|               | 1      | 2      | Total  |
|---------------|--------|--------|--------|
| <b>Rate</b>   | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 |
| <b>Priors</b> | 0.5000 | 0.5000 |        |

Tableau XV : Tableaux de classement en fonction de l'analyse discriminante.



L'analyse discriminante est alors menée sur les variables de l'environnement du site de ponte, sélectionnées antérieurement, afin de déterminer celles qui sont significativement corrélées avec la stratégie de reproduction des individus. Les résultats obtenus sont équivalents quelle que soit la méthode étudiée (**Tableau XVI et XVII**)

| Stepwise Selection Summary |             |                       |          |                 |          |        |                |             |  |           |
|----------------------------|-------------|-----------------------|----------|-----------------|----------|--------|----------------|-------------|--|-----------|
| Étape                      | Nombre dans | Saisi                 | Supprimé | R carré partiel | Valeur F | Pr > F | Lambda de Wilk | Pr < Lambda | Corrélation canonique moyenne au carré | Pr > ASCC |
| 1                          | 1           | <b>SOrg</b>           |          | 0.7240          | 18.36    | 0.0036 | 0.27603093     | 0.0036      | 0.72396907                             | 0.0036    |
| 2                          | 2           | <b>anthropisation</b> |          | 0.3283          | 2.93     | 0.1377 | 0.18541997     | 0.0064      | 0.81458003                             | 0.0064    |
| 3                          | 3           | <b>Arb</b>            |          | 0.5779          | 6.85     | 0.0473 | 0.07826087     | 0.0034      | 0.92173913                             | 0.0034    |
| 4                          | 4           | <b>Temp</b>           |          | 0.7013          | 9.39     | 0.0375 | 0.02337662     | 0.0016      | 0.97662338                             | 0.0016    |
| 5                          | 5           | <b>Pmoy</b>           |          | 0.7048          | 7.16     | 0.0753 | 0.00689976     | 0.0019      | 0.99310024                             | 0.0019    |
| 6                          | 6           | <b>Ensoleillement</b> |          | 0.9564          | 43.92    | 0.0220 | 0.00030051     | 0.0009      | 0.99969949                             | 0.0009    |
| 7                          | 7           | <b>Pdouce</b>         |          | 0.9993          | 1478.38  | 0.0166 | 0.00000000     | <.0001      | 0.99999980                             | 0.0009    |

**Tableau XVI** : Sélection des variables significatives de l'analyse discriminante par la méthode de régression pas à pas (*stepwise*).

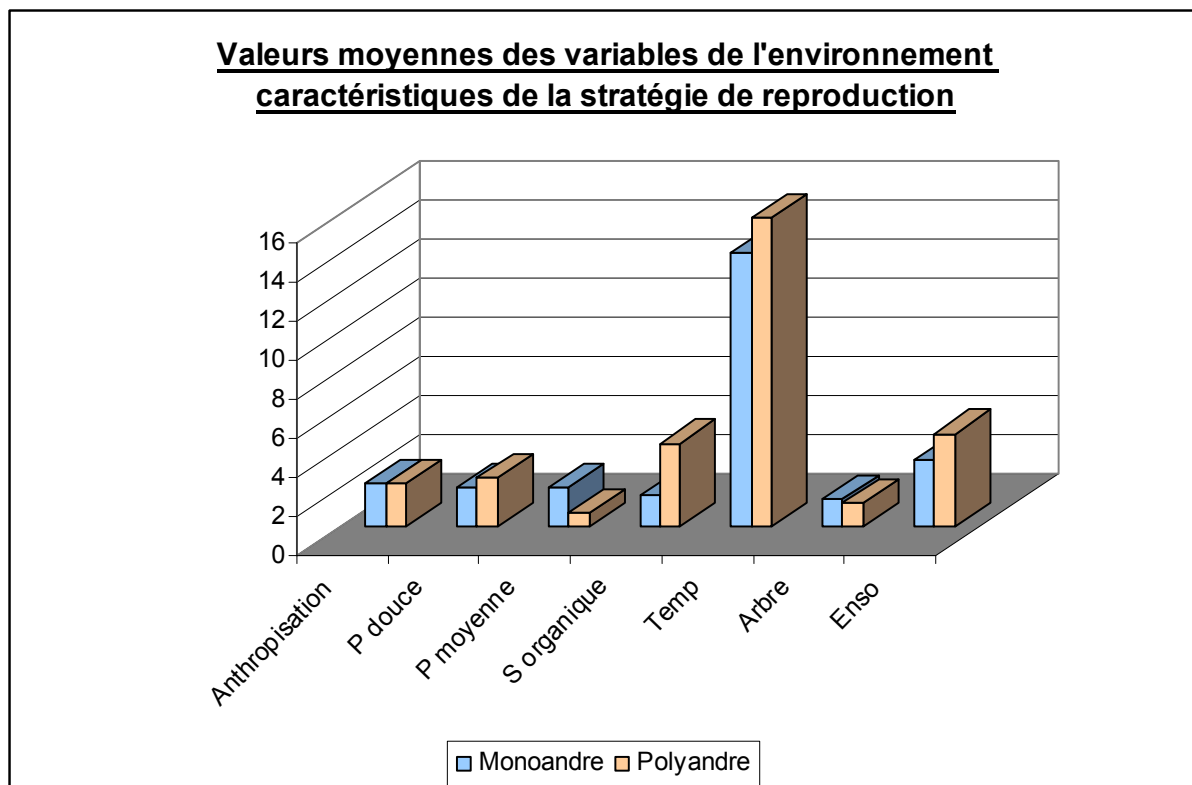
| Forward Selection Summary |             |                       |                 |          |        |                |             |  |           |
|---------------------------|-------------|-----------------------|-----------------|----------|--------|----------------|-------------|--|-----------|
| Étape                     | Nombre dans | Saisi                 | R carré partiel | Valeur F | Pr > F | Lambda de Wilk | Pr < Lambda | Corrélation canonique moyenne au carré | Pr > ASCC |
| 1                         | 1           | <b>SOrg</b>           | 0.7240          | 18.36    | 0.0036 | 0.27603093     | 0.0036      | 0.72396907                             | 0.0036    |
| 2                         | 2           | <b>anthropisation</b> | 0.3283          | 2.93     | 0.1377 | 0.18541997     | 0.0064      | 0.81458003                             | 0.0064    |
| 3                         | 3           | <b>Arb</b>            | 0.5779          | 6.85     | 0.0473 | 0.07826087     | 0.0034      | 0.92173913                             | 0.0034    |
| 4                         | 4           | <b>Temp</b>           | 0.7013          | 9.39     | 0.0375 | 0.02337662     | 0.0016      | 0.97662338                             | 0.0016    |
| 5                         | 5           | <b>Pmoy</b>           | 0.7048          | 7.16     | 0.0753 | 0.00689976     | 0.0019      | 0.99310024                             | 0.0019    |
| 6                         | 6           | <b>Ensoleillement</b> | 0.9564          | 43.92    | 0.0220 | 0.00030051     | 0.0009      | 0.99969949                             | 0.0009    |
| 7                         | 7           | <b>Pdouce</b>         | 0.9993          | 1478.38  | 0.0166 | 0.00000000     | <.0001      | 0.99999980                             | 0.0009    |

**Tableau XVII** : Sélection des variables significatives de l'analyse discriminante par la méthode d'introduction progressive (*forward*).

Les variables de l'environnement significatives pour caractériser les sites de stratégie de reproductions différentes sont : **la proportion de substrat organique, l'anthropisation, la proportion d'arbres, la température, la proportion de pente moyenne, la quantité d'ensoleillement et la proportion de pente douce.**

Les sites de reproduction **polyandre** sont en moyenne **plus ensoleillés** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 4,75$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 3,40$ ), **plus chaud** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 15,75^{\circ}\text{C}$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 14^{\circ}\text{C}$ ) et **un peu plus anthropisés** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 2,25$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 2,20$ ) (Tableau XI) (Figure 16). De plus, ils possèdent en moyenne une **proportion plus importante de pente douce** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 2,5$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 2$ ) et de **substrat de type organique** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 4,25$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 1,6$ ). Par contre, les sites de reproduction **monoandres** possèdent en moyenne une **proportion d'arbre** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 1,25$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 1,4$ ) et de pente **moyenne plus importante** ( $\text{moyenne}_{\text{polyandre}} = 0,75$  ;  $\text{moyenne}_{\text{monoandre}} = 2$ ).

Figure 16:



## DISCUSSION

Les habitats sont des sous-ensembles limités par des conditions physiques et biotiques. Les densités de populations d'une espèce varient d'un sous-ensemble à un autre sous-ensemble adjacent. La sélection de l'habitat est le processus par lequel les individus occupent préférentiellement et de façon non aléatoire un ensemble d'habitats disponibles. La théorie de la sélection de l'habitat incorpore une variété de mécanismes écologiques et évolutionnaires concernant la dépendance à la densité, les interactions spécifiques, la distribution des ressources, l'échelle spatiale de l'habitat et les différences parmi les individus (Morris, 2003).

Les animaux choisissent un habitat parce qu'il leur fournit un meilleur abri, une nourriture meilleure et/ou plus abondante, ou parce qu'il limite la compétition (Abramsky, 2002). Le choix d'un habitat favorable permet aux espèces d'optimiser leur reproduction et ainsi d'augmenter leur fitness (Macloughlin *et al.*, 2002). Les amphibiens choisissent leur habitat à deux niveaux : un habitat terrestre pour eux-mêmes ainsi qu'un habitat aquatique pour leur descendance. Le nombre de pontes sur un site de reproduction est la variable qui pourrait permettre de quantifier le succès reproducteur de la population. L'étude du nombre de pontes en fonction des caractéristiques de l'habitat de la Grenouille agile permet de déterminer l'habitat préférentiel de cette population et les possibles variables de l'environnement responsables de l'augmentation de la fitness dans une population.

Le nombre de pontes semble directement corrélé positivement avec l'augmentation de la température et de la turbidité. A contrario, les mares profondes, avec une rive de pente moyenne, ne paraissent pas être de bons sites de reproduction pour l'augmentation de la fitness de *Rana dalmatina*. Ainsi, cette hypothèse faite, il est possible de corréliser les mêmes variables de l'habitat à la stratégie de reproduction de *Rana dalmatina* sur ses sites de ponte.

Les sites de reproduction possédant des individus polyandres sont caractérisés par une proportion de substrat organique importante, peu d'arbres et un ensoleillement important. Ces variables sont caractéristiques d'un milieu peu eutrophisé. La présence d'arbre surplombant la mare altère le réchauffement de l'eau et accélère l'eutrophisation et l'atterrissement de celle-ci (Duguet et Melki, 2003). En effet, la présence de lumière permet la dégradation de la litière forestière. L'eutrophisation du milieu, par une augmentation de substrat de type litière forestière non dégradée, génère une baisse importante de la quantité d'O<sub>2</sub>. La perte en

proportion d' O<sub>2</sub> est responsable de la diminution drastique de la richesse spécifique du milieu par l'altération des ressources de nutrition disponibles ainsi que par la gêne de la respiration des têtards au stade larvaire.

Les sites polyandres sont caractérisés par une température et un ensoleillement plus importants et sont donc plus favorables. Selon une étude de l'influence des paramètres environnementaux sur la reproduction de la Grenouille agile, un fort ensoleillement semble favoriser la présence de *Rana dalmatina* avec des populations plus importantes sur les sites bocagers (Lesbarrères & Lodé, 2002). L'ensoleillement peut accélérer le développement des embryons par réchauffement de l'eau (Percsy, 1994) et stimuler le chant en augmentant le réchauffement du site (Schneider *et al.* 1988).

Des milieux plus ombragés sont responsables de taille d'œufs plus importante et nécessitent un investissement parental plus soutenu (Lesbarrères & Lodé 2002). Le coût énergétique de cet investissement s'ajoute aux coûts liés à la reproduction multiple et pourrait être un facteur limitant à l'existence de la stratégie dans des milieux boisés et ombragés. La présence sur un site de pente faible entraînant l'existence de végétation herbacée est un des paramètres favorisant l'implantation d'une population reproductrice (Lesbarrères *et al.*, 2002). Ainsi, la proportion importante de pente moyenne sur les sites de reproduction est un critère défavorable pour la population de Grenouille agile qui s'y reproduit.

Le test de Kruskal-Wallis montre une corrélation importante entre les périmètres des mares et les choix de stratégies reproductives des grenouilles. Les mares de stratégie polyandre ont un périmètre plus important que les mares de stratégie monoandre ; ainsi, elles sont plus aptes à bénéficier d'un effet « taille du site » : un nombre de pontes plus grand sur une mare plus grande (Holomuski, 1997). Cet effet pourrait augmenter la propension du site à accueillir de grandes populations de Grenouilles agiles.

Les facteurs corrélés avec des sites de reproduction multiple montrent que les grenouilles polyandres sont situées sur des sites de qualité contrairement aux grenouilles monoandres qui se reproduisent sur des sites fragiles et peu adaptés à leur reproduction (Peu d'ensoleillement, température plus basse, pente moyenne en proportion plus importante...). Les variables caractéristiques d'un site de reproduction de qualité augmentant la fitness de la Grenouille agile sont aussi caractéristiques des sites de reproduction polyandre (température, peu de pente moyenne et des mares peu profondes) ; pourtant il n'est pas possible de déterminer si les populations polyandres possèdent une fitness plus importante que les populations monoandres, via l'habitat, car la corrélation directe n'a pas été observée, une étude statistiquement plus significative serait nécessaire pour conclure sur cette hypothèse.

Les variables de l'environnement qui semblent être corrélées avec la stratégie de reproduction de *Rana dalmatina* sont la proportion de pente douce importante, la température et l'ensoleillement (qui sont par ailleurs liés), et de façon plus générale, un environnement de qualité.

Les stratégies reproductives élaborent des compromis en réplique aux pressions divergentes du milieu. La mise en place de la polyandrie dans les populations animales pourrait être la conséquence de l'évolution d'un habitat et de l'augmentation des bénéfices pour les individus qui utilisent cette stratégie. De plus la polyandrie est génératrice de coûts qui existent peu chez les espèces monoandres (augmentation de l'énergie et du temps nécessaire à la reproduction, augmentation du transfert de maladies, baisse de la fertilisation, blessures dues aux amplexus multiples et mort par asphyxie).

La polyandrie chez la Grenouille agile serait corrélée avec un habitat de qualité, mais pourquoi ajouter à la reproduction des coûts liés à la polyandrie alors que la monoandrie est moins coûteuse ?

La polyandrie est généralement bénéfique pour la gent masculine puisque la multiplication des reproductions génère l'augmentation de la fitness ; par contre, ce n'est pas le cas pour les femelles qui, afin d'augmenter leur fitness, doivent assurer la survie de leurs zygotes. Dans le cas où les conditions sont favorables, les femelles pourraient investir dans le sexe (mâle ou femelle) qui possède la probabilité la plus importante de survie et de succès reproductif futur. Si les femelles ont la possibilité de prédire la valeur reproductive de leur progéniture, celles qui se reproduisent avec des mâles de qualité ont tendance à dériver le sexe-ratio de leur ponte en faveur des fils (Stauss *et al.*, 2005). En conséquence, les femelles en bonne condition augmenteraient leur fitness en produisant des fils de bonne qualité, alors que les femelles en moins bonne forme accroîtraient leur fitness en produisant des filles plutôt que des mâles en mauvaise condition (Trivers, 1985). Une étude sur deux populations de mésanges, Stauss *et al.*, (2005), a montré que l'habitat peut influencer le sexe-ratio des mésanges charbonnières, les couvées de mésanges résidant dans les forêts déciduales (habitat de qualité) contenaient plus de mâles que celles provenant des forêts mixtes (habitat médiocre). Ainsi, les femelles en bonne condition produiraient des couvées dont le sexe-ratio est biaisé en faveur des mâles.

Les parents pourraient alors manipuler le sexe-ratio de leur progéniture afin de l'adapter aux pressions de l'environnement responsables de la survie de leur descendance

(Trivers & Willard, 1973). Chez la grenouille *Rana rugosa*, les pontes sont biaisées en faveur des mâles au début de la reproduction. L'existence de ce sexe-ratio biaisé au niveau des pontes démontre un contrôle maternel du sexe-ratio chez les amphibiens (Sakisaka *et al.*, 2000).

L'existence d'un sexe-ratio biaisé en faveur des mâles est un bénéfice évolutif pour les femelles. Ainsi, l'existence d'un habitat de qualité qui diminue les contraintes liées à l'environnement permettrait aux femelles d'assurer une descendance plus importante en favorisant des mâles de bonne qualité.

Un changement au sein du sexe-ratio opérationnel, notamment un sexe-ratio biaisé en faveur des mâles, a une influence importante sur l'intensité de la compétition intra-sexuelle, sur les tactiques de reproduction des mâles et augmente l'occurrence de stratégies de reproductions alternatives (Byrne & Roberts, 2004). Chez la Grenouille agile, le nombre de pontes polyandres coïncide clairement avec le sexe-ratio opérationnel le plus biaisé en faveur des mâles et avec l'abondance des mâles dans les mares (Lodé *et al.*, 2004 b). Par conséquent, il est possible que l'environnement, ayant un effet sur le sexe ratio biaisé en faveur des mâles, augmente la copulation forcée et génère une reproduction multiple alternative.

Les mâles *Rana dalmatina* adoptent deux types de stratégies de reproduction pour attirer les femelles : la stratégie du chant en position stationnaire et la stratégie de recherche. Les mâles « chercheurs » sont de mauvais compétiteurs et leur succès reproducteur repose sur leur capacité à manipuler les femelles et à les obliger à se reproduire. Les populations dont la stratégie de reproduction implique une multipaternité possèdent une proportion importante de mâles « chercheurs ». Lors de la prédation du putois, il résulte une diminution importante du nombre de mâles chercheurs et une diminution de la polyandrie ; ceci supporte l'hypothèse que la polyandrie chez les Grenouilles agiles relève de la copulation forcée des mâles satellites (Lodé *et al.*, 2004 b).

Une proportion plus importante des mâles au sein des populations de Grenouilles agiles génère une augmentation du conflit entre les sexes liée à une pression plus importante des compétitions intra-sexuelles. Ces compétitions génèrent une copulation forcée de la part des mâles. Pourtant, le coût de la copulation forcée peut être important pour les femelles et amener à des dommages corporels et à la mort des femelles (Byrne *et al.*, 1999).

Ainsi, en réponse à la contrainte des mâles, les femelles mettraient en place une **polyandrie de commodité** afin de pallier l'impact négatif sur leur fitness. Chez l'odonate *Calopteryxhaemorrhoidalis*, les femelles modulent leur taux de reproduction afin d'équilibrer les coûts et les bénéfices des reproductions multiples avec le coût imposé du harcèlement des

mâles (Cordero & Andrés, 2002). De plus, le manque de protestation des femelles pourrait être un mécanisme d'évitement des dommages corporels ou de mort. Cette adaptation serait effective lorsque la résistance à l'accouplement est inexistante ou que l'accouplement ne peut être évité (Byrne *et al.*, 1999).

Les choix de reproduction et la compétition intersexuelle ne peuvent pas, seuls, expliquer la polyandrie quand la femelle ne reçoit pas d'avantage direct (Fedorka *et al.*, 2002). La copulation forcée au travers de la variation du sexe-ratio opérationnel peut limiter la possibilité des femelles à exercer un choix sélectif de reproduction et à obtenir un bénéfice indirect au travers du processus de Fisher ou de la théorie des « good gènes » (Kirkpatrick, 1996).

L'arrivée de la Grenouille agile sur les sites de reproduction est asynchrone : l'arrivée des mâles et des femelles s'étend sur toute la période de reproduction. La date d'arrivée est corrélée avec la forme physique des individus ; les individus les plus gros et les plus aptes à résister aux conditions environnementales hostiles qui prévalent en début de saison de reproduction sont les premiers sur le site. La plupart des mâles commencent à chanter dès leur arrivée et les femelles peuvent choisir leurs mâles au chant dès leur arrivée même dans le cas de reproduction multiple (Lodé *et al.*, in press). La salamandre tachetée (*Ambystoma maculatum*), comme la Grenouille agile, possède une période de reproduction courte et explosive. Les résultats provenant de l'étude de son système de reproduction montrent que les mâles possèdent une fitness plus importante lorsqu'ils arrivent sur les sites en premier. Les mâles sont, de plus, sexuellement sélectionnés en fonction de la date de leur arrivée (Tennesen, 2003) car ils arrivent sur les pontes dans le même ordre d'année en année (Phillips & Sexton, 1989) ; certaines caractéristiques (la taille chez la Grenouille agile) permettraient à certains mâles d'arriver plus tôt que les autres. Si ces caractéristiques sont héréditaires, alors la descendance des femelles qui se reproduisent en premier avec des mâles précoces peut elle-même être composée d'individus précoces sur les sites de reproduction (Tennesen, 2003). Même dans le cas d'une reproduction multiple avec copulation forcée, la sélection sexuelle peut exister puisque les premières femelles rencontrent les premiers mâles qui ont une valeur adaptative plus importante.

La sélection d'un habitat de qualité engendre chez certaines populations la possibilité d'augmenter leur fitness en biaisant les sexe-ratios de leur descendance en faveur des mâles. L'augmentation de la proportion de mâles au sein de la population accroît la compétition intra-spécifique pour la reproduction et, de la même manière, le harcèlement des femelles. Ainsi, la polyandrie chez la Grenouille agile résulterait d'un mécanisme de reproduction

alternatif, la copulation forcée. Cette stratégie ne serait apparemment possible que parce que l'habitat de reproduction de ces populations semble être de qualité.

Le choix de l'habitat aquatique est responsable de la bonne reproduction de la population. Pourtant, le déroulement complet du développement de la grenouille implique un changement radical d'habitat et une métamorphose à l'issue de laquelle toutes les fonctions de l'organisme sont profondément modifiées pour permettre l'adaptation au nouvel environnement (Duguet et Melki, 2003). La sélection de l'habitat aquatique (augmentation du succès reproducteur) et de l'habitat terrestre (augmentation de disponibilité spatiale et temporelle de la nourriture), peut être, dans le cas de populations migratrices, entravée par le peu de connectivité de la matrice de déplacement.

Des études menées sur la consanguinité et les zones d'impact de la route chez *Rana Dalmatina* ont montré que les populations vivant dans l'ouest de la France possèdent une déficience importante en hétérozygotes et subissent un « inbreeding process ». La perte de variabilité génétique au sein de certaines populations a été expliquée par le comportement de fidélité important au site de ponte, par une réduction importante des reproducteurs potentiels, par un effet négatif sur la dispersion et par la réduction de la taille de la population (Lesbarrères *et al.*, 2003).

Les hétérozygotes, au sein d'une population, possèdent un avantage sexuel aussi bien en terme de vigueur sexuelle des mâles qu'en terme de nombre de descendants, c'est le phénomène d'**hétérosis** (Boesiger, 1962). Le polymorphisme génétique maintient la diversité au sein des populations diploïdes. Cette diversité autorise une réponse des populations à l'hétérogénéité ou aux changements de l'environnement en développant une réserve d'allèles disponibles pour une adaptation nécessaire (Mayr, 1974). La polyandrie aurait pour bénéfice indirect la diminution de la consanguinité dans les populations par l'augmentation de la variabilité génétique pour les populations ayant un fort taux d'homozygotie.

Lors de l'étude de l'effectif des Grenouilles agiles, un doigt de chaque individu de deux populations a été prélevé afin de déterminer la variabilité des populations en fonction de leur stratégie de reproduction. Les populations sont respectivement monoandres (mare du Rocher) et polyandres (mare de la Gaudinière). L'indice de fixation (FIS) ne montre pas une différence significative entre l'hétérozygotie dans les populations et celle attendue dans une population en équilibre panmictique, il n'y aurait donc pas de sélection d'un morphe en fonction de la stratégie de reproduction (Johanet, 2005, Comm. Pers.). En outre, les résultats ne montrent pas de différence significative au niveau des taux d'hétérozygotie, il n'y aurait pas de consanguinité et la diversité génétique est identique quelle que soit la stratégie. La polyandrie n'aurait pas d'intérêt évolutif en terme d'augmentation de la diversité génétique.



(Aurélié Johanet, 2005, Com. Pers.). Pourtant, les résultats ne concernent que deux populations, ainsi la significativité des données est limitée. Il est possible qu'en étudiant un nombre plus important de populations, la variabilité génétique des populations polyandres soit plus importante que celle des populations monoandres.

La polyandrie permettrait alors aux populations de survivre aux coûts de la migration.

La qualité de l'environnement est un phénomène évolutif de par l'aspect aléatoire des pressions qu'il subit (météorologiques, anthropiques...); de plus, les amphibiens possèdent une grande fidélité à leur site de ponte. Il a été observé, de façon générale, que l'effet du génotype d'un individu sur la fitness varie en fonction des environnements (interaction génotype  $\times$  environnement, Via, 1994). Les différents génotypes sont de performances variables dans divers environnements. Lorsque les femelles sont incapables d'évaluer la qualité du génotype de leur reproducteur, ou quand la reproduction se fait au hasard, se reproduire avec un mâle de mauvaise qualité engendre un coût important au niveau de la fitness des femelles. Le bet-hedging génétique (Yasui, 1998) peut favoriser l'évolution de la reproduction multiple par la réduction de la probabilité que tous les œufs d'une femelle soient fertilisés par un mâle inapte à l'environnement actuel, même si ce mâle pourrait être le meilleur mâle dans un environnement différent.

Chez certaines populations polyandres de *Rana dalmatina*, la durée du développement des larves tend à être plus rapide chez les têtards provenant des femelles qui se sont reproduites avec de grands mâles, alors que l'inverse existe lorsque les femelles se reproduisent avec des mâles plus petits. La diminution de la durée de métamorphose peut être un avantage dans le cas de prédation aquatique (Krishnakumar, *unpublished*) comme celle du Triton palmé sur les œufs, embryons et têtards de Grenouille agile (Lesbarrères *et al.*, 2003) mais les mâles plus petits pourraient être moins repérables par les prédateurs terrestres comme le putois. Ainsi, la polyandrie peut être bénéfique pour les populations au niveau de l'apport de diversité génétique au sein de la descendance (Krishnakumar, *unpublished*). Le bet-hedging n'est qu'un des facteurs contribuant à l'avantage sélectif de la polyandrie (Fox & Rauter, 2003), mais celle-ci, de façon générale, augmente la fitness de la descendance potentiellement affaiblie par une diversité génétique pauvre et un environnement variable.

Les animaux, au travers de la sélection de l'habitat, sélectionnent les caractéristiques de leur environnement afin d'optimiser leur reproduction (Macloughlin *et al.*, 2002). Bien que la sélection de l'habitat aquatique optimise le succès reproducteur, la diminution de la fitness due au coût de la migration et à la variation de l'habitat peut générer le déclin de la

population. La stratégie polyandre, par l'augmentation de la variabilité génétique de la population, permettrait de pallier aux contraintes stochastiques de l'environnement.

## CONCLUSION

Il semble exister une corrélation entre les variables du microhabitat aquatique des amphibiens et la stratégie de reproduction utilisée par les populations. Cette corrélation est indirecte : la sélection d'un habitat de qualité permettrait aux femelles de biaiser leur sexe-ratio en faveur des mâles et le sexe-ratio serait responsable, via l'accroissement de la compétition intra-sexuelle, de la mise en place d'une polyandrie par accouplement forcé.

Les traits d'histoire de vie des amphibiens sont liés de façon importante au paysage. Chez le crapaud commun (*Bufo bufo*), il existe une relation forte entre la richesse allélique spécifique de la population et la présence de routes, jardins et pâturages. La promiscuité d'autres sites de pontes et les caractéristiques du paysage dans le voisinage semblent particulièrement importants pour expliquer les variances inter-populationnelles au niveau des variables génétiquement dépendantes ; en effet, les pratiques agricoles peuvent affecter les sites d'hibernation, la métamorphose et la survie de l'adulte (Scribner *et al.*, 2001). Chez *Rana dalmatina*, la présence de barrières géographiques telles que des routes génèrent une réduction importante des reproducteurs potentiels, un effet négatif sur la dispersion et la réduction de la taille de la population. La diminution d'un grand nombre de reproducteurs génère un phénomène de goulet d'étranglement et ainsi augmente la consanguinité (Lesbarrères *et al.* 2003).

La corrélation entre les variables de l'habitat et la stratégie de reproduction aurait gagné en précision si les variables du paysage avaient été prises en compte. L'isolement de la population peut avoir un effet important sur la variabilité génétique et les bénéfices indirects de la polyandrie pourraient compenser cette dérive en augmentant la variabilité au sein de la descendance et donc la survie des populations.

Les stratégies de reproduction témoignent de l'interdépendance entre génétique des populations et stratégies adaptatives ; par conséquent, l'étude des caractères généraux de l'environnement, leur pression sur la variabilité génétique des populations et l'adaptation de ces populations en termes de stratégie reproductive sont des paramètres importants dans la compréhension de l'évolution de *Rana dalmatina* en tant que population mais aussi en tant qu'espèce.

## **Remerciements :**

Je souhaite remercier les propriétaires des mares. Sans leur accord le travail de terrain n'aurait pas été possible.

Je remercie le responsable de ce stage, Monsieur Thierry Lodé, Professeur à l'Université d'Angers, responsable du laboratoire d'Ecologie Animale, pour ses conseils tant sur le travail de terrain que sur la rédaction de ce rapport.

Je remercie Monsieur Alain Pagano, Maître de Conférences à l'université d'Angers, pour ses conseils.

Je remercie Mademoiselle Aurélie Johanet, étudiante en DEA à l'université d'Angers, pour son soutien permanent et sa disponibilité. Son aide m'a été humainement et scientifiquement précieuse.

Je remercie Mademoiselle Nathalie Costa, étudiante à L'ISUP, Paris VI, pour son aide fraternelle et particulièrement patiente lors de l'élaboration de la partie statistique.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arnqvist G., Nilsson T., 2000.** Review. The evolution of polyandry : multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* **60**:145-164.
- Bell G., 1982.** The masterpiece of nature, the evolution and genetics of sexuality. *Univ. California Press, Berkeley.*
- Boesiger E., 1962.** Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et son maintien par la sélection sexuelle. *Bull Biol.Fr.Belg.*, **96**:3-122.
- Brown J.L., 1997.** A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioural Ecology* **8**, 60-65.
- Byrne P.G., Roberts J.D., 1999.** Simultaneous mating with multiple males reduces fertilization success in the myobatrachid frog *Crinia georgiana*. *The Royal Society*. **266**, 717-721.
- Byrne P.G., Roberts J.D., 2000.** Does multiple paternity improve fitness of the frog *Crinia Georgiana*? *Evolution*. **54**(3), <968-973.
- Byrne P.G., Roberts J.D., 2004.** Intrasexual selection and group spawning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). *Behavioral Ecology*. **5**:872-882.
- Cordero A., Andrés J.A., 2002.** Male coercion and convenience polyandry in calopterygid damselfly. 7pp. *Journal of Insect Science*. **2**:14.
- Daly M., Wilson M., 1983.** Sex, evolution and behaviour. *PWS pub. Belmont.*
- Darwin C., 1859.** L'origine des espèces.
- D'Orgeix C.A., Turner B.J., 1995.** Multiple paternity in the red-eyed treefrog *Agalychnis callidryas* (Cope). *Molecular Ecology* **4**:505-508.
- Duguet R., Melki F., 2003.** Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. *Parthénope Collection, édition Biotope*. 480p.
- Fedorka K.M., Mousseau T.A., 2002.** Material and genetic benefits of female multiple mating and polyandry. *Animal Behaviour* **64**:361-367.
- Fox C.W., Rauter C.M., 2003.** Bet-Hedging and the evolution of multiple mating. *Evolutionary Ecology Research*. **5**: 273-286.
- Holomuzki J.R., 1997.** Habitat-specific life-histories and foraging by stream-dwelling American toads. *Herpetologica* **53**(4):445-453.
- Jennions M.D., Petrie M, 2000.** Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev.* **75**:21-64.
- Joly P., Miaud C., Lehmann A., & Grolet O., 2001.** Matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation biology*, **15**(1):239-248.

- Kirkpatrick M., 1996.** Good genes and direct selection in evolution of mating preference. *Evolution* **50**:2125-2140.
- Krishnakumar M., 2004.** Do “good genes” and polyandry improve the offspring fitness in the agile frogs *Rana dalmatina*? Rapport de DESU. Université d’Angers.
- Laurila A., Seppä P., 1998.** Multiple paternity in the common frog (*Rana temporaria*) : genetic evidence from tadpole kin groups. *Biological Journal of the Linnean Society* **63**:221-232.
- Lesbarrères D., Lodé T., 2002.** Influence des facteurs environnementaux sur la reproduction de *Rana dalmatina* (Anuran, Ranidae) : implication pour sa conservation. *Bull. Soc. Herp. Fr.* **104** : 62-71.
- Lesbarrères D., Pagano A., Lodé T., 2003.** Inbreeding and road effect zone in a Ranidae: the case of Agile frog, *Rana Dalmatina* Bonaparte, 1840. *C.R. Biologies* **326**:S68-S72.
- Lodé T., Lesbarrères D., 2004a.** Multiple paternity in *Rana dalmatina*, a monogamous territorial breeding anuran. *Naturwissenschaften* **91**:44-47.
- Lodé T., Holveck M.J., Lesbarrères D., Pagano A., 2004b.** Sex-biased predation by polecat influences the mating system of frogs. *The Royal Society*
- Lodé T., Holveck M.J., Lesbarrères D., in press.** Asynchronous arrival pattern, operational sex-ratio and occurrence of multiple paternities in a territorial breeding anuran *Rana dalmatina*.
- McLoughlin P.D., Case R.L., Gau R.J., Cluff H.D., Mulder R., Messier F., 2002.** Hierarchical habitat selection by barren-ground grizzly bears in the central Canadian Arctic. *Ecosystems Ecology* **132**:102-105.
- Madsen T., Shine R., Loman. J., Hakansson T., 1992.** Why do female adders copulate so frequently? *Nature* **355**:440-441.
- Madsen T., Stille B., Shine R., 1996.** Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biological conservation* **75**(2):113-118.
- Møller A.P., 1997.** Immune defense, extra-pair paternity, and sexual selection. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B* **264**, 561-566.
- Morris D., 2003.** Toward an ecological synthesis : a case for habitat selection. *Oecologia* **136**:1-13
- Newcomer S.D, Zeh J.A, Zeh D.W, 1999.** Genetic benefits enhance the reproductive succes of polyandrous females. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **96**:10236-10241.
- Nöller A., Nöller C., 2003.** Guide des amphibiens d’Europe. *Les guides du naturalistes. Delachaux & Niestlé.*
- Pasanen S., Laitinen M., Alhonen T., 1998.** Effects of pH on the wintering of the common frog (*Rana temporaria* L.). *Ann. Zool. Fennici* **35**:29-36.

- Percsy C., 1994.** A propos des migrations de batraciens. *Les cahiers des Réserves Naturelles. RNOB*, 7 :109-114.
- Phillips C.A., Sexton OJ, 1989.** Orientation and sexual differences during breeding migration of the spotted salamander, *Ambystoma maculatum*. *Copeia*, 1989, 17-22.
- Roberts JD, Standish RJ, Byrne PG, Doughty P, 1999.** Synchronous polyandry and multiple paternity in the frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae). *Animal Behaviour* 57:721-726.
- Sukiyaki Y., Yahara T., Miura I., Kasuya E., 2000.** Maternal control of sex-ratio in *Rana rugosa* : evidence from DNA sexing. *Molecular Ecology* 9:1711-1715.
- Schneider H., Sofianidou T.S., Kyriakopoulou-Sklavounou P., 1988.** Calling behaviour and calls of *Rana dalmatina* (Anuran, Ranidae) in Greece. *Zoological Jb of Physiology* 92:231-243.
- Scribner K.T., Arntzen J.W., Cruddace N., Oldham R.S, Burke T., 2001.** Environmental correlates of toad abundance and population genetic diversity. *Biological Conservation* 98:201-210.
- Stauss M., Segelbacher G., Tomiuk J., Bachmann L., 2005.** Sex ratio of *Parus major* and *P. caeruleus* broods depends on parental condition and habitat quality. *OIKOS* 109:367-373.
- Stickles P., Searle JB., MacDonald DW., Jones CS., 1993.** Female multiple mating behaviour in common shrew as a strategy to reduce inbreeding. *Proceeding of the Royal Society of London Serie B Biological Sciences* 254:173-179
- Tennessen J.A., Zamudio K.R., 2003.** Early male reproductive advantage, multiple paternity and sperm storage in an amphibian aggregate breeder. *Molecular Ecology* 12, 1567-1576.
- Thornhill R., Alcock J., 1983.** The evolution of insect mating systems. Cambridge, MA : Harward University Press.
- Trivers R.L., 1985.** Social evolution. – Benjamin Cummings Publishing Company.
- Trivers R.L., Willard D.E, 1973.** Natural selection of parental ability to vary the sex-ratio offspring. *Science*, 179:90-92.
- Via S., 1994.** The evolution of phenotype plasticity : what de we really know? In *Ecological Genetics* (L.A.Real, ed.), pp. 35-57. Princeton, NJ : Princeton University Press.
- Vieites D.R., Nieto-Romain S., Barluenga M., Palanca A., Vences M., Meyer A., 2004.** Post-mating clutch piracy in an amphibian. *Letters to Nature* 431:305-308.
- Yassui Y., 1998.** The “genetic benefits” of multiple mating reconsidered. *TREE*. 13 : 246-250.
- Zahavi A., 1975.** Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53 : 205-214.

# ANNEXES



# **ANNEXE 1**

## **Caractérisation de l'habitat**

Date : ..... / ..... / .....

Mare : .....

Localisation : .....

Stratégie sexuelle de la Grenouille agile *Rana dalmatina* (Polyandrie ou Monoandrie) :

.....

### **Type de mare :**

**Degré d'ouverture :** Ouverte                       Semi-ouverte                       Fermée

Niveau d'anthropisation :

Présence à < 100m d'une route

d'une habitation

d'un champ cultivé

Présence d'animaux domestiques

### **Variables mésologiques**

**Périmètre de la mare :** ..... m

**Profondeur maximale :** ..... m

**Pente des rives :** Douce ..... %

Moyenne ..... %

Abrupte ..... %

**Nature du substrat :**

Minéral (sable, gravier, roche) ..... %

Organique (vase) ..... %

Litière forestière (couche de feuilles ou autres débris végétaux) ..... %

**Turbidité :**

Transparente

Claire

Modérée

Opaque

### **Variables physico-chimiques**

Le ...../...../..... à .....h.....

|                        | Milieu de la mare | Bord nu | Bord végétalisé |
|------------------------|-------------------|---------|-----------------|
| PH                     |                   |         |                 |
| Température (°C)       |                   |         |                 |
| Oxygène dissous (mg/L) |                   |         |                 |
| Conductivité (μS/cm)   |                   |         |                 |

## Variables biotiques

### **Ripisylve :**

Herbacées : ..... %      Espèces :

.....  
.....  
.....

Arbres (>10 m) : ..... %      Espèces :

.....  
.....

Arbustes (<10m) : ..... %      Espèces :

.....  
.....

Ronces : ..... %

Ensoleillement de la mare : ..... %

### **Végétation aquatique :**

Flottante: ..... %      Espèces : .....

.....  
.....

Emergée : ..... %      Espèces :

.....  
.....

Submergée : ..... %      Espèces :

.....  
.....

Bois mort : ..... %      Espèces :

.....  
.....

Recouvrement total des plantes : ..... %

### **Macrofaune**

Amphibiens :

Espèces et abondance associée (Peu nombreux / Nombreux) : .....

.....  
.....  
.....

Poissons :

Espèces et abondance associée (Peu nombreux / Nombreux) : .....

.....

Invertébrés : Présence de larves d'Odonates, de Dytiques : .....

.....  
.....

**Mare : A**  
**Lieu dit : Les marais**

**Localisation GPS : N 47° 31.078**  
**W 000° 42.876**  
**Stratégie sexuelle : **POLYANDRE****



**Variable biologique**

|   |   |  |
|---|---|--|
| <p><b><u>Herbacées</u> : 50 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Graminée :</li> <li>- Pissenlit</li> <li>- Gaillardet croisettes</li> <li>- Renoncule bulbeuse</li> <li>- Renoncule rampante</li> <li>- Géranium à feuilles molles</li> <li>- Oseille des prés</li> <li>- Lamier pourpre</li> <li>- Bourse à pasteur</li> <li>- Stellaire holostée</li> <li>- Luzerne d'arabie</li> <li>- Plantain lancéolé</li> <li>- Vesc cultivée</li> <li>- Iris des marais</li> <li>- Jacinthe des bois</li> <li>- Orties</li> <li>- Trèfle des prés</li> </ul> | <p><b><u>Arbre</u> : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Orme</li> <li>- Chêne pédonculé</li> </ul> | <p><b><u>Arbuste</u> : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Aubépine</li> <li>- Epine noire</li> </ul> <p><b><u>Ronce</u> : 0 %</b></p> |
|---|---|--|

**Ensoleillement de la mare : **Matin = 66%****

|   |   |   |
|---|---|---|
| <p><b><u>Végétation flottante</u> : 95 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Lentille d'eau (5)</li> </ul> | <p><b><u>Végétation émergée</u> : 0 %</b></p> | <p><b><u>Végétation submergée</u> : 0 %</b></p> |
|---|---|---|

**Bois mort : 5%**

**Recouvrement total des plantes : 90 % (5)**

|                                       |                                  |
|---------------------------------------|----------------------------------|
| <b>Degré d'ouverture</b>              | Semi-ouverte                     |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>        |                                  |
| <b>Présence d'une route</b>           | X                                |
| <b>Présence d'une habitation</b>      | X                                |
| <b>Présence de champs cultivés</b>    | -                                |
| <b>Présence d'animaux domestiques</b> | -                                |
| <b>Variables mésologiques</b>         |                                  |
| <b>Périmètre de la mare</b>           | 66 m                             |
| <b>Profondeur maximale</b>            | 90 cm                            |
| <b>Pente des rives</b>                |                                  |
| <b>Douce</b>                          | 0 %                              |
| <b>Moyenne</b>                        | 17 %                             |
| <b>Abrupte</b>                        | 83 %                             |
| <b>Nature du substrat</b>             |                                  |
| <b>Minéral</b>                        | 0 %                              |
| <b>Organique</b>                      | 50 %                             |
| <b>Litière forestière</b>             | 50 %                             |
| <b>Variables physico-chimiques</b>    |                                  |
| <b>Température</b>                    | 11                               |
| <b>Turbidité</b>                      | 19,50                            |
| <b>MES/ml</b>                         | 0,009                            |
| <b>Ph</b>                             | 7,53                             |
| <b>Conductimétrie</b>                 | 250                              |
| <b>Macrofaune</b>                     |                                  |
| <b>Amphibiens</b>                     | Grenouille verte<br>Triton crêté |
| <b>Poissons</b>                       | Carpeau<br>Vive                  |
| <b>Autres</b>                         | Héron                            |
| <b>Nombre de pontes</b>               | 3                                |
| <b>Nombre d'individus</b>             | 0                                |
| <b>Nombre de mâles</b>                | 0                                |
| <b>Nombre de femelles</b>             | 0                                |

**Mare : B**  
**Lieu dit : Les marais**

**Localisation GPS : N 47° 31 066'**  
**W 000° 42, 871'**

**Stratégie sexuelle : MONOANDRE**



**Variable biologique**

**Herbacées : 100 %**

- Placée
- Gaillet gratteron
- Ortie
- Renoncule bulbeuse
- Renoncule rampante
- Géranium herbe à robert
- Lierre
- Vesce cultivée
- Fumeterre officinale
- B

**Arbre : 25 %**

- Tilleul
- Orme
- Fresnes
- Acacia

**Arbuste : 0 %**

**Ronces : 0 %**

**Ensoleillement : 65% le matin**

**Végétation flottante : 65 %**

- Lentille d'eau
- 

**Végétation émergée : 35 %**

- Renoncule aquatique
- Chanvre d'eau
- Persicaire

**Végétation submergée : 0 %**

**Recouvrement total des plantes : 100 %**

|                                       |                                  |
|---------------------------------------|----------------------------------|
| <b>Degré d'ouverture</b>              | Fermée                           |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>        |                                  |
| <b>Présence d'une route</b>           | X                                |
| <b>Présence d'une habitation</b>      | X                                |
| <b>Présence de champs cultivés</b>    | -                                |
| <b>Présence d'animaux domestiques</b> | -                                |
| <b>Variables mésologiques</b>         |                                  |
| <b>Périmètre de la mare</b>           | 25 m                             |
| <b>Profondeur maximale</b>            | 35 cm                            |
| <b>Pente des rives</b>                |                                  |
| <b>Douce</b>                          | 100 %                            |
| <b>Moyenne</b>                        | 0                                |
| <b>Abrupte</b>                        | 0                                |
| <b>Nature du substrat</b>             |                                  |
| <b>Minéral</b>                        | 0                                |
| <b>Organique</b>                      | 10 %                             |
| <b>Litière forestière</b>             | 90 %                             |
| <b>Variables physico-chimiques</b>    |                                  |
| <b>Température</b>                    | 11                               |
| <b>Turbidité</b>                      | 9,10                             |
| <b>MES/ml</b>                         | 0,002                            |
| <b>Ph</b>                             | 7.56                             |
| <b>Conductimétrie</b>                 | 222                              |
| <b>Macrofaune</b>                     |                                  |
| <b>Amphibiens</b>                     | Triton crêté<br>Grenouille verte |
| <b>Poissons</b>                       |                                  |
| <b>Autres</b>                         |                                  |
| <b>Nombre de pontes</b>               | 0                                |
| <b>Nombre d'individus</b>             | 0                                |
| <b>Nombre de mâles</b>                | 0                                |
| <b>Nombre de femelles</b>             | 0                                |

**Mare : C**  
**Lieu dit : La Malsoucière**

**Localisation GPS : N 047° 31.091'**  
**W 000° 41.688'**  
**Stratégie sexuelle : POLYANDRE**



**Variable biologique**

|   |  |   |
|---|--|---|
| <p><b>Herbacées : 75 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Poacées</li> <li>- Renoncule rampante</li> <li>- Renoncule bulbeuse</li> <li>- Bouton d'or</li> <li>- Chardon</li> <li>- Gaillet gratteron</li> <li>- Cabaret des oiseaux</li> <li>- Mouron des oiseaux</li> <li>- Cardères</li> <li>- Véronique de perse</li> <li>- Myosotis des marais</li> <li>- Vesce cultivée</li> <li>- Luzerne d'Arabie</li> </ul> | <p><b>Arbre : 0 %</b></p>  | <p><b>Arbuste : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Epine noire</li> </ul> <p><b>Ronce : 25 %</b></p> |
| <p><b>Ensoleillement : 100%</b></p>   |  |   |
| <p><b>Végétation flottante : 0 %</b></p>  | <p><b>Végétation émergée : 50 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Cresson de cheval</li> <li>- Barbarée commune</li> <li>- Jons</li> <li>- Herbacées (ind)</li> </ul> | <p><b>Végétation submergée : ?</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- plante non identifiée</li> </ul>        |
| <p><b>Recouvrement total des plantes : 30 % (20 % émergés + estimation de la présence de la plante submergée)</b></p>   |  |   |

|                                       |                                    |
|---------------------------------------|------------------------------------|
| <b>Degré d'ouverture</b>              | Semi-ouverte                       |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>        |                                    |
| <b>Présence d'une route</b>           | X                                  |
| <b>Présence d'une habitation</b>      | -                                  |
| <b>Présence de champs cultivés</b>    | -                                  |
| <b>Présence d'animaux domestiques</b> | -                                  |
| <b>Variables mésologiques</b>         |                                    |
| <b>Périmètre de la mare</b>           | 160 m                              |
| <b>Profondeur maximale</b>            | 1 m                                |
| <b>Pente des rives</b>                |                                    |
| <b>Douce</b>                          | 25 %                               |
| <b>Moyenne</b>                        | 0 %                                |
| <b>Abrupte</b>                        | 75 %                               |
| <b>Nature du substrat</b>             |                                    |
| <b>Minéral</b>                        | 10%                                |
| <b>Organique</b>                      | 90 %                               |
| <b>Litière forestière</b>             | 0 %                                |
| <b>Variables physico-chimiques</b>    |                                    |
| <b>Température</b>                    | 16                                 |
| <b>Turbidité</b>                      | 58.00                              |
| <b>MES/ml</b>                         | 0.0625                             |
| <b>Ph</b>                             | 8.23                               |
| <b>Conductimétrie</b>                 | 507                                |
| <b>Macrofaune</b>                     |                                    |
| <b>Amphibiens</b>                     | Crapaud commun<br>Grenouille verte |
| <b>Poissons</b>                       | Carpe                              |
| <b>Autres</b>                         | Poule d'eau                        |
| <b>Nombre de pontes</b>               | 11                                 |
| <b>Nombre d'individus</b>             | 0                                  |
| <b>Nombre de mâles</b>                | 0                                  |
| <b>Nombre de femelles</b>             | 0                                  |

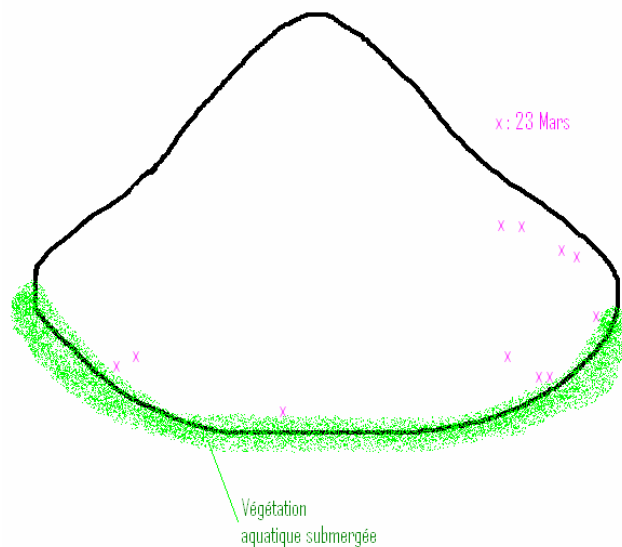


Schéma grossier de la localisation des différentes pontes



**Mare : D**  
**Lieu dit : Les marais**

**Localisation GPS : N 047° 30.981'**  
**W 000° 42.752'**

**Stratégie sexuelle : MONOANDRE**



**Variable biologique**

**Herbacées : 100 %**

- Poacées
- Renoncule bulbeuse
- Gaillet croisette
- Gaillet gratteron
- Géranium
- Vesc
- Cardamine des près
- Cumin des près
- Oseille des près
- Stellaire holostée
- Euphorbe
- Grande marguerite

**Arbre : 0 %**

- Marronnier
- Saule pleureur
- Chêne

**Arbuste : 0 %**

**Ronce : 25 %**

**Ensoleillement : 100%**

**Végétation flottante : 0 %**

**Végétation émergée : 0 %**

**Végétation submergée : 0 %**

**Recouvrement total des plantes : 0 %**

|                                       |                                    |
|---------------------------------------|------------------------------------|
| <b>Degré d'ouverture</b>              | Ouverte                            |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>        |                                    |
| <b>Présence d'une route</b>           | X                                  |
| <b>Présence d'une habitation</b>      | -                                  |
| <b>Présence de champs cultivés</b>    | -                                  |
| <b>Présence d'animaux domestiques</b> | X (vaches)                         |
| <b>Variables mésologiques</b>         |                                    |
| <b>Périmètre de la mare</b>           | 40 m                               |
| <b>Profondeur maximale</b>            | 1 m                                |
| <b>Pente des rives</b>                |                                    |
| <b>Douce</b>                          | 15 %                               |
| <b>Moyenne</b>                        | 0 %                                |
| <b>Abrupte</b>                        | 85 %                               |
| <b>Nature du substrat</b>             |                                    |
| <b>Minéral</b>                        | 70 %                               |
| <b>Organique</b>                      | 0 %                                |
| <b>Litière forestière</b>             | 30 %                               |
| <b>Variables physico-chimiques</b>    |                                    |
| <b>Température</b>                    | 14                                 |
| <b>Turbidité</b>                      | 33.00                              |
| <b>MES/ml</b>                         | 0.026                              |
| <b>Ph</b>                             | 8.33                               |
| <b>Conductimétrie</b>                 | 553                                |
| <b>Macrofaune</b>                     |                                    |
| <b>Amphibiens</b>                     | Grenouille verte<br>Crapaud commun |
| <b>Poissons</b>                       | 0                                  |
| <b>Autres</b>                         | 0                                  |
| <b>Nombre de pontes</b>               | 0                                  |
| <b>Nombre d'individus</b>             | 0                                  |
| <b>Nombre de mâles</b>                | 0                                  |
| <b>Nombre de femelles</b>             | 0                                  |

Mare : E  
Lieu dit : **Bon Conseil**

Localisation GPS : N 047° 30.922  
W 000° 42.100  
Stratégie sexuelle : **MONOANDRE**



**Variable biologique**

**Herbacées : 100 %**

- Poacées
- Renoncule flamette

**Arbre : 0%**

- Saule pleureur

**Arbuste : 0%**

**Ensoleillement : 100 %**

**Végétation flottante : 100 %**

- Menthe aquatique
- Jones
- Carex
- Potamots
- Barbarée commune

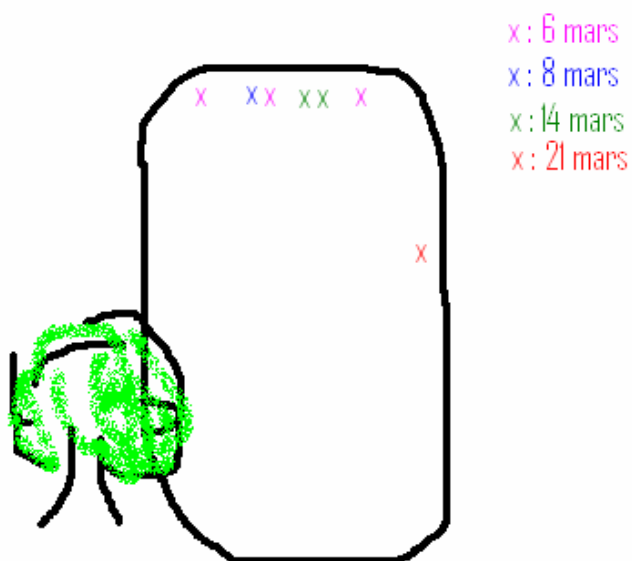
**Végétation émergée : 20 %**

- Menthe aquatique
- Jones
- Carex
- Potamots
- Barbarée commune

**Végétation submergée : 0%**

**Recouvrement total des plantes : 30 % de la mare**

|                                    |                                  |
|------------------------------------|----------------------------------|
| Degré d'ouverture                  | Ouverte                          |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>     |                                  |
| Présence d'une route               | X                                |
| Présence d'une habitation          | -                                |
| Présence de champs cultivés        | -                                |
| Présence d'animaux domestiques     | X (moutons)                      |
| <b>Variables mésologiques</b>      |                                  |
| Périmètre de la mare               | 63 m                             |
| Profondeur maximale                | 1,5 m                            |
| <b>Pente des rives</b>             |                                  |
| Douce                              | 0 %                              |
| Moyenne                            | 100 %                            |
| Abrupte                            | 0 %                              |
| <b>Nature du substrat</b>          |                                  |
| Minéral                            | 50 %                             |
| Organique                          | 50 %                             |
| Litière forestière                 | 0 %                              |
| <b>Variables physico-chimiques</b> |                                  |
| Température                        | 15                               |
| Turbidité                          | 8.00                             |
| MES/ml                             | 0.01                             |
| Ph                                 | 7.74                             |
| Conductimétrie                     | 377                              |
| <b>Macrofaune</b>                  |                                  |
| Amphibiens                         | Crapaud commun<br>Rainette verte |
| Poissons                           | Boer                             |
| Autres                             | Ragondins<br>Chouette effraie    |
| Nombre de pontes                   | 7                                |
| Nombre d'individus                 | 0                                |
| Nombre de mâles                    | 0                                |
| Nombre de femelles                 | 0                                |



**Schéma grossier de la localisation des différentes pontes**

**Mare : F**  
**Lieu dit : La Nalais**

**Localisation GPS : N 047° 30.022'**  
**W 000° 42.104'**

**Stratégie sexuelle : POLYANDRE**



**Variable biologique**

**Herbacées : 50%**

- Renoncule bulbeuse
- Bouton d'or
- Renoncule rampante
- Herbe à robert
- Menthe aquatique
- Euphorbe des bois
- Cardamine des près
- Mouron des oiseaux
- Joncs
- Gaillet gratteron
- Gaillet
- Lierre
- Capselle

**Arbre : 25%**

- Chêne
- Orme
- Saule
- Fresnes

**Arbuste : 25%**

**Ronce : 25%**

**Ensoleillement : 80 %**

**Végétation flottante : 0**

**Végétation émergée 0**

**Végétation submergée : 0**

**Bois mort : 0**

**Recouvrement total des plantes : 0 %**

|                                       |                           |
|---------------------------------------|---------------------------|
| <b>Degré d'ouverture</b>              | Semi-ouverte              |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>        |                           |
| <b>Présence d'une route</b>           | X                         |
| <b>Présence d'une habitation</b>      | -                         |
| <b>Présence de champs cultivés</b>    | X                         |
| <b>Présence d'animaux domestiques</b> | X (Vaches charolaises)    |
| <b>Variables mésologiques</b>         |                           |
| <b>Périmètre de la mare</b>           | 200 m                     |
| <b>Profondeur maximale</b>            | 1 m                       |
| <b>Pente des rives</b>                |                           |
| <b>Douce</b>                          | 50 %                      |
| <b>Moyenne</b>                        | 30 %                      |
| <b>Abrupte</b>                        | 20 %                      |
| <b>Nature du substrat</b>             |                           |
| <b>Minéral</b>                        | 0 %                       |
| <b>Organique</b>                      | 75 %                      |
| <b>Litière forestière</b>             | 25 %                      |
| <b>Variables physico-chimiques</b>    |                           |
| <b>Température</b>                    | 16                        |
| <b>Turbidité</b>                      | 60.00                     |
| <b>MES/ml</b>                         | 0.00825                   |
| <b>Ph</b>                             | 8.35                      |
| <b>Conductimétrie</b>                 | 377                       |
| <b>Macrofaune</b>                     |                           |
| <b>Amphibiens</b>                     | 0                         |
| <b>Poissons</b>                       | Présence                  |
| <b>Autres</b>                         | Héron<br>Chouette effraie |
| <b>Nombre de pontes</b>               | 0                         |
| <b>Nombre d'individus</b>             | 0                         |
| <b>Nombre de mâles</b>                | 0                         |
| <b>Nombre de femelles</b>             | 0                         |

**Mare : I**  
**Lieu dit : La Gaudinière**

**Localisation GPS : N 047° 29.612'**  
**W 000° 41.648'**

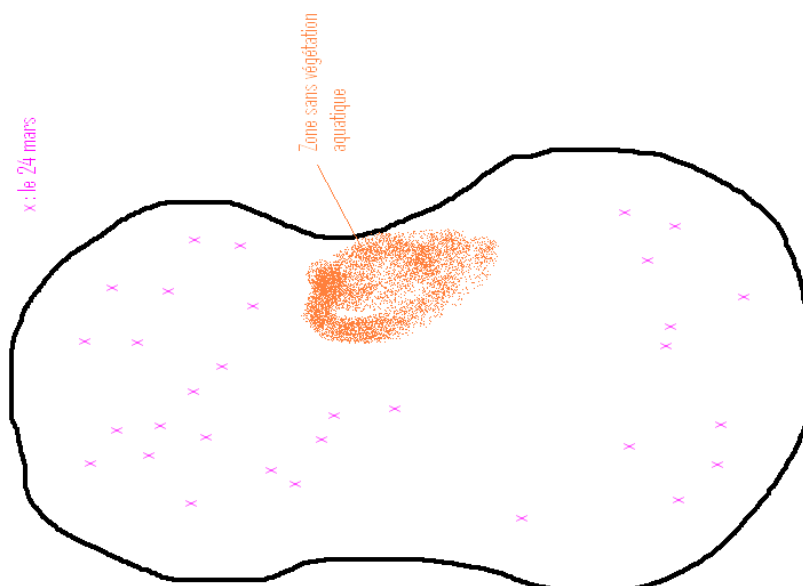
**Stratégie sexuelle : POLYANDRE**



**Variable biologique**

|   |  |  |
|---|--|--|
| <p><b>Herbacées : 50 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Poacées</li> <li>- Chardon</li> <li>- Renoncule aquatique</li> <li>- Alliaire officinale</li> <li>- Bourse à pasteur</li> <li>- Gaillet gratteron</li> <li>- Myosotis des marais</li> <li>- Menthe aquatique</li> <li>- Renoncule rampante</li> <li>- Géranium découpé</li> <li>- Grande consoude</li> <li>- Joncs</li> <li>- Cardamine des prés Plantin</li> <li>- Renoncule flamette</li> </ul> | <p><b>Arbre : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Orme</li> <li>- Fresnes</li> <li>- Chêne pédonculé</li> <li>- Erable champêtre</li> </ul>  | <p><b>Arbuste : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Aubépine</li> <li>- Epine noire</li> <li>- Cornouiller sanguin</li> </ul> <p><b>Ronce : 20 %</b></p> |
| <p><b>Ensoleillement : 100%</b></p>   |  |  |
| <p><b>Végétation flottante : 0 %</b></p>  | <p><b>Végétation émergée : 100%</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Renoncule aquatique</li> <li>- Poacées</li> <li>- Menthe aquatique</li> </ul> | <p><b>Végétation submergée : 0 %</b></p>   |
| <p><b>Recouvrement total des plantes : 100 %</b></p>  |  |  |

|                                    |  |
|------------------------------------|--|
| Degré d'ouverture                  | Semi-ouverte   |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>     |  |
| Présence d'une route               | X  |
| Présence d'une habitation          | -  |
| Présence de champs cultivés        | -  |
| Présence d'animaux domestiques     | X (cheval et âne)  |
| <b>Variables mésologiques</b>      |  |
| Périmètre de la mare               | 158 m  |
| Profondeur maximale                | Moins de 30 cm   |
| <b>Pente des rives</b>             |  |
| Douce                              | 100 %  |
| Moyenne                            | 0  |
| Abrupte                            | 0  |
| <b>Nature du substrat</b>          |  |
| Minéral                            | 10 %   |
| Organique                          | 80 %   |
| Litière forestière                 | 10 %   |
| <b>Variables physico-chimiques</b> |  |
| Température                        | 20   |
| Turbidité                          | 32.00  |
| MES/ml                             | 0.008  |
| Ph                                 | 7.69   |
| Conductimétrie                     | 351  |
| <b>Macrofaune</b>                  |  |
| Amphibiens                         | Grenouilles vertes<br>Crapauds communs<br>Rainette verte |
| Poissons                           |  |
| Autres                             | Héron<br>Chouette effraie                                |
| Nombre de pontes                   | 31   |
| Nombre d'individus                 | 31   |
| Nombre de mâles                    | 19   |
| Nombre de femelles                 | 12   |



**Schéma grossier de la localisation des différentes pontes.**



**Mare : K**  
**Lieu dit : La Besnardière**

**Localisation GPS : N 047° 28.151'**  
**W 000° 46.599'**

**Stratégie sexuelle : POLYANDRE**



**Variable biologique**

|   |  |  |
|---|--|--|
| <p><b>Herbacées : 50 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Poacées</li> <li>- Chardon</li> <li>- Renoncule aquatique</li> <li>- Alliaire officinale</li> <li>- Bourse à pasteur</li> <li>- Gaillet gratteron</li> <li>- Myosotis des marais</li> <li>- Menthe aquatique</li> <li>- Renoncule rampante</li> <li>- Géranium découpé</li> <li>- Grande consoude</li> <li>- Joncs</li> <li>- Cardamine des prés Plantin</li> <li>- Renoncule flamette</li> </ul> | <p><b>Arbre : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Orme</li> <li>- Fresnes</li> <li>- Chêne pédonculé</li> <li>- Erable champêtre</li> </ul>  | <p><b>Arbuste : 25 %</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Aubépine</li> <li>- Epine noire</li> <li>- Cornouiller sanguin</li> </ul> <p><b>Ronce : 20 %</b></p> |
| <p><b>Ensoleillement : 75%</b></p>  |  |  |
| <p><b>Végétation flottante : 0 %</b></p>  | <p><b>Végétation émergée : 100%</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Renoncule aquatique</li> <li>- Poacées</li> <li>- Menthe aquatique</li> </ul> | <p><b>Végétation submergée : 0 %</b></p>   |
| <p><b>Recouvrement total des plantes : 100 %</b></p>  |  |  |

|                                       |                    |
|---------------------------------------|--------------------|
| <b>Degré d'ouverture</b>              | Semi-ouverte       |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>        |                    |
| <b>Présence d'une route</b>           | X                  |
| <b>Présence d'une habitation</b>      | X                  |
| <b>Présence de champs cultivés</b>    | X                  |
| <b>Présence d'animaux domestiques</b> | -                  |
| <b>Variables mésologiques</b>         |                    |
| <b>Périmètre de la mare</b>           | 59 m               |
| <b>Profondeur maximale</b>            | 1 m                |
| <b>Pente des rives</b>                |                    |
| <b>Douce</b>                          | 15 %               |
| <b>Moyenne</b>                        | 70 %               |
| <b>Abrupte</b>                        | 15 %               |
| <b>Nature du substrat</b>             |                    |
| <b>Minéral</b>                        | 30 %               |
| <b>Organique</b>                      | 20 %               |
| <b>Litière forestière</b>             | 30 %               |
| <b>Variables physico-chimiques</b>    |                    |
| <b>Température</b>                    | 15                 |
| <b>Turbidité</b>                      | 9.20               |
| <b>MES/ml</b>                         | 0.0045             |
| <b>Ph</b>                             | 7.88               |
| <b>Conductimétrie</b>                 | 372                |
| <b>Macrofaune</b>                     |                    |
| <b>Amphibiens</b>                     | Rainette verte     |
| <b>Poissons</b>                       |                    |
| <b>Autres</b>                         | Héron, poule d'eau |
| <b>Nombre de pontes</b>               | 0                  |
| <b>Nombre d'individus</b>             | 0                  |
| <b>Nombre de mâles</b>                | 0                  |
| <b>Nombre de femelles</b>             | 0                  |

**Mare : L**  
**Lieu dit : Le Rocher**

**Localisation GPS** : N 047° 26.346'  
W 000° 51.224'

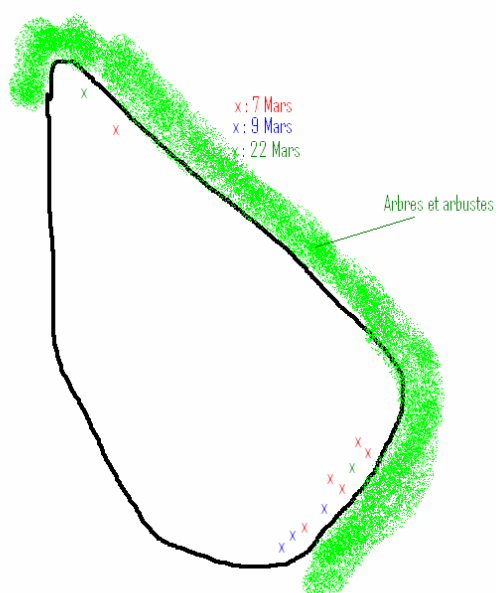
**Stratégie sexuelle** : **MONOANDRE**



**Variable biologique**

|  |  |  |
|--|--|--|
| <p><b><u>Herbacées</u> :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Lierre terrestre</li> <li>- Stellaire holostée</li> <li>- Vesc</li> <li>- Renoncule bulbeuse</li> <li>- Poacées</li> <li>- Jones</li> <li>- Trèfle d'Arabie</li> </ul> | <p><b><u>Arbre</u> :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Chêne pédonculé</li> <li>- Fresnes</li> </ul>  | <p><b><u>Arbuste</u> :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Aubépine</li> <li>- Epine noire</li> </ul> <p><b><u>Ronce</u> : 20 %</b></p> |
| <p><b><u>Ensoleillement</u> :</b></p>  |  |  |
| <p><b><u>Végétation flottante</u> :</b></p>  | <p><b><u>Végétation émergée</u> :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Menthe aquatique</li> <li>- Renoncule rampante</li> <li>- Cresson de cheval</li> <li>- Chanvre aquatique</li> <li>- Renouée amphibie</li> <li>- Persicaire</li> </ul> | <p><b><u>Végétation submergée</u> :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Algue</li> </ul>  |
| <p><b>Recouvrement total des plantes : 10 %</b></p>  |  |  |

|                                    |  |
|------------------------------------|--|
| Degré d'ouverture                  | Semi-ouverte                           |
| <b>Niveau d'anthropisation</b>     |  |
| Présence d'une route               | X                                      |
| Présence d'une habitation          | X                                      |
| Présence de champs cultivés        | -                                      |
| Présence d'animaux domestiques     | -                                      |
| <b>Variables mésologiques</b>      |  |
| Périmètre de la mare               | 86 m                                   |
| Profondeur maximale                | 1,5 m                                  |
| <b>Pente des rives</b>             |  |
| Douce                              | 50 %                                   |
| Moyenne                            | 25 %                                   |
| Abrupte                            | 25 %                                   |
| <b>Nature du substrat</b>          |  |
| Minéral                            | 20 %                                   |
| Organique                          | 60 %                                   |
| Litière forestière                 | 20 %                                   |
| <b>Variables physico-chimiques</b> |  |
| Température                        | 15                                     |
| Turbidité                          | 76.00                                  |
| MES/ml                             | 0.009                                  |
| Ph                                 | 8.77                                   |
| Conductimétrie                     | 393                                    |
| <b>Macrofaune</b>                  |  |
| Amphibiens                         | Grenouilles vertes<br>Pélodyte ponctué |
| Poissons                           | Abondant mais non déterminé            |
| Autres                             | Chouette effraie                       |
| Nombre de pontes                   | 11                                     |
| Nombre d'individus                 | 14                                     |
| Nombre de mâles                    | 9                                      |
| Nombre de femelles                 | 5                                      |



## ANNEXE 2

### Programme SAS

```

libname projet1 'E:\sas emilie';

data projet1.tabdon;
input Strategie Pontes ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale
Pdouce Pmoy Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu
Arb Ronce VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens Ensoleillement
;
cards;
2 3 1 3 66 0.9 0 1 5 1 3 3 19.5
7.53 11 9 250 3 2 2 0 0 1 0 1
1 1 1 2 4
1 0 2 2 25 0.35 5 0 0 1 1 5 9.1
7.56 11 2 222 5 0 1 0 5 1 0 1
5 0 2 5
2 11 1 1 160 1.5 2 0 4 1 5 0 58
8.23 16 62.5 507 4 2 0 2 0 5 1 0
2 1 2 5
1 0 0 2 40 1 1 0 5 4 1 2 33
8.33 14 26 553 5 0 1 2 0 0 0 0
0 0 1 2
1 7 0 2 63 1.5 0 5 0 2 2 2 8
7.74 15 10 377 5 0 1 0 0 5 2 0
2 1 2 5
2 0 1 3 200 1.5 3 2 3 1 4 2 60
8.35 16 82.5 377 3 2 2 1 0 0 0 1
0 1 0 5
2 31 1 2 158 0.2 5 0 0 1 5 1 32
7.69 20 8 351 3 1 1 0 0 5 0 0
5 0 1 5
1 0 1 3 59 1 1 4 1 2 1 2 9.2
7.88 15 4.5 372 2 2 2 3 0 2 1 1
1 0 2 2
1 11 1 2 86 1 3 1 1 1 3 1 76
8.77 15 9 393 3 2 2 2 0 1 0 1
1 2 1 3
;

proc print data=projet1.tabdon;
title'Tableau de données';
run;

proc sort;
by Strategie;
run;

proc means data=projet1.tabdon;
title' Etude des variables';
by strategie;
run;

proc discrim list short;
class Strategie;
var Pontes ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens Ensoleillement
;
run;

proc stepdisc method=stepwise;
class Strategie;

```

```

var Pontes ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens Ensoleillement
;
run;
proc stepdisc method=forward;
class Strategie;
var Pontes ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens Ensoleillement
;
run;
proc stepdisc method=backward;
class Strategie;
var Pontes ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens Ensoleillement
;
run;

proc nparlway wilcoxon;
class Strategie;
var Pontes ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens Ensoleillement
;
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens
Ensoleillement/selection=stepwise;
title'Etude du site de pontes';
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens
Ensoleillement/selection=forward;
title'Etude du site de pontes';
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=ouverture anthropisation Perimetre Profmaximale Pdouce Pmoy
Pforte Mineral SOrg SFor Tur pH Temp MES Conduct Herb Arbu Arb Ronce
VFlo VEm VSub Bois Rec Poisson Amphibiens
Ensoleillement/selection=backward;
title'Etude du site de pontes';
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=Profmaximale Tur Temp Poisson Bois Vsub Pmoy ;
title'Etude du site de pontes';
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=Profmaximale Tur Temp Poisson Bois Vsub Pmoy/selection=adjrsq
;
title'Etude du site de pontes';
run;

```

```

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=Profmaximale Tur Temp Poisson Vsub Pmoy / tol vif collinooint
;
title'Etude du site de pontes';
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=Profmaximale Tur Temp Poisson Vsub Pmoy / dw spec ;
title'Etude du site de pontes';
run;
output out=tableau r=residus;
quit;
proc univariate data=tableau normal plot;
var residus;
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=Profmaximale Tur Temp Poisson Pmoy / tol vif collinooint ;
title'Etude du site de pontes';
run;

proc reg data=projet1.tabdon;
model Pontes=Profmaximale Tur Temp Poisson Pmoy / dw spec ;
title'Etude du site de pontes';
run;
output out=tableau r=residus;
quit;
proc univariate data=tableau normal plot;
var residus;
run;

proc discrim list short;
class Strategie;
var anthropisation Pdouce Pmoy SOrg Temp Arb Ensoleillement;
title'Analyse discriminante de la Stratégie';
run;

proc stepdisc method=stepwise;
class Strategie;
var anthropisation Pdouce Pmoy SOrg Temp Arb Ensoleillement
;
run;

proc stepdisc method=forward;
class Strategie;
var anthropisation Pdouce Pmoy SOrg Temp Arb Ensoleillement
;
run;
proc stepdisc method=backward;
class Strategie;
var anthropisation Pdouce Pmoy SOrg Temp Arb Ensoleillement;
run;

```

## ANNEXE 3

### Vérification des hypothèses sur les résidus

Vérification des hypothèses « standards » concernant les résidus et des hypothèses structurelles (liées à la matrice  $X'X$ ).

Les résidus  $(\varepsilon_t)_{t \in \{1, \dots, 9\}}$ , quantités observables définies par :  $\forall t \quad \varepsilon_t = Y_t - \hat{Y}_t$

où  $\hat{Y}_t$  est l'estimation m.c.o. de  $Y_t$ .

Ces hypothèses sont les suivantes :

(H<sub>1</sub>) :  $\mathbf{E}(\varepsilon_t) = 0$ , l'espérance mathématique de l'erreur est nulle

(H<sub>2</sub>) :  $\mathbf{E}(\varepsilon_t^2) = \sigma_\varepsilon^2$ , la variance de l'erreur est constante ( $\forall t$ ) (homoscédasticité)

(H<sub>3</sub>) :  $\mathbf{E}(\varepsilon_t \varepsilon_{t'}) = 0$  si  $t \neq t'$ , les erreurs sont non corrélées

De plus, on peut également tester la normalité des résidus. Cette hypothèse n'est pas essentielle mais en cas de non rejet, les erreurs étant normales,  $Y$  et  $\hat{\alpha}$  (estimateur m.c.o. de  $\alpha$ ) suivent également une loi normale et donc les tests sur les coefficients (tests de Student, de Fischer, ...) sont des tests exacts sinon ils seraient asymptotiques.

- Moyennes nulles des résidus

Cette hypothèse est vérifiée par construction car on a introduit une constante dans le modèle.

- Non-corrélation des résidus

Pour cela nous utilisons le test de Durbin-Watson qui permet de vérifier si les résidus sont 2 à 2 non corrélés, ce test consiste à tester pour l'équation :

$$\varepsilon_t = \rho \varepsilon_{t-1} + v_t, \quad |\rho| < 1, \text{ avec } (v_t) \text{ bruit blanc (modèle AR(1))}$$

$$H_0 : \rho = 0$$

$$H_1^+ : \rho > 0 \text{ ou } H_1^- : \rho < 0$$

On teste l'autocorrélation des résidus à l'ordre 1 (au décalage 1).

|                                  |              |
|----------------------------------|--------------|
| <b>Durbin-Watson D</b>           | <b>2.479</b> |
| <b>Number of Observations</b>    | 9            |
| <b>1st Order Autocorrelation</b> | -0.251       |



On accepte donc l'hypothèse  $H_0 : \rho = 0$ , c'est-à-dire que **les résidus sont non corrélés**.

- Homoscédasticité des résidus

Pour réaliser ce test, on utilise une statistique suivant une loi du Chi-Deux :

$H_0$  : "homoscédasticité"

$H_1$  : "hétéroscédasticité"

| Test d'indication du Premier et du Second |       |            |
|---|-------|------------|
| DF  | Khi 2 | Pr > Khi 2 |
| 10  | 6.58  | 0.7642     |

La p-value associée à ce test vaut 0,7642 ( $> 5\%$ ) donc on accepte l'hypothèse d'homoscédasticité des résidus.

- Test de normalité

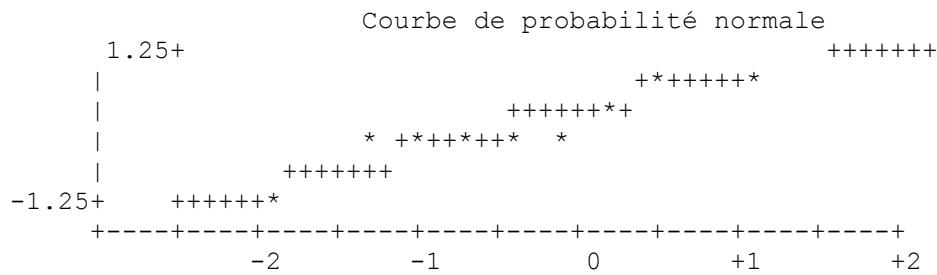
Pour tester la normalité des résidus j'utilise le test de Shapiro-Wilks :

$H_0$  : normalité des résidus

$H_1$  : non normalité des résidus

| Tests de normalité |             |          |           |         |
|--------------------|-------------|----------|-----------|---------|
| Test               | Statistique |          | p Value   |         |
| Shapiro-Wilk       | W           | 0.90941  | Pr < W    | 0.3118  |
| Kolmogorov-Smirnov | D           | 0.229708 | Pr > D    | >0.1500 |
| Cramer-von Mises   | W-Sq        | 0.08449  | Pr > W-Sq | 0.1607  |
| Anderson-Darling   | A-Sq        | 0.464594 | Pr > A-Sq | 0.1992  |

| Stem   | Leaf  | # | Boîte   |
|--------|-------|---|---------|
| 1      | 0     | 1 |         |
| 0      | 59    | 2 | +-----+ |
| 0      |       |   | +       |
| -0     | 33221 | 5 | *-----* |
| -0     |       |   |         |
| -1     | 3     | 1 |         |
| -----+ |       |   |         |



La p-value associée au test de Shapiro-Wilks vaut 0,3118 ( $p\text{-value} > 0.05$ ) donc « non rejet de  $H_0$  : normalité » donc **on accepte l'hypothèse de normalité des résidus**.

En conclusion, les résidus associés à la régression multilinéaire simple de la variable NOMBRE DE PONTES par rapport aux variables PROFONDEUR, TURBIDITE, TEMPERATURE, POISSON et PRORPORTION DE PENTE MOYENNE sont normaux, non corrélés et homoscédastiques .

#### Vérification des hypothèses structurelles

En plus des hypothèses sur les résidus du modèle, la validité de la régression nécessite la vérification d'hypothèses liées à la structure du modèle.

En effet, pour avoir une régression stable, il faut vérifier la non colinéarité des régresseurs.

Une éventuelle colinéarité des variables explicatives risquerait d'entraîner :

- l'augmentation de la variance associée à l'estimation des paramètres
- l'instabilité des estimateurs des coefficients des m.c.o : car des faibles fluctuations entraînent des fortes variations des valeurs estimées des coefficients
- en cas de multicollinéarité parfaite, la matrice  $X'X$  serait singulière : l'estimation des coefficients serait alors impossible et leur variance serait infinie.

▪ Variance Inflation Factor et Tolérance :options VIF, TOL

Pour chaque variable  $X_j$ , on définit  $VIF_j = \frac{1}{1 - R_j^2}$  où  $R_j^2$  est le coefficient de corrélation

multiple de la régression avec constant de  $X_j$  sur les  $k-1$  autres variables.

Une valeur de VIF plus grande que 10 révèle un problème. La tolérance est l'inverse du VIF.

| Résultats estimés des paramètres |    |                                |            |                  |         |           |                       |
|----------------------------------|----|--------------------------------|------------|------------------|---------|-----------|-----------------------|
| Variable                         | DF | Résultat estimé des paramètres | Erreur std | Valeur du test t | Pr >  t | Tolérance | Inflation de variance |
| Intercept                        | 1  | -43.39719                      | 2.99105    | -14.51           | 0.0007  | .         | 0                     |
| Profmaximale                     | 1  | -4.88115                       | 1.38695    | -3.52            | 0.0389  | 0.38376   | 2.60581               |
| Tur                              | 1  | -0.43010                       | 0.04500    | -9.56            | 0.0024  | 0.12921   | 7.73931               |
| Temp                             | 1  | 4.47031                        | 0.22423    | 19.94            | 0.0003  | 0.44923   | 2.22604               |
| Poisson                          | 1  | 14.20186                       | 1.17495    | 12.09            | 0.0012  | 0.24360   | 4.10507               |
| Pmoy                             | 1  | -3.95438                       | 0.45504    | -8.69            | 0.0032  | 0.23019   | 4.34415               |

Le VIF est inférieur à 10 pour plusieurs variables : il n'existe donc pas de quasi-colinéarité entre les variables explicatives.

| Résultats estimés des paramètres |    |                                |            |                  |         |
|----------------------------------|----|--------------------------------|------------|------------------|---------|
| Variable                         | DF | Résultat estimé des paramètres | Erreur std | Valeur du test t | Pr >  t |
| Intercept                        | 1  | -43.39719                      | 2.99105    | -14.51           | 0.0007  |
| Profmaximale                     | 1  | -4.88115                       | 1.38695    | -3.52            | 0.0389  |
| Tur                              | 1  | -0.43010                       | 0.04500    | -9.56            | 0.0024  |
| Temp                             | 1  | 4.47031                        | 0.22423    | 19.94            | 0.0003  |
| Poisson                          | 1  | 14.20186                       | 1.17495    | 12.09            | 0.0012  |
| Pmoy                             | 1  | -3.95438                       | 0.45504    | -8.69            | 0.0032  |

- Méthodes basées sur l'étude de la matrice  $X'X$  : option COLLINOINT

Pour cela, nous nous basons sur l'étude de la structure de l'espace des variables explicatives : la méthode est fondée sur le calcul des valeurs propres de la matrice  $X'X$ , desquelles on déduit le nombre « index de condition ».

L'option COLLINOINT exclut la constante des estimateurs des coefficients.

Une valeur de la colonne Condition Index supérieure à 30 avec l'option COLLINOINT met en évidence un problème de colinéarité.

| Collinearity Diagnostics (intercept adjusted) |               |                    |                         |            |         |            |         |
|---|---------------|--------------------|-------------------------|------------|---------|------------|---------|
| Nombre  | Valeur propre | Index de condition | Proportion de variation |            |         |            |         |
|   |               |                    | Profmaximale            | Tur        | Temp    | Poisson    | Pmoy    |
| 1   | 2.06138       | 1.00000            | 0.05165                 | 0.01923    | 0.00585 | 0.04445    | 0.00144 |
| 2   | 1.51803       | 1.16530            | 0.04177                 | 0.01879    | 0.02615 | 0.00006783 | 0.07965 |
| 3   | 1.01099       | 1.42793            | 0.00016560              | 0.00010592 | 0.35303 | 0.02077    | 0.02688 |
| 4   | 0.34713       | 2.43689            | 0.55190                 | 0.00300    | 0.00753 | 0.25461    | 0.08229 |
| 5   | 0.06247       | 5.74419            | 0.35452                 | 0.95888    | 0.60744 | 0.68010    | 0.80975 |

Pour l'option COLLINOINT, aucune valeur ne dépasse 30

De plus, aucune des valeurs propres n'est nulle ou trop proche de 0.

Là non plus, on ne détecte pas de quasi-colinéarité.

Par conséquent, les variables ne présentent aucun problème de colinéarité ; la régression est stable. De plus, comme nous avons montré précédemment que les hypothèses sur les résidus associés à cette régression étaient vérifiées, on peut alors effectuer et interpréter les tests sur les coefficients du modèle considéré.

# ANNEXE 4

## Résultats du test de Kruskal-Wallis

### The NPAR1WAY Procedure

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Pontes<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|---|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie   | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1   | 5  | 21.0             | 25.0             | 3.890873           | 4.20        |
| 2   | 4  | 24.0             | 20.0             | 3.890873           | 6.00        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 1.0569 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.3039 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable ouverture<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|--|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie  | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1  | 5  | 23.0             | 25.0             | 3.415650           | 4.60        |
| 2  | 4  | 22.0             | 20.0             | 3.415650           | 5.50        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 0.3429 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.5582 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable anthropisation<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|---|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie   | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1   | 5  | 24.0             | 25.0             | 3.651484           | 4.800       |
| 2   | 4  | 21.0             | 20.0             | 3.651484           | 5.250       |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 0.0750 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.7842 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Perimetre<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|--|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie  | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1  | 5  | 16.0             | 25.0             | 4.082483           | 3.200       |
| 2  | 4  | 29.0             | 20.0             | 4.082483           | 7.250       |

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 4.8600 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.0275 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Profmaximale  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 25.0             | 25.0             | 3.944053           | 5.0         |
| 2         | 4  | 20.0             | 20.0             | 3.944053           | 5.0         |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.0000 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 1.0000 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Pdouce  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 23.50            | 25.0             | 4.013865           | 4.7000      |
| 2         | 4  | 21.50            | 20.0             | 4.013865           | 5.3750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.1397 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.7086 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Pmoy  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 27.50            | 25.0             | 3.890873           | 5.5000      |
| 2         | 4  | 17.50            | 20.0             | 3.890873           | 4.3750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.4128 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.5205 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Pforte  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 21.50            | 25.0             | 3.979112           | 4.3000      |
| 2         | 4  | 23.50            | 20.0             | 3.979112           | 5.8750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.7737 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.3791 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Mineral  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 31.0             | 25.0             | 3.415650           | 6.20        |
| 2         | 4  | 14.0             | 20.0             | 3.415650           | 3.50        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 3.0857 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.0790 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable SOrg  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 15.50            | 25.0             | 3.979112           | 3.1000      |
| 2         | 4  | 29.50            | 20.0             | 3.979112           | 7.3750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 5.7000 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.0170 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable SFor  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 28.0             | 25.0             | 3.890873           | 5.600       |
| 2         | 4  | 17.0             | 20.0             | 3.890873           | 4.250       |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.5945 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.4407 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Tur  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 21.0             | 25.0             | 4.082483           | 4.20        |
| 2         | 4  | 24.0             | 20.0             | 4.082483           | 6.00        |

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.9600 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.3272 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable pH**  
Classée par variable Strategie

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 27.0             | 25.0             | 4.082483           | 5.40        |
| 2         | 4  | 18.0             | 20.0             | 4.082483           | 4.50        |

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.2400 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.6242 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Temp**  
Classée par variable Strategie

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 19.50            | 25.0             | 3.979112           | 3.9000      |
| 2         | 4  | 25.50            | 20.0             | 3.979112           | 6.3750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 1.9105 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.1669 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable MES**  
Classée par variable Strategie

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 20.50            | 25.0             | 4.065437           | 4.1000      |
| 2         | 4  | 24.50            | 20.0             | 4.065437           | 6.1250      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 1.2252 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.2683 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Conduct**  
Classée par variable Strategie

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 26.50            | 25.0             | 4.065437           | 5.3000      |
| 2         | 4  | 18.50            | 20.0             | 4.065437           | 4.6250      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.1361 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.7122 |



**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Herb  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 28.50            | 25.0             | 3.836955           | 5.7000      |
| 2         | 4  | 16.50            | 20.0             | 3.836955           | 4.1250      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.8321 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.3617 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Arbu  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 20.0             | 25.0             | 3.651484           | 4.000       |
| 2         | 4  | 25.0             | 20.0             | 3.651484           | 6.250       |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 1.8750 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.1709 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Arb  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 25.50            | 25.0             | 3.726780           | 5.1000      |
| 2         | 4  | 19.50            | 20.0             | 3.726780           | 4.8750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.0180 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.8933 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Ronce  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 28.0             | 25.0             | 3.836955           | 5.600       |
| 2         | 4  | 17.0             | 20.0             | 3.836955           | 4.250       |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.6113 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.4343 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable VFlo<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|---|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie   | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1   | 5  | 27.0             | 25.0             | 2.236068           | 5.40        |
| 2   | 4  | 18.0             | 20.0             | 2.236068           | 4.50        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 0.8000 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.3711 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable VEM<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|--|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie  | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1  | 5  | 23.50            | 25.0             | 3.926406           | 4.7000      |
| 2  | 4  | 21.50            | 20.0             | 3.926406           | 5.3750      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 0.1459 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.7024 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable VSub<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|---|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie   | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1   | 5  | 27.0             | 25.0             | 3.415650           | 5.40        |
| 2   | 4  | 18.0             | 20.0             | 3.415650           | 4.50        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 0.3429 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.5582 |

| Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Bois<br>Classée par variable Strategie |    |                  |                  |                    |             |
|---|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| Strategie   | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
| 1   | 5  | 26.0             | 25.0             | 3.535534           | 5.200       |
| 2   | 4  | 19.0             | 20.0             | 3.535534           | 4.750       |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

| Kruskal-Wallis Test |        |
|---------------------|--------|
| Chi-Square          | 0.0800 |
| DF                  | 1      |
| Pr > Chi-Square     | 0.7773 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Rec  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 24.50            | 25.0             | 3.961621           | 4.9000      |
| 2         | 4  | 20.50            | 20.0             | 3.961621           | 5.1250      |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.0159 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.8996 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Poisson  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 23.0             | 25.0             | 3.726780           | 4.60        |
| 2         | 4  | 22.0             | 20.0             | 3.726780           | 5.50        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.2880 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.5915 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Amphibiens  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 27.0             | 25.0             | 3.651484           | 5.40        |
| 2         | 4  | 18.0             | 20.0             | 3.651484           | 4.50        |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 0.3000 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.5839 |

**Wilcoxon Scores (Rank Sums) pour la variable Ensoleillement  
Classée par variable Strategie**

| Strategie | Nb | Somme des scores | Attendue sous H0 | Écart-type sous H0 | Score moyen |
|-----------|----|------------------|------------------|--------------------|-------------|
| 1         | 5  | 20.0             | 25.0             | 3.708099           | 4.000       |
| 2         | 4  | 25.0             | 20.0             | 3.708099           | 6.250       |

Les scores moyens ont été utilisés pour les liens.

**Kruskal-Wallis Test**

|                 |        |
|-----------------|--------|
| Chi-Square      | 1.8182 |
| DF              | 1      |
| Pr > Chi-Square | 0.1775 |