

La Rainette verte (*Hyla arborea*; Anura) dans le canton de Vaud: un état des lieux

par

Jérôme PELLET¹ et Cornelis NEET¹

Abstract.—PELLET J. and NEET C., 2001. The European tree frog (*Hyla arborea*; Anura) in the canton de Vaud: present state of knowledge. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 87.4: 287-303.

Highly endangered in Switzerland, the European tree frog (*Hyla arborea* L., 1758) has been widely disappearing from its distribution range over the last two decades. During spring 2000 in the Canton de Vaud, 3 distinct metapopulations have been identified summing up to 58 calling sites. The south shore of the lake of Neuchâtel represents the biggest reservoir of individuals with 42 calling sites, whereas the small population of the Grangettes in Noville, constituted of only 4 sites, owes its survival to specific dispositions. The third metapopulation, situated along the Aubonne river, represents 12 calling sites. The counting of calling males in the first two areas indicates that the species is expanding or at least has stabilized. In the third area, evaluation of the probability of survival of the populations is prevented by the lack of standardized countings. Since 1970, two regression zones have been identified in the study area: the plain of the Orbe river and the western part of the south shore of the lake of Neuchâtel, between Yverdon and Forel. The regression observed during the last 20 years can be partly explained by the tree frog habitat fragmentation. Analyses based on a connectivity index indicate that the presence of the tree frog in a pond between 1985 and 1990 was significantly dependent on the number of potential sites within a defined range. Between 1995 and 2000 however, this index no longer indicates the presence of the species. Human activities, such as urbanization and road constructions could partly explain these results describing non-equilibrium populations. Recent literature provides many examples of dense biotope networks as a way to preserve the species. Recommendations for tree frog friendly dispositions are presented.

Keywords: *Hyla arborea*, calling sites, habitat fragmentation, sites connectivity, conservation, ponds creation.

¹Conservation de la Faune, Marquisat 1, CH-1025 St. Sulpice.

E-mail : Jerome.Pellet@ie-zea.unil.ch

CODEN: BSVAA6

Résumé.—PELLET J. et NEET C., 2001. La rainette verte (*Hyla arborea*; Anura) dans le canton de Vaud: un état des lieux. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 87.4: 287-303.

La rainette verte (*Hyla arborea* L., 1758) a fortement régressé en Suisse durant les deux dernières décennies. Au printemps 2000 dans le canton de Vaud, 3 métapopulations distinctes regroupant 58 sites de chant ont été identifiées. La rive sud du lac de Neuchâtel représente le plus grand réservoir d'individus de Romandie, avec près de 42 sites de chant. La petite population des Grangettes à Noville, constituée de 4 sites de chant, se maintient grâce à une série d'aménagements favorables à l'espèce. La troisième métapopulation, située le long du cours de l'Aubonne sur la Côte, est constituée de 12 sites de chant. Les comptages de chanteurs sur les deux premiers secteurs indiquent que l'espèce est en expansion ou du moins stabilisée, alors que l'absence de suivi standardisé sur le troisième secteur ne permet pas d'évaluer la probabilité de survie des populations présentes. Deux zones de disparition sont identifiables sur le territoire cantonal: la plaine de l'Orbe et l'ouest de la rive sud du lac de Neuchâtel entre Yverdon et Forel. Les analyses effectuées sur un indice de connectivité indiquent que la présence de la rainette dans un site entre 1985 et 1990 était fortement dépendante du nombre de sites de reproduction potentiels à proximité. Entre 1995 et 2000 toutefois, ce même indice ne permet plus de prédire la présence de l'espèce dans les sites. Les activités humaines, telles qu'aménagements ou voies de communication peuvent partiellement expliquer des résultats décrivant des populations en déséquilibre. La littérature récente présente de nombreux exemples de conservation de l'espèce par la création de réseaux denses de biotopes favorables. Des recommandations pour des aménagements destinés à la rainette y sont présentés.

Mots clés: *Hyla arborea*, sites de chant, fragmentation de l'habitat, connectivité des sites, conservation, aménagement de biotopes.

INTRODUCTION

Emblème des amphibiens et des lieux humides, la rainette verte (*Hyla arborea* L., 1758), ou rainette arboricole, est un des plus petits anoures de Suisse. Cette espèce qui colonise les zones alluviales, gravières, glaisières et autres habitats à physionomie similaire, est souvent accompagnée dans ses sites de reproduction par d'autres batraciens pionniers tels que le crapaud calamite (*Bufo calamita*) ou le crapaud sonneur (*Bombina variegata*) (BRODMANN 1982, GROSSENBACHER 1988, BORGULA *et al.* 1994, GROSSE 1994). On trouve également la rainette dans des sites marécageux (parvocariçaies et roselières) où elle chante souvent de concert avec les grenouilles vertes (*Rana lessonae* et *R. esculenta*) et la grenouille rieuse (*Rana ridibunda*). Les rainettes mâles choisissent toujours pour chanter et se reproduire des eaux peu profondes et bien ensoleillées (BORGULA 1990, TESTER 1990). L'habitat d'été de l'espèce est constitué de hautes herbes, buissons et haies exposées au sud et abritées du vent (STUMPEL 1993).

La saison de reproduction, étalée d'avril à juillet, est caractérisée par les chœurs de mâles chantant aux abords des plans d'eau dès la tombée de la nuit. Ces chœurs bruyants, aisément repérables à distance, fournissent des indications précises sur les populations présentes à la période du frai (TESTER 1990, HEYER 1994, PAQUET 1994). Les données issues d'écoutes nocturnes sont à la

base de la connaissance de la répartition de la rainette (GROSSENBACHER 1988, BORGULA 1990, TESTER 1990). En Suisse, alors qu'elle occupait au milieu du siècle passé un continuum s'étendant du lac de Constance au lac Léman, ses populations se sont extraordinairement réduites à une douzaine de secteurs (GROSSENBACHER 1988). Les récentes modifications du paysage, avec le développement des voies de communication, l'urbanisation, les aménagements riverains ou encore l'abaissement du niveau des nappes phréatiques ont eu des impacts importants sur les populations d'Europe en général et de Suisse en particulier (BORGULA 1993, GEIGER 1995, BARANDUN 1998, FLORY 1999). La sauvegarde de ces populations relictuelles, pour la plupart déjà sous protection, constitue un objectif prioritaire de conservation. La compréhension des facteurs de régression des populations de rainettes vertes a également été durant ces dernières années le moteur de nombreuses études (BORGULA 1990, TESTER 1990, GEIGER 1995, EDENHAMM 1996, BARANDUN 1998, VOS 1999).

Les causes les plus souvent invoquées pour tenter d'expliquer la régression de l'espèce sont de deux ordres: d'une part les facteurs agissant sur les sites de reproduction et d'autre part les facteurs agissant directement sur les individus. Parmi les premiers, la disparition des plans d'eau par atterrissement, le comblement ou l'abaissement du niveau des nappes sont sans conteste les plus fréquents (BORGULA 1990, TESTER 1990). La forte mortalité pré-métamorphique et juvénile par prédation piscicole et assèchement prématuré des sites, voire encore par intoxications, sont cités par plusieurs auteurs (TESTER 1990, BORGULA 1993). L'eutrophisation des plans d'eau constitue également un facteur déterminant pour la survie locale d'une population (BORGULA 1993). On observe parfois la disparition de populations locales sans qu'aucun de ces facteurs ne puisse apparemment être mis en cause. Plusieurs auteurs ont donc émis et vérifié des hypothèses basées sur les modèles de dynamique de populations, établis durant les dernières décennies (EDENHAMM 1993, EDENHAMM 1996, VOS 1999, CARLSON *et al.* 2000, VOS *et al.* 2000).

Ces théories reposent sur le principe selon lequel la fragmentation de l'habitat d'une espèce peut influencer sur la dynamique d'un système de populations locales liées par des individus migrants (métapopulations) (HANSKI et GILPIN 1997, VOS 1999). Cette hypothèse a été vérifiée empiriquement pour la rainette par BORGULA (1990, 1999), EDENHAMM (1996) et VOS (1999). La fragmentation de l'habitat a deux causes principales: la réduction de la surface de l'habitat d'une part et l'isolement des habitats potentiels d'autre part (HANSKI et GILPIN 1997). La théorie des métapopulations prédit qu'une population soumise à un risque d'extinction par stochasticité démographique peut se maintenir à long terme à la condition que des individus migrants puissent contrebalancer les extinctions locales (*rescue effect*) (HANSKI et GILPIN 1997). L'importance des migrations de rainettes est relativement mal connue mais supposée importante (EDENHAMM 1993, 1996; VOS 1999). Le taux de renou-

vement (*turnover*) élevé des populations de rainettes (TESTER 1990, CARLSON *et al.* 2000) rend l'espèce particulièrement sensible aux variations annuelles de succès reproducteur. L'importance des événements migratoires entre populations est d'autant plus déterminante pour la survie de celles-ci. La recolonisation de sites étant dépendante de la possibilité de passage d'individus migrants, il est indispensable que les sites de reproduction de l'espèce forment un réseau interconnecté.

Cette étude présente la distribution actuelle de la rainette verte dans le canton de Vaud et les enclaves fribourgeoises ainsi que son évolution depuis 1974. Un indice de connectivité des sites de chant évalue l'importance de la densité de biotopes alentour pour la survie des populations actuelles. Enfin, quelques considérations et recommandations sur la conservation de l'espèce sont présentées.

MÉTHODES

Les données de présence de mâles chanteurs ont été extraites de la base de données du KARCH (Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz) à Berne. Ces données ont été complétées avec les rapports du Groupe d'Études et de Gestion de la Grande Cariçaie (PAQUET 1994, 1997; TOURETTE 1996b, 1997, 1999; CATENAZZI 1998, JEANNERAT 2000) pour les populations de la rive sud du lac de Neuchâtel et ceux de FIVAT (1993, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001) pour les populations des Grangettes. Des contacts avec plusieurs experts ont été établis afin d'ajouter les observations ponctuelles non transmises au KARCH pour l'année 2000.

On considère qu'un plan d'eau est occupé à une saison donnée si un mâle chanteur au moins a été entendu durant la période de reproduction. On considère tous les sites ayant abrité des chanteurs (sites de chant ou *Rufgewässer*) comme des sites occupés, sans considérer les éventuels événements reproducteurs (sites de reproduction ou *Laichgewässer*). Les éventuels chanteurs d'automne (individus chantant brièvement durant les mois de septembre et d'octobre) ne sont pas inclus dans les données de présence puisque ceux-ci ne sont généralement pas dans leur site de reproduction mais dans leur habitat d'été (TESTER 1990, STUMPEL 1993).

La connectivité d'un site peut se définir comme le nombre de sites potentiels atteignables par un individu migrant (Vos 1999). Considérant le paysage de dispersion des individus comme un fond isotrope (déplacements indifférents dans toutes les directions sans friction), ce nombre est calculé comme la quantité de sites potentiels présents dans un rayon fixé. Des campagnes de captures-recaptures d'animaux marqués par transpondeurs (Vos 1999) ou reconnus individuellement (TESTER 1990, FOG 1993) ont permis d'obtenir des

données relativement précises sur les distances de migration annuelle de la rainette. VOS (1999) observe que 80% des événements migratoires annuels sont inférieurs à 2000 m. FOG (1993) décrit des mesures de déplacements de juvéniles colonisateurs allant de 1500 m à 2400 m. L'indice est donc calculé comme le nombre de sites régionaux de reproduction de batraciens compris dans un disque centré sur chaque site avec un rayon de 2000 m. Considérant que tous les plans d'eau sont potentiellement des sites de chant de la rainette verte (TESTER 1993, BORGULA 1993, VOS 1999), ces sites régionaux sont de bons indicateurs de l'offre en sites dans une région définie. Sachant par ailleurs que l'espèce n'est signalée que jusqu'à une altitude de 890 m dans le canton de Vaud, les analyses se sont portées sur tous les sites dont l'altitude est inférieure à 980 m, c'est à dire l'altitude maximale observée plus 10% de marge. L'ensemble des données utilisées dans ce travail recouvre le canton de Vaud et ses enclaves fribourgeoises afin de limiter les biais dus à des limites administratives cantonales. Dans cette analyse de connectivité, la rive sud du lac de Neuchâtel a été exclue des analyses, sur une largeur de 1000 m, entre Yverdon et Cudrefin en raison de la densité de biotopes favorables non comparable avec le reste du canton.

Les données ont été traitées géographiquement avec le logiciel MapInfo. Deux régressions logistiques binaires effectuées sur le logiciel de traitement statistique S-PLUS tentent de mettre en évidence une relation entre l'indice de connectivité mesuré pour chaque site et la probabilité de présence de l'espèce dans ce même site durant un intervalle donné.

Les données sur les sites de reproduction de batraciens d'importance nationale (sites IBN) ont été transmises par l'OFEFP. Les données d'inventaires fédéraux et cantonaux utilisées pour identifier les statuts de protection des sites sont extraites des bases de données géoréférencées du Centre de Conservation de la Faune et de la Nature du canton de Vaud.

RÉSULTATS

Répartition de la rainette verte au printemps 2000

La rainette verte a été entendue au printemps 2000 dans 58 sites répartis sur trois secteurs du territoire vaudois et ses enclaves fribourgeoises: la rive sud du lac de Neuchâtel et son arrière-pays, les Grangettes à Noville et le long de l'Aubonne, entre Mollens et Allaman (figure 1). Plus de 2/3 des sites se trouvent dans la Grande Cariçaie, que ce soit dans le canton de Vaud ou ses enclaves fribourgeoises. La rive sud du lac de Neuchâtel et le proche arrière-pays regroupent près de 70% des sites de chants cantonaux et représentent également une des plus importantes populations du pays (GROSSENBACHER

1988). Les Grangettes à Noville avec 4 sites, soit moins de 7% des sites cantonaux, constituent une population relictuelle. Le secteur de l' Aubonne regroupe 12 sites de chant, représentant 20% des sites identifiés pour cette année 2000. Parmi ces sites, le marais Terrex, sur la commune de Longirod, représente un record d'altitude pour la rainette verte: 890 m. Ce site a servi de repère pour la sélection des sites de reproduction potentiels dans les mesures de connectivité.



Figure 1.—Répartition de la rainette verte au printemps 2000. ●: sites de chant en 2000, ○: sites cantonaux de reproduction de batraciens intégrés dans les analyses de connectivité. Sources: KARCH, GEG Grande Cariçaie, Fondation des Grangettes.

Parmi ces 58 sites occupés, 3 (2 sur la Côte et 1 le long de la Broye) sont situés sur des objets inscrits à l'inventaire fédéral des sites de reproduction de batraciens (sites IBN: voir tableau 1). Ces sites font l'objet d'un suivi dirigé par la Conservation de la faune de l'État de Vaud. La plupart des autres sites font l'objet d'une protection particulière. Le Groupe d'Étude et de Gestion (GEG) de la Grande Cariçaie, la Fondation des Grangettes et l'État de Vaud assurent ainsi le suivi et la gestion de 90% des sites abritant la rainette au printemps 2000. Six sites seulement ne font l'objet d'aucune gestion particulière et ne sont protégés que par les dispositions générales de la législation.

Tableau 1: Nombre de sites de chant au printemps 2000 par région, pourcentage des sites cantonaux et sites IBN.

	Sites de chant	Sites IBN ¹	Gestion ²	sans gestion
La Côte	12	4 (2)	7	5
Les Grangettes	4	4 (0)	4	0
Rive sud du lac de Neuchâtel	40	33 (0)	40	0
Broye	2	2(1)	1	1
Total	58	43 (3)	52	6

¹ Objets protégés au niveau fédéral par l'IBN (Inventaire des sites de reproduction de batraciens d'importance nationale, source: Obat. RS 451.34, annexes 1, 2 et 4) et gérés par la Conservation de la Nature de l'État de Vaud. (): sites validés par le canton, source: annexe 1 Obat.

² Sites gérés par la Conservation de la Nature de l'État de Vaud, la Fondation des Grangettes et/ou le Groupe d'Étude et de Gestion de la Grande Cariçaie.

Régression depuis 1970

La figure 2 illustre la régression observée de l'espèce sur le secteur d'étude entre 1974 et 2000. On constate que l'espèce a disparu de la plaine de l'Orbe depuis maintenant plus de 10 ans (BERTHOUD et PERRET-GENTIL 1978, DUFOUR 1992). La disparition de la rainette verte de la partie ouest de la rive sud du lac de Neuchâtel, entre Yverdon et Estavayer, date maintenant de près de 6 ans (TOURETTE 1997). A ces deux zones de régression principale s'ajoute la réduction du nombre de sites occupés sur le secteur de la Côte.

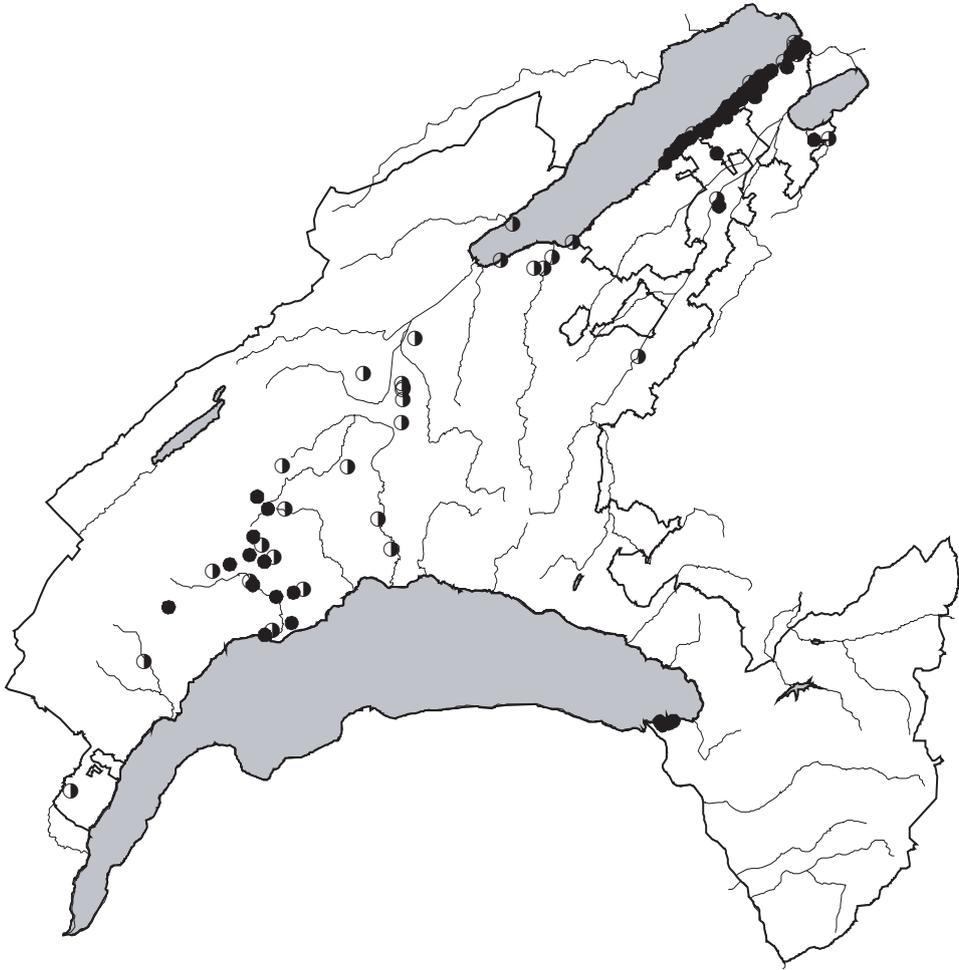


Figure 2.—Évolution des populations de rainettes vertes depuis 1974. ● : sites de chant en 2000, ◐ : sites de chant entre 1974 et 1995. Sources: KARCH, GEG Grande Cariçaie, Fondation des Grangettes.

Effectifs actuels des populations

Bien que le secteur situé entre Yverdon et Estavayer ait été abandonné depuis 1995, le suivi des populations de la rive sud du lac de Neuchâtel, entre Forel et Cudrefin, indique que le nombre de chanteurs est en progression, passant de 150 en 1995 à 450 en 2000 (JEANNERAT 2000). Malgré les fortes variations des effectifs dues aux variations du succès reproducteur et aux conditions de comptage, l'espèce trouve dans la Grande Cariçaie un milieu de reproduction

idéal. La population peut être considérée comme un des plus important réservoirs d'individus de Suisse (S. Zumbach, comm. pers.), avec les populations du nord-ouest de la Suisse.

Aux Grangettes, après l'effondrement des populations en 1990, les effectifs ont évolué favorablement ces 9 dernières années, les comptages passant de 12 à 70 chanteurs en 2000, répartis dans 4 groupes de plans d'eau (FIVAT 2001). Restant très vulnérable, tant du point de vue génétique que du point de vue démographique, cette population semble être stabilisée.

Sur la Côte, aucun suivi standardisé ne permet de connaître l'évolution précise des populations dans les différents sites. La population située sur la commune de Lavigny comptait près d'une cinquantaine de chanteurs en 2000 (J.-M. Fivat, A. Maibach, comm. pers.). Les autres sites dans lesquels des comptages ont été fait, indiquent que le nombre de mâles chanteurs varie entre 5 et 20 (J.-M. Fivat, A. Maibach, P. Vogel, comm. pers.). Un suivi standardisé en cours devra permettre d'évaluer les effectifs des populations présentes sur la Côte.

Connectivité des sites de chant

L'indice de connectivité mesuré pour 324 sites de reproduction de batraciens compris dans le secteur d'étude (figure 1) est présenté dans le tableau 2. A chacun des 324 sites est associée une présence (1) ou absence (0) de l'espèce dans l'intervalle temporel considérée. Les sites de la rive sud du lac de Neuchâtel sur une bande de 1 km de large à l'intérieur des terres ont été retirés des analyses en raison de la densité de biotopes non comparable avec le reste du canton. La figure 3 illustre la distribution de la connectivité des sites entre les 3 classes de sites créées. Le tableau 2 présente les résultats pour chacune des catégories créées.

Tableau 2.–Connectivité des sites de chants.

	Sites de chant (1985-1990)	Sites de chant (1995-2000)	Sites cantonaux de reproduction (VD et FR part.)
nombre de sites	46	18	324
connectivité moyenne	4.270	4.111	3.565
écart-type	2.317	1.324	1.941

NB: La rive sud du lac de Neuchâtel est exclue des analyses (voir texte).

On observe que les sites ayant abrité (1985-1990) ou abritant la rainette (1995-2000) ont une connectivité moyenne supérieure à celle des sites cantonaux de reproduction de batraciens compris dans le secteur d'étude.

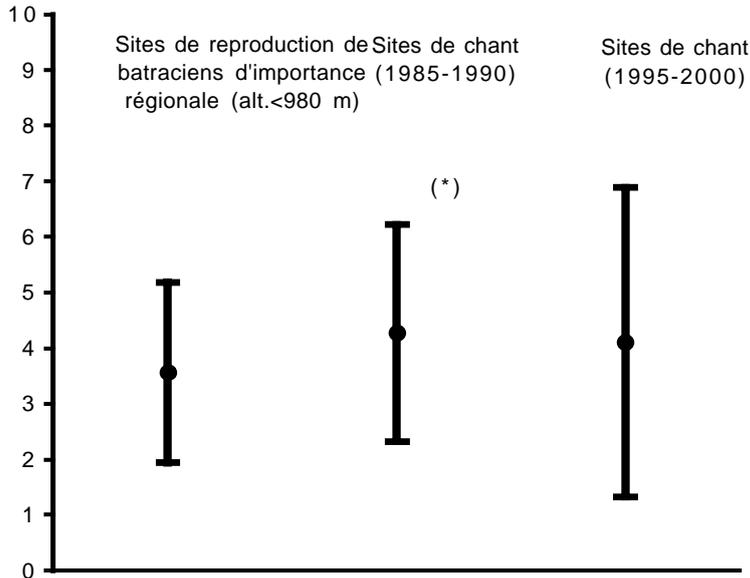


Figure 3: Connectivité moyenne (nombre de sites compris dans un rayon de 2 km) des trois catégories de sites (\pm écart-type). La différence significative au seuil de 5% avec les sites cantonaux de reproduction est marquée d'un (*), testée par une régression logistique binomiale.

Une régression logistique binomiale (SOKAL et ROHLF 1998) évalue l'importance de la connectivité des sites (paramètre indépendant: CONNECT) sur les données de présence/absence (codifiée par 1 et 0 respectivement) dans les sites dans une intervalle donnée. Les variables binaires dépendantes utilisées sont OCC8590 pour l'intervalle 1985-1990 et OCC9500 pour l'intervalle 1995-2000. Les relations mises en évidence avec la variable CONNECT sont les suivantes (tableau 3).

On observe que seules les données de présence/absence pour l'intervalle 1985-1990 sont significativement dépendantes de la connectivité du site au seuil de 5% (*). La relation établie entre la présence de l'espèce dans un site entre 1995 et 2000 n'est pas significativement dépendante de la connectivité calculée.

Tableau 3: Paramètres des régressions logistiques pour chaque intervalle considéré.

	INTERCEPT	CONNECT	Wald χ^2	dl	-2 LL ¹	p ²
OCC8590	-2.750	0.168	4.186	1	221.974	*0.044
OCC9500	-3.222	0.099	0.769	1	138.290	0.388

¹ -2 Log Likelihood;

² significativité du modèle (INTERCEPT et CONNECT), (*): significatif au seuil de 5%.

DISCUSSION

Situation actuelle et perspective

Aux Grangettes et dans la Grande Cariçaie, on note un accroissement significatif des populations de mâles chanteurs. Les données existantes ne permettant pas de mettre en évidence une dynamique d'évolution pour les autres secteurs identifiés, il est en conséquence difficile d'évaluer les probabilités de survie de ces populations. Les prochains comptages de mâles chanteurs dans le secteur de la Côte fourniront des données qui permettront d'évaluer la taille des populations, les échanges et par la suite, leur probabilité de maintien.

L'offre en sites de reproduction favorables à la rainette est très certainement un facteur limitant la distribution de cette espèce dans le canton. En effet, dans les secteurs où des aménagements spécifiques ont été entrepris, la rainette s'est développée. Aux Grangettes (FIVAT 1999), des mâles chanteurs ont été entendus dès l'année ayant suivi le creusement de mares pionnières. Dans la Grande Cariçaie, (TOURETTE 1996a, 2000) la colonisation des gouilles aménagées, bien que fortement dépendante de l'inondation du marais, a été bonne dans un des secteurs étudié. Les aménagements de nouvelles zones humides dans la vallée de la Reuss ont également permis de stabiliser les populations (TESTER 1995).

On peut donc raisonnablement espérer être en mesure de modifier la distribution actuelle en aménageant ou en créant des sites de manière centrifuge aux zones de présence récente de l'espèce. Les zones présentant le meilleur potentiel de croissance sont l'arrière-pays de la Grande Cariçaie et la zone ouest de la rive sud du lac de Neuchâtel. Le nombre de migrants à ces endroits doit permettre une rapide colonisation de sites favorables. La Broye, bien que trop éloignée du réservoir de la Grande Cariçaie pour être atteinte par un individu migrant (sauf exception), présente également un potentiel intéressant qui permettrait, à terme, de relier des populations fribourgeoises isolées (Farvagny

par ex.) (ECONAT 1991, A. Aebischer, comm. pers.). Sur la Côte, l'Aubonne forme un couloir de migration autour duquel un certain nombre de biotopes favorables aux batraciens pionniers tels que la rainette pourraient être réaménagés. Aux Grangettes, la taille de la population ne permet pas d'envisager de grandes expansions, mais les résultats récents des aménagements entrepris laissent penser que de nouvelles colonisations ne sont pas exclues.

Connectivité des sites

Bien que l'on puisse s'attendre à voir une population en régression se concentrer sur des *patches* dont la connectivité est très élevée, les analyses montrent que c'est bien l'inverse qui s'est produit entre 1985 et 2000. Les résultats indiquent que la connectivité des sites occupés par la rainette dans le passé est significativement plus élevée que celle des sites de reproduction de batraciens d'importance cantonale. En revanche, les sites occupés en 2000 présentent une connectivité qui n'est plus significativement plus élevée que ces sites régionaux. La disparition ou l'évolution naturelle de certains sites à haute connectivité peut en partie expliquer ce phénomène. La plaine de l'Orbe est par exemple constituée de sites abandonnés à haut indice de connectivité. Les populations relictuelles pourraient donc subsister dans des sites sub-optimaux en raison de l'absence de sites à haute connectivité.

D'autres explications peuvent également être avancées. Les zones riveraines et lacustres regroupent des nombreux sites potentiels de reproduction de batraciens en raison de leur régime hydrique. La biologie de la rainette la lie à ce type de milieu sans pour autant que l'offre en sites de reproduction constitue un élément déterminant de sa distribution. Sa présence ne serait alors corrélée qu'avec un type de paysage plus riche en sites potentiels et non pas en raison d'une biologie particulière. Un modèle statistique similaire à celui présenté ici, mais intégrant plusieurs variables écogéographiques décrivant les habitats d'été et les plans d'eau permettrait certainement d'avoir une vision plus précise de la réalité. Vos (1999) a par ailleurs démontré l'utilité de certaines variables géographiques linéaires (distance au prochain site occupé) ou centrifuges (densité d'habitat d'été dans un rayon donné) pour expliquer la distribution de l'espèce en Hollande.

L'utilisation des sites régionaux de reproduction d'amphibiens comme indicateurs des sites potentiels de reproduction pour la rainette verte devrait être complétée par tous les plans d'eaux satisfaisants aux exigences de base de l'espèce, à savoir: faible profondeur, fort ensoleillement, végétation aquatique limitée et faune piscicole absente. Un tel travail permettrait probablement d'identifier des biotopes relais entre sites de chant et/ou de reproduction.

La méthode employée ici pour quantifier la connectivité des sites de reproduction présuppose un environnement homogène. Malgré cette imperfection,

cette hypothèse permet de mesurer un indice sans introduire une caractérisation du paysage entre les sites de reproduction comme RAY (1999) l'avait fait pour deux espèces d'amphibiens du bassin genevois. On sait que les rainettes se déplacent souvent le long de structures paysagères linéaires, telles que haies, lisières et cours d'eau (FOG 1993). Vos (1999) a également montré que les distances de migration sont plus importantes sur des pâturages et prairies naturelles que sur des surfaces agricoles. De plus, il semblerait que la dispersion des individus soit influencée par la présence de congénères dans les mares (TESTER 1990; C. Vos, comm. pers.), les mâles en migration étant susceptibles de modifier leur déplacement en direction d'autres mâles chanteurs. Cette attractivité sociale pourrait jouer un rôle important dans les migrations de l'espèce. Une approche complémentaire prenant en compte ces éléments doit permettre de quantifier de manière plus précise la connectivité des sites de chant de la rainette. Une telle approche, si elle se vérifie, devrait permettre à terme de quantifier *a priori* la valeur d'un site à créer ou à réaménager à l'intérieur d'un réseau identifié.

Recommandations pour la création de biotopes à rainettes

La création de nouveaux sites de reproduction pour la rainette ou l'aménagement de plans d'eau existant ont déjà montré leurs effets bénéfiques sur l'évolution des populations de cette espèce. Aux Grangettes et sur la rive sud du lac de Neuchâtel, les aménagements ont permis l'extension ou du moins la stabilisation des populations existantes. D'autres expériences menées en Suisse démontrent l'efficacité de ce type de travaux. La création de biotopes de reproduction d'amphibiens, et en particulier en faveur de la rainette, nécessite néanmoins de prendre en compte un certain nombre de facteurs clés influençant le succès reproducteur de l'espèce. Relativement bien connues en rapport avec d'autres espèces indigènes, les exigences primaires de la rainette quant à ses sites de reproduction sont les suivants (GROSSE et NÖLLERT 1993, STUMPEL 1993):

- présence d'un site occupé à moins de 2000 m;
- fort ensoleillement (8 à 14 h/jour durant le développement des têtards);
- faible profondeur d'eau (10 à 50 cm, berges à faible pente);
- végétation aquatique peu abondante;
- assèchement hivernal annuel ou bisannuel;
- absence de poissons.

Ces critères permettent non seulement de maximiser la probabilité de présence de mâles chanteurs, mais également de minimiser le temps de développement des têtards et d'augmenter ainsi leur survie. En effet, la croissance des têtards

est inhibée dès que la température de l'eau chute en dessous de 15°C (TESTER 1990). La présence de lentilles d'eau (*Lemna* sp.) inhiberait ainsi fortement le développement pré-métamorphique des individus. On peut également tenter de réhabiliter un site en curant le plan d'eau et en fauchant la végétation aquatique (*Typha latifolia*, *Phragmites australis*) si celle-ci est trop abondante, voire en taillant la végétation alentour afin de mettre à jour le plan d'eau. On veillera autant que possible à conserver un habitat terrestre étendu à proximité. L'habitat terrestre de la rainette constitue un autre facteur de maintien de populations. Situé idéalement à moins de 200 m du site de reproduction (FOG 1993) il sera:

- parsemé de buissons, arbustes et/ou ronciers (en particulier *Rubus* sp.)
- ensoleillé (orienté au sud ou au sud-ouest);
- abrité du vent (haies, lisières);
- à haute humidité relative.

La reconstitution de *patches* propices (site de reproduction et habitat d'été) à la rainette verte en des lieux choisis pour leur proximité à des plans d'eau habités et leur haute connectivité devrait permettre à l'espèce de coloniser de nouveaux plans d'eau et de favoriser, le cas échéant, l'accroissement géographique de l'aire de répartition de cette espèce.

De nombreux conseils pour la création de plans d'eau pour batraciens sont présentés dans ROTH (1981), LENZIN *et al.* (1986) ainsi que ZUMBACH (2000). Lors de la création d'un plan d'eau privé, on songera en particulier aux aspects de sécurité d'une part et de l'éventualité de devoir gérer un tapage nocturne d'autre part. Dans tous les cas, l'appel à un spécialiste permettra de s'assurer que le plan d'eau permettra réellement une reproduction de l'espèce et ne constituera pas un «puits» fatal aux colons.

CONCLUSION

Le manque de connaissance sur les effectifs présents dans certains secteurs de chant de la rainette verte ne permet pas de faire des prédictions valables sur les évolutions probables à court et moyen terme. La rainette fait heureusement l'objet d'une protection particulière sur la rive sud du lac de Neuchâtel. En effet, la survie de l'espèce dans ce secteur est d'une importance nationale si l'on considère qu'elle pourra constituer une source de migrants vers l'arrière pays, et plus loin vers les populations isolées des cantons de Fribourg et Berne. Aux Grangettes, les populations ont survécu grâce aux aménagements effectués. Malheureusement, la taille de la population la rend particulièrement sensible à des conditions météorologiques défavorables. Dans l'ensemble, le

taux de protection des sites abritant l'espèce est suffisant pour son maintien, mais une éventuelle expansion des populations passera par des aménagements spécifiques dont la localisation sera probablement la clé de la réussite.

Le développement d'indices de connectivité plus complexes, prenant en compte les éléments paysagers constituant l'habitat d'été et les corridors de migration de l'espèce se justifie par la compréhension des processus en jeu dans les métapopulations. Le rétablissement d'un réseau de biotopes favorable à la rainette, que ce soit par la création de nouveaux plans d'eau ou l'aménagement de certains sites de reproduction dans certains secteurs du canton de Vaud devrait permettre à cette espèce de retrouver partiellement sa distribution passée.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ici Mme Silvia Zumbach (KARCH) pour avoir facilité l'accès aux données dont elle a la charge et MM. Jean-Claude Monney et Adrian Aebischer pour leurs remarques. Je tiens également à remercier MM. Philippe Fallot, Alain Maibach, Jean-Marc Fivat, Sylvain Dubey et le Prof. Peter Vogel pour les données qu'ils ont fournies. Mes remerciements vont également à Mme Najla Naceur et M. Urs Tester pour leur relecture critique du manuscrit, au Prof. Nicolas Perrin et à M. Jérôme Goudet pour avoir mis à disposition leurs compétences en statistiques.

Les observations d'amphibiens et de reptiles sont à envoyer au KARCH (Centre de coordination reptiles et amphibiens de Suisse), Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, 3005 Bern. tél.: 031/350 74 55 ou Silvia.Zumbach@cscf.unine.ch.

Ce travail a été réalisé sur mandat de la Conservation de la Faune du canton de Vaud.

BIBLIOGRAPHIE

- BARANDUN J., 1998. Der Laubfrosch als Leitart. *Wildbiologie* 4.26: 1-20.
- BERTHOUD G. et PERRET-GENTIL C., 1976. Les lieux humides et les batraciens du canton de Vaud. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 16.1: 1-31.
- BORGULA A., 1990. Naturschutzorientierte Untersuchungen beim Laubfrosch (*Hyla arborea* L.): Bestandeseentwicklung, Laichhabitat, Verhalten während der Laichperiode, Gefährdung und Schutz. Thèse de doctorat, Université de Berne, Berne. 100 p.
- BORGULA A., 1993. Causes of the decline in *Hyla arborea*. In STUMPEL A. and TESTER U. (Ed.), 1993. Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st International Workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam. Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel. 105 p.
- BORGULA A., 1999. Der Laubfrosch im Kanton Luzern. www.pronatura.ch/lu/T_Laubfrosch.htm.
- BORGULA A., FALLOT P. et RYSER J., 1994. Inventaire des sites de reproduction de batraciens d'importance nationale, rapport final. Cahier de l'environnement 233, BUWAL, Berne. 74 p.
- BRODMANN P., 1982. Les Amphibiens de Suisse. LSPN, Bâle. 49 p.

- CARLSON A. and EDENHAMM P., 2000. Extinction dynamics and the regional persistence of a tree frog metapopulation. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 1311-1313.
- CATENAZZI A., 1998. Inventaire des amphibiens, printemps 1998. Rapport de gestion 50, GEG Grande Cariçaie, Yverdon. 59 p.
- DUFOUR B. et DUFOUR-FALLOT B., 1992. Biotopes à amphibiens de la plaine de l'Orbe. Bio-Eco Conseils, Cossonay-la-Ville. 32 p.
- ECONAT, 1991: Amphibiens et reptiles du canton de Fribourg. Musée d'histoire naturelle de Fribourg, Fribourg. 67 p.
- EDENHAMM P., 1993. Metapopulation dynamics in an amphibian perspective. In STUMPEL A. and TESTER U. (Ed.), 1993. Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st International Workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam. Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel. 105 p.
- EDENHAMM P., 1996. Spatial dynamics of the European tree frog (*Hyla arborea* L.) in an heterogenous landscape. PhD Thesis, SLU Band 31, Uppsala. 132 p.
- FIVAT J.-M., 1993. Evolution de la population de rainettes vertes (*Hyla arborea*): propositions de sauvegarde. Rapport 11, Fondation des Grangettes, Villeneuve. 39 p.
- FIVAT J.-M., 1997. Influence de la gestion du marais sur la population de rainettes vertes (*Hyla arborea*): bilan après cinq ans d'entretien. Rapport 18, Fondation des Grangettes, Villeneuve. 28 p.
- FIVAT J.-M., 1998. Suivi de l'évolution des populations de rainettes vertes dans les réserves gérées par la Fondation des Grangettes. Rapport 21, Fondation des Grangettes, Villeneuve. 20 p.
- FIVAT J.-M., 1999. Suivi de l'évolution des populations de rainettes vertes dans les réserves gérées par la Fondation des Grangettes. Rapport 26, Fondation des Grangettes, Villeneuve. 23 p.
- FIVAT J.-M., 2000. Suivi de l'évolution des populations de rainettes vertes dans les réserves gérées par la Fondation des Grangettes. Rapport 31, Fondation des Grangettes, Villeneuve. 26 p.
- FIVAT J.-M., 2001. Suivi de l'évolution des populations de rainettes vertes dans les réserves gérées par la Fondation des Grangettes. Rapport 34, Fondation des Grangettes, Villeneuve. 33 p.
- FLORY C., 1999. Amphibien des Kantons Aargau. *Aarg. Naturf. Ges. Mitt. Bd.* 35. 39 p.
- FOG K., 1993. Migration in the tree frog *Hyla arborea*. In STUMPEL A. and TESTER U. (Eds), 1993. Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st International Workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam. Schweizerische Bund für Naturschutz, Basel. 105 p.
- GEIGER A., 1995. Der Laubfrosch (*Hyla arborea* L.): Ökologie und Artenschutz. *Mertensiella* 6, Bonn. 196 p.
- GROSSE W.R., 1994. Der Laubfrosch. Neue Brehm-Bücherei Bd. 615, Magdeburg. 211 p.
- GROSSE W.R. and NÖLLERT A., 1993. The aquatic habitat of the european tree frog, *Hyla arborea*. In STUMPEL A. and TESTER U. (Ed.), 1993. Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st International Workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam. Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel. 105 p.
- GROSSENBACHER K., 1988. Atlas de distribution des amphibiens de Suisse. Documenta Faunistica Helvetiae, LSPN-CSCF, Bâle. 207 p.
- HANSKI I. and GILPIN M., 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution. Academic Press, San Diego. 512 p.
- HEYER R., 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution, Washington. 364 p.
- JEANNERAT J.-D., 2000. Suivi des chanteurs de rainettes entre Estavayer-le-Lac et le canal de la Broye. Rapport de gestion 59. GEG Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains. 64 p.

- LENZIN H., MÖCKLI R. et DIPNER M., 1996. Etangs de jardin d'aspect naturel. Notice 11, LSPN, Bâle. 16 p.
- PAQUET G., 1994. Concept d'inventaire et de surveillance des batraciens de la rive sud du lac de Neuchâtel. Travail de diplôme, UNIL-IZEA, Lausanne. 76 p.
- PAQUET G. et ANTONIAZZA M., 1997. Dénombrement des populations de batraciens de deux régions de la Rive Sud du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 84.3: 213-221.
- RAY N., 1999. Etude de la migration des amphibiens et de la connectivité entre étangs à l'aide d'un SIG., Université de Genève, LEBA, Genève. 127 p.
- ROTH C., ESCHER K., FUCHS E. et GROSSENBACHER K., 1981. Etangs naturels: comment les projeter, les aménager, les recréer. OFF, Berne. 80 p.
- SOKAL R. and ROHLF J., 1998. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. Freeman and Co., New York, 850 p.
- STUMPEL A., 1993. The terrestrial habitat of *Hyla arborea*. In STUMPEL A. and TESTER U. (Ed.), 1993. Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st International Workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam. Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel. 105 p.
- TESTER U., 1990. Artenschuetzerisch relevante Aspekte zur Ökologie des Laubfroschs (*Hyla arborea* L.). Thèse de doctorat, Université de Bâle, Bâle. 291 p.
- TESTER U. et FLORY C. 1995. Le « projet rainette »: un exemple de protection des amphibiens en Suisse. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 73-74: 41-47.
- TOURETTE M., 1996a. Création de biotopes de reproduction pour la rainette verte (*Hyla arborea* L.), inventaire des sites potentiels et programme de réalisation. Rapport de gestion 43, GEG Grande Cariçaie, Yverdon. 40 p.
- TOURETTE M., 1996b. Inventaire des amphibiens, printemps 1996. Rapport de gestion 42, GEG Grande Cariçaie, Yverdon. 66 p.
- TOURETTE M., 1997. Inventaire des amphibiens, printemps 1997. Rapport de gestion 46, GEG Grande Cariçaie, Yverdon. 63 p.
- TOURETTE M., 1999. Inventaire des amphibiens, printemps 1999. Rapport de gestion 55, GEG Grande Cariçaie, Yverdon. 74 p..
- VOS C., 1999. Quantifying connectivity for fragmented amphibian populations. Thèse de doctorat, IBN Scientific Contribution 18, Wageningen. 144 p.
- VOS C., TER BRAAK C. and NIEUWENHUIZEN W., 2000. Incidence function modelling and conservation of the tree frog *Hyla arborea* in the Netherlands. *Ecological Bull.* 48: 165-180.
- ZUMBACH S. and RYSER J., 2000. Création d'un étang. KARCH, Berne.