



HAL
open science

Étude de l'habitat du Calotriton des Pyrénées (Calotriton asper) : de l'échelle de son aire de distribution en France à celle d'un cours d'eau

Manon Dalibard

► **To cite this version:**

Manon Dalibard. Étude de l'habitat du Calotriton des Pyrénées (Calotriton asper) : de l'échelle de son aire de distribution en France à celle d'un cours d'eau. Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2021. Français. NNT : 2021INPT0091 . tel-04307168

HAL Id: tel-04307168

<https://theses.hal.science/tel-04307168v1>

Submitted on 25 Nov 2023

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

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



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Ecologie Fonctionnelle

Présentée et soutenue par :

Mme MANON DALIBARD

le mardi 19 octobre 2021

Titre :

Etude de l'habitat du Calotriton des Pyrénées (Calotriton asper) : De l'échelle de son aire de distribution en France à celle d'un cours d'eau

Ecole doctorale :

Sciences de l'Univers de l'Environnement et de l'Espace (SDU2E)

Unité de recherche :

Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (LEFE)

Directeur(s) de Thèse :

M. PASCAL LAFFAILLE

Rapporteurs :

M. CLAUDE MIAUD, UNIVERSITE DE MONTPELLIER

Membre(s) du jury :

MME EMMANUELLE CAM, UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE, Présidente

M. ALEXANDRE RIBERON, UNIVERSITE TOULOUSE 3, Membre

M. MATHIEU DENOEL, UNIVERSITE DE LIEGE, Membre

MME AUDREY TROCHET, Société Herpétologique de France, Membre

MME LAËTITIA BUISSON, UNIVERSITE TOULOUSE 3, Membre

M. OLIVIER GUILLAUME, CNRS, Membre

M. PASCAL LAFFAILLE, TOULOUSE INP, Membre

REMERCIEMENTS

Cette thèse est le résultat d'un travail collaboratif avec de nombreuses personnes et structures, sans qui rien de tout ce qui suit n'aurait été possible. Je tiens ici à remercier toutes ces âmes, pour tout ce qu'elles ont apporté.

Tout d'abord, merci à mes encadrants Pascal Laffaille, Laëtitia Buisson et Alexandre Ribéron. Pascal, merci de m'avoir un jour de septembre 2016 durant ma dernière année de Master, proposé de travailler avec toi sur l'Euprocte des Pyrénées, espèce qui m'était alors totalement inconnue et dont le nom ne me fournissait guère plus d'indice sur son identité. Tu me l'as « vendue » comme une espèce d'intérêt patrimonial, qu'il convenait de protéger, « un peu comme le Desman » pour ne pas te citer, par ailleurs également inconnu pour moi alors. Il n'en fallait néanmoins pas moins pour éveiller ma curiosité et nous avons travaillé pendant presque 5 ans sur l'Euprocte, aujourd'hui nommé Calotriton des Pyrénées. Je dois dire que ce fut une expérience très enrichissante. Merci de m'avoir guidé dans mes travaux de recherche et de m'avoir fait confiance. Merci pour ton efficacité, ton humanité et ta disponibilité.

Laëtitia, merci d'avoir été présente sur le plan scientifique mais également humain tout au long de cette thèse. Ton expérience et tes connaissances m'ont énormément apporté et fait progresser, notamment sur ma démarche scientifique. Merci d'avoir été ma co-équipière de saisie de données sur le terrain, ton calme et ta patience ont été précieux. Je te remercie également pour ta disponibilité et ta diplomatie, qui ont été d'une grande utilité quand il le fallait.

Alexandre, je ne compte plus le nombre de fois où je me suis rendue dans ton bureau pour discuter « Calotriton ». Merci pour ces discussions naturalistes et pour avoir partagé avec moi ton expérience sur les amphibiens. Je souhaite également te remercier pour ton écoute et ta disponibilité, ça a été un réel plaisir de travailler avec toi.

Merci à Franck Gilbert pour m'avoir chaleureusement ouvert les portes de ton unité de recherche quand tu étais directeur. Merci à Régis Cereghino, qui a pris la relève, de m'avoir gardée ! Et merci à toute l'équipe BioRef pour son accueil.

Merci à Emmanuelle Cam, Claude Miaud, Mathieu Denoël, Audrey Trochet et Olivier Guillaume pour avoir gentiment accepté les rôles de rapporteurs et d'examineurs de ma thèse.

Un très grand merci ensuite à toutes les personnes qui m'ont aidé à la récolte des données sur le terrain. Votre aide était indispensable et vous avez presque toujours répondu présent. Sylvain Lamothe et Estelle Ribaut, vous avez été mes bras droits des sorties Calotriton, je ne peux que vous remercier mille fois. Qu'il pleuve, qu'il neige ou qu'il vente, vous étiez là, j'admire votre force de la nature. Un grand merci à Christine Lauzeral, qui m'a également beaucoup accompagnée dans mes sorties. Merci pour ta gentillesse, ta disponibilité et ton endurance, là aussi indéniable. Merci évidemment à mes encadrants

également, pour vous être rendus disponibles aussi souvent que possible lors des campagnes d'échantillonnage. Un immense merci à Bruno Le Roux, pour m'avoir fait découvrir le Calotriton en chair et en os pour la première fois dans les cours d'eau audois et pour m'avoir ensuite très régulièrement accompagnée durant les échantillonnages. T'écouter raconter les histoires de toutes les plantes et papillons que l'on croisait sur les chemins est un véritable plaisir et une source d'inspiration. J'admire ton dévouement pour la protection de la nature et des espèces. Merci à toutes les autres personnes qui ont complété ponctuellement cette équipe, toujours avec beaucoup d'enthousiasme : Frédéric Julien, Franck Gilbert, Catherine Donati, Mathieu Vachon, Quentin Petit Jean, Pierrick Gaudin, Louna Riem, Hugo Santenac, Roxelane Cakir, Columba Martínez-Espinosa, David Rivas, Marilen Haver, Audrey Trochet, Olivier Calvez, Marine Deluen, Elodie Darnet, Hugo Le Chevalier, Maxim Lefort, Lauriane Bégué, Alicia Josserand, Aurore Baisez, Prune Laffaille, Anatole Laffaille, Amaury Laffaille, Antoine Firmin, Aurélie Bodo.

Estelle, je te remercie doublement pour ton aide précieuse en continu et pour ton implication dans ma thèse. Ton enthousiasme et ta joie de vivre sont de vrais moteurs et j'ai adoré travailler avec toi.

Vient ensuite le moment de remercier mon équipe de stagiaires, pour m'avoir également aidé à récolter toutes les belles données de cette thèse : Romain Gadach, Elisa Gérard, Chloé Daumas, Morgan Nguyen-Hong, Manon Culos et Joé Metzger. Toujours enthousiastes et volontaires, ça a été une grande expérience pour moi que de vous accompagner dans cette étape de votre cursus universitaire, et j'ai eu beaucoup de plaisir à travailler avec vous. Je souhaite tout particulièrement te remercier Romain. Un immense merci d'avoir accepté de revenir faire une saison en 2019, et de prendre le rôle de remplaçant officiel durant mon absence cet été-là. Peu de personnes auraient accepté la responsabilité d'un tel remplacement, et je remercie infiniment ta volonté, ta disponibilité et ton dévouement.

Je remercie ensuite chaleureusement tous les ingénieurs EDF avec qui j'ai travaillé pendant ces années. Merci à Mathieu Vachon, Frédéric Jacob, Frédéric Nicolas et Pierre Gérente pour vous être investis dans ma thèse et pour votre intérêt pour ces travaux. Votre expertise et vos compétences ont apporté une vision complémentaire à mes recherches et m'ont fait saisir la nature des enjeux liés à la conservation du Calotriton dans les Pyrénées.

Je tiens ensuite à remercier toute l'équipe SWAT. Merci à Sabine et José d'avoir accepté un nouveau challenge de réunion de nos disciplines que sont l'hydrologie et l'écologie. Merci d'avoir partagé avec moi votre expérience et pour votre disponibilité à répondre à mes (très) nombreuses questions relatives au modèle SWAT. Sur le même sujet, je remercie également Roxelane, Jérémy, Clément, Mélanie et Youen, qui m'ont beaucoup aidée et souvent débloquée face à mes innombrables « bugs SWAT ». Merci à vous de m'avoir accepté à tour de rôle dans vos bureaux !

Aurélien Besnard, je te remercie pour ton implication dans cette thèse, que ce soit en ayant été présent à mes comités de thèse, ou en ayant répondu à mes nombreuses sollicitations concernant l'utilisation des modèles de dynamique des populations. Ton expérience a été précieuse et ton travail est une réelle source d'inspiration.

Merci également aux autres membres de mon comité : Delfi Sanuy et Christophe Laplanche. Vous avez su apporter un regard neuf sur mon travail et m'orienter dans mes recherches, je vous en suis reconnaissante.

Je remercie également chaleureusement toute l'équipe de la station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis : Audrey Trochet, Olivier Calvez, Olivier Guillaume, Marine Deluen, Elodie Darnet, Hugo Le Chevalier, Alicia Josserand. Merci de m'avoir maintes fois accueillie entre vos murs, d'avoir collaboré sur divers aspects de ma thèse, que ce soit en participant au montage et à la réalisation de l'expérience sur les patrons de coloration ventraux, ou en m'accompagnant sur le terrain. Merci aussi de m'avoir initiée aux congrès de la SHF ! Pour le voyage à Barcelone tassés dans la 106 et pour tous ces autres moments passés avec vous. Collaborateurs et collègues au début, certains d'entre vous sont devenus de véritables amis. Audrey et Marine, merci pour ces journées de co-working entre girls ces derniers mois, délassantes et inspirantes à la fois !

Un immense merci aussi à tous les membres du réseau Calotriton, toujours présents pour m'aider à élucider les mystères du Calotriton : Bruno Le Roux, Boris Noyere, Loïc Brepson, Claudine Delmas, Gilles Pottier, Sylvain Rollet, Boris Baillat, Mathieu Berroneau, Vincent Lacaze, Jean Muratet, Laurent Barthe, Damien Lapierre, Kimberley Goudéranche, Maria Martin et Céline Quélenec. Vos connaissances naturalistes et de terrain sont une ressource précieuse pour tout chercheur et c'est une grande fierté d'avoir pu collaborer avec vous sur divers aspects de ma thèse.

Merci mille fois Marjorie Biffi de m'avoir ouvert les portes sur les boucles R au début de ma thèse. Tu m'as fait gagner un temps fou ! Je ne te remercierais aussi jamais assez pour ta présence tout au long de ces années.

Cette expérience de thèse m'a également beaucoup enrichie personnellement, et je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué à ce développement personnel à divers moments de ce parcours, et qui ont été d'un soutien sans faille : Marjorie, Columba, Estelle, Xi, Roxelane, Marilen, Hugo. Merci aussi à tous mes amis théséux et non théséux, pour tous les bons moments passés avec vous, entre pauses café et déjeunés : Sarah, Théo, Jérémy, Clément, Vanessa, Pankyes, Oskar.

Un immense merci à ma famille, mes amis, mes proches. Valentin, je n'ai pas de mots pour te dire combien je suis reconnaissante de ton soutien, de ton aide et de ta patience. Merci du fond du cœur mes chers parents pour vos oreilles attentives, pour avoir toujours cru en moi et pour vos journées de baby-sitting. Un immense merci Lina pour avoir réalisé les illustrations (à venir) de mes chapitres de thèse. Vous le savez, aller au bout de cette thèse

était un véritable challenge et si j'écris ces mots, c'est que grâce à vous c'est réussi. Merci à toi Albane, ma puce, indéniablement cette thèse n'aurait pas été la même sans ta venue.

Enfin merci à toi, Calotriton des Pyrénées, pour cette belle leçon d'humilité.

*« Au cœur d'un monde inconnu
Je sens me monter aux yeux
Des larmes d'indignité et de gratitude. »*

Poète japonais anonyme

PARTENAIRES TECHNIQUES ET FINANCIERS



Laboratoire écologie
fonctionnelle
et environnement



SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	2
PARTENAIRES TECHNIQUES ET FINANCIERS	8
ARTICLES ET CONFÉRENCES	12
CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE	14
I.1 QUELQUES ELEMENTS DE CONTEXTE	15
I.1.1 <i>Un déclin de la biodiversité sans précédent, mêlé à un manque de connaissances</i>	15
I.1.2 <i>Décrire et comprendre avant d'agir</i>	16
I.1.3 <i>Les amphibiens, des animaux particulièrement menacés au cœur des écosystèmes d'eau douce</i>	17
I.1.4 <i>La conservation des amphibiens dans les écosystèmes aquatiques : des environnements imbriqués aux usages multiples</i>	21
I.2 DESCRIPTION DES PRINCIPAUX CONCEPTS ECOLOGIQUES ABORDES	23
I.2.1 <i>Les relations espèce-habitat</i>	23
I.2.2 <i>La qualité de l'habitat</i>	25
I.2.3 <i>Les cours d'eau, des habitats particuliers</i>	26
I.3 LE CALOTRITON DES PYRENEES, UNE ESPECE VULNERABLE AUX PREFERENCES ECOLOGIQUES MAL CONNUES	30
I.3.1 <i>Synthèse des principales connaissances</i>	31
I.3.2 <i>Une espèce menacée</i>	36
ARTICLE 1	38
IDENTIFYING THREATS TO PYRENEAN BROOK NEWT (CALOTRITON ASPER) TO IMPROVE DECISION MAKING IN CONSERVATION MANAGEMENT: A LITERATURE REVIEW COMPLEMENTED BY EXPERT-DRIVEN KNOWLEDGE	38
I.4 OBJECTIFS DE LA THESE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT	49
CHAPITRE II. RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES	52
II.1 LE CALOTRITON DANS LES PYRENEES FRANÇAISES	53
II.1.1 <i>Zone et sites d'étude</i>	53
II.1.2 <i>Les données d'observation du Calotriton des Pyrénées</i>	59
II.2 UTILISATION DES PATRONS DE COLORATION VENTRAUX COMME METHODE DE RECONNAISSANCE INDIVIDUELLE DU CALOTRITON DES PYRENEES.....	65
ARTICLE 2	67
CAN VENTRAL PATTERN BE USED FOR INDIVIDUAL RECOGNITION OF THE VULNERABLE PYRENEAN BROOK NEWT (CALOTRITON ASPER)?	67
CHAPITRE III. SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES	80
III.1 PRISE EN COMPTE DE L'INTERMITTENCE DES COURS D'EAU DANS LA MODELISATION DE LA DISTRIBUTION DU CALOTRITON DES PYRENEES A L'ÉCHELLE DE SON AIRE DE REPARTITION FRANÇAISE	81
ARTICLE 4	83
ACCOUNTING FOR FLOW INTERMITTENCE IN FRESHWATER SPECIES DISTRIBUTION MODELLING	83
III.2 ETUDE DES CARACTERISTIQUES LOCALES DE L'HABITAT INFLUENÇANT LA REPARTITION DU CALOTRITON DES PYRENEES AU SEIN DES COURS D'EAU	120
III.2.1 <i>Introduction</i>	122
III.2.2 <i>Matériel et méthodes</i>	123
III.2.3 <i>Résultats</i>	130
III.2.4 <i>Discussion</i>	133
CHAPITRE IV. DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS	143
IV.1 FORT ATTACHEMENT INTRA-ANNUEL AU SITE DU CALOTRITON DES PYRÉNÉES DANS SON HABITAT AQUATIQUE.....	144

ARTICLE 5	146
STRONG INTRA-ANNUAL SITE ATTACHMENT FOR THE PYRENEAN BROOK NEWT IN ITS AQUATIC HABITAT	146
IV.2 DES DEPLACEMENTS INDIVIDUELS LIMITES POUR LE CALOTRITON DES PYRENEES DANS DEUX COURS D'EAU	171
IV.2.1 <i>Introduction</i>	173
IV.2.2 <i>Matériel et méthodes</i>	175
IV.2.3 <i>Résultats</i>	178
IV.2.4 <i>Discussion</i>	183
CHAPITRE V. DISCUSSION ET PERSPECTIVES	193
V.1 SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES NOUVELLES SUR LE CALOTRITON DES PYRENEES	195
V.1.1 <i>Préférences d'habitat à différentes échelles spatiales</i>	195
V.1.2 <i>Densités de populations, domaines vitaux et déplacements</i>	200
V.1.3 <i>Quel devenir pour le Calotriton des Pyrénées face aux multiples pressions ?</i>	206
V.2 IMPLICATIONS FUTURES POUR LA CONSERVATION ET LA GESTION DU CALOTRITON DES PYRENEES	210
V.2.1 <i>Zones à enjeux de conservation</i>	210
V.2.2 <i>Perspectives de gestion</i>	214
V.3 PERSPECTIVES DE RECHERCHE	216
V.3.1 <i>Vers la prise en compte d'autres facteurs déterminants pour la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées</i>	216
V.3.2 <i>Vers la sélection de l'habitat à l'échelle individuelle</i>	218
V.3.3 <i>Vers une meilleure prise en compte des mécanismes de déplacement individuels</i>	219
BIBLIOGRAPHIE	221
RÉSUMÉ	247
ABSTRACT	248

ARTICLES ET CONFÉRENCES

Les travaux de recherches menés durant cette thèse ont été valorisés à travers les différents supports suivants :

Articles scientifiques

Dalibard M., Buisson L., Ribéron A. and Laffaille P. (2020). Identifying threats to Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) to improve decision-making in conservation management: a literature review complemented by expert driven knowledge. *Journal for Nature Conservation*, 54: 125801. (Article 1)

Dalibard M., Buisson L., Calvez O., Nguyen-Hong M., Trochet A. and Laffaille P. (2021). Can ventral pattern be used for individual recognition of the vulnerable Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*)? *The Herpetological Journal*, 31: 14-25. (Article 2)

Pottier G., Trochet A., **Dalibard M.**, Laffaille P., Guillaume O., Baillat B., Barbe F., Berroneau M., Bertrand R., Calvez O., Campredon F., Delmas C., De Massary J.-C., Goudédranche K., Lacaze V., Lapierre D., Le Roux B., Martin M., Muratet J., Rollet S. and Barthe L. (2021). Systématique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Al. Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan National d'Actions. *Herp me !*, 3 : 1- 124. (Article 3)

Dalibard M., Laffaille P., Sanchez-Pérez J. M., Sauvage S., and Buisson L. (2021). Accounting for flow intermittence in freshwater species distribution modelling. *Ecohydrology*, In press. (Article 4)

Dalibard M., Buisson L., Besnard A., Ribéron A., and Laffaille P. Strong intra-annual site attachment for the Pyrenean brook newt in its aquatic habitat. En préparation pour *Amphibia Reptilia*. (Article 5)

Monographie

Dalibard M., Buisson L. and Laffaille P. (2017). Le Calotriton des Pyrénées - MONOGRAPHIE. Université de Toulouse, CNRS, Toulouse INP - EDF.

Communications orales

Dalibard M., Buisson L., Ribéron A. and Laffaille P. Le Calotriton des Pyrénées : Quel avenir pour cet amphibien de nos cours d'eau ? 20 juillet 2018. *Festival « Science in the City »*. EDF-Bazacle. Toulouse (Haute-Garonne)

Dalibard M., Buisson L., Calvez O., Ribéron A., Trochet A. and Laffaille P. Proposition d'une nouvelle méthode de suivi du Calotriton des Pyrénées par la reconnaissance individuelle des patrons ventraux. *46^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France*. 11 octobre 2018. Carnoules (Var)

Dalibard M., Buisson L., Calvez O., Ribéron A., Trochet A. and Laffaille P. Évaluation du potentiel de la photo identification assistée par ordinateur comme nouvel outil pour les études de CMR du Calotriton des Pyrénées. *Rencontres Naturalistes d'Occitanie 1^{ère} édition*. 22 mars 2019. Gruissan (Aude)

Dalibard M., Jacob F. Préférences écologiques du Calotriton des Pyrénées (*Calotriton asper*) dans les cours d'eau des Pyrénées françaises. *Colloque Biodiversité Hydroélectricité Sud-Ouest 2020*. 19 mai 2021. Toulouse (Haute-Garonne)

Dalibard M., Laffaille P., Sanchez-Pérez J. M., Sauvage S., and Buisson L. Accounting for flow intermittence when modelling the distribution of freshwater species. *Symposium for European Freshwater Sciences 2021*. 27 juillet 2021. Dublin (Irlande)

Ces travaux de thèse ont également fait l'objet d'un article de vulgarisation, publié dans deux magazines à destination du grand public :

Tesseire-Dufour P., Santucci L. (2020). Ténébreux Calotriton. *Terre Sauvage*, 381 : 74-80

Tesseire-Dufour P., Santucci L. (2020). Calotriton : l'amphibien méconnu. *Pyrénées Magazine*, 188 : 20-2

Chapitre I. INTRODUCTION GENERALE

I.1 Quelques éléments de contexte

I.1.1 Un déclin de la biodiversité sans précédent, mêlé à un manque de connaissances

L'origine de cette thèse est l'essence du travail des scientifiques et des gestionnaires de la biodiversité pour la protection des espèces. Dans ce cadre, on ne peut que reprendre les chiffres alarmants des rapports de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) et de la Société Zoologique de Londres (Hamblen et al., 2011), estimant entre 1 et 5 % le taux d'espèces éteintes par siècle depuis 1800 (entre 100 et 500 extinctions par million d'espèces par an). Ces chiffres sont 1 000 à 10 000 fois plus élevés que le taux d'extinction naturel attendu (Lawton & May, 1995; UICN, 2007). Les extinctions résultant de processus naturels sont souvent contrebalancées par l'apparition de nouvelles espèces, mais aujourd'hui, cet équilibre dynamique est perturbé, car le taux d'extinction dépasse le taux d'apparition. C'est la 6^{ème} crise de la biodiversité (Brooks et al., 2006), qui résulte de l'intensification des activités humaines. La modification des habitats naturels, incluant leur dégradation, leur transformation et leur perte, est un processus majeur et universel menaçant les espèces à la fois terrestres et aquatiques qui utilisent ces habitats (Collen et al., 2014; Pimm et al., 2014). Ce processus est principalement sous l'influence des activités agricoles (particulièrement les changements d'utilisation des terres), de l'urbanisation, du développement des infrastructures (e.g. barrages, autoroutes), de l'industrie forestière (Collen et al., 2014) et du changement climatique (Mac Nally et al., 2009).

Le savoir scientifique concernant le nombre d'espèces présentes sur Terre, leur distribution et leur statut de conservation affecte grandement les statistiques relatives au déclin de la biodiversité, et les changements de catégories au sein des listes rouges de l'UICN¹. Par exemple, Hoffmann et al. (2010) ont montré qu'en moyenne, chaque année, 52 espèces sur les 22 000 espèces de mammifères, oiseaux et amphibiens recensées se rapprochent d'une catégorie de plus vers la catégorie 'Éteint'. De plus, une grande partie des espèces de vertébrés et d'invertébrés est incluse dans la catégorie 'Données insuffisantes' de l'UICN, et fait l'objet de très peu d'attention de la part des décideurs (Bland et al., 2017) (Fig. I.1).

¹ Les espèces présentes au sein des listes rouges de l'UICN sont classées en 9 catégories, sur la base de critères biologiques et écologiques associés au risque d'extinction (e.g. taux de déclin, taille des populations, degré de fragmentation de la répartition). Les 9 catégories, par ordre décroissant de danger d'extinction, sont : 'Espèce disparue', 'Espèce ayant disparu de la nature et ne survivant qu'en captivité', 'En danger critique d'extinction', 'En danger', 'Vulnérable', 'Quasi-menacé', 'Préoccupation mineure', 'Données insuffisantes', 'Non évalué'.

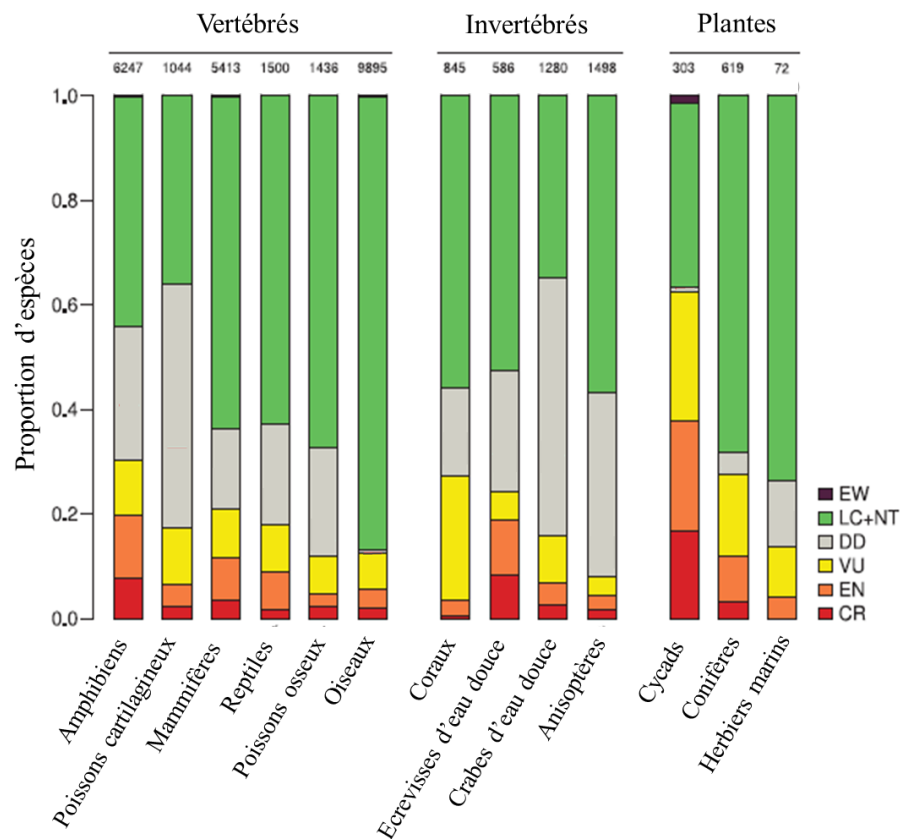


Figure I.1 : Proportion d'espèces de vertébrés, invertébrés et plantes (les chiffres représentent le nombre d'espèces existantes évaluées dans le groupe concerné) dans les différentes catégories de la liste rouge mondiale de l'UICN (2010). EW : Espèce ayant disparu de la nature et ne survivant qu'en captivité ; CR : En danger critique d'extinction ; EN : En danger ; VU : Vulnérable ; NT : Quasi-menacé ; LC : Préoccupation mineure ; DD : Données insuffisantes (d'après Hoffman et al., 2010).

Les recherches menées sur les espèces permettent de faire changer leur statut de conservation. C'est par exemple le cas pour le Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*), dont le statut conservatoire est récemment passé de « quasi-menacé » (classement 2009) à « vulnérable » (classement 2017) dans la Liste rouge des mammifères continentaux de France métropolitaine de l'UICN, grâce aux travaux menés dans le cadre d'un PNA (Plan National d'Action ; Némoy & Bertrand, 2009) et d'un LIFE (Instrument Financier pour l'Environnement ; LIFE13NAT/FR/000092) (comm. pers.). Cependant, l'intensité et la rapidité des menaces sont telles que certaines espèces disparaissent avant même d'avoir été décrites (Pimm et al., 2014).

I.1.2 Décrire et comprendre avant d'agir

La biologie de la conservation, en tant que science, est apparue à la fin des années 60 et a pour vocation d'étudier la biodiversité et les dynamiques d'extinction, afin de les enrayer, tout en agissant pour la protection des espèces et de leur milieu (Soulé, 1985). Cependant, cette science très jeune et encore pleine de controverses, est confrontée à l'urgence de la réalité et doit faire face à de nombreux dilemmes. Faut-il prioriser les recherches fondamentales afin

INTRODUCTION GENERALE

d'améliorer ensuite les actions de conservation ? Ou, au contraire, faut-il prioriser l'action ? La description et la compréhension des mécanismes qui régissent la distribution des espèces, les relations phylogénétiques et la dynamique des populations, sont la base de pratiques de conservation efficaces (Brooks et al., 2006), car elles permettent d'anticiper les réactions potentielles des espèces aux changements environnementaux. Ces informations sont pourtant incomplètes et incertaines pour la plupart des espèces décrites (Nori et al., 2018).

Dans ce contexte, de nombreuses études s'intéressent à la distribution spatiale des espèces, de l'échelle de l'aire de répartition à l'échelle du micro-habitat (voir I.2 pour la définition des concepts) en tentant d'identifier les facteurs qui déterminent la présence des individus à un endroit donné (Braunisch et al., 2008; Franklin, 2010; D. Morris, 2013). Afin de prendre en compte l'effet des facteurs environnementaux naturels ou anthropiques sur l'accessibilité des habitats, certaines études intègrent en plus la dynamique temporelle de ces facteurs environnementaux pour expliquer la dynamique temporelle et spatiale des populations. Les caractéristiques des habitats peuvent en effet contrôler les processus démographiques comme les densités de population, les processus de migration et d'immigration, la natalité ou la mortalité (Vasconcelos et al., 2014). Raabe et al. (2014) ont par exemple montré que les mouvements au sein des populations d'Alose savoureuse (*Alosa sapidissima*) sont plus importants au moment où les niveaux d'eau sont les plus élevés dans la rivière. Lowe et al. (2019) quant à eux rapportent que la survie à la métamorphose de la Salamandre pourpre (*Gyrinophilus porphyriticus*) diminue avec l'augmentation de la variabilité du débit dans les cours d'eau.

La compréhension des préférences écologiques propres aux espèces et aux populations permet donc de mieux appréhender les variations fines de la distribution et de la démographie des espèces. L'ensemble de ces connaissances doit permettre de prédire les variations futures, dans un contexte de changement globaux. Il doit aussi permettre de proposer des mesures de gestion adaptées pour les espèces et leurs habitats.

I.1.3 Les amphibiens, des animaux particulièrement menacés au cœur des écosystèmes d'eau douce

Les espèces évoluant dans les écosystèmes d'eau douce (i.e. espèces totalement aquatiques ou semi-aquatiques) sont considérées comme les plus menacées à travers le monde, car en interaction étroite avec l'homme qui utilise ces systèmes pour sa consommation, l'irrigation, le transport, la production d'énergie, l'industrie ou encore ses activités de loisir (Malmqvist, 2002; Strayer & Dudgeon, 2010). Ces espèces s'éteignent à un rythme plus élevé que les espèces marines ou terrestres (Ricciardi & Rasmussen, 1999 ; WWF, 2016). Le cas des amphibiens est emblématique car ce sont les vertébrés les plus menacés à travers le monde (Hoffmann et al., 2010; Stuart et al., 2004), avec plus de 30 % des espèces recensées menacées d'extinction (Fig. I.1, CR+EN+VU). Leurs populations connaissent un déclin rapide et global qui a débuté dans les années 1970 (Stuart et al., 2004) principalement lié à la perte et la fragmentation des habitats, comme pour de nombreux autres groupes taxonomiques

INTRODUCTION GENERALE

menacés dans le monde. Cependant, le changement climatique, les maladies émergentes, les invasions biologiques et la pollution sont des menaces réelles et grandissantes (Stuart et al., 2004). La diversité des amphibiens vivant en montagne, notamment des amphibiens torrenticoles (i.e. affectionnant les eaux torrentielles), pourrait être particulièrement menacée par la réduction des précipitations et de la disponibilité en eau (Auer et al., 2007; Caballero et al., 2007; Gobiet et al., 2014). La chytridiomycose, maladie infectieuse causée par deux espèces de champignons (*Batrachochytrium dendrobatidis* et *Batrachochytrium salamandrivorans*), est considérée comme l'un des principaux facteurs de déclin des populations d'amphibiens dans le monde et a conduit certaines espèces comme la salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) au bord de l'extinction dans certaines localités (Martel et al., 2013; Spitzen-van der Sluijs et al., 2013). L'introduction généralisée de poissons exotiques tels que l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) ou natifs comme la truite fario (*Salmo trutta fario*), dans des lacs de montagne historiquement dépourvus de poissons, a également radicalement modifié les communautés d'amphibiens qui y vivaient (Bahls, 1992; Reid, 2005). La proximité des zones humides à des sources de pollution (e.g. terres agricoles) est également associée à un risque accru de malformation chez les amphibiens (Taylor et al., 2005). Par ailleurs, le changement d'utilisation des terres, comme par exemple la diminution des surfaces de forêts dans certains territoires, est la cause du déclin de plusieurs espèces de salamandres car elle induit des changements dans les schémas d'érosion et de sédimentation, et elle modifie la température de l'eau, le taux d'humidité et les régimes hydrologiques (Peckarsky et al., 2014; Willson & Dorcas, 2003).

Le cas des amphibiens est d'autant plus complexe qu'ils combinent des mœurs aquatiques et terrestres², les exposant aux pressions anthropiques exercées à la fois sur les écosystèmes terrestres et sur les écosystèmes aquatiques. De nombreuses espèces ont leur aire de distribution qui chevauche des zones fortement anthropisées, parfois jusqu'à plus de 60 % (Fig. I.2) (Bolochio et al., 2020). Ces animaux sont présents sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique, avec des espèces adaptées aux climats chauds, tempérés et froids. Dans certaines régions, les amphibiens sont les vertébrés les plus abondants et présentent une forte richesse taxonomique (e.g. forêts tropicales humides, Fig. I.2) (Blaustein & Wake, 1990 ; Davic & Welsh, 2004). Ils exploitent une grande diversité de milieux (e.g. forêts, landes, rivières, mares, lacs, milieu souterrain), produisant une grande variété d'ecomorphes (i.e. une morphologie adaptée à un type d'environnement) à travers le monde (e.g. espèces arboricoles, torrenticoles, fousseuses ou semi-aquatiques, Fig. I.2) aux exigences pouvant

² Certaines espèces sont strictement inféodées au milieu aquatique (i.e. la totalité de leur cycle de vie se déroule dans le milieu aquatique) ; d'autres mènent une vie strictement aquatique uniquement à l'état larvaire, les adultes n'ayant que des contacts cycliques ou accidentels avec l'eau ; et d'autres, peu nombreuses (e.g. salamandre noire (*Salamandra atra*)) sont strictement inféodées au milieu terrestre.

INTRODUCTION GENERALE

être très différentes entre espèces (Bolochio et al., 2020). Par exemple, en Europe, la Salamandre tachetée préfère pondre dans les eaux oxygénées et ombragées des cours d'eau, tandis que le triton palmé (*Lissotriton helveticus*) ou le triton marbré (*Triturus marmoratus*) préfèrent les plans d'eau (e.g. mares, champs inondés) peu profonds en milieu ouvert (Speybroeck et al., 2018). Du fait de cette multiplicité de préférences d'habitat et d'adaptations, beaucoup d'espèces d'amphibiens s'isolent dans leur habitat de prédilection, conduisant à un endémisme fort (Dutta et al., 2004; Lescure & De Massary, 2012), particulièrement chez les espèces torrenticoles (Bolochio et al., 2020). En plus d'être très largement répandus, les amphibiens occupent les milieux aquatiques et terrestres à différents moments de l'année. Ainsi, leur exposition permanente aux pressions naturelles et anthropiques, souvent différentes dans ces deux milieux, en fait des espèces particulièrement sensibles. Enfin, il faut aussi noter que les amphibiens ont une très faible capacité de dispersion et sont très fidèles à leur site de vie, les rendant « prisonniers » de leur milieu et plus sensibles à des menaces agissant localement.

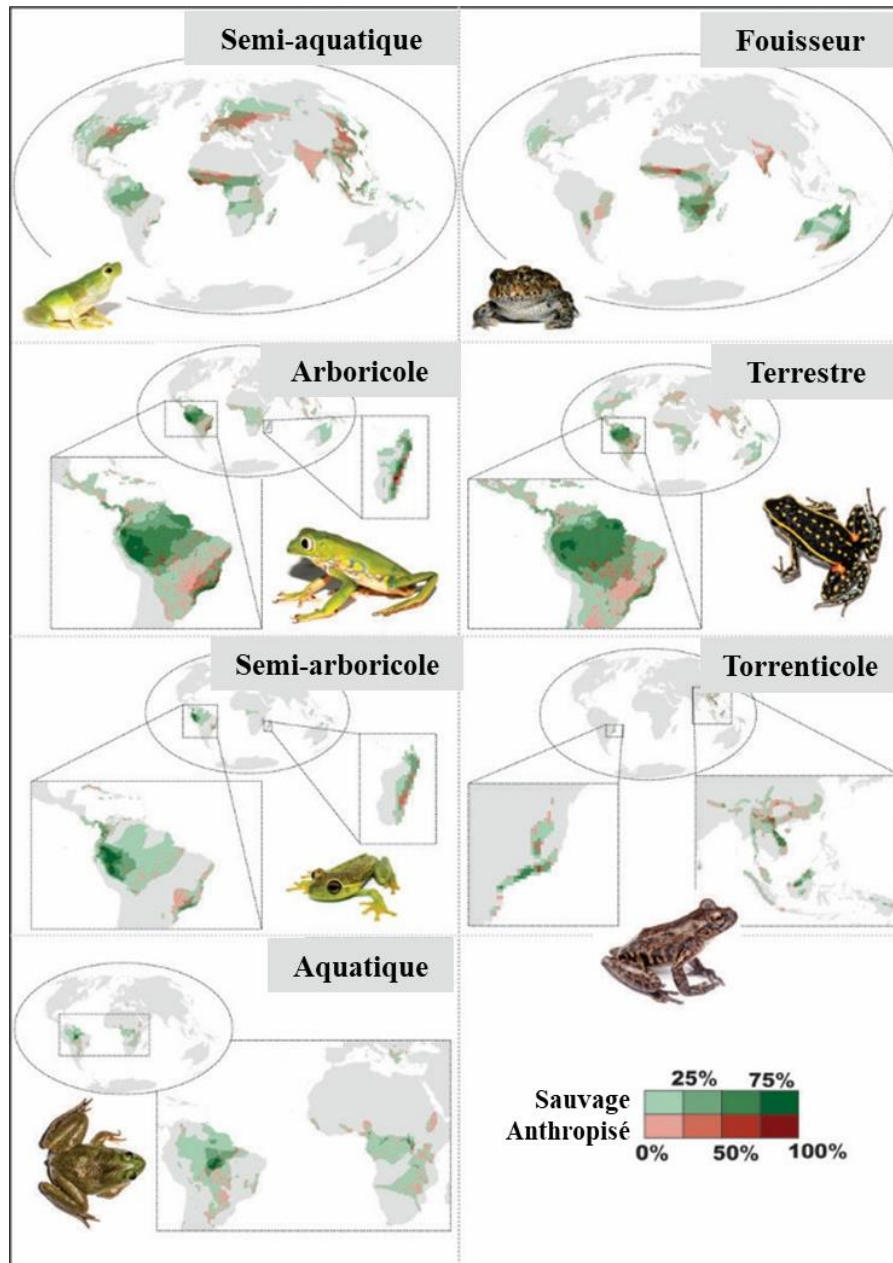


Figure 1.2 : Cartes de richesse des écomorphes chez les espèces de l'ordre des anoures. Le gradient de couleur représente le gradient de richesse spécifique : les couleurs les plus foncées représentent les plus fortes valeurs de richesse spécifique tandis que les couleurs claires représentent les plus faibles valeurs. La couleur verte représente les distributions géographiques qui ne chevauchent pas les zones anthropisées. La couleur rouge représente les distributions géographiques qui chevauchent les zones anthropisées (d'après Bolochio et al., 2020).

Du fait de leur présence largement répandue dans le monde, les amphibiens occupent une place centrale dans le fonctionnement des écosystèmes et dans les chaînes trophiques terrestres et aquatiques (Whiles et al., 2006). Le fait d'utiliser à la fois les milieux aquatiques et terrestres, au moins pour réaliser une partie de leur cycle de vie, permet d'évaluer simultanément les effets de perturbations environnementales dans ces deux écosystèmes, ce qui n'est pas le cas par exemple des grands mammifères terrestres. Par ailleurs, la grande perméabilité de leur peau, caractère quasiment unique chez les vertébrés, les expose

rapidement aux modifications de leur environnement (e.g. contaminations) (Semlitsch & Rothermel, 2003). Ces caractéristiques les situent donc en bonne place dans la liste des indicateurs de la santé d'un écosystème et de son évolution (Welsh & Ollivier, 1998; Welsh & Hodgson, 2008). La fidélité des amphibiens au site permet également de promouvoir la protection de petites aires géographiques qui ne sont pas forcément couvertes par les espèces parapluie³ dont l'aire de distribution ou la niche écologique peuvent être très étendues (e.g. grands mammifères, certains insectes volants comme le Pique-prune (*Osmoderma eremita*) en France).

1.1.4 La conservation des amphibiens dans les écosystèmes aquatiques : des environnements imbriqués aux usages multiples

Les activités humaines, additionnées aux effets du changement climatique, menacent l'intégrité et les fonctions écologiques des écosystèmes aquatiques (Dudgeon et al., 2006), telles que la fonction nourricière, la protection contre les crues ou encore la séquestration du carbone, dont l'homme est pourtant dépendant. Bien que les écosystèmes d'eau douce ne couvrent que moins de 1 % de la surface de la Terre, ils fournissent des habitats à environ 126 000 espèces animales et végétales (Dudgeon et al., 2006; Reid et al., 2019), avec des exigences et des objectifs de conservation très variés. Un des défis majeurs dans la gestion des milieux aquatiques d'eau douce est donc de trouver un équilibre durable entre les besoins socio-économiques et les exigences diverses des espèces pour leur préservation.

Une des principales contraintes à laquelle sont soumis les gestionnaires des milieux aquatiques est l'inter-connectivité entre les habitats, pas uniquement longitudinale (i.e. de l'amont vers l'aval), mais aussi à travers les plaines d'inondation et le milieu souterrain, et donc la répercussion des impacts d'une perturbation, qu'elle soit d'origine naturelle ou anthropique), aussi dans les dimensions latérales et verticales. Par exemple, les crues annuelles peuvent remodeler continuellement les caractéristiques physiques du lit mineur, telles que l'emplacement des faciès d'écoulement, et ce depuis la source jusqu'à l'estuaire. Chez les amphibiens, la reproduction a minima (sauf pour les espèces exclusivement terrestres, e.g. Salamandre noire et Salamandre de Lanza (*Salamandra lanzai*)), et la survie pour les espèces aux mœurs majoritairement aquatiques, dépendent presque entièrement de l'intégrité et de la persistance du milieu aquatique. La connectivité entre les patches d'habitat au sein d'un réseau hydrographique est donc d'une importance primordiale car la persistance

³ Les espèces parapluie, de par l'étendue de leur aire de distribution ou de leur niche écologique, permettent la protection d'un grand nombre d'espèces si elles font elles-mêmes l'objet de mesures de protection. L'efficacité de cette approche pour la conservation des espèces est néanmoins discutée, car elle ne prend pas en compte les espèces plus discrètes ayant d'autres besoins.

INTRODUCTION GENERALE

des populations dépend de leur capacité à se déplacer d'un patch à l'autre (Bunn & Arthington, 2002).

Malgré une prise en compte grandissante des problématiques liées à la biodiversité et au déclin des espèces dans la gestion des écosystèmes aquatiques, les amphibiens ont longtemps souffert de leur manque d'attractivité, particulièrement les espèces qui peuvent être une menace pour la vie humaine (i.e. espèces produisant des neurotoxines puissantes comme par exemple la batrachotoxine) (Scott & Seigel, 1992). Leur gestion a donc été et reste encore aujourd'hui en concurrence avec la gestion d'autres espèces aquatiques ou semi-aquatiques plus charismatiques, aux aires de distribution superposées, mais aux exigences trophiques et d'habitat à l'échelle locale pouvant s'opposer. Ainsi, la gestion des poissons migrateurs peut se heurter à celle des amphibiens, car favorisant la continuité longitudinale du lit mineur au détriment de la continuité latérale (i.e. inondation du lit majeur), pourtant essentielle à la reproduction des nombreuses espèces d'amphibiens. Le reprofilage des annexes hydrauliques pour la création de frayères pour certains poissons piscivores comme le brochet peut également être problématique pour les amphibiens car ces nouvelles frayères pourraient rendre des populations d'amphibiens auparavant inaccessibles plus sensibles à la prédation potentielle (OCE, 2018; Wellborn et al., 1996).

Ces exemples illustrent ainsi la nécessité de mieux considérer la présence des amphibiens et leurs interactions avec le milieu aquatique. Mais, une gestion intégrée efficace des espèces et des habitats repose obligatoirement sur des connaissances solides en matière d'exigences écologiques propres aux organismes ; car sans connaître, on ne peut ni gérer, ni conserver.

I.2 Description des principaux concepts écologiques abordés

Les besoins accrus de connaissances sur les espèces et leurs habitats, sur fond de crise de la biodiversité, mettent en évidence que la compréhension des mécanismes sous-jacents à la distribution géographique des espèces et à la dynamique des populations est cruciale pour une conservation appropriée et efficace des espèces. Cette compréhension repose principalement sur celle des relations entre les espèces et leur environnement. Ce chapitre s'attachera à présenter la notion d'habitat. Il explorera le cas particulier des habitats en milieu aquatique lotique et fera une synthèse de leurs spécificités.

I.2.1 Les relations espèce-habitat

I.2.1.1 La notion d'habitat

L'habitat est à la fois un concept clé et un concept ambigu dans le domaine de l'écologie. Bien souvent, les habitats types sont définis sur la base de critères « voyants », comme la végétation, la géologie, ou le climat local. Ces facteurs, bien que représentatifs des conditions générales du milieu et du fonctionnement du système, ne prennent pas en compte les spécificités des organismes qui l'occupent. Lorsque ses occupants sont considérés, un habitat représente l'espace (Odum, 1963) ou le type d'environnement (Collin, 1992) dans lequel vit un individu, ou bien un ensemble de ressources et de conditions environnementales qui déterminent la présence, la survie et la reproduction d'une population (Weddell, 2002). En 1997, Hall propose une définition de l'habitat individuel comme étant « *l'ensemble des ressources et des conditions présentes au sein d'une zone qui permettent la présence - y compris la survie et la reproduction - d'un organisme donné.* » L'idée de lier des caractéristiques environnementales à la distribution d'un organisme est inhérente à ces définitions.

La multiplicité des concepts d'habitats existants peut être divisée en trois grandes catégories : l'habitat individuel, l'habitat spécifique à l'espèce et l'habitat écologique qui en est une définition élargie. Ces trois catégories sont étroitement imbriquées et ont toutes leur utilité en fonction de l'échelle spatiale à laquelle une espèce ou un groupe d'espèces est étudiée, mais aussi un scientifique ou un gestionnaire opère. La compréhension des relations qui existent entre une espèce et son habitat dépend de ces différentes échelles de perception (Wiens, 1989). Tout au long de ce manuscrit, le concept d'habitat fera référence à la définition de Hall (1997), terminologie considérée standard au sein de la communauté scientifique (Krausman & Morrison, 2016).

I.2.1.2 La sélection de l'habitat

Hutto (1985) et Johnson (1980) proposent que la sélection de l'habitat par un organisme suit un processus hiérarchique incluant : (1) l'aire de distribution de l'espèce et l'aire géographique de la population, (2) le domaine vital de l'individu (i.e. où les activités de routine sont réalisées), (3) le site spécifique au sein du domaine vital, contenant par exemple une ressource

INTRODUCTION GENERALE

alimentaire, et (4) le micro-site qui est fonction de la manière dont l'individu se procure cette ressource (Fig. I.3). Le processus de sélection de l'habitat à large échelle (niveau 1) peut être déterminé génétiquement (Hutto, 1985), mais dépend aussi de facteurs tels que les changements paléoclimatiques et tectoniques (Persat & Keith, 2002), tandis que la sélection de l'habitat à l'échelle du domaine vital (niveau 2) et à plus fine échelle (niveaux 3 et 4) relève de l'apprentissage et de l'expérience individuelle (Hutto, 1985). Ce processus de sélection implique l'existence de décisions prises à la fois aux différentes échelles spatiales, mais également à différentes échelles de temps. En effet, la sélection et l'occupation d'un site spécifique au sein du domaine vital dépendent de la fonction remplie par celui-ci (e.g. reproduction, alimentation) et opèrent à une échelle de temps beaucoup plus réduite (i.e. heures, minutes) que la sélection du domaine vital (i.e. années, saisons), de l'aire géographique (i.e. siècles, générations) ou de l'aire de distribution (i.e. temps évolutifs) (Fig. I.3).

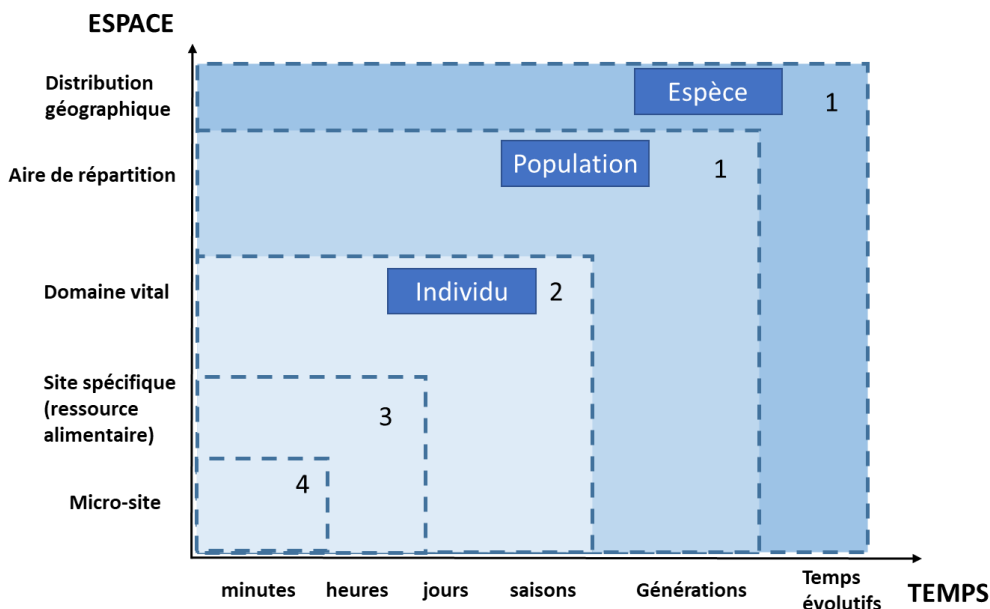


Figure I.3 : Echelles spatio-temporelles de sélection de l'habitat, selon le processus décrit par Hutto, 1985 et Johnson, 1980 (d'après Marchand, 2013).

En référence aux niveaux de sélection de l'habitat proposés par Johnson (1980), les termes « macro-habitat » et « micro-habitat » sont couramment employés (Gallé et al., 2021; Grossman & Freeman, 1987; Hall et al., 1997). Le macro-habitat est souvent décrit par des caractéristiques environnementales à l'échelle du paysage telles que la composition en espèces végétales ou les classes d'âge de la végétation (Bellows et al., 2001). Il réfère au niveau 1 du processus hiérarchique de Johnson (1980) (Fig. I.3) (Hall et al., 1997). Le micro-habitat est décrit grâce à des caractéristiques environnementales locales et réfère aux niveaux 2, 3 et 4. Le méso-habitat est également de plus en plus utilisé comme échelle spatiale intermédiaire pour décrire des zones où un organisme peut être observé pendant une partie importante de sa routine journalière (Parasiewicz, 2001), se situant alors à cheval entre les

INTRODUCTION GENERALE

niveaux 2 et 3 du processus hiérarchique de Johnson (1980). Le méso-habitat est particulièrement utilisé pour l'étude de la distribution des espèces dans les rivières en raison de l'importance des caractéristiques hydromorphologiques agissant à cette échelle spatiale (i.e. unités d'habitats uniformes en termes de débit et de substrat), notamment pour les poissons (Parasiewicz, 2007).

Selon l'échelle d'étude considérée, spatiale et/ou temporelle, les facteurs influençant l'utilisation de l'habitat par une espèce ne seront donc pas les mêmes (Chalfoun & Martin, 2007).

1.2.2 La qualité de l'habitat

Hall (1997) définit un habitat de qualité comme étant « *la capacité d'un environnement à fournir les conditions appropriées pour la persistance d'un individu et d'une population* ». La qualité de l'habitat n'est donc pas synonyme d'une forte densité en individus, mais plutôt d'une population démographiquement viable. En effet, un habitat n'assure pas nécessairement la persistance à long terme d'une population qui peut dépendre d'immigrations pour y persister (i.e. habitat puits) (Pulliam, 1988). Par ailleurs, Hall (1997) suggère qu'un habitat non occupé n'est pas forcément de mauvaise qualité pour un organisme, mais que c'est l'état général de la population (e.g. espèces rares ou en régression) qui ne lui permet pas forcément de l'occuper ou un manque d'opportunité (e.g. habitat non accessible de façon permanente ou temporelle). Il peut également n'être utilisé que pendant certaines périodes très spécifiques du cycle de vie (e.g., zone de reproduction), ou certains moments particuliers de la journée (e.g. zone de chasse). Certaines espèces ont par ailleurs des préférences d'habitats différentes au cours du cycle de vie et de l'évolution des besoins vitaux (e.g. truite commune, *Salmo trutta* ; Klemetsen et al., 2003) et d'autres adaptent leurs préférences d'habitats au fil des saisons (e.g. anguille d'Europe, *Anguilla anguilla* ; Laffaille et al., 2003).

Un habitat de haute qualité, selon la définition de Hall (1997), contiendrait les ressources nécessaires à la survie, la reproduction et la persistance de la population. Un habitat de mauvaise qualité ne fournirait guère plus que les conditions nécessaires à la survie d'un organisme. Il ajoute que la qualité d'un habitat peut varier d'une année à l'autre, du fait de fluctuations dans la production de certaines ressources (e.g. production de fruits). Bien que la qualité d'un habitat soit particulière à chaque espèce (Doerr et al., 2011), l'identification des critères nécessaires au maintien d'un habitat de haute qualité est considérée comme une nécessité première en biologie de la conservation (Falcucci et al., 2009; Hodgson et al., 2011; Terrado et al., 2016). Certains aspects de la qualité d'un habitat affectent en effet plusieurs espèces simultanément, comme par exemple la pollution ou la présence d'espèces exotiques envahissantes. La notion de qualité d'un habitat structure également les réflexions quand il s'agit d'envisager la restauration d'un habitat dégradé ou détruit (Noss et al., 2009).

I.2.3 Les cours d'eau, des habitats particuliers

I.2.3.1 Une structure spatiale linéaire formant un réseau

Fondamentalement, un habitat est spatialement structuré en un patch unique ou en une mosaïque de patches pouvant être connectés entre eux par des entités de paysage linéaires terrestres ou aquatiques (Pulliam, 1988). Ces entités linéaires telles que les routes, les haies, les cours d'eau, les canaux d'irrigation, sont nommées génériquement habitats linéaires, corridors, corridors sauvages, corridors de conservation ou encore corridors linéaires (Forman, 1983). L'utilisation du mot corridor vient de sa capacité potentielle à faciliter les déplacements entre les patches d'habitat. Cependant, pour de nombreux organismes, ces entités linéaires ne se limitent pas à assurer le déplacement entre des patches d'habitat : elles constituent elles-mêmes des habitats utilisés pour l'alimentation ou la reproduction et assurant la survie (Rosenberg et al., 1997). Ces habitats sont reliés entre eux au sein d'une structure dendritique.

Les cours d'eau sont des entités linéaires particulièrement complexes. Ils sont composés d'échelles d'habitat imbriquées entre elles (du tronçon de rivière de quelques mètres au bassin versant de plusieurs kilomètres carrés). Les cours d'eau sont également interconnectés depuis leurs sources jusqu'aux estuaires via les flux d'eau et de matières s'écoulant au travers d'une configuration linéaire en réseau (Ward & Stanford, 1995). Un bassin versant, territoire drainé par un cours d'eau et ses affluents, a une structure dendritique organisée suivant une continuité écologique (1) longitudinale depuis l'amont vers l'aval, depuis les montagnes vers les plaines, (2) verticale depuis les eaux de surface jusqu'aux eaux souterraines, et (3) longitudinal (le long du lit majeur et de la plaine d'inondation) (Fig. I.4) (Ward, 1989). La structure longitudinale s'organise le long d'un gradient de pente et de caractéristiques physiques, qui en retour crée un gradient de vitesse de courant (forte vitesse en tête de bassin vs. faible vitesse en aval) et de température (température froide en tête de bassin et plus variable en aval, selon la localisation géographique). Il existe également un gradient chimique le long de ce gradient longitudinal (e.g. concentration en oxygène dissous plus élevée en tête de bassin qu'à l'aval). Suivant cette organisation, les systèmes lotiques peuvent être divisés en trois domaines qui sont (1) le domaine amont, (2) le domaine intermédiaire et (3) le domaine aval (Fig. I.4). A l'amont, le lit du cours d'eau est rectiligne et étroit et l'érosion y est forte. Dans le domaine intermédiaire, le lit du cours d'eau s'élargit et forme des tresses puis des méandres. Des processus de sédimentation apparaissent et deviennent au fur et à mesure dominants du fait d'une diminution des taux de dilution. Enfin, le domaine aval correspond aux deltas ou aux estuaires. De cette structure longitudinale, qui génère une diversité de faciès d'écoulements et d'habitats, résultent une succession et un remplacement d'espèces le long du gradient longitudinal, qui ont été décrits à travers plusieurs concepts, dont le plus connu est celui de continuum fluvial (Vannote et al., 1980).

Le gradient vertical est surtout présent dans les milieux lacustres, qui sont profonds et stratifiés par des clines thermiques, lumineuses et d'oxygénation (Laffaille et al., 2020). Il peut

INTRODUCTION GENERALE

toutefois être présent dans certains cours d'eau dans lesquels des variations de vitesse de courant s'observent le long de la colonne d'eau (vitesse maximum en surface vs. réduite au fond). Il en résulte une diversité de communautés aquatiques, composées d'espèces adaptées à chaque type de courant (Laffaille et al., 2020). Les réseaux hydrographiques sont par ailleurs étroitement connectés au milieu terrestre dans la dimension latérale. Ce troisième gradient se manifeste surtout lorsque les cours d'eau commencent à s'élargir (i.e. domaine intermédiaire), créant ainsi la plaine d'inondation. Cette plaine est connectée, temporairement ou non, avec le chenal principal via différents types d'annexes hydrauliques (e.g. bras, mares, marécages ; plesiopotamon), qui procurent une grande diversité d'habitats pour de nombreuses espèces de poissons (Laffaille et al., 2020), d'amphibiens (Tockner et al., 2006) et d'oiseaux (Thogmartin et al., 2009).

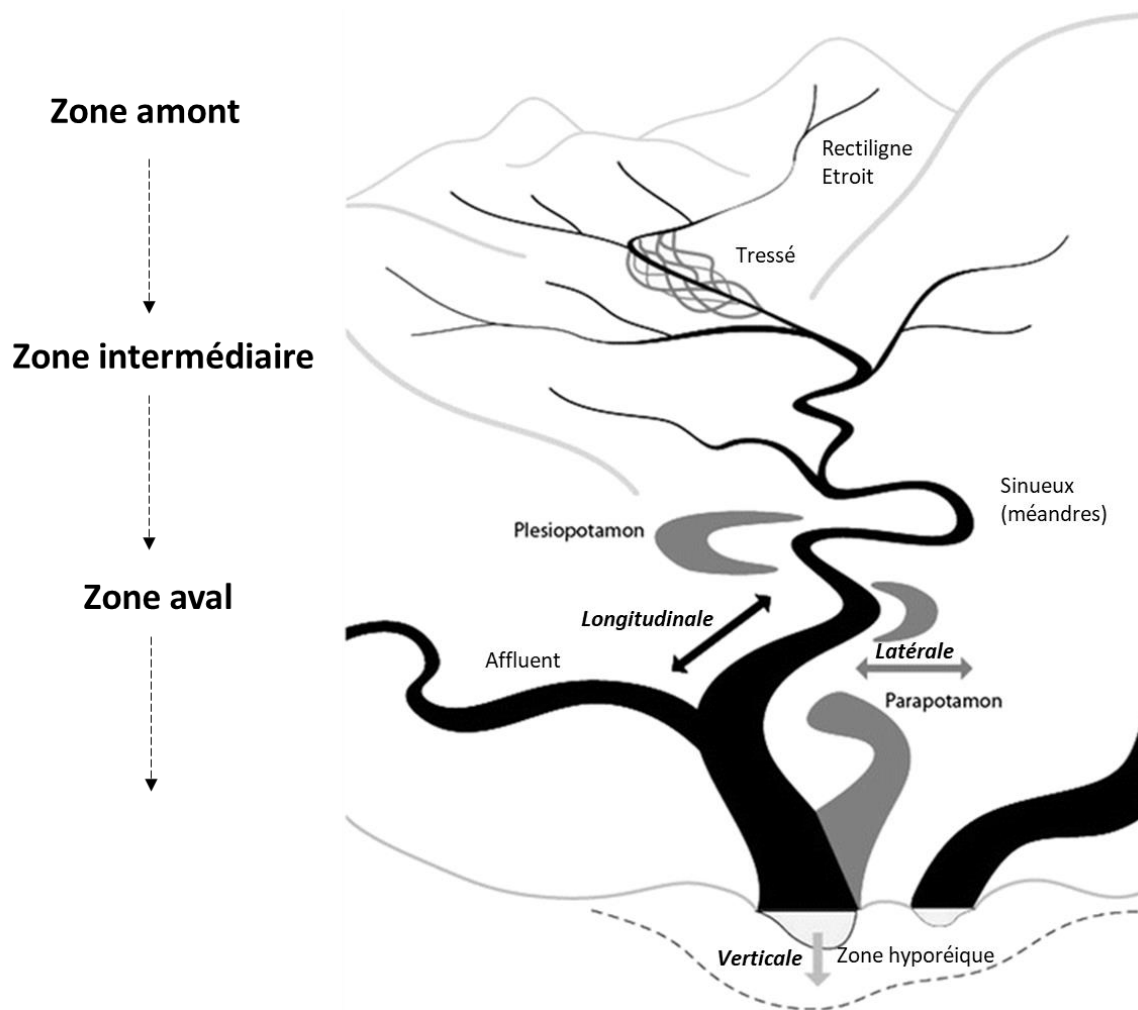


Figure I.4 : Représentation des trois domaines d'un système lotique (i.e. zones amont, intermédiaire et aval) et des trois gradients de connectivité (i.e. connectivité longitudinale, verticale et latérale).

Plesiopotamon : annexe hydraulique sans connexion nette par l'aval ni par l'amont au chenal principal, mise en eau lors de la crue annuelle ; parapotamon : bras mort connecté au chenal principal par l'une de ses extrémités, généralement par l'aval, mais plus par l'autre (d'après Seliger & Zeiringer, 2018).

INTRODUCTION GENERALE

L'interconnexion des habitats induite par la structure dendritique des réseaux hydrographiques a pour conséquence que les organismes aquatiques sont influencés à la fois par des facteurs environnementaux locaux (e.g. habitat physique) et régionaux (e.g. occupation du sol au sein du bassin versant) (Angermeier & Winston, 1998; Bedoya et al., 2011). Pour certains, l'occupation du sol est un des facteurs majeurs déterminant l'assemblage des espèces au sein du bassin versant, car elle conditionne la qualité de l'eau à large échelle (Brazner et al., 2004; Marzin et al., 2013). Pour d'autres, elle a une influence plus forte à l'échelle du cours d'eau, car jouant localement sur la concentration en sédiments, contrebalançant ainsi l'effet d'autres variables hydrologiques (Allan et al., 1997; Hopkins, 2009). Par ailleurs, Wang et al. (2006) ont montré que dans les bassins versants non perturbés, les assemblages de poissons sont principalement influencés par des facteurs locaux, mais qu'à mesure que la perturbation augmente dans le bassin versant et les zones riveraines, l'importance relative des facteurs locaux diminue au profit de celle du bassin versant. Ainsi, l'échelle spatiale considérée, mais également les pressions qui s'exercent sur un territoire, peuvent modifier la contribution relative des facteurs influençant la structure et la composition des communautés dans un bassin versant.

L'interconnexion des entités dans les bassins versants est une caractéristique essentielle de ces milieux, et sa prise en compte pour l'étude et la protection des écosystèmes aquatiques est nécessaire, afin d'éviter les incohérences dans les mesures de gestion (Kuemmerlen et al., 2014).

1.2.3.2 ... qui nécessite des méthodes d'analyse adaptées

Quand l'aire de distribution d'une espèce et le domaine vital des individus sont contraints par des caractéristiques linéaires du paysage, les méthodes d'analyse classiques des relations entre une espèce et son habitat ne sont plus adaptées. Idéalement, elles doivent tenir compte des propriétés du réseau hydrographique, telles que la connectivité entre les différentes unités, mais aussi la fragmentation (e.g. induite par les barrages), responsables de la forme et de la structure des écosystèmes d'eau douce, elle-même décrite par les lois de Horton (1945) et de Strahler (1957) sur l'ordre des cours d'eau. Les eaux courantes sont ainsi généralement simplifiées en vecteurs, points ou grilles qui par la suite permettent la mise en œuvre de diverses approches de modélisation.

A l'échelle de l'aire de distribution d'une espèce, un des outils les plus utilisés pour établir des relations entre les localités de présence d'une espèce et des variables décrivant son habitat sont les modèles de distribution d'espèce (SDMs). Lorsqu'ils sont utilisés pour des espèces terrestres, ils sont appliqués à des étendues spatiales couvrant simultanément des milieux terrestres et aquatiques, qui sont généralement découpées en grilles constituées de cellules de superficie variable selon la résolution spatiale des données disponibles (Domisch et al., 2013). Pour des espèces strictement aquatiques, la modélisation en milieu terrestre est inadaptée (Jähnig et al., 2012) car cela impliquerait d'évaluer la qualité d'un habitat terrestre au même titre qu'un habitat aquatique. Les SDMs doivent donc être appliqués uniquement

INTRODUCTION GENERALE

au réseau hydrographique. L'unité de modélisation spatiale (i.e. granularité) peut être définie de deux façons : (i) en tant que tronçon de rivière, où chaque tronçon possède ses propres informations environnementales ou (ii) en tant que sous-bassin qui draine ses eaux de ruissellement par le même exutoire pour contribuer au cours principal du bassin versant. Le choix de cette discrétisation spatiale, c'est-à-dire la manière de caractériser spatialement une unité de modélisation, constitue une décision fondamentale lors de la modélisation de la distribution des espèces à laquelle tous les prédicteurs environnementaux doivent être adaptés.

Enfin, traditionnellement, pour étudier la sélection de l'habitat au sein du domaine vital d'un organisme, le périmètre du domaine vital est calculé par le biais d'un estimateur de densité qui détermine le nombre d'individus présents dans une unité d'aire (e.g. nombre d'individus par hectare) (e.g. estimateur de Kernel, estimateur à enveloppe convexe ; Getz & Wilmers, 2004; Seaman & Powell, 1996). Dans des habitats linéaires, les densités de population, et donc la superficie des domaines vitaux, sont plutôt exprimées en unités de longueur (e.g. nombre d'individus par kilomètre de rive) (Efford, 2017). Les distances de déplacement doivent également être approximées au sein d'un réseau délimité et non plus dans un environnement où les déplacements sont possibles dans toutes les directions.

La prise en compte de la structure dendritique des réseaux hydrographiques est relativement récente dans l'étude des relations entre espèces aquatiques et habitat (Baldan et al., 2021; Charbonnel et al., 2015; Kuemmerlen et al., 2014). Elle est en effet contrainte par la résolution spatiale des études et par la faible quantité de données disponibles permettant de décrire ces milieux, ce qui représente toujours un défi à l'heure actuelle.

I.3 Le Calotriton des Pyrénées, une espèce vulnérable aux préférences écologiques mal connues

Le chapitre précédent a mis en lumière l'importance de l'échelle spatiale et temporelle pour la compréhension des facteurs déterminant les dynamiques et la répartition des organismes dans leur environnement, particulièrement dans les cours d'eau. Les différentes échelles spatiales et temporelles auxquelles opère la sélection de l'habitat fournissent des informations importantes sur les choix et compromis auxquels sont confrontés les différents niveaux d'organisation biologique (i.e. individu, population ou espèce). Ces informations sont cruciales pour une bonne gestion des espèces et des mesures de conservation appropriées le cas échéant, mais sont souvent lacunaires pour de nombreuses espèces.

C'est le cas par exemple pour le Calotriton des Pyrénées (*Calotriton asper*) (Fig. I.5), amphibien endémique des Pyrénées (France, Espagne et Andorre), longtemps considéré comme peu menacé du fait d'un manque de connaissances important concernant son écologie. Les recherches menées ces trente dernières années ont permis de faire évoluer le statut de conservation de cette espèce, et de la classer dans la catégorie 'vulnérable' sur la liste rouge des amphibiens de France métropolitaine de l'UICN (UICN France et al., 2015). Malgré cela, de nombreuses incertitudes demeurent concernant l'étendue de son domaine vital, ses préférences d'habitat ou encore la dynamique de ses populations (Pottier et al., 2021). Ce manque de connaissances ne permet pas la mise en œuvre de méthodes de conservation efficaces. Cette espèce possède des mœurs très majoritairement aquatiques, contrairement à la plupart des autres urodèles d'Europe, et vit dans les eaux fraîches et oxygénées des zones de montagne, ce qui en fait un cas à part au sein de la grande famille des amphibiens européens. L'analyse de ses habitats et de la dynamique de ses populations nécessite donc de considérer la structure dendritique des réseaux hydrographiques. La prise en compte relativement récente de cette structure dendritique dans l'histoire de l'étude des relations espèce-habitat donne à cette tâche un caractère inédit dans le domaine de l'amélioration des connaissances sur les urodèles européens majoritairement aquatiques.



Figure I.5 : Calotriton des Pyrénées adulte – Vallée d’Aspe (Pyrénées-Atlantiques) - Auteur : Matthieu Berroneau

I.3.1 Synthèse des principales connaissances

Les paragraphes qui suivent s’appuient principalement sur deux synthèses bibliographiques récemment écrites sur le Calotriton des Pyrénées (Dalibard et al., 2017; Pottier et al., 2021).

I.3.1.1 Eléments de biologie

Le Calotriton des Pyrénées est un urodèle de la famille des Salamandridae. Caractérisée par une tête large et aplatie à l’avant et un corps déprimé (Fig. I.5) (Carranza & Amat, 2005; Despax, 1923), cette espèce est adaptée aux milieux aquatiques avec un courant fort (e.g. présence de callosités à la pointe des doigts et des orteils pour s’accrocher au substrat) (Carranza et Amat, 2005). Le Calotriton des Pyrénées mesure entre 10 et 17 cm au stade adulte (Muratet, 2008) et est recouvert d’une peau rugueuse. Les adultes ont une coloration variant dans la gamme des bruns, avec une bande ventrale jaune-orangée bordée de tâches grises ou noires. Les juvéniles sont pourvus d’une ligne dorsale jaune discontinue qui s’estompe avec l’âge (Fig. I.6).

L’estimation de l’espérance de vie du Calotriton des Pyrénées varie selon les études, mais elle serait d’environ 15 ans (Miaud & Guillaume, 2005) avec une maturité sexuelle atteinte autour de 3 ans (Clergue-Gazeau, 1971).

Le Calotriton des Pyrénées se reproduit principalement en période estivale (Clergue-Gazeau, 1981, 1982). Sa période d’activité est dépendante de la température et il effectue généralement une hibernation d’environ 2 ou 3 mois, voire plus selon l’altitude (Clergue-Gazeau, 1982). A basse altitude, quand la température de l’eau atteint des températures importantes, il peut également effectuer une période d’estivation, qui serait aussi observable en cas d’assèchement des lacs d’altitude (Nicol, 1990). Cette période de repos est responsable d’une activité sexuelle plus courte ou fractionnée entre le printemps et l’automne.



Figure I.6 : Calotriton des Pyrénées juvénile présentant une ligne dorsale jaune marquée – Auteur : Manon Dalibard

Les adultes consomment essentiellement des invertébrés aquatiques (i.e. larves de trichoptères, de plécoptères et d'éphéméroptères) (Montori, 1991 ; Nicol, 1990). Les larves de Calotriton des Pyrénées se nourrissent majoritairement de larves de diptères (notamment des dolycopodes et des chironomes), mais également d'éphéméroptères et de plécoptères (Montori, 1988).

I.3.1.2 Aire de répartition et préférences d'habitat

L'aire de répartition du Calotriton des Pyrénées est incluse dans un ovale de 400 km x 160 km autour du massif des Pyrénées (Pottier et al., 2021), depuis l'océan Atlantique jusqu'à la mer Méditerranée (Fig. I.7). Les populations sont présentes de 100 m à 2400 m d'altitude, et couvrent donc 5 étages bioclimatiques : planitiaire, collinéen, montagnard, subalpin et alpin.



Figure I.7 : Carte de répartition mondiale du Calotriton des Pyrénées (d'après la liste Rouge de l'UICN).

INTRODUCTION GENERALE

Le Calotriton des Pyrénées, majoritairement aquatique à l'état adulte, est présent dans les milieux lotiques (i.e. torrents, ruisseaux) (Fig. I.8) et lenticques (i.e. lacs et tourbières) de montagne. Les premiers travaux réalisés sur cette espèce par Despax (1923) et Martínez-Rica & Clergue-Gazeau (1977) ont établi qu'il s'agit d'une espèce sténotherme d'eau froide (i.e. l'espèce préfère les eaux fraîches), en témoigne son caractère monticole marqué et les limites de son aire de répartition. Selon certains auteurs, ces limites seraient définies par une température de l'eau comprise entre 6 et 15°C pour le versant Nord et une température maximum de 16°C à 17°C pour le versant Sud (Martinez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977). Néanmoins, ces températures de référence peuvent varier localement et/ou temporairement. En effet, des individus ont été observés dans des eaux relativement chaudes, pouvant aller jusqu'à 20°C (donnée personnelle) et même 27°C en journée (Thirion, 2011). Cette exigence thermique n'est pas retrouvée chez les larves qui peuvent supporter des eaux relativement plus chaudes (Nicol, 1990).

Le Calotriton des Pyrénées semble être abondant dans les milieux où le substrat est calcaire, comme le montre la présence de populations à l'Est du massif pyrénéen, principalement trouvées dans des milieux karstiques et dans les formations de tuf (Le Roux, 2007 ; Fig. I.8a). Ces zones sont caractérisées par une alternance de cascades et de vasques, permettant à l'eau de bien s'oxygéner. Les trous créés sous les formations de tufs permettent de maintenir une eau fraîche, nécessaire au développement des invertébrés aquatiques, principale ressource trophique du Calotriton des Pyrénées (Le Roux, 2007). Des populations importantes sont aussi présentes dans des milieux granitiques (Néouvielle, Marcadau – Parc National des Pyrénées). A l'inverse, son abondance semble plus faible dans les zones schisteuses (Amat et al., 2011). Notons cependant que c'est certainement l'aspect accidenté du milieu (i.e. présence de rochers, pierres, trous) qui caractérise le plus les habitats de bonne qualité pour cette espèce (Nicol, 1990).

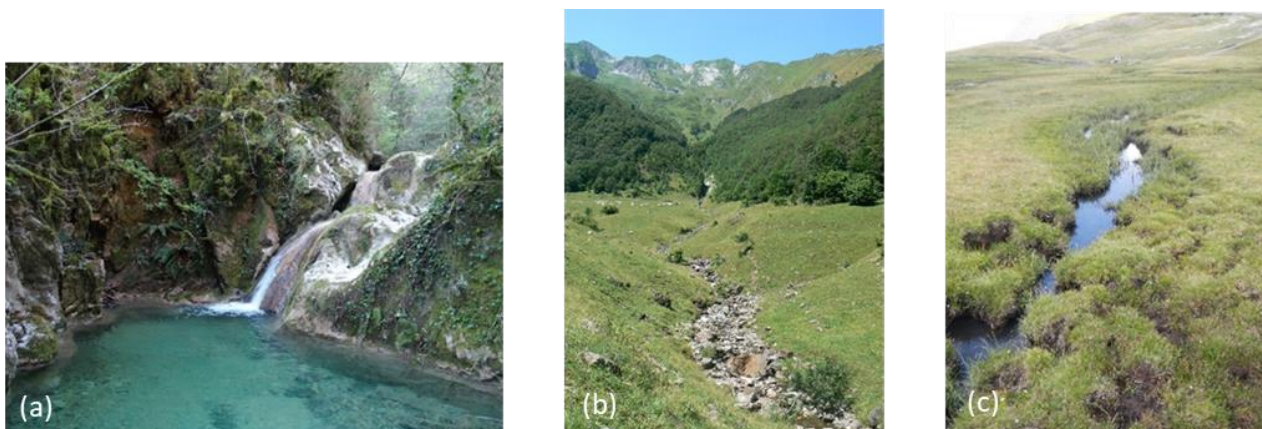


Figure I.8 : Exemples de rivières où des populations de Calotriton des Pyrénées sont présentes ; (a) Cass-Rats (milieu karstique), Aude - Auteur : Manon Dalibard ; (b) Salau, Ariège – Auteur : Audrey Trochet ; (c) Troumouse, Parc National des Pyrénées – Auteur : Sylvain Rollet.

INTRODUCTION GENERALE

La présence d'un couvert arboré n'est pas déterminante pour le Calotriton des Pyrénées, mais les populations de basse altitude semblent s'en satisfaire, car celui-ci apporte de la fraîcheur et de l'ombre au cours d'eau (Arrayago et al., 2005 ; Montori et al., 2008 ; Chabanier, 2009). Despax (1923) souligne à ce titre le caractère sténophote (i.e. fuyant la lumière directe du soleil) de l'animal. La présence de mousse et de hautes herbes sur les berges semble également être synonyme d'habitat de bonne qualité, fournissant des refuges pour cette espèce (Montori et al., 2008). Cet auteur a également souligné l'importance de la profondeur de l'eau pour l'abondance des larves.

Enfin, le Calotriton des Pyrénées est également une espèce cavernicole facultative. Il existe des populations hypogées vivant dans les rivières souterraines, les résurgences et les sources, comme celles dans les Corbières à la Font de Dotz (Aude), à Cass-Rats (Aude) et dans les gorges de l'Orbieu à Lanet (Aude) (Martinez-Rica et Clergue-Gazeau, 1977). Ces milieux présentent généralement des conditions abiotiques stables telles qu'une obscurité forte, un fort taux d'humidité, une température fraîche (environ 13°C), induisant un rythme de vie bien différent des populations épigées.

Bien que les auteurs s'accordent sur les exigences écologiques mentionnées précédemment, les préférences hydrologiques du Calotriton des Pyrénées, sont encore mal connues, alors que l'importance de l'hydrologie a déjà été soulignée pour un certain nombre d'autres espèces aquatiques et semi-aquatiques (e.g. Charbonnel et al., 2015; Crabot et al., 2020; Kuemmerlen et al., 2014).

I.3.1.3 Domaine vital

Le Calotriton des Pyrénées a une faible capacité de déplacements, qui a été estimée à environ 50 mètres parcourus sur une période de 11 mois (Montori, 2008). Ses déplacements se font pour l'essentiel dans la largeur du cours d'eau et sont très limités dans leur longueur. Une migration passive vers l'aval est également possible en cas de fortes crues (Montori et al., 2012a). Les outils récents de génétique moléculaire ont permis de mettre en évidence des événements modérés de dispersion (i.e. mouvement unidirectionnel d'un individu, sans retour) entre populations relativement proches (4 km maximum) (Lucati et al., 2020). Les dispersions à longue distance (i.e. une trentaine de kilomètres) sont des événements qui restent très rares (Lucati et al., 2020) et limités par des barrières géographiques. Ainsi, l'espèce possède une forte structuration génétique des populations au sein de la chaîne des Pyrénées (Lucati et al., 2020; Milá et al., 2010). Le domaine vital des individus semble donc être très restreint mais n'a pas été estimé avec précision (i.e. pas à une échelle inférieure à 50 m).

I.3.1.4 Taille et densité de population

Quelques études ont été menées afin d'estimer la taille et la densité de différentes populations de Calotriton des Pyrénées. Ces études suggèrent une grande variabilité entre les différentes localités, d'à peine 20 individus par kilomètre de rivière à plus de 3 000 (Tab. I.1).

INTRODUCTION GENERALE

Tableau I.1 : Densités de population estimées de Calotriton des Pyrénées, en nombre d'individus par kilomètre de rivière, pour différentes localités en France et en Espagne.

Localité	Vallon/Ruisseau	Etage	Densité de population estimée (individus/km)	Source
Pyrénées-Atlantiques (France)	Pédéhourat	Collinéen/montagnard	55	Estèbe - PNP 2012
	Pédéhourat	Collinéen/montagnard	600	Estèbe - PNP 2012
	Pédéhourat	Collinéen/montagnard	40	Estèbe - PNP 2012
	Labadie	Montagnard	2000	OBIOS-PNP 2011
Hautes-Pyrénées (France)	Génie Longue amont	Collinéen/montagnard	743	Charpin, 2016
	Génie Longue aval	Collinéen/montagnard	26	Charpin, 2016
	Rieulhès	Collinéen/montagnard	740	Charpin, 2016
Navarre (Espagne)		Non précisé	72	Gosà & Bergerandi, 1994
Pays Basque (Espagne)		Non précisé	18	Arrayago et al., 2005
Cerdagne (Espagne)	Pí	Montagnard	2333 à 3666	Montori et al., 2008

D'après Guillaume et Cavagnara (1998), les effectifs des populations sont stables dans les zones où les conditions environnementales sont stables et favorables. Mais la recherche d'habitat ainsi que la dérive peuvent modifier ces effectifs. Par ailleurs, les populations lacustres pourraient être plus denses que les populations lotiques (Oromi et al., 2014).

Malgré de fortes densités observées localement, de nombreuses et minutieuses prospections réalisées sur des dizaines de kilomètres de cours d'eau n'ont parfois permis d'observer qu'une poignée d'individus, soulignant (1) la faible détectabilité de l'espèce dans certains secteurs (obs. pers. de M. Berroneau, C. Delmas, K. Goudédranche, V. Lacaze, B. Le Roux, J. Muratet, G. Pottier) et/ou (2) le fait qu'un habitat puisse être de mauvaise qualité pour des raisons non visibles à première vue (e.g. pollution diffuse, prédateurs).

1.3.2 Une espèce menacée

Résumé -

Les faibles capacités de déplacements du Calotriton des Pyrénées, ainsi que la forte structuration génétique des populations liée à leur isolement, rendent incertaine la persistance de certaines populations à long terme. De faibles capacités de déplacements obligent en effet l'espèce à s'adapter rapidement aux modifications de son environnement, sous peine de voir s'éteindre localement des populations entières (Valbuena-Ureña et al., 2018; Ventura et al., 2017).

Ces caractéristiques inhérentes au Calotriton des Pyrénées, et plus largement aux amphibiens (Joly, 2019; Pittman et al., 2014), rendent les populations peu résilientes face aux changements globaux rapides et intenses qui se produisent actuellement. Les populations deviennent alors « à risque » d'un point de vue de leur conservation. Les multiples menaces qui pèsent aujourd'hui sur les populations d'amphibiens pourraient aggraver le risque d'extinction locale chez le Calotriton des Pyrénées (Massot et al. 2008).

En préambule de cette thèse les menaces majeures pesant actuellement sur le Calotriton des Pyrénées dans les Pyrénées françaises ont donc été recensées (Dalibard et al. 2020).

Pour cela, nous nous sommes appuyés à la fois sur (1) les connaissances scientifiques disponibles par le biais d'une analyse bibliographique approfondie, et (2) les avis d'experts (i.e. naturalistes, gestionnaires de l'environnement) par le biais d'entretiens semi-dirigés. En biologie de la conservation, l'expertise locale est maintenant reconnue comme une source d'information utile pour compléter les connaissances scientifiques pour la gestion de l'environnement et des espèces. Les experts accumulent en effet des connaissances substantielles au gré des études menées et de leurs observations sur le terrain, mais ces connaissances sont rarement diffusées dans des journaux scientifiques. Ils sont par ailleurs souvent consultés pour leurs qualifications, leur expérience sur le terrain et la connaissance de leur territoire d'actions. La double approche que nous avons proposée pour identifier les menaces potentielles pesant sur le Calotriton des Pyrénées, devrait en retour être bénéfique aux gestionnaires de l'environnement, qui sont (1) les décideurs qui déterminent les règles et directives pour la protection de l'environnement, et (2) les professionnels qui gèrent les territoires où le Calotriton des Pyrénées est présent.

Grâce à une méthode d'analyse de contenu des entretiens semi-dirigés, combinée à une analyse de la littérature scientifique la plus récente, sept menaces clés ont ainsi pu être identifiées :

- Le changement climatique,
- Les maladies émergentes,
- L'introduction ou la translocation d'espèces,
- La qualité de l'eau,

INTRODUCTION GENERALE

- L'industrie forestière,
- Les activités hydrauliques,
- Les activités aquatiques récréatives

Ces menaces sont hiérarchisées différemment en fonction qu'elles aient été mentionnées par des experts ou publiées dans la littérature scientifique. Par exemple, le changement climatique semble être la menace la plus étudiée par les scientifiques, tandis que l'industrie forestière et l'introduction ou la translocation d'espèces sont les principales menaces identifiées par les experts. Le fait que les experts et les scientifiques mènent des études à une échelle spatiale différente (respectivement plutôt locale et globale) peut expliquer en partie cette différence de hiérarchie.

Bien que cette liste de menaces confirme la situation « à risque » du Calotriton des Pyrénées, la quantification fine des effets de ces menaces nécessite une connaissance approfondie des préférences écologiques et du comportement de l'espèce. Ainsi, bien que la considération de cette espèce dans les plans de gestion de l'environnement soit indispensable, des recherches complémentaires visant à combler les lacunes dans les connaissances sur son écologie sont avant tout nécessaires.

Article 1

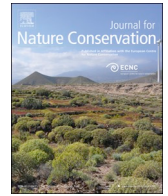
Identifying threats to Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) to improve decision making in conservation management: a literature review complemented by expert-driven knowledge

Manon DALIBARD^a, Laëtitia BUISSON^a, Alexandre RIBERON^b & Pascal LAFFAILLE^a

^aLaboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, Université de Toulouse, CNRS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

^bLaboratoire Evolution et Diversité Biologique, EDB, Université de Toulouse, CNRS, IRD, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

Publié dans Journal for Nature Conservation



Identifying threats to Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) to improve decision making in conservation management: A literature review complemented by expert-driven knowledge

Manon Dalibard^{a,*}, Laëtitia Buisson^a, Alexandre Ribéron^b, Pascal Laffaille^a

^a Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement ECOLAB, Université de Toulouse, INP, CNRS, 118 route de Narbonne, 31062, Toulouse Cedex 9, France

^b Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, EDB, Université de Toulouse, CNRS, IRD, 118 route de Narbonne, 31062, Toulouse Cedex 9, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Conse
Rvation strategy
Human impact
Threat assessment
Local expertise
Prioritization
Amphibian decline

ABSTRACT

For cryptic species, designing and implementing appropriate and effective conservation strategies is often difficult due to a lack of information about their ecology and biology. Combining scientific knowledge and expert judgments may help to address this issue. The Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) is an endemic amphibian of the Pyrenees mountain range (located in Andorra, France and Spain) and is listed as a vulnerable species on the national Red List of amphibians of metropolitan France. To ascertain a thorough understanding of the species' current status, we identified its major threats in France using both (1) scientific knowledge about the species through an extensive literature review and (2) the expert judgments of naturalists and environmental managers through semi-structured interviews. This study highlights seven key threats (climate change, diseases, species introduction and translocation, water quality, logging industry, hydraulic activity, recreational aquatic activities) with varying levels of importance depending on whether they were mentioned by experts or published in the scientific literature. Climate change appears to be the most commonly studied threat by scientists, whereas the logging industry and fish species introduction and translocation were the major threats identified by the experts. The fact that experts and scientists conduct studies at a different spatial scale (local and global, respectively) can partly explain this difference. This extensive study provides a decision support tool for the Pyrenean brook's newt conservation and encourages the identification of consensual decisions. Given that the threats identified towards the Pyrenean brook newt are the same as those towards other endangered species in the Pyrenees, conservation measures already exist and probably benefit this species.

1. Introduction

Designing and implementing appropriate and effective strategies for species conservation is highly dependent on the quantity and quality of knowledge about the biology and ecology of the target species. However, such information is often sparse for many species that are difficult to study, for example due to their cryptic behaviours (e.g. nocturnality), their morphological adaptations to hide (e.g. camouflage) or their habitats being few or inaccessible (e.g. subterranean or aquatic) (Bailey, Simons, & Pollock, 2004; Durso, Willson, & Winne, 2011). Consequently, these species' risks of extinction are substantial if immediate conservation actions are not taken.

Many amphibian species have similar cryptic characteristics to those described above (Wells, 2010) and are rarely studied and thus under-documented. At the same time, the global decline of amphibians,

a major issue in the last five decades, represents a significant problem in conservation biology (Stuart et al., 2004). Amphibians are the most threatened taxa among vertebrates worldwide and their decline is faster than birds or mammals (Hoffmann, 2010; Pimm et al., 2014; Stuart et al., 2004) due to anthropogenic factors such as habitat loss and climate change. Therefore, they require urgent consideration in decision-making processes in conservation plans. In Europe, efforts have been made to enhance the conservation measures of amphibians. Several species with natural and cultural heritage have benefited from different protection tools (e.g. National Action Plans), including the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*) (Chemin, 2011), the Pyrenean frog (*Rana pyrenaica*) (Berroneau, 2014a) and the Montseny brook newt (*Calotriton arnoldi*) (LIFE + *Calotriton arnoldi*, LIFE15 NAT/ES/000757). Considerable efforts have been made to improve knowledge on the traits and behaviours of all these species, to list and assess the conservation

* Corresponding author.

E-mail addresses: manon.dalibard@toulouse-inp.fr (M. Dalibard), laetitia.buisson@univ-tlse3.fr (L. Buisson), alexandre.riberon@univ-tlse3.fr (A. Ribéron), pascal.laffaille@ensat.fr (P. Laffaille).

<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125801>

Received 27 March 2019; Received in revised form 24 January 2020; Accepted 24 January 2020

1617-1381/ © 2020 Elsevier GmbH. All rights reserved.

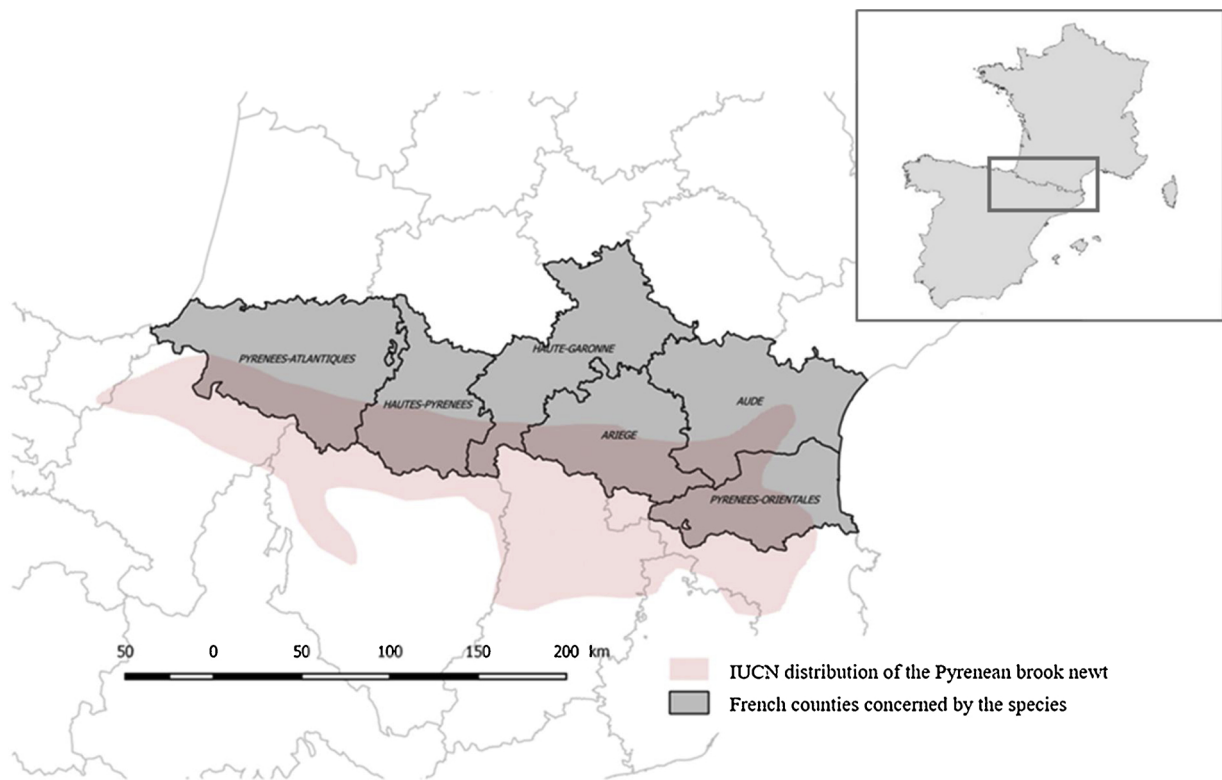


Fig. 1. Distribution of the Pyrenean brook newt. The pink area shows the distribution of the Pyrenean brook newt according to the IUCN (Bosch et al., 2009). The names of French counties (dark grey) included in the study area are shown. Other French and Spanish counties and Andorra are delimited by light grey lines.

strategies implemented and to identify experts in order to support decision making and to frame conservation action plans. In France, recent actions have started to benefit the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper* Dugès, 1852) (Miró, Sabás, & Ventura, 2018), an endemic amphibian species of the Pyrenees mountain range located in Andorra, France and Spain (Berroneau, 2014b; Geniez & Cheylan, 2012; Pottier et al., 2008) (Fig. 1). The Pyrenean brook newt mainly lives in cold and well-oxygenated mountain freshwaters such as torrents, streams and lakes, although some local hypogean populations also exist (e.g. Amat, Sanuy, & Palau, 2011; Arrayago, Olano, & Ruiz de Azua, 2005; Le Roux, 2008; Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977; Montori, Llorente, & Richter-Boix, 2008; Serra-Cobo, 1989). The species is listed in Appendix IV of the European Council Directive on the Conservation of natural habitats and of wild fauna and flora (Habitats Directive 92/43/CEE, 21 May 1992), in Appendix II of the Berne Convention (JORF of 28 August 1990 and 20 August 1996) and in the national Red List of amphibians of metropolitan France as vulnerable species (International Union for Conservation of Nature, IUCN France, MNHN, & SHF, 2015). However, most likely due to its underestimated status in the Habitats Directive, the Pyrenean brook newt has yet to benefit from dedicated protection tools and has been overlooked when designing and implementing management and conservation measures at the local scale. In addition, a lack of formalized scientific knowledge about its ecology – its basic life history traits remain unknown – and major threats represent the main obstacles to implementing conservation strategies, resulting in a general lack of concrete measures. Thus, increasing knowledge about this species is a prerequisite for the establishment of an efficient conservation plan. (Pimm et al., 2014)

In conservation biology, expert judgments are increasingly important (Martin et al., 2012) and local expertise (i.e. naturalists, environmental managers) is now recognized as a useful source of information to complement scientific knowledge for environmental management (Aizpurua et al., 2015; Chelimsky, 1991; Teck et al., 2010). For instance, expert judgments in the decision-making process

are used to improve sampling design (Aizpurua et al., 2015), to gain a better understanding of a population's evolution (Adams-Hosking et al., 2016), or to support listing decisions under the IUCN Red List criteria (McBride et al., 2012). Experts build substantial knowledge on a particular topic, species or habitat and are often consulted for their qualifications, field experience and knowledge of their study area (Burgman, 2005). However, they often lack sufficient time or statistical skills to implement and conduct rigorous, unbiased samples and protocols. Moreover, researchers can offer a theoretical and scientific framework on a particular subject and possess the skills and means to scientifically study and quantify biological and ecological processes. They are often able to offer predictions and global recommendations (Groom et al., 2006), but generally not concrete measures for local issues (Pickett et al., 1997).

One of the most important aspects of the conservation decision-making process is how decisions can be made (Mukherjee et al., 2018). The priority is to elicit views and judgments for understanding the situation of a species in order to identify problems and options. One of the most suitable methods to achieve this goal is to conduct interviews or focus group discussions (Mukherjee et al., 2018). These methods are widely used in conservation research, particularly for gathering information on target species with conservation concerns (Young et al., 2018). They are appealing because they are interactive and facilitate the co-learning and co-construction of knowledge (Fontana & Frey, 2005). They also allow an interviewer to focus on what is relevant according to the interviewees' opinions, which is particularly important when the roots of a problem and conservation objectives are not well defined (Fontana & Frey, 2005).

The main goal of this study is to conduct a state-of-the-art on the major factors threatening the Pyrenean brook newt in France, using information derived from a complementary approach based on both (1) scientific knowledge about the species (i.e. literature review) and (2) the expert judgments of naturalists and environmental managers (i.e. expert interviews). In particular, we propose (1) to identify the threats

to the Pyrenean brook newt revealed by a review of the scientific literature and highlighted by experts and (2) to conduct the first qualitative analysis of these potential threats by accounting for species-specific biological and ecological knowledge. The dual method proposed is targeted at environmental managers, that is, (1) the decision makers who determine the rules and directives for environmental protection in these territories and (2) the professionals who manage the territories where the Pyrenean brook newt is present but require help and advice so that such information can be considered in expert practices.

2. Materials and methods

2.1. Literature review

First, a set of words and terms was chosen to conduct a literature search and filtering. The words were based on current knowledge about the main drivers of amphibian decline worldwide as well as known threats to other species distributed in the Pyrenees mountain range and living in similar habitats as those used by the Pyrenean brook newt, for example the Pyrenean frog (Serra-Cobo, Lacroix, & White, 1998) and the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) (Némoz & Bertrand, 2008). Habitat loss (Price, Dorcas, Gallant, Klaver, & Willson, 2006; Stoddard, Hayes, & Stoddard, 2012; Vuorio, Tikkanen, Mehtätalo, & Kouki, 2015), disease (Duffus & Cunningham, 2010; Fisher et al., 2012; Martel et al., 2013), climate change (Alford & Richards, 1999; Araújo, Thuiller, & Pearson, 2006; Carey & Alexander, 2003), water quality (Secondi et al., 2007) and exotic species introduction (Gillespie & Hero, 1999) were hypothesized as the major causes of amphibian population decline at the global scale. At a detailed scale, additional threats have been reported, such as water flow regulation, recreational aquatic activities and the logging industry (Némoz & Bertrand, 2008).

The selected words and terms used for the literature search accounted for all of these reported threats. As a result, the following search was conducted using Thomson Reuters' Web of Science (WoS) and Google Scholar databases in December 2018, seeking publications that met these criteria in their title, keywords or abstract: ("Calotriton asper" OR "Euproctus asper" OR "Pyrenean brook newt") AND ("threat*" OR "habitat loss" OR "disease*" OR "climate change" OR "climate warming" OR "water quality" OR "hydraulic activity" OR "recreational aquatic activity*" OR "exotic species introduction" OR "forest management" OR "logging" OR "conservation"). To ensure that no threat was missed via this selective search, a global search with only "Calotriton asper" OR "Euproctus asper" OR "Pyrenean brook newt" was also performed. A total of 13 scientific publications dealing with threats to the Pyrenean brook newt were published between 1982 (only one before 2006) and the end of 2018. When changing "Calotriton asper" OR "Euproctus asper" OR "Pyrenean brook newt" to "Amphibian*", almost 8000 publications were found in WoS. The threats addressed by the 13 scientific publications were identified and each publication was then assigned to one or several of the above-mentioned criteria. The main conclusions of each publication were also compiled for the purpose of discussion in light of current knowledge about the threats to amphibians i.e. stemmed from the 8000 publications.

In addition to the scientific literature review, 16 documents of grey literature (i.e. internship reports, internal reports of naturalist associations, internal reports of activity, personal communication) were obtained from Pyrenean brook newt experts. Relevant information about the Pyrenean brook newt's ecology and its response to disturbances at the local scale exists in these documents, but it has never been published in scientific journals. The main conclusions of each document are discussed below together with the conclusions of the scientific literature regarding the threats towards the Pyrenean brook newt specifically and amphibians in general.

2.2. Identification and interview of experts

The first step was to identify the set of experts to interview. To this end, purposive sampling (i.e. selected people were chosen according to their acknowledged expertise) was used. The aim was to gather the largest number of persons working on the Pyrenean brook newt. A total of 25 recognized Pyrenean brook newt experts in France were identified. Eleven experts were not available at the time of the interviews or never replied to our request. Thus, ultimately 14 experts were interviewed between September 2016 and April 2017: five were "environmental managers", four were "researchers" and five were "naturalists". Their areas of expertise are located all along the French Pyrenees, resulting in complete coverage of the study area.

To elicit the views and judgments of the experts, interviews were conducted as the second step. We used a semi-structured interview procedure, which is an open interview that is commonly used in the social sciences (Wengraf, 2001). This method is convenient when the interviewer only has one chance to interview a respondent (Bernard, 1991) and it can provide reliable qualitative data (Cohen & Crabtree, 2006). The interviewer has a framework of themes to explore, but the discussion can evolve according to an interviewee's answers.

Interviews were conducted individually to avoid group pressure bias (Martin et al., 2012). During one hour, a set of global questions was asked by a single person who conducted the 14 interview sessions. First, questions about the biology and ecology of the Pyrenean brook newt were asked (e.g. habitat preferences, reproduction), followed by an open question about the threats faced by the species globally and in the region of expertise of the interviewee. The words and terms previously selected for the literature search were used to guide the discussions, although the interviewee was not informed about this list in order to prevent hindsight bias (i.e. an event is more predictable after it has already occurred than *a priori*) (Mukherjee et al., 2018). Written notes were taken during the interviews.

The third and last step was to analyze the information collected during the interviews. The notes taken during each interview were analyzed one by one. Answers about the biology and ecology of the species were not quantitatively analyzed due to their explicit content, although they will serve the discussion below. To analyze the answers to the questions about threats, we applied content analysis, which is a technique used by social scientists to reveal patterns in communication content (e.g. interviews) and to compress words into content categories (Krippendorff, 1980; Weber, 1990). We used the words selected for the literature review as terms to build content categories and examined the occurrence of these content categories in the interviews.

3. Major threats identified from the literature review and the expert interviews

The combination of literature review and expert judgments enabled us to identify a set of seven major threats to the Pyrenean brook newt. Their prevalence across the entire data set of the interviews and the scientific literature noticeably differed (Table 1). Climate change appeared to be the most studied threat by researchers, whereas the logging industry and fish species introduction (e.g. rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), Arctic char (*Salvelinus alpinus*)) or translocation (e.g. brown trout (*Salmo trutta fario*)) represented the major threats identified by the experts. This discrepancy can be related to the spatial and/or temporal scale at which these threats affect the Pyrenean brook newt. Species introduction or translocation and the logging industry are two activities that act locally and/or are most often accompanied by other impacts. In contrast, although climate change can have local effects, its global and long-term effects are better known (Sugali, Boyina, & Durga Prasad, 2017).

These discrepancies also support the fact that the scale at which researchers conduct their studies in ecology often differs from those at which environmental managers and naturalists can act for conservation

Table 1
Prevalence* of the identified threats in semi-structured interviews (n = 14) and scientific literature (n = 13).

Threat	Prevalence in the literature (%) (<i>Pliterature</i>)	Prevalence during the interviews (%) (<i>Pinterviews</i>)
Climate change	46	50
Diseases	23	20
Species introduction and translocation	15	80
Water quality	7.7	20
Logging industry (forestry)	7.7	90
Hydraulic activity	0	50
Recreational aquatic activities	0	50

* Prevalence was computed as: $\frac{\text{number of times a threat occurs in literature or in interviews}}{\text{total number of scientific publications or interviews}} \times 100$.

purposes (Habel et al., 2013). Habitat destruction, diseases and climate change are now acknowledged as the main causes of amphibian decline (Stuart et al., 2004; Wake & Vredenburg, 2008) and probably also threaten the Pyrenean brook newt. The logging industry, hydro-electricity and recreational aquatic activities, which may all constitute additional causes of habitat destruction (Romano et al., 2018; Silva et al., 2018), alongside species introduction and translocation are poorly addressed by the scientific community, but seem to provide evidence for experts. However, it should be noted that only 13 studies specifically focusing on the Pyrenean brook newt were included in the literature review, a very low figure compared to the number of papers studying amphibian decline worldwide (n ~ 8 000). This does not mean that there are no other threats affecting this species, but rather that they have not been studied yet.

The aim of the following sections is to discuss each threat identified. Scientific knowledge about the Pyrenean brook newt as well as expert knowledge (from semi-structured interviews and grey literature) will support the discussion.

3.1. Climate change

As elsewhere in the world, an unprecedented rate of climate change is occurring in the Pyrenees. Between 1949 and 2010, the Pyrenees Climate Change Observatory (OPCC) reported an air temperature warming of 1.2 °C, with increasing positive anomalies from 1980 (OPCC-Working Community of the Pyrenees, OPCC-CTP, 2018). At mid-elevation, a decrease of 10–15 days of snow cover was also observed between 1971 and 2008. These trends are forecasted to continue and even to accelerate (Caballero et al., 2007).

The Pyrenean brook newt is an ectotherm (i.e. its body temperature relies on external sources) and heterotherm (i.e. its body temperature varies when the temperature of its environment varies) species. It is also a stenotherm species (i.e. narrow temperature tolerance) that prefers cold water (Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978; Despax, 1923). The current limits of the distribution of the Pyrenean brook newt seem to be defined by a water temperature between 6 and 15 °C on the Pyrenean north side and a maximum of 16–17 °C on the Pyrenean south side (Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978). However, some individuals have been observed in warmer waters – 27 °C in the Ossau stream (Pyrénées-Atlantiques) for instance (Thirion, 2011) – as well as in colder water, such as 2 °C in Ariège county during winter 2018 (unpublished data). Furthermore, Le Roux (2001, 2008) has highlighted the influence of rainfall for the persistence of populations in Aude county, this ranging from 950 to 1020 mm per year and regularly spread across the year for sites where the species is present. Both temperature and precipitation requirements constrain the Pyrenean brook newt from living in headwater streams between 1500 and 2000 m (Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977). However, some hypogean

(e.g. Bétharram cave (Pyrénées-Atlantiques), Labouiche cave (Ariège), Siech cave (Ariège)) and epigean (e.g. the “Génies” rivers of Pibeste-Aoulhet (Hautes-Pyrénées), an upstream part of the Arbas river basin (Haute-Garonne), Cass-Rats river (Aude)) populations are present at lower elevations throughout the Pyrenees (Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977). These climate requirements render the Pyrenean brook newt particularly sensitive to modifications to the water temperature and precipitation regime and, consequently, to on-going climate change. Concerning temperature warming, the response of the Pyrenean brook newt might be (1) to adapt to warmer water temperatures without moving, or (2) to move to areas with a suitable water temperature, generally located at higher elevations or in caves (Kokko & López-Sepulcre, 2006).

Studying the impact of climate change on Pyrenean brook newt populations represents an emerging theme both for scientists and experts (Table 1), owing to the well-known sensitivity of amphibians to modifications to their environment (e.g. Alford & Richards, 1999; Carey & Alexander, 2003; Corn, 2005). For example, De Pous, Montori, Amat, and Sanuy, (2016) modelled the potential effects of future climate change (i.e. modification of air temperature, precipitation, average duration of daytime) on the distribution and genetic variation of Pyrenean brook newt populations throughout the Pyrenees. They forecasted that climate change could reduce the potential distribution range of the species due to minimal dispersal possibilities. However, populations may persist over time in relatively large stable areas across the species' core distribution. The authors also highlighted that climate change may cause a major loss of genetic diversity. Given the low level of genetic diversity within Pyrenean brook newt populations (Milá, Carranza, Guillaume, & Clobert, 2010) as well as its known low dispersal abilities (Montori et al., 2008), this species' persistence under climate change is uncertain.

Besides temperature warming, the increased intensity and frequency of extreme climate events (e.g. floods, longer and more severe low-flow periods, heavy rainfall, heat waves) also constitutes a threat to the Pyrenean brook newt (Montori et al., 2012). For instance, an increase in the frequency of heavy rainfall may instigate the greater drifting of both larvae (Montori et al., 2012) and adults (Le Roux B., interview, 30/09/2016). Conversely, an increase in the frequency and intensity of droughts could result in streams being dry for longer and more regularly, especially in karstic regions, affecting the likely trophic resources and life cycle of the Pyrenean brook newt (Clergue-Gazeau, 1987; Delmas C., interview, 17/10/2016).

3.2. Diseases

Amphibians have biological features and ecological requirements that make them particularly sensitive to diseases (Tompkins, Carver, Jones, Krkošek, & Skerratt, 2015), such as their permeable skin (Quaranta, Bellantuono, Cassano, & Lippe, 2009; Rowe, Hopkins, & Bridges, 2003) and their limited dispersal ability (Faccio, 2003; Lowe, 2003). In the last twenty years, the number of diseases (e.g. fungal diseases) within the animal and plant kingdom has exploded (Jones et al., 2008). This increase is mainly due to anthropogenic activities like trade and transport – which facilitate the dispersal and expansion of pathogens – and to genetic evolution, by recombination, hybridization and gene transfer (Fisher et al., 2012). The three most threatening infectious agents for amphibians in Europe are *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) and *Batrachochytrium salamandrivorans* (Bsal) – which are fungi that cause chytridiomycosis – and ranaviruses, with all these viral pathogens provoking organ necrosis and massive haemorrhaging (Duffus & Cunningham, 2010; Tompkins et al., 2015). Water provides an effective means for their transmission (Mutschmann, 2015; Tornabene et al., 2018) and all three agents have been involved in mortality events in amphibian populations such as the common midwife toad (*Alytes obstetrican*) and the natterjack toad (*Bufo calamita*) across the globe (Duffus et al., 2015; Mutschmann, 2015).

In spite of this significant and rapid increase in diseases that threaten amphibians worldwide, the three agents were only cited in 20 % of the interviews (Table 1) as a major threat to the Pyrenean brook newt by French experts. In the same vein, only three published studies focused on the diseases (i.e. Bd) (Duffus & Cunningham, 2010; Martinez Silvestre, Verdaguer Foz, Trochet, & Calvez, 2018) or parasites (Comas & Ribas, 2015) of the Pyrenean brook newt.

To date, sick Pyrenean brook newts have rarely been observed. Thinner individuals (Rollet S., interview, 22/03/2017) or individuals with physiological anomalies of unknown origin (Loyau A., interview, 19/10/2016) were sometimes mentioned by experts. A survey conducted in France between 2012 and 2013 for the screening of Bd at the country scale seemed to show that the Pyrenean brook newt had not yet been affected by Bd (Loyau A., interview, 19/10/2016; Martin M., interview, 28/03/2017), at least in the counties of Aude and Pyrénées-Orientales (Miaud, 2013). Nevertheless, another survey conducted between May 2016 and May 2018 in both the French and Spanish Pyrenees detected infection by Bd for two populations (“Camprodon” and “Ensiña”, Spain), albeit without clinical signs of chytridiomycosis (Martinez Silvestre et al., 2018). Mass mortalities of other amphibians (e.g. common frog, Pyrenean frog, fire salamander) have also recently been reported in the French Pyrenees, partly attributable to ranavirus (Loyau A., interview, 19/10/2016) and Bd (Duffus & Cunningham, 2010; Walker et al., 2010).

Lastly, a recent report in northern Europe of the Asian pathogen Bsal causing significant mortality in urodeles (Martel et al., 2013) raises the question of the vulnerability of the Pyrenean brook newt. This pathogen causes severe skin infections and has been reported for the fire salamander in the Netherlands (Spitzen-van der Sluijs et al., 2013). It is thus essential that a regular monitoring of potentially exposed Pyrenean brook newt populations be conducted to detect the first signs of infection as quickly as possible.

3.3. Species introduction and translocation

Introduced or translocated species can have neutral, positive or negative effects on species that are naturally present in an ecosystem (Jeschke & Strayer, 2005; Kuebbing & Nuñez, 2015). They often result in modifications to habitat usage or trophic structure, or directly affect the survival of individuals through competition, predation or parasitism (Havel, Kovalenko, Thomaz, Amalfitano, & Kats, 2015; Savini et al., 2010). Such threats were identified by 80 % of the experts of the Pyrenean brook newt (Table 1) as well as representing an emerging issue in the scientific literature (noted in 15 % of the literature; Table 1). In this review, we mainly focus on trophic interactions between exotic or translocated fish species and the Pyrenean brook newt. Further studies are required to attain a more complete overview of the impacts of invasive species (e.g. competition with invasive crayfish or mammals).

Beyond the known predation of the brown trout on the Pyrenean brook newt (Clergue-Gazeau, 1981; Despax, 1923; Montori, 1997; Montori, De Figueroa, & Santos, 2006), little knowledge exists as to its natural predators. However, some aquatic, semi-aquatic or terrestrial species (both native and exotic) with similar habitats can be expected to operate as active predators of eggs, larvae or adults. These include mammals (e.g. Eurasian otter, American mink (*Neovison vison*), European polecat (*Mustela putorius*), wild cat (*Felis silvestris silvestris*), domestic cats (*Felis catus*)), reptiles (e.g. viperine grass snakes (*Natrix maura*), grass snakes (*Natrix natrix*)), crayfish (e.g. white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*), narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus*), signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*)) and dragonfly larvae (Le Roux B., interview, 30/09/2016).

High mountain lakes are naturally fishless owing to natural barriers that prevent natural colonization (Miró & Ventura, 2013) and because fish are unable to breed in these harsh ecosystems (Chimits, 1952). The first written references to fish presence in high mountain lakes date back to the 14th century (Miró & Ventura, 2013). Until the 20th

century, the brown trout, which is native to Pyrenean streams, was the single fish species used to stock the Pyrenean lakes for local citizens. The development of hydro- and balneotherapy as well as recreational fishing at the beginning of the 20th century led to the introduction of four exotic species (rainbow trout, Arctic char, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*)) in almost all lakes in the Pyrenees.

Fish stocking is still applied each year in the Pyrenean lakes as well as in rivers and streams by the recreational fishing association of each county. For instance, 567,000 fish larvae and 145,000 adults of salmonids were stocked in 2016 in the rivers of Hautes-Pyrénées (Fédération départementale de pêche des Hautes-Pyrénées, 2018). Fish stocking modifies the structure and the functioning of trophic networks by introducing new predators and/or competitors (Denoël, Dzukic, & Kalezić, 2005; Finlay & Vredenburg, 2007). Therefore, it can be expected that the massive fish stocking of exotic salmonids or translocation in lakes has a detrimental effect on Pyrenean brook newt populations, as already recorded in the past. For instance, Nicol (1990) reported the total and rapid extinction of the Pyrenean brook newt in the Peyrelade lake (Hautes-Pyrénées) in 1942 following the release of Arctic char for recreational fishing. Furthermore, Baraillé, Santoul, Defos de Rau, Bonifait, and Marty, (2006) underlined the “naïve” character of some Pyrenean brook newt populations that have never been in contact with fish (i.e. Brook trout), rendering them potentially more vulnerable to predation.

In open habitats like streams, the Pyrenean brook newt may be less vulnerable to predation by fish than in lakes due to flow and natural or artificial barriers limiting their dispersal, leading to spatial segregation between the species (Dauba F., interview, 20/01/2017). For instance, it has been reported that the Pyrenean brook newt naturally uses smaller watersheds than the brown trout and lives at higher elevations. Moreover, avoidance of predation and competition for similar food resources probably both result in the Pyrenean brook newt's use of habitats that are inaccessible to the brown trout (Montori, 1997). In the context of the translocation of the brown trout, these habitats may be sub-optimal, thereby affecting population dynamics. Indeed, a study conducted in the Pyrenees National Park highlighted that Pyrenean brook newt abundance is significantly higher in the absence than in the presence of salmonids in streams (Thirion, 2011). A similar observation was recorded in the Regional Nature Reserve of Pibeste-Aoulhet (Hautes-Pyrénées), where Charpin (2016) noted higher Pyrenean brook newt population densities upstream of areas inaccessible to the brown trout. However, the coexistence of Pyrenean brook newt populations with brown trout seems possible in some streams, such as the Bélonce or the Labadie (Hautes-Pyrénées) (Chauvet, 2015; Thirion, 2011). In summary, the Pyrenean brook newt's presence in streams seems to depend both on the morphology of the stream and on introduced or translocated fish density, which increases opportunities for inter-species competition (Rollet S., interview, 22/03/2017).

3.4. Water quality

The French Pyrenees are mainly covered by woodland (38 %; (European Environment Agency, 2012)), while agricultural areas tend to be located in the foothills (37 %). One quarter of the French IUCN Pyrenean brook newt distribution area is covered by pastures (European Environment Agency, 2012). Pastures are mostly located at medium elevations and bare rock dominates in areas of highest elevation. Human density (on average 28.4 inhabitants per km² in 2010; National Institute of Statistics and Economic Studies, INSEE, 2010) is low compared to the average figure in France (i.e. 115.4 inhabitants per km²). Nevertheless, Pyrenean water bodies and streams are exposed to different types of pollution (e.g. organic micro-pollutants such as pesticides; macro-pollutants such as salt for clearing snow) (Schmeller et al., 2018) and climate change (i.e. droughts and low-flow periods) tends to concentrate pollutants in the water, altering its quality (OPCC-

CTP, 2018).

Like all other amphibians, the Pyrenean brook newt has skin that is very permeable to chemical substances (Amat et al., 2011; Despax, 1923), potentially making it vulnerable to contaminants present in its environment. However, to date few studies have focused on the effects of water quality on the Pyrenean brook newt (Table 1). The expected potential consequences of this threat are thus discussed below in view of the known biology of the species and the observed response of other amphibians.

Water pollution may jeopardize the quality of the habitats occupied by the Pyrenean brook newt as well as directly affect its biology. For instance, salts used for snow clearing have been reported to disturb amphibian larval development, activity, time to metamorphosis and survival (Padhye & Ghatge, 1992; Sanzo & Hecnar, 2006; Turtle, 2000). Pollution by salts that are widely used in the Pyrenees in the winter may also have an indirect impact on the Pyrenean brook newt by altering the diversity and the abundance of aquatic invertebrate communities (Hamilton, Buttner, & Brunetti, 1975; Sutcliffe, 1961), which are its main prey (Montori, 1991; Nicol, 1990).

Nitrate toxicity has also been recognized for amphibians (Rouse, Bishop, & Struger, 1999): high concentrations affect the development of species such as the western chorus frog (*Pseudacris triseriata*) and the northern leopard frog (*Rana pipiens*) and cause deformations (e.g. twisted tail, protuberances, deformed head). Consequently, pollution by nitrates might affect populations of Pyrenean brook newts living in or close to agricultural areas generally located at lower elevations (e.g. Aude, Pyrénées-Orientales and Pyrénées-Atlantiques). Montori, Llorente, and Nadal, (1982) also studied the response of the Pyrenean brook newt to organochlorinated substances (e.g. DDT) and reported an accumulation effect through the trophic chain.

Water pollution may also constitute a threat for hypogean populations of Pyrenean brook newts living in caves that accumulate pollution from the surface. Indeed, karstic systems are known to have limited self-purification capacity (Le Roux B., interview, 30/09/2016).

Lastly, soil pollution could affect the Pyrenean brook newt during its terrestrial phase, which occurs before reaching sexual maturity in some areas (Miaud & Guillaume, 2005). Meanwhile, several important morphological modifications that are crucial for reproduction (e.g. loss of gills) occur and might be affected by pollutants.

Anthropogenic activities (e.g. forest and road management, pastoralism) can also affect and modify water quality, increasing its turbidity, for instance. Turbid water may reduce the quality of the Pyrenean brook newt's habitat and trophic resources by diminishing the quantity of light entering the water and thus primary production, causing disturbances at different levels of the trophic network. Furthermore, although amphibians can compensate for poor visibility by other means of communication and detection, such as olfaction (Griffiths, 1996; Himstedt, Kopp, & Schmidt, 1982) and electro-perception (Placyk & Graves, 2002), increased turbidity may compromise their visual capacities or detection of chemical cues during reproduction. Nevertheless, it should be noted that the increase in turbidity induced by human activities within or close to streams occurs at a local spatial scale and is most often punctual, although such disturbance can be repetitive and thus result in longer term consequences.

3.5. Logging industry (forestry)

The logging industry was almost unanimously mentioned by the experts (90 %) as a major threat to the Pyrenean brook newt (Table 1), while the prevalence of this threat was very rare in the literature (7.7 %). Although the areas covered by forest in France were very small before 1950 (Escurat, 1995), between 21 and 53 % of each county of the French Pyrenees is covered by forests (public or private) today. Forests exploited for production represent more than 90 % of this area (National Forest and Wildlife Inventory, IFN, 2010). In addition, 45 % of the French IUCN Pyrenean brook newt's distribution area is covered

by forests (European Environment Agency, 2012).

The logging industry can have both direct and indirect effects; it is acknowledged as having an effect on vertebrates' biodiversity in general (Demarais, Verschuyl, Roloff, Miller, & Wigley, 2017) as well as on amphibian populations (Bury & Corn, 1988; Montori et al., 2007; Vuorio et al., 2015). This activity and the use of forestry machines, which sometimes cross streams to reach managed plots, lead to direct alterations to aquatic micro-habitats. Indeed, the logging industry increases the transport of sediments and fine particles in streams, which can clog the Pyrenean brook newt's potential hiding places (i.e. the hyporheic zone and interstices). Stream banks can also be damaged by the crossing of machines (Delmas C., interview, 17/10/2016; Le Roux B., interview, 30/09/2016). Tree cutting, if not well managed, can cause the transformation of an area from a shaded forest to an open habitat, favouring locally warmer water temperatures (Likens, Bormann, Johnson, Fisher, & Pierce, 1970). The presence of the Pyrenean brook newt at low elevations in the French Pyrenees is probably due to the presence of forests that keep the water temperature sufficiently cool, especially during the summer (Le Roux B., 30/09/2016).

The logging industry also has indirect effects on aquatic habitats through tree cutting and forestry machines' crossing of streams. According to a literature review regarding the compatibility of forest practices with amphibians' ecology, several studies indicated a significant difference in the abundance of amphibians between sites where clearcutting was and was not conducted (Corn & Bruce Bury, 1989; De Maynadier & Hunter, 1995). Certainly, clearcutting leads to the acidification of water and excessive inputs of outside elements that modify its physico-chemistry (Foster et al., 2003; Gardiner et al., 2009; Smucker et al., 2016). Water conductivity also tends to increase following clearcutting (Likens et al., 1970) due to excessive inputs of dissolved nutrients caused by changes in the ecosystem's nitrogen cycle. As mentioned in the previous section, altered water chemistry can have an impact on the quality of habitats and the trophic resources of the Pyrenean brook newt as well as on its biology.

3.6. Hydraulic activity

The Occitanie region (i.e. all the counties covered by the Pyrenees except Pyrénées-Atlantiques; Fig. 1) is the second-largest hydro-electricity producer in France. Hydro-electric plants can regulate water quantity in streams where the Pyrenean brook newt is present. A minimum of 1,413 obstacles (e.g. weirs, dams), with a density of 0.15 obstacles/km², is encompassed within the French IUCN Pyrenean brook newt's distribution (Onema & collaborators, MEDDE, 2014).

The effect of flow regulation induced by activities related to hydro-electricity on the Pyrenean brook newt has yet to be documented and is poorly known, although it was identified as an important threat by half of the experts during the interviews (Table 1). Hence, only assumptions derived from the response of Pyrenean brook newt populations to natural flow variation are discussed below. Natural flow variation often follows heavy rainfall, causing quick and intense flooding. Montori et al. (2012) studied the effects of heavy rainfall (i.e. higher than 50 mm over a period of 24 h) on the drift of Pyrenean brook newt larvae. The increased larvae mortality caused by this drift resulted in a decrease in recruitment three years after the drift event, corresponding to age at maturity for reproduction and consequently to a decrease in recruitment after reproduction. Adults seem to be less sensitive to drift for the following reasons: (1) their behavioural strategy allows them to detect flow increase and thus to leave the stream (Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978; Muratet J., interview, 28/04/2017); and, (2) they have morphological adaptations (e.g. claws) to resist strong flow (Amat et al., 2011; Carranza & Amat, 2005). Furthermore, they live under rocks in the stream that protect them from heavy currents. Nevertheless, the risk of being carried away is substantial during extreme rainfall events that occur outside of the activity period (i.e. from the end of the autumn to the beginning of spring), when the individuals are

sheltered in banks. Although Pyrenean brook newt populations seem to have a high level of resilience (Guillaume & Cavagnara, 1998; Miaud & Guillaume, 2005), Colomer, Montori, García, and Fondevilla, (2014) predicted a decline in population size for the torrent of Pi (Massif of Cadí, Catalonia) if the frequency of autumnal heavy rainfall and consequently the frequency of strong flood episodes were to increase in the future. Local extinctions may even occur if the frequency of heavy rainfall increases by more than 25 %.

Intermittent water releases by hydro-electric plants can modify the flow several times a day. Given the observed response of the Pyrenean brook newt to natural flow variation due to heavy rainfall, it can be hypothesized that the sudden variations of flow induced by hydro-electric plants could result in unsuitable flow conditions with a high risk of drifting for larvae and young individuals. Benthic invertebrates are also exposed to drifting up- and downstream of hydro-electric plants (Boon, 1993; Céréghino, Cugny, & Lavandier, 2002; Troelstrup & Hergenrader, 1990), likely resulting in areas with limited trophic resources for the Pyrenean brook newt (Montori, 1988). Other effects of water releases by hydro-electric plants may include changes in the structure of the stream bed (i.e. excess sand and silt, but few large stones for hiding), in turn resulting in changes in invertebrates' community composition (Le Roux B., interview, 30/09/2016; Loyau A., interview, 16/10/2016; Trochet A., interview, 11/10/2016), or the flooding of clutch zones when water releases cease.

3.7. Recreational aquatic activities

The Pyrenean brook newt is present all along the Pyrenean mountain range, a popular location for summer and winter tourism in France, Spain and Andorra. For instance, the Hautes-Pyrénées and Pyrénées-Atlantiques counties are famous for whitewater activities such as canyoning and rafting during the summer (Allag-Dhuisme, Monnerau, & Perrin, 2016). These activities expanded during the 1990s and are currently exploding in the Pyrenees. For instance, the number of members of the French Federation for Mountains and Climbing (FFME) almost doubled between 2005 and 2017 (from 58,000–101,500 members).

The impact of recreational aquatic activities on aquatic ecosystems has been little studied to date, but its rapid quantification is necessary given growing interest in such leisure activities (Moreno, 2018). Half of the interviewed experts mentioned these activities as a major threat to the Pyrenean brook newt, while no scientific studies have dealt with this issue yet (Table 1), confirming its very recent nature. Recreational aquatic activities such as canyoning, riuisseling and fishing result in excessive trampling of the stream bed. Hardiman and Burgin (2011) studied the impact of trampling caused by canyoning in Australian streams on aquatic macro-invertebrate communities. They highlighted that trampling instigates an immediate (i.e. as soon as the next day) reduction in the number of taxa in streams, particularly Ephemeroptera and Trichoptera. However, they also reported that invertebrate communities were resilient and able to quickly recolonize the stream from nearby waterways (i.e. after 15 days). This indirect impact of recreational aquatic activities on the Pyrenean brook newt through a reduction of its food resources thus requires urgent attention. In addition, the Pyrenean brook newt is sensitive to drift, a phenomenon that could be amplified by recreational aquatic activities. Direct mortalities by crushing are also possible (Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, 2007; Le Roux B., interview, 30/09/2016).

4. Conclusions

This extensive study has summarized and updated knowledge about the major threats faced by the Pyrenean brook newt in the French Pyrenees. In the process, it has developed an in-depth understanding of the species' current situation and has enabled conservation perspectives to be adapted to a local context. The effective conservation of the

Pyrenean brook newt will depend on both research studies and knowledge from the field. Our analysis has demonstrated that there is a disjuncture between the priority threats identified by scientists and those identified by experts. Two threats among the seven identified via the dual approach were highlighted only by experts (i.e. hydraulic activity and recreational aquatic activities). The punctual and local effect of these threats partly justifies this gap and highlights that expert knowledge is an important source of information that should not be excluded from decision-making processes, lest it underestimate the significance of the Pyrenean brook newt's immediate challenges. At the same time, the grey literature has provided relevant information about (for example) the screening of emerging diseases for which no information has yet been published. Thus, scientific publications alone may provide insufficient knowledge regarding the status of a species where accurate information is required for its effective conservation. Reaching a consensus among researchers and experts can constitute a long process that often leads to many discussions. Whereas the scientists were alarmed at climate change and emerging diseases, experts emphasized that efforts should be directed towards reducing the negative consequences of forestry and species introductions or translocations. Quantifying the effects of these threats to the Pyrenean brook newt necessitates a thorough understanding of the species' ecological preferences and behaviour. Thus, even if the Pyrenean brook newt needs to be quickly taken into account in environmental management, further research studies aimed at filling gaps in knowledge concerning its ecology are also required. This would prevent mistakes or irrelevant actions in the decision making-process. Identifying where a lack of knowledge can be found therefore becomes another objective for the conservation of the Pyrenean brook newt.

Although this study has focused on a single species – the Pyrenean brook newt – the threats identified by the experts and in the scientific and grey literature were similar to those affecting several other species in the Pyrenees (e.g. the Pyrenean desman: LIFE + Desman, LIFE13NAT/FR/000092) and across the world (Lowe, Swartz, Addis, & Likens, 2019; Puschendorf et al., 2019). Thus, this dual approach has allowed us to confirm that the threats already known for other aquatic species of the Pyrenees and elsewhere also seem to apply to the Pyrenean brook newt, albeit perhaps not with the same importance. Nevertheless, the Pyrenean brook newt could benefit from joint conservation actions that have already been implemented.

Here, we have particularly focused on the first step of the complex conservation decision-making process (i.e. defining the problem), but complementary approaches are now required to complete our assessment regarding the conservation of the Pyrenean brook newt. Interview sessions alone do not allow debate or a collective perspective to be generated (Nyumba, Wilson, Derrick, & Mukherjee, 2018). In contrast, focus group discussions assembling a group of individuals and a researcher to discuss a particular topic (Cornwall & Jewkes, 1995; Hayward, Simpson, & Wood, 2004) would facilitate the identification of consensual decisions.

The group of experts identified here could be extended by developing an effective citizen science network. Indeed, citizen science can provide valuable information and data such as animal observations or migrations (2017, Sullivan et al., 2009) that may support the decision-making process and improve natural resource management (McKinley et al., 2017).

In spite of the highlighted strengths of the dual approach combining expert consultations and a literature review in improving knowledge about threats towards endangered species, several weaknesses deserve to be mentioned, especially concerning the semi-directional interviews conducted. First, interviewee sampling was based on an *a priori* selection (e.g. level of expertise, recommendation), but such purposive sampling may exclude other sources of knowledge, for instance a person who is identified as an *a priori* non-specialist but who is a local environmental expert. Second, the interviewees in this study belonged to different categories (i.e. local environmental manager, naturalist or

scientist) from different regions of the Pyrenees, potentially leading to an overconfidence effect (Mukherjee et al., 2018) as well as variations in response accuracy. Environmental managers possess good knowledge of the environmental, social and political context of their territory and can thus encourage beneficial actions in their territory. They may not lack objectivity when a global overview is required. Lastly, the prevalence of a threat in the literature and in interviews with experts is not necessarily a good indicator of their importance, even if the present study constitutes a first qualitative assessment. Furthermore, it is crucial to consider a potential gradient in cumulative human impacts (Polfus, 2010) that can only be assessed by a quantitative approach. Based on expert judgment, Teck et al. (2010) have developed a method that attributes vulnerability scores to ecosystem stressors to estimate the vulnerability of an ecosystem. This method could be expanded to species such as the Pyrenean brook newt, although it would require further field surveys.

Ultimately, the prioritization of conservation objectives for the Pyrenean brook newt remains unresolved even after assembling the most recent scientific knowledge and local experts' opinions. However, we believe that these first results offer food for thought for environmental managers. Indeed, they could enable the first management tracks to be identified, achievable within the environmental, social and political context of each county in the French Pyrenees.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

Our warmest thanks to all the people who were interviewed about the threats to the Pyrenean brook newt and who agreed to their names being published in this article.

Boris BAILLAT (Chiropterra), Matthieu BERRONNEAU (Cistude Nature), Frédéric CAMPREDON (Office National des Forêts 66), Francis DAUBA (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), Claudine DELMAS (Nature en Occitanie & Association des Naturalistes d'Ariège), Olivier GUILLAUME (Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis), Damien LAPIERRE (Réserve Naturelle Régionale du PIBESTE-Aoulhet), Bruno LE ROUX (Fédération Aude Claire), Adeline LOYAU (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), Alain MANGEOT (Réserve Naturelle de Nohèdes), Maria MARTIN (Réserve Naturelle de Nohèdes), Jean MURATET (Ecodiv), Sylvain ROLLET (Parc National des Pyrénées), Audrey TROCHET (Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis).

We also thank the other experts not available at the time of interview sessions, but present later to discuss and give their opinion:

Céline QUELENNEC (Fédération des Réserves Naturelles Catalanes), Gilles POTTIER (Nature en Occitanie), Olivier CALVEZ (Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis).

Finally, we thank two anonymous reviewers who revised a first draft of this manuscript, for their relevant comments and suggestions.

This work was funded by EDF (Electricité De France).

References

Adams-Hosking, C., McBride, M. F., Baxter, G., Burgman, M., de Villiers, D., Kavanagh, R., ... McAlpine, C. A. (2016). Use of expert knowledge to elicit population trends for the koala (*Phascolarctos cinereus*). *Diversity & Distributions*, 22(3), 249–262. <https://doi.org/10.1111/ddi.12400>.

Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse (2007). *Etude des activités sportives et de loisirs*. http://www.docrs.rhone-mediterranee.eaufrance.fr/article.php?id_article=174/.

Aizpurua, O., Cantú-Salazar, L., San Martín, G., Biver, G., Brotons, L., & Titeux, N. (2015). Reconciling expert judgement and habitat suitability models as tools for guiding sampling of threatened species. *The Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1608–1616. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12515>.

Alford, R. A., & Richards, S. J. (1999). Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30(1), 133–165. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.133>.

Allag-Dhuisme, F., Monneret, R., & Perrin, T. (2016). *Le développement des sports d'eau vive en France. Impact sur les milieux aquatiques. Report CGEDD n° 009206-01, IGJS n°2015-I-27*.

Amat, F., Sanuy, D., & Palau, A. (2011). *Biología del Tritón Pirenaico en el Ibón Acherito*. Endesa: Pirineos Centrales.

Araújo, M. B., Thuiller, W., & Pearson, R. G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1712–1728. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x>.

Arrayago, M. J., Olano, I., & Ruiz de Azua, N. (2005). *Censo y caracterización de las poblaciones de tritón pirenaico y sapo de espuelas en la CAPV. Memoria inédita Ekos estudios ambientales S.L-Gobierno Vasco*.

Bailey, L. L., Simons, T. R., & Pollock, K. H. (2004). Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications*, 14(3), 692–702. <https://doi.org/10.1890/03-5012>.

Baraillé, L., Santoul, F., Defos de Rau, P., Bonifait, S., & Marty, P. (2006). *Introduction d'espèce exogène: interactions avec les espèces autochtones: cas du saumon de fontaine (Salvelinus fontinalis) dans les zones humides de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage d'Orlu (Ariège)*. Internal report of the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Toulouse, France.

Bernard, H. R. (1991). *Research methods in cultural anthropology* (6. printing). Newbury Park: SAGE.

Berronneau, M. (2014a). *La Grenouille des Pyrénées, une endémique de l'ouest pyrénéen*. Cistude Nature. Le Haillan.

Berronneau, M. (2014b). *Atlas des amphibiens et reptiles d'Aquitaine*. Cistude Nature. Le Haillan.

Boon, P. J. (1993). Distribution, abundance and development of trichoptera larvae in the river north tyne following the commencement of hydroelectric power generation. *Regulated Rivers Research & Management*, 8(3), 211–224. <https://doi.org/10.1002/rrr.3450080302>.

Bosch, J., Tejedó, M., Lecis, R., Miaud, C., Lizana, M., Edgar, P., ... Geniez, P. (2009). *Calotriton asper*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T59448A11943040. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59448A11943040.en> Downloaded on 14 March 2019.

Burgman, M. (2005). *Risks and decisions for conservation and environmental management*. Cambridge: Cambridge University Press <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614279>.

Bury, R. B., & Corn, P. S. (1988). Douglas-fir forests in the Oregon and Washington cascades: Relation of the herpetofauna to stand age and moisture. In R. C. Szaro, K. E. Severson, & D. R. Patton (Tech. Coords.) (Eds.). *Management of amphibians, reptiles and small mammals in North America. General Technical Report RM-GTR-166* (pp. 11–22). Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.

Caballero, Y., Voirin-Morel, S., Habets, F., Noilhan, J., LeMoigne, P., Lehennaf, A., ... Boone, A. (2007). Hydrological sensitivity of the Adour-Garonne river basin to climate change: Hydrological sensitivity of the AG basin. *Water Resources Research*, 43(7), <https://doi.org/10.1029/2005WR004192>.

Carey, C., & Alexander, M. A. (2003). Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity & Distributions*, 9(2), 111–121. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00011.x>.

Carranza, S., & Amat, F. (2005). Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145(4), 555–582. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00197.x>.

Céréghino, R., Cugny, P., & Lavandier, P. (2002). Influence of intermittent hydropeaking on the longitudinal zonation patterns of benthic invertebrates in a mountain stream. *International Review of Hydrobiology*, 87(1), 47. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200201\)87:1<47::AID-IROH47>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200201)87:1<47::AID-IROH47>3.0.CO;2-9).

Charpin, A. (2016). *Inventaire des zones de présence de l'Euprocte des Pyrénées (Calotriton asper) sur la Réserve Naturelle Régionale du Massif du PIBESTE-Aoulhet. Caractérisation de ses habitats et proposition d'un protocole de suivi de l'espèce (Thesis dissertation)*. Grenoble, France: University of Grenoble Alpes.

Chauvet, C. (2015). *Suivi des populations d'Euprocte des Pyrénées (Calotriton asper) et étude sur l'interaction avec les populations piscicoles introduites dans les cours d'eau du Parc national des Pyrénées*. Internal report of the Pyrenees National Park.

Chelmsky, E. (1991). On the social science contribution to governmental decision-making. *Science*, 254(5029), 226–231. <https://doi.org/10.1126/science.254.5029.226>.

Chemin, S. (2011). *Plan national d'actions en faveur du Sonneur à ventre jaune Bombina variegata 2011–2015*. Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement Durable, et de l'Aménagement du Territoire.

Chimits, P. (1952). *Les lacs de montagne des hautes et basses pyrénées. Leur peuplement*. Revue Forestière Française.

Clergue-Gazeau, M. (1981). Cycles sexuels des urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. I. Les mâles (*Euproctus asper* Dugès – *Triturus helveticus* Razoumowski). *Bulletin de la société d'histoires naturelles de Toulouse*, 117, 16–40.

Clergue-Gazeau, M. (1987). Influence du climat méditerranéen sur la faune simuliidienne (Diptera, Nematocera) d'une rivière pyrénéenne. *Ecologia mediterranea*, 13(1/2), 3–13.

Clergue-Gazeau, M., & Martínez-Rica, J. P. (1978). Les différents biotopes de l'urodèle pyrénéen, *Euproctus asper*. *Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 114(3-4), 461–471.

Cohen, D., & Crabtree, B. (2006). *Qualitative research guidelines project*.

Colomer, M.À., Montori, A., García, E., & Fondevilla, C. (2014). Using a bioinspired model to determine the extinction risk of *Calotriton asper* populations as a result of an increase in extreme rainfall in a scenario of climatic change. *Ecological Modelling*, 281, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.02.018>.

- Comas, M., & Ribas, A. (2015). Why are the prevalence and diversity of helminths in the endemic Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia, Salamandridae) so low? *Journal of Helminthology*, 89(2), 175–181. <https://doi.org/10.1017/S0022149X13000710>.
- Corn, P. S. (2005). Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28(1), 59–67.
- Corn, P. S., & Bruce Bury, R. (1989). Logging in Western Oregon: Responses of headwater habitats and stream amphibians. *Forest Ecology and Management*, 29(1–2), 39–57. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(89\)90055-8](https://doi.org/10.1016/0378-1127(89)90055-8).
- Cornwall, A., & Jewkes, R. (1995). What is participatory research? *Social Science & Medicine*, 41(12), 1667–1676. [https://doi.org/10.1016/0277-9536\(95\)00127-5](https://doi.org/10.1016/0277-9536(95)00127-5).
- De Maynadier, P. G., & Hunter, M. L., Jr. (1995). The relationship between forest management and amphibian ecology: A review of the North American literature. *Environmental Reviews*, 3(3–4), 230–261. <https://doi.org/10.1139/a95-012>.
- De Pous, P., Montori, A., Amat, F., & Sanuy, D. (2016). Range contraction and loss of genetic variation of the Pyrenean endemic newt *Calotriton asper* due to climate change. *Regional Environmental Change*, 16(4), 995–1009. <https://doi.org/10.1007/s10113-015-0804-3>.
- Demaris, S., Verschuyll, J. P., Roloff, G. J., Miller, D. A., & Wigley, T. B. (2017). Tamm review: Terrestrial vertebrate biodiversity and intensive forest management in the U.S. *Forest Ecology and Management*, 385, 308–330. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.006>.
- Denoël, M., Dzukic, G., & Kalezić, M. L. (2005). Effects of widespread fish introductions on paedomorphic newts in Europe. *Conservation Biology*, 19(1), 162–170. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00001.x>.
- Despax, R. (1923). *Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodeles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées*. Bonnet, Toulouse.
- Duffus, A. L. J., & Cunningham, A. A. (2010). Major disease threats to European amphibians. *The Herpetological Journal*, 20(3), 117–127. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts467>.
- Duffus, A. L. J., Waltzek, T. B., Stöhr, A. C., Allender, M. C., Gotesman, M., Whittington, R. J., ... Marschang, R. E. (2015). *Distribution and host range of ranaviruses*. Cham: Springer International Publishing 9–57. https://doi.org/10.1007/978-3-319-13755-1_2.
- Durso, A. M., Willson, J. D., & Winne, C. T. (2011). Needles in haystacks: Estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biological Conservation*, 144(5), 1508–1515. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.01.020>.
- Escurat, J. M. (1995). *Histoire des forêts françaises - Cours de l'Établissement Public Local d'Enseignement Agricole de Mirecourt*. 12.
- European Environment Agency (2012). *Corine Land Cover. Copernicus data*. [dataset].
- Faccio, S. D. (2003). Postbreeding emigration and habitat use by Jefferson and spotted salamanders in Vermont. *Journal of Herpetology*, 37(3), 479–489. <https://doi.org/10.1670/155-02A>.
- Finlay, J. C., & Vredenburg, V. T. (2007). Introduced trout sever trophic connections in watersheds: Consequences for a declining amphibian. *Ecology*, 88(9), 2187–2198. <https://doi.org/10.1890/06-0344.1>.
- Fisher, M. C., Henk, D. A., Briggs, C. J., Brownstein, J. S., Madoff, L. C., McCraw, S. L., ... Gurr, S. J. (2012). Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature*, 484(7393), 186–194. <https://doi.org/10.1038/nature10947>.
- Fontana, A., & Frey, J. H. (2005). The interview: From neutral stance to political involvement. *The Sage Handbook of Qualitative Research*, 695–727.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., ... Knapp, A. (2003). The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, 53(1), 77. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0077:TLOLUL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0077:TLOLUL]2.0.CO;2).
- Gardiner, E. P., Sutherland, A. B., Bixby, R. J., Scott, M. C., Meyer, J. L., Helfman, G. S., ... Wear, D. N. (2009). Linking stream and landscape trajectories in the southern Appalachians. *Environmental Monitoring and Assessment*, 156(1–4), 17–36. <https://doi.org/10.1007/s10661-008-0460-x>.
- Geniez, P., & Cheylan, M. (2012). *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes atlas biogéographique*. Mèze]; [Paris: Biotope: Muséum national d'histoire naturelle.
- Gillespie, G., & Hero, J. M. (1999). *Potential impacts of introduced fish and fish translocations on Australian amphibians. Declines and Disappearances of Australian Frogs*. Canberra: Environment Australia 131–144.
- Griffiths, R. (1996). *Newts and salamanders of Europe (London; San Diego: Academic press)*. London: T. & A. D. Poyser Natural History.
- Groom, M. J., Meffe, G. K., & Carroll, C. R. (Eds.). (2006). *Principles of conservation biology* (3rd. ed). Sunderland, Mass: Sinauer.
- Guillaume, O., & Cavagnara, F. (1998). Spatial and temporal distribution of *Euproctus asper* from hypogean and epigeal populations: Experimental and fieldwork studies. *Mémoires de Biospéologie*, 25, 145–156.
- Habel, J. C., Gossner, M. M., Meyer, S. T., Eggermont, H., Lens, L., Dengler, J., ... Weisser, W. W. (2013). Mind the gaps when using science to address conservation concerns. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2413–2427. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0536-y>.
- Hamilton, R. W., Buttner, J. K., & Brunetti, R. G. (1975). Lethal levels of sodium chloride and potassium chloride for an oligochaete, a chironomid midge, and a caddisfly of Lake Michigan. *Environmental Entomology*, 4, 1003–1006.
- Hardiman, N., & Burgin, S. (2011). Effects of trampling on in-stream macroinvertebrate communities from canyoning activity in the Greater Blue Mountains World Heritage Area. *Wetlands Ecology and Management*, 19(1), 61–71. <https://doi.org/10.1007/s11273-010-9200-4>.
- Havel, J. E., Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., Amalfitano, S., & Kats, L. B. (2015). Aquatic invasive species: Challenges for the future. *Hydrobiologia*, 750(1), 147–170. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2166-0>.
- Hayward, C., Simpson, L., & Wood, L. (2004). Still left out in the cold: Problematising participatory research and development. *Sociologia Ruralis*, 44(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9523.2004.00264.x>.
- Himstedt, W., Kopp, J., & Schmidt, W. (1982). Electroreception guides feeding behaviour in amphibians. *Naturwissenschaften*, 69(11), 552–553. <https://doi.org/10.1007/BF00463511>.
- Hoffmann, M., et al. (2010). The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science*, 330(6010), 1503–1509. <https://doi.org/10.1126/science.1194442>.
- Jeschke, J. M., & Strayer, D. L. (2005). From the cover: Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(20), 7198–7202. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501271102>.
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., ... Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451(7181), 990–993. <https://doi.org/10.1038/nature06536>.
- Kokko, H., & López-Sepulcre, A. (2006). From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. *Science*, 313(5788), 789–791. <https://doi.org/10.1126/science.1128566>.
- Krippendorff, K. (1980). *Content analysis: An introduction to its methodology*. Newbury Park, CA: SAGE.
- Kuebbing, S. E., & Nuñez, M. A. (2015). Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: Patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology*, 21(2), 926–934. <https://doi.org/10.1111/gcb.12711>.
- Le Roux, B. (2001). *L'Euprocte des Pyrénées dans le département de l'Aude. Internal report of the Fédération Aude Claire*.
- Le Roux, B. (2008). Statut de l'Euprocte des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès 1852, Amphibia, Salamandridae) dans le département de l'Aude. *Bulletin de La Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude, CVII*, 9–13.
- Likens, G. E., Bormann, F. H., Johnson, N. M., Fisher, D. W., & Pierce, R. S. (1970). Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecological Monographs*, 40, 23–47.
- Lowe, W. H. (2003). Linking dispersal to local population dynamics: A case study using a headwater salamander system. *Ecology*, 84(8), 2145–2154. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[2145:LDTLPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[2145:LDTLPD]2.0.CO;2).
- Lowe, W. H., Swartz, L. K., Addis, B. R., & Likens, G. E. (2019). Hydrologic variability contributes to reduced survival through metamorphosis in a stream salamander. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(39), 19563–19570. <https://doi.org/10.1073/pnas.1908057116>.
- Martel, A., Spitzen-van der Sluijs, A., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M. C., ... Pasmans, F. (2013). Batrachochytrium salamandrivorans sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(38), 15325–15329. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307356110>.
- Martin, T. G., Burgman, M. A., Fidler, F., Kuhnert, P. M., Low-Choy, S., McBride, M., ... Mengersen, K. (2012). Eliciting expert knowledge in conservation science. *Conservation Biology*, 26(1), 29–38. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01806.x>.
- Martinez Silvestre, A., Verdaguier Foz, I., Trochet, A., & Calvez, O. (2018). Detection and monitoring of Batrachochytrium dendrobatidis in the Pyrenean brook salamander (*Calotriton asper*). September Conference at the XV Congreso Luso Español De Herpetologia.
- Martínez-Rica, J. P., & Clergue-Gazeau, M. (1977). Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Duges) Urodele Salamandridae. *Bulletin de La Société D'histoire Naturelle de Toulouse*, 113, 318–330.
- McBride, M. F., Garnett, S. T., Szabo, J. K., Burbidge, A. H., Butchart, S. H. M., Christidis, L., ... Burgman, M. A. (2012). Structured elicitation of expert judgments for threatened species assessment: A case study on a continental scale using email. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 906–920. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00221.x>.
- McKinley, D. C., Miller-Rushing, A. J., Ballard, H. L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S. C., ... Soukup, M. A. (2017). Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection. *Biological Conservation*, 208, 15–28. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.015>.
- Miaud, C. (2013). *Batrachochytridium dendrobatidis chez les Amphibiens des Pyrénées Orientales: Bilan des études sur la prévalence dans les Réserves naturelles catalanes. Internal report of the Fédération des Réserves Catalanes*.
- Miaud, C., & Guillaume, O. (2005). Variation in age, body size and growth among surface and cave-dwelling populations of the pyrenean newt, *euproctus asper* (amphibia; urodele). *Herpetologica*, 61(3), 241–249. <https://doi.org/10.1655/04-29.1>.
- Milá, B., Carranza, S., Guillaume, O., & Clóbert, J. (2010). Marked genetic structuring and extreme dispersal limitation in the Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia: Salamandridae) revealed by genome-wide AFLP but not mtDNA. *Molecular Ecology*, 19(1), 108–120. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04441.x>.
- Miró, A., & Ventura, M. (2013). Historical use, fishing management and lake characteristics explain the presence of non-native trout in Pyrenean lakes: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 167, 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.016>.
- Miró, A., Sabás, I., & Ventura, M. (2018). Large negative effect of non-native trout and minnows on Pyrenean lake amphibians. *Biological Conservation*, 218, 144–153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.030>.
- Montori, A. (1988). *Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico Euproctus asper (Dugès, 1852) en La Cerdanya*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.
- Montori, A. (1991). Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en la montaña media del prepirineo catalán (España). *Revista Española de Herpetología*, 5, 23–36.
- Montori, A., Llorente, G., & Nadal, J. (1982). Niveles de residuos de plaguicidas organoclorados en el Tritón Pirenaico (*Euproctus asper* DUGES, 1852). *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*, 13, 33–38.
- Montori, A., De Figueroa, J. M. T., & Santos, X. (2006). The diet of the brown trout *Salmo trutta* (L.) during the reproductive period: Size-related and sexual effects. *International Review of Hydrobiology*, 91(5), 438–450. <https://doi.org/10.1002/iroh.200510899>.
- Montori, A., Llorente, G., Carretero, M., Santos, X., Richter-Boix, A., Franch, M., & Garriga, N. (2007). Bases para la gestión forestal en relación con la herpetofauna. Forest management and herpetofauna. In J. Camprodón, & E. Plana (Eds.). *In Conservación de La Biodiversidad, Fauna Vertebrada Y Gestión Forestal* (pp. 275–335).

- Montori, A., Llorente, G. A., & Richter-Boix, À. (2008). Habitat features affecting the small-scale distribution and longitudinal migration patterns of Calotriton asper in a Pre-Pyrenean population. *Amphibia Reptilia*, 29(3), 371–381. <https://doi.org/10.1163/156853808785112048>.
- Montori, A., Richter-Boix, À., Franch, M., Santos, X., Garriga, N., & Llorente, G. A. (2012). Natural fluctuations in a stream dwelling newt as a result of extreme rainfall: A 21-year survey of a Calotriton asper population. *Basic and Applied Herpetology*, 26, 43–56. <https://doi.org/10.11160/bah.12001>.
- Montori (1997). *Trophic segregation between the Pyrenean Newt (Euproctus asper) and the Brown Trout (Salmo trutta fario)*. *Herpetologia Bonnensis*, 273–278.
- Moreno, L. (2018). Pour une étude des impacts des activités de loisirs aquatiques en Occitanie? *L'Epeiche Du Midi*, 67, 6–7.
- Mukherjee, N., Zabala, A., Huger, J., Nyumba, T. O., Adem Esmail, B., & Sutherland, W. J. (2018). Comparison of techniques for eliciting views and judgements in decision-making. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(1), 54–63. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12940>.
- Mutschmann, F. (2015). Chytridiomycosis in amphibians. *Journal of Exotic Pet Medicine*, 24(3), 276–282. <https://doi.org/10.1053/j.jepm.2015.06.013>.
- Némoz, M., & Bertrand, A. (2008). *Plan national d'actions en faveur du Desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus 2010–2015*. Société Française pour l'Étude et la Protection de Mammifères, Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement Durable, et de l'Aménagement du Territoire.
- Nicol, A. (1990). *L'Euprocte des Pyrénées Euproctus asper asper (Duges 1852)*. Arudy, France.
- Nyumba, T., Wilson, K., Derrick, C. J., & Mukherjee, N. (2018). The use of focus group discussion methodology: Insights from two decades of application in conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(1), 20–32. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12860>.
- Onema & collaborators, MEDDE (2014). *Référentiel des obstacles à l'écoulement*. DB Carthage® - © IGN. [dataset].
- OPCC-CTP (2018). *Le changement climatique dans les Pyrénées: impacts, vulnérabilités et adaptation. Bases de connaissances pour la future stratégie d'adaptation au changement climatique dans les Pyrénées*.
- Padhye, A. D., & Ghate, H. V. (1992). Sodium chloride and potassium chloride tolerance of different stages of the frog, *Microhyla ornata*. *The Herpetological Journal*, 2(1), 18–23.
- Pickett, S. T. A., Ostfeld, R. S., Shachak, M., & Likens, G. E. (Eds.). (1997). *The ecological basis of conservation*. Boston, MA: Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6003-6>.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., ... Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), <https://doi.org/10.1126/science.1246752>.
- Placyk, J. S., & Graves, B. M. (2002). Prey detection by vomeronasal chemoreception in a plethodontid salamander. *Journal of Chemical Ecology*, 28(5), 1017–1036.
- Polfus, J. L. (2010). *Assessing cumulative human impacts on northern woodland caribou with traditional ecological knowledge and resource selection functions (Thesis dissertation)*. Missoula, MT: University of Montana.
- Pottier, G., Paumier, J. M., Tessier, M., Barascud, Y., Talhoët, S., Liozon, R., ... Redon, H. (2008). *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Toulouse: Les atlas naturalistes de Midi-Pyrénées, Nature Midi-Pyrénées.
- Price, S. J., Dorcas, M. E., Gallant, A. L., Klaver, R. W., & Willson, J. D. (2006). Three decades of urbanization: Estimating the impact of land-cover change on stream salamander populations. *Biological Conservation*, 133(4), 436–441. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.07.005>.
- Puschendorf, R., Wallace, M., Chavarría, M. M., Crawford, A. J., Wynne, F., Knight, M., ... Price, S. J. (2019). Cryptic diversity and ranavirus infection of a critically endangered Neotropical frog before and after population collapse. *Animal Conservation*, 22(5), 515–524. <https://doi.org/10.1111/acv.12498>.
- Quaranta, A., Bellantuono, V., Cassano, G., & Lippe, C. (2009). Why amphibians are more sensitive than mammals to xenobiotics. *PLoS One*, 4(11), e7699. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007699>.
- Romano, A., Costa, A., Salvidio, S., Menegon, M., Garollo, E., Tabarelli de Fatis, K., ... Pedrini, P. (2018). Forest management and conservation of an elusive amphibian in the Alps: Habitat selection by the Golden Alpine Salamander reveals the importance of fine woody debris. *Forest Ecology and Management*, 424, 338–344. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.052>.
- Rouse, J. D., Bishop, C. A., & Struger, J. (1999). Nitrogen pollution: An assessment of its threat to amphibian survival. *Environmental Health Perspectives*, 107(10), 799–803. <https://doi.org/10.1289/ehp.99107799>.
- Rowe, C. L., Hopkins, W. A., & Bridges, C. (2003). *Physiological ecology of amphibians in relation to susceptibility to natural and anthropogenic factors. Amphibian decline: An integrated analysis of multiple stressor effects*. 9–57.
- Sanzo, D., & Hecnar, S. J. (2006). Effects of road de-icing salt (NaCl) on larval wood frogs (*Rana sylvatica*). *Environmental Pollution*, 140(2), 247–256. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.07.013>.
- Savini, D., Occhipinti-Ambrogio, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., ... Gollasch, S. (2010). The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities: The top 27 animal alien species introduced into Europe. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01503.x>.
- Schmeller, D. S., Loyau, A., Bao, K., Brack, W., Chatzinotas, A., De Vleeschouwer, F., ... Vredenburg, V. T. (2018). People, pollution and pathogens – Global change impacts in mountain freshwater ecosystems. *The Science of the Total Environment*, 622–623, 756–763. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.006>.
- Secondi, J., Aumjaud, A., Pays, O., Boyer, S., Montembault, D., & Violleau, D. (2007). Water turbidity affects the development of sexual morphology in the palmate newt. *Ethology*, 113(7), 711–720. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01375.x>.
- Serra-Cobo, J. (1989). Presencia del tritón melánico (*Euproctus asper*) en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Lucas Mallada. Revista de Ciencias*, 0(1), 203–205.
- Serra-Cobo, J., Lacroix, G., & White, S. (1998). Comparison between the ecology of the new European frog *Rana pyrenaica* and that of four Pyrenean amphibians. *Journal of Zoology*, 246(2), 147–154. <https://doi.org/10.1017/S0952836998010036>.
- Silva, Y. B. Da S., Ribeiro, B. R., Thiesen Brum, F., Soares-Filho, B., Loyola, R., & Michalski, F. (2018). Combined exposure to hydroelectric expansion, climate change and forest loss jeopardizes amphibians in the Brazilian Amazon. *Diversity & Distributions*, 24(8), 1072–1082. <https://doi.org/10.1111/ddi.12745>.
- Smucker, N. J., Kuhn, A., Charpentier, M. A., Cruz-Quinones, C. J., Elonen, C. M., Whorley, S. B., ... Wehr, J. D. (2016). Quantifying urban watershed stressor gradients and evaluating how different land cover datasets affect stream management. *Environmental Management*, 57(3), 683–695. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0629-3>.
- Spitzen-van der Sluijs, A., Spikmans, F., Bosman, W., de Zeew, M., van der Meij, T., Govers, E., ... Martel, A. (2013). Rapid enigmatic decline drives the fire salamander (*Salamandra salamandra*) to the edge of extinction in the Netherlands. *Amphibia-Reptilia*, 34(2), 233–239. <https://doi.org/10.1163/15685381-00002891>.
- Stoddard, M. A., Hayes, J. P., & Stoddard, A. (2012). The influence of forest management on headwater stream amphibians at multiple spatial scales. *America*, 15(3), 811–823.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L., ... Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306(5702), 1783–1786. <https://doi.org/10.1126/science.1103538>.
- Sugali, S., Boyina, R., & Durga Prasad, K. (2017). *Climate change and biodiversity impacts. Adaptation and mitigation-an overview*.
- Sullivan, B. L., Phillips, T., Dayer, A. A., Wood, C. L., Farnsworth, A., Iliff, M. J., ... Kelling, S. (2017). Using open access observational data for conservation action: A case study for birds. *Biological Conservation*, 208, 5–14. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.031>.
- Sullivan, B. L., Wood, C. L., Iliff, M. J., Bonney, R. E., Fink, D., & Kelling, S. (2009). eBird: A citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation*, 142(10), 2282–2292. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.006>.
- Sutcliffe, D. W. (1961). Studies on salt and water balance in caddis larvae (Trichoptera): II. Osmotic and ionic regulation of body fluids in *Limnephilus stigma* Curtis and *Anabolia nervosa* Leach. *The Journal of Experimental Biology*, 38, 521–530.
- Teck, J. S., Halpern, B. S., Kappel, C. V., Micheli, F., Selkoe, K. A., Crain, C. M., ... Cooke, R. (2010). Using expert judgment to estimate marine ecosystem vulnerability in the California current. *Ecological Applications*, 20(5), 1402–1416. <https://doi.org/10.1890/09-1173.1>.
- Thirion, J. M. (2011). *Suivi d'une population d'Euproctus des Pyrénées. Internal report the Association Objectifs Biodiversité*.
- Tompkins, D. M., Carver, S., Jones, M. E., Krkošek, M., & Skerratt, L. F. (2015). Emerging infectious diseases of wildlife: A critical perspective. *Trends in Parasitology*, 31(4), 149–159. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2015.01.007>.
- Tornabene, B. J., Blaustein, A. R., Briggs, C. J., Calhoun, D. M., Johnson, P. T. J., McDevitt-Galles, T., ... Hoverman, J. T. (2018). The influence of landscape and environmental factors on ranavirus epidemiology in a California amphibian assemblage. *Freshwater Biology*, 63(7), 639–651. <https://doi.org/10.1111/fwb.13100>.
- Troelstrup, N. H., & Hergenrader, G. L. (1990). Effect of hydropower peaking flow fluctuations on community structure and feeding guilds of invertebrates colonizing artificial substrates in a large impounded river. *Hydrobiologia*, 199(3), 217–228. <https://doi.org/10.1007/BF00006354>.
- Turtle, S. L. (2000). Embryonic survivorship of the spotted salamander (*Ambystoma maculatum*) in Roadside and Woodland Vernal Pools in Southeastern New Hampshire. *Journal of Herpetology*, 34(1), 60. <https://doi.org/10.2307/1565239>.
- UIGN France, MNHN, & SHF (2015). *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine*. Paris, France.
- Vuorio, V., Tikkanen, O. P., Mehtätalo, L., & Kouki, J. (2015). The effects of forest management on terrestrial habitats of a rare and a common newt species. *European Journal of Forest Research*, 134(2), 377–388. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0858-7>.
- Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11466–11473. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801921105>.
- Walker, S. F., Bosch, J., Gomez, V., Garner, T. W. J., Cunningham, A. A., Schmeller, D. S., ... Fisher, M. C. (2010). Factors driving pathogenicity vs. Prevalence of amphibian ranavirus chytridiomycosis in Iberia. *Ecology Letters*, 13(3), 372–382. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01434.x>.
- Weber, R. P. (1990). *Basic content analysis* (2nd ed.). Newbury Park, CA.
- Wells, K. D. (2010). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wengraf, T. (2001). *Qualitative research interviewing: Biographic narrative and semi-structured methods*. London: Sage.
- Young, J. C., Rose, D. C., Mumby, H. S., Benitez-Capistros, F., Derrick, C. J., Finch, T., ... Mukherjee, N. (2018). A methodological guide to using and reporting on interviews in conservation science research. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(1), 10–19. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12828>. <https://www.peche65.fr/> 2018.

I.4 Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit

L'objectif global de ces travaux de thèse est d'étudier les caractéristiques des habitats du Calotriton des Pyrénées dans les cours d'eau, à différentes échelles spatiales dans les Pyrénées françaises. Ce manuscrit s'organise en différents chapitres numérotés de I à V, composés de différentes sous-parties. Les résultats des recherches sont présentés sous forme d'articles scientifiques publiés, soumis ou en préparation (I.3.2, II.2, III.1, IV.1), ou sous la forme d'études préliminaires, n'ayant pas encore fait l'objet d'une valorisation dans une revue scientifique (III.2, IV.2).

A la suite de cette introduction générale, le chapitre II de ce manuscrit présente tout d'abord les données récoltées sur le Calotriton des Pyrénées (II.1) qui ont été utilisées dans tous les chapitres suivants. Puis, il décrit une méthode de reconnaissance individuelle du Calotriton des Pyrénées, via l'utilisation des patrons de coloration ventraux (II.2), qui a été validée et utilisée dans certains des chapitres suivants.

Le chapitre III décrit les facteurs environnementaux agissant sur la répartition du Calotriton des Pyrénées à deux échelles spatiales différentes :

- L'aire de répartition française, en utilisant des modèles de distribution d'espèces. Les contraintes hydrologiques, particulièrement le régime d'écoulement (i.e. intermittent ou permanent), ainsi que la structure spatiale dendritique, ont été prises en compte au travers de la modélisation des flux hydrologiques sur l'ensemble du réseau hydrographique pyrénéen français (III.1).
- Le cours d'eau, en utilisant des variables décrivant très finement l'habitat local (e.g.. méso-habitat), récoltées *in situ* dans 6 sites où le Calotriton des Pyrénées est présent (III.2). L'objectif de cette sous-partie est d'identifier les variables d'habitat influençant le plus fortement l'abondance du Calotriton des Pyrénées en période d'activité.

Le chapitre IV explore tout d'abord quelques paramètres (i.e. densité de population et taille de domaines vitaux) de deux populations de Calotriton des Pyrénées grâce à une méthode de suivi de population par capture-marquage-recapture. L'utilisation des historiques de capture dans des modèles spatiaux de capture-recapture adaptés à la configuration linéaire des cours d'eau permet d'estimer les densités de population et d'affiner les estimations de taille de domaine vitaux, encore peu renseignées pour cette espèce (IV.1). Dans un second temps, elle propose une analyse des déplacements des individus au sein de ces deux populations, qui n'ont encore jamais été décrits à cette échelle fine chez le Calotriton des Pyrénées (IV.2). Cette sous-partie explore notamment les probabilités de déplacement des individus et leurs directions.

INTRODUCTION GENERALE

Enfin, le dernier chapitre de cette thèse (Chapitre V) synthétise et discute l'ensemble des résultats obtenus et leurs implications futures pour la conservation du Calotriton des Pyrénées.

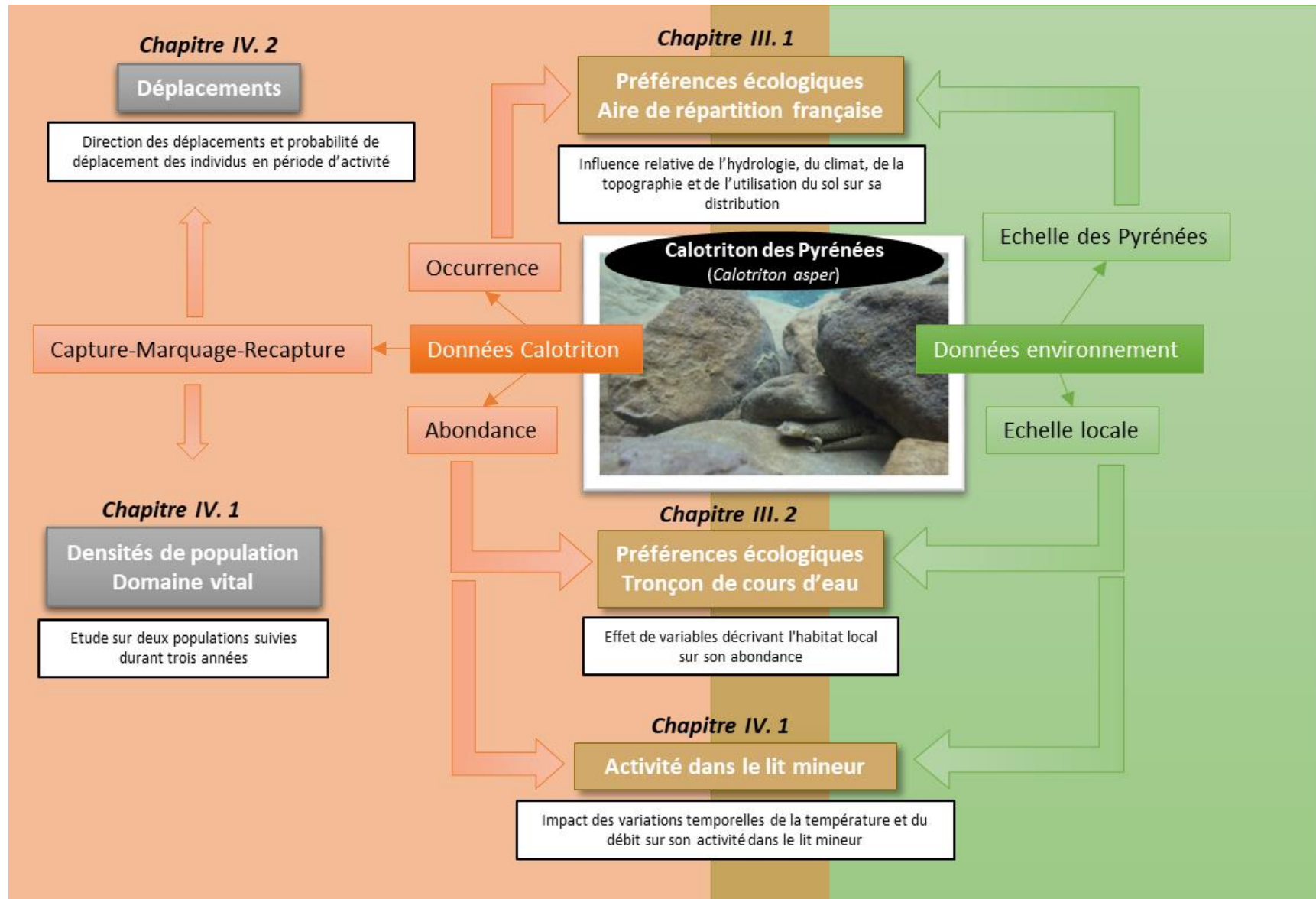


Figure 9 : Présentation de l'organisation de la thèse et des principaux objectifs de recherche

Chapitre II. RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

II.1 Le Calotriton dans les Pyrénées françaises

II.1.1 Zone et sites d'étude

II.1.1.1 De l'échelle de l'aire de répartition en France : les Pyrénées ...

Les Pyrénées sont une chaîne de montagnes du sud-ouest de l'Europe s'étalant sur environ 430 km, depuis le Pays Basque à l'ouest jusqu'à la Catalogne à l'est, et incluant trois pays : l'Espagne, la France et l'Andorre (Fig. II.1). Le sommet des Pyrénées se situe en Espagne et culmine à 3 404 mètres d'altitude (pic d'Aneto) (Fig. II.2a). Le versant français est principalement recouvert par les forêts, mais les terres agricoles dominent dans les zones de piémont (Fig. II.2b). A haute altitude, les prairies pâturées laissent place à un paysage très minéral, façonné de barres rocheuses. Les Pyrénées sont composées d'environ 2500 lacs et étangs (Audoubert, 1996; Audoubert & Odier, 1991, 1994; Chimits, 1952), dont nombreux sont artificiels. Le versant français de la chaîne est drainé par trois grands bassins hydrographiques : l'Adour à l'ouest (16 912 km²), la Garonne au centre (55 846 km²) et l'Aude à l'est (5 327 km²) (Fig. 10). De nombreux cours d'eau, nommés gaves ou nestes selon la région, s'écoulent ainsi dans les vallées, généralement orientées nord-sud, à l'exception des vallées catalanes à l'est qui sont plus souvent orientées ouest-est (Fig. II.2c). La topographie et le climat influencent les régimes hydrologiques des cours d'eau, alimentés principalement soit par la fonte des neiges (i.e. régime nival), soit par les pluies en plus de la fonte des neiges (i.e. régime pluvio-nival). L'Adour, la Garonne et l'Aude sont respectivement sous l'influence d'un climat océanique (précipitations annuelles moyennes MAR : 1274 ± 241 mm ; température moyenne de l'air MAT : 11,3 ± 2,8 °C -SAFRAN © DB), d'un climat continental (MAR : 1060 ± 224 mm ; MAT : 9,9 ± 2,7 °C) et d'un climat méditerranéen (MAR : 807 ± 175 mm ; MAT : 11,7 ± 3,4 °C). Il en résulte un gradient de précipitations le long de la chaîne, avec un climat chaud et sec à l'est et des précipitations plus importantes à l'ouest.



Figure II.1 : Zone d'étude du Calotriton des Pyrénées dans son aire de répartition française et délimitation des régions hydrographiques

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

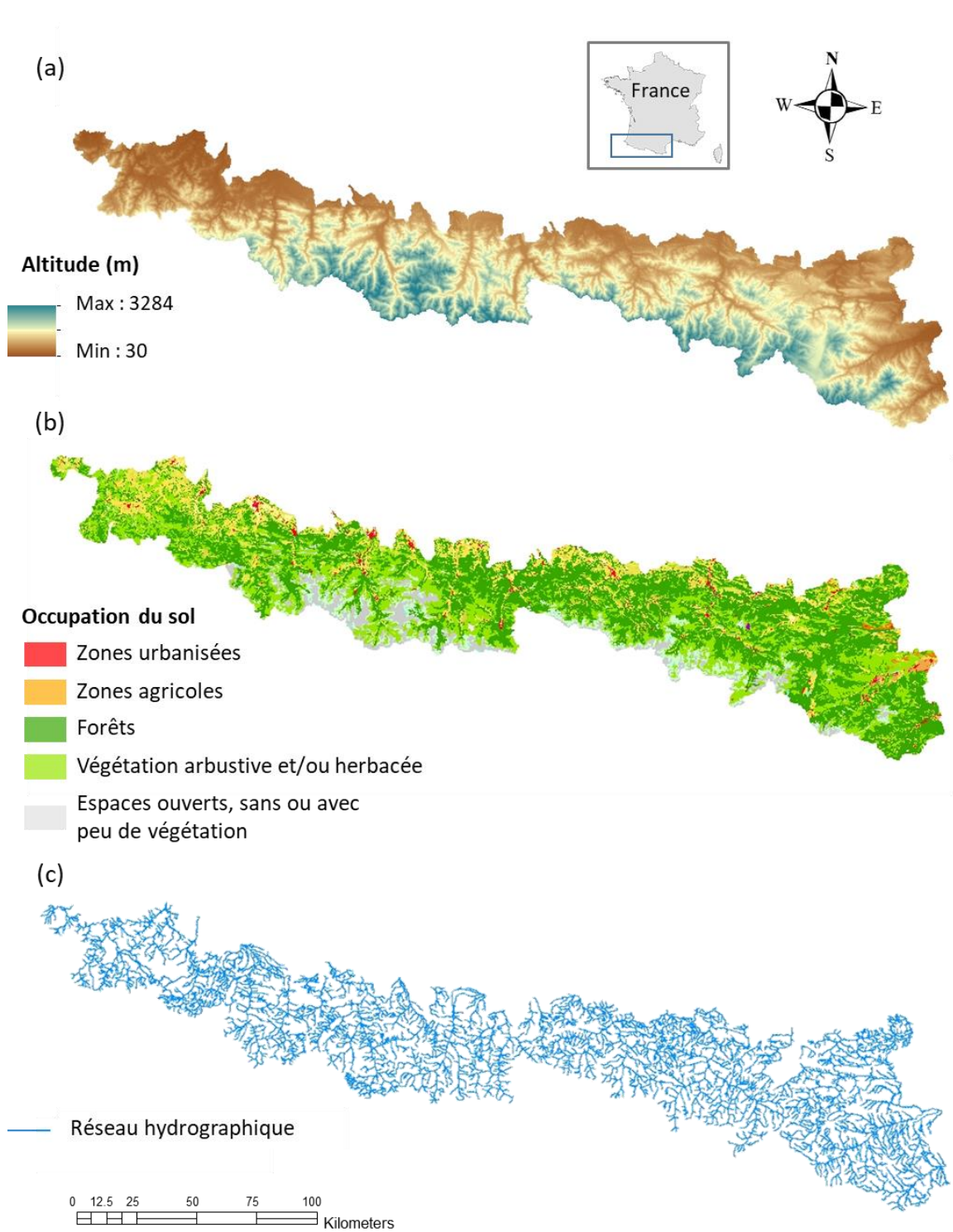


Figure II.2 : Cartographie de la zone d'étude dans les Pyrénées françaises : (a) topographie (BD ALTI 25m, IGN), (b) occupation du sol (BD Corine Land Cover, 2012), et (c) réseau hydrographique (BD CARTHAGE® – Sandre).

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

II.1.1.2 ... à l'échelle de la population

Six populations de Calotriton des Pyrénées provenant de cours d'eau situés dans les départements de l'Ariège, de l'Aude et des Hautes-Pyrénées, entre 550 et 1860 m d'altitude, ont été étudiées durant cette thèse (Fig. II.3 et II.4). Quatre populations proviennent de quatre cours d'eau de l'Ariège au régime d'écoulement naturel intermittent (Tab. II.1). Les deux autres populations proviennent de cours d'eau appartenant aux zones hydrographiques des Oulettes (Hautes-Pyrénées) et de la Sals (Aude), au régime d'écoulement respectivement régulé (i.e. tronçon court-circuité) et naturel intermittent (Tab. II.1).

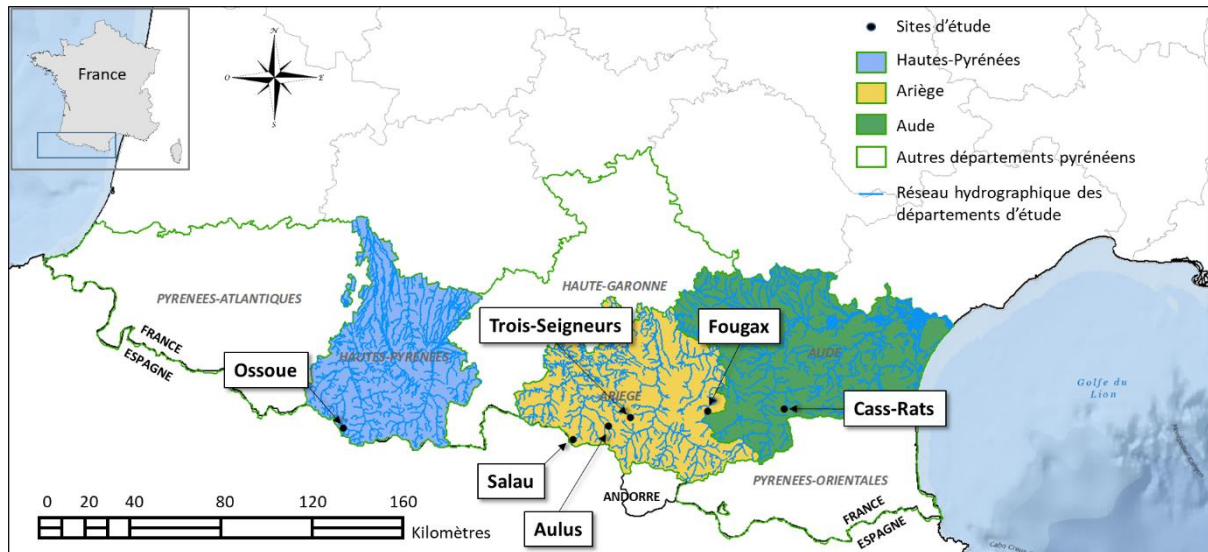


Figure II.3 : Localisation des six populations de Calotriton des Pyrénées dans les Pyrénées françaises.

Tableau II.1 : Caractéristiques des six cours d'eau étudiés. Zone hydrographique : zone amont, intermédiaire ou aval d'un bassin versant topographique.

Site	Département	Altitude moyenne (m)	Zone hydrographique	Régime d'écoulement
Ossoue	Hautes-Pyrénées	1860	Les Oulettes	Tronçon court-circuité
Trois-seigneurs	Ariège	1500	La Courbière	Naturel intermittent
Salau	Ariège	1300	Le Salat (de sa source au confluent de l'Alet)	Naturel intermittent
Aulus	Ariège	1000	Le Garbet	Naturel intermittent
Fougax	Ariège	700	L'Hers vif (du confluent de la Coumette au confluent de Saint-Nicolas)	Naturel intermittent
Cass-Rats	Aude	550	La Sals	Naturel intermittent

Les forêts et prairies naturelles herbacées et arbustives dominent les quatre zones hydrographiques ariégeoises (en moyenne, respectivement 66 % et 19 % de l'occupation du sol) ; moins de 1 % de ces zones est urbanisé (Fig. II.4). La zone hydrographique de la Sals est également très majoritairement couverte par des forêts (78 %), mais possède une lithologie (i.e. nature de la roche) particulière. Le département de l'Aude est en effet traversé au sud par le plus grand massif calcaire (i.e. karst) des Pyrénées (Plateau de Sault, 340 km²). Ce type de roche, de par sa solubilité et sa perméabilité, a une forte influence sur le régime

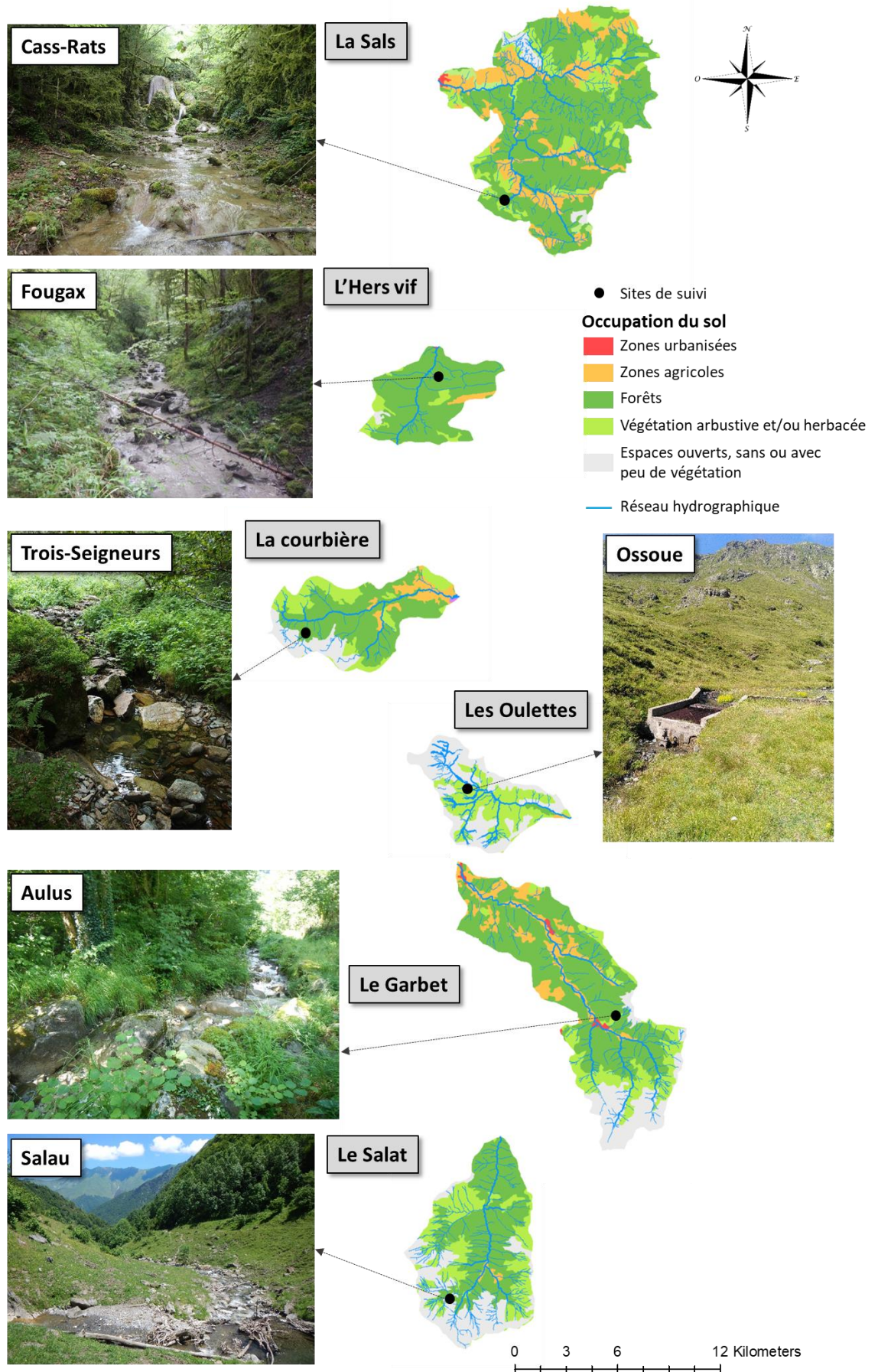
RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

hydrologique des cours d'eau (i.e. nombreuses sources karstiques, réseau souterrain très dense, connexion permanente entre le milieu de surface et le milieu souterrain) et sur la structure du paysage (i.e. puits et défilés rocheux). La zone hydrographique des Oulettes est quant à elle la plus haute des Pyrénées françaises, avec une majorité du sol couverte par des roches nues ou avec peu de végétation (77 %) ; le reste étant occupé principalement par des pelouses naturelles et des pâturages (Fig. II.4).

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

Figure II.4 :

Occupation du sol des six zones hydrographiques dans lesquelles ont été échantillonnées les populations de Calotriton des Pyrénées et illustrations des six cours d'eau – Auteur : Manon Dalibard



RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

La sélection des sites d'échantillonnage des populations de Calotriton des Pyrénées devait permettre de répondre aux objectifs liés à l'étude (1) des facteurs environnementaux locaux influençant la répartition du Calotriton des Pyrénées au sein des cours d'eau (III.2), (2) des paramètres de population en période d'activité (i.e. densités de population, taille du domaine vital de reproduction; IV.1), et (3) des déplacements individuels en période d'activité et entre les saisons (IV.2). Les populations échantillonnées se situent donc dans des cours d'eau où la présence de l'espèce était connue préalablement à ce travail de thèse, mais également où des populations de taille importante (i.e. > 20 individus sur un linéaire de 200 m) y avaient déjà été recensées (Pottier et al. 2021). Ces conditions permettaient d'assurer (1) la robustesse des analyses, et (2) que l'étude soit réalisée au cœur du niveau organisationnel attendu (i.e. la population), et non en marge (e.g. groupements d'individus issus par exemple de la dérive et ne se situant pas forcément dans un habitat préférentiel). L'accessibilité des sites était également un critère de sélection, afin de s'assurer de la faisabilité des échantillonnages en termes de coûts, sécurité des prospecteurs et efficacité. Ainsi, chaque site échantillonné se situe à moins de 30 minutes de marche d'un parking.

II.1.2 Les données d'observation du Calotriton des Pyrénées

II.1.2.1 Historique des démarches mises en œuvre pour l'observation du Calotriton des Pyrénées en France

La description de l'aire de distribution du Calotriton des Pyrénées a débuté au XIX^{ème} siècle, à l'époque de la découverte des premiers individus (voir la revue de Pottier et al., 2021 résumée ici). Pendant de nombreuses années, la présence de l'espèce n'a été recensée que dans la partie centrale des Pyrénées (Despax, 1923), principalement dans les lacs proches des stations thermales. Ce n'est que dans les années 1950 que des populations fréquentant des eaux courantes ont été découvertes (Astre, 1950 ; Clergue-Gazeau, 1968 ; Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977). Jusque dans les années 1990, le nombre annuel de nouvelles localités où le Calotriton des Pyrénées était présent était relativement faible (< 20 localités par an) et il fallut attendre les années 2000 avant d'obtenir un nombre conséquent, permettant d'améliorer la carte de répartition de l'espèce. Ce nouvel essor a été favorisé par la mise en place de réseaux herpétologiques locaux, notamment coordonnés par la Société Herpétologique de France (SHF), qui ont contribué à la réalisation des premiers guides d'identification et des premiers atlas de répartition. Cependant, l'effort fourni pour augmenter le nombre de nouvelles données n'a pas été constant le long de la chaîne pyrénéenne, avec par exemple quelques zones encore non prospectées dans le piémont ouest des Pyrénées ou encore la découverte très tardive (1987) de l'espèce dans le département de l'Aude. Cette hétérogénéité résulte d'une absence de stratégie harmonisée d'échantillonnage et d'inventaire des populations de Calotriton des Pyrénées à l'échelle nationale. Bien souvent, les inventaires de cette espèce sont en effet réalisés dans le cadre de projets financés englobant une partie (e.g. bassin hydrographique, département, parcs) de son aire de distribution, ou sont à l'initiative de structures locales ou de naturalistes bénévoles. Malgré

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

tout et bien que de nouvelles localités aient encore été découvertes récemment notamment dans l'Aude (Pottier et al., 2021), la description de l'aire de distribution actuelle du Calotriton des Pyrénées en France est aujourd'hui relativement correcte.

II.1.2.2 Données de présence

Les données de présence du Calotriton des Pyrénées utilisées dans l'étude des facteurs environnementaux déterminant sa distribution à l'échelle de son aire de répartition en France (III.1) sont une compilation des données provenant de bases de données régionales (e.g. GeoNat' Occitanie), de bases de données internes d'associations naturalistes, de bureaux d'études ou d'organismes de recherche. Comme indiqué dans le paragraphe précédent, elles sont le fruit de campagnes d'échantillonnage locales, de prospections actives dans le cadre d'inventaires ou d'observations opportunistes. La base de données compilée rassemble 1 658 données de présence avérée collectées entre 1990 et 2019, provenant d'observations en cours d'eau (environ 95 % des données), en milieu lacustre (3 %) et en milieu souterrain (2 %). Cette thèse se focalisant sur l'étude du Calotriton des Pyrénées dans les cours d'eau, les données provenant des lacs et du milieu souterrain n'ont pas été incluses dans les analyses. Par ailleurs, comme les variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution du Calotriton des Pyrénées à l'échelle des Pyrénées françaises ont été compilées à partir de sources remontant à 2012 (e.g. utilisation des terres) ou ont été simulées sur une période antérieure à 2012 (e.g. climat et hydrologie) (III.1), nous n'avons exploité que les données collectées entre 1990 et 2011. Pour les cours d'eau ayant eu plusieurs observations entre 1990 et 2019, seule la plus ancienne donnée antérieure à 2011 a été conservée, afin d'obtenir le jeu de données le plus représentatif possible de la période 1990-2011. Ce filtrage des données a permis d'obtenir un jeu de 654 présences avérées sur l'ensemble de la zone d'étude.

II.1.2.3 Données d'abondances et de capture-recapture

II.1.2.3.1 Période d'échantillonnage

Le Calotriton des Pyrénées est une espèce qualifiée de cryptique du point de vue de sa morphologie (i.e. arbore un camouflage). Il occupe des habitats pouvant être difficilement accessibles (e.g. milieu souterrain, gorges, cascades). Cette espèce est principalement active en période estivale (i.e. période de reproduction), sauf pour les zones de piémont, où la période d'activité s'étend également au printemps et à l'automne (Pottier et al. 2021). Comme la plupart des amphibiens, le Calotriton des Pyrénées est observable directement à vue au moment de son pic d'activité journalier, c'est-à-dire la nuit. Durant le jour, il est possible d'observer l'espèce au moyen d'une recherche active des caches dans lesquels les individus sont susceptibles de se trouver. Dans le cadre de cette thèse, le choix de la prospection active de jour a été fait, pour des raisons de sécurité des prospecteurs, mais aussi de logistique (voir II.1.2.3.3 Collecte des données sur le terrain). Par ailleurs, l'observation de cette espèce est dépendante de facteurs climatiques et hydrologiques. Les précipitations par exemple peuvent très rapidement faire s'élever le niveau d'un cours d'eau et sa turbidité, rendant très difficile la prospection. Certains secteurs des Pyrénées sont sous l'influence forte des précipitations

en période hivernale et printanière (e.g. les Corbières dans le département de l'Aude), conduisant à des crues très importantes, rendant les sites inaccessibles pendant plusieurs semaines voire plusieurs mois. La fonte des neiges est également une période charnière pour les cours d'eau de haute altitude, car les quantités d'eau dans les rivières sont alors très importantes. La période estivale est donc la meilleure période pour l'observation du Calotriton des Pyrénées dans la plupart des départements, que ce soit concernant son activité, mais également concernant les contraintes climatiques et hydrologiques. Pour les zones de piémont, l'observation de l'espèce est possible sur une période plus étendue, mais est également soumise aux aléas climatiques.

II.1.2.3.2 Méthodes d'échantillonnage utilisées

Deux méthodes d'échantillonnage complémentaires ont été utilisées au cours de cette thèse (Fig. II.5). La première est la technique de capture-marquage-recapture (CMR) (Amstrup et al., 2005; Seber, 2002), qui repose sur une prospection régulière, via la réalisation de plusieurs sessions de capture (Fig. II.5, 1^{er} passage de la 1^{ère} et N^{ème} session de capture). A chaque session de capture, une partie de la population est capturée, marquée et relâchée à l'endroit exact du lieu de capture. Les techniques de CMR apportent des connaissances essentielles sur la démographie, les déplacements et les caractéristiques écologiques des espèces (e.g. Cucherousset et al., 2008; Zydlewski et al., 2006; Amstrup et al., 2005). Grâce à des méthodes statistiques appropriées (e.g. modèles en population ouverte ou fermée, modèles spatiaux ou non-spatiaux), elles permettent l'estimation des tailles de population, des déplacements, des taux de survie, ou encore des taux de recrutement.

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

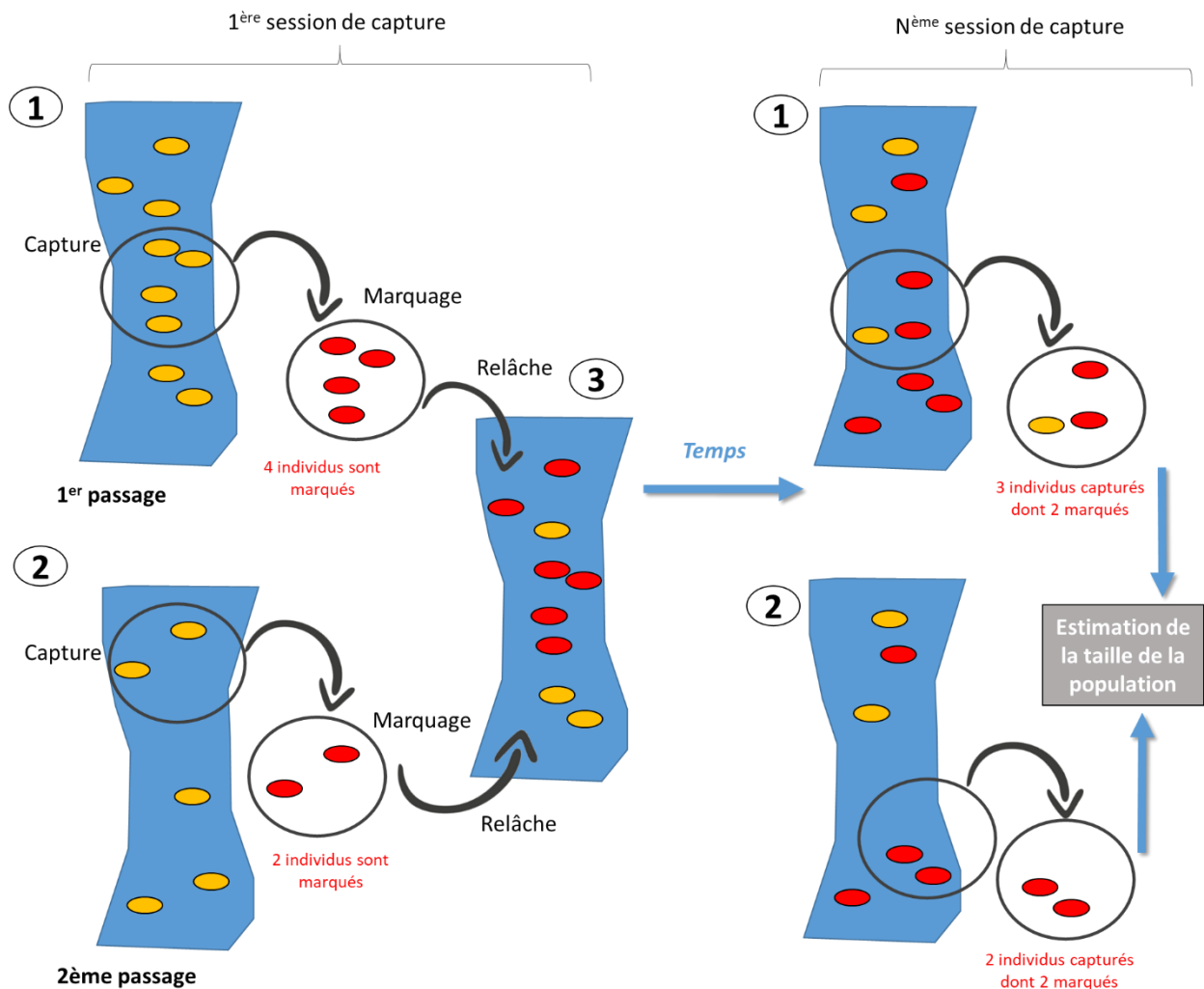


Figure II.5 : Représentation schématique des méthodes d'échantillonnage utilisées. Chaque session de capture est composée de deux passages (1) et (2) (i.e. retraits), sans remise à l'eau des individus entre chaque passage. Les individus capturés sont marqués puis relâchés (3) à la fin de la session de capture, soit des deux passages.

Afin d'obtenir un échantillon de la population qui soit le plus représentatif possible à chaque session de capture, la méthode d'échantillonnage par CMR a été couplée à une méthode de capture par retraits successifs. Cette méthode peut aussi être utilisée comme alternative au suivi CMR, quand la méthode de marquage est invasive et affecte le comportement naturel des individus, leur croissance et/ou leur survie (Heyer et al., 1994). L'échantillonnage par retraits successifs consiste à capturer et à retirer progressivement, au moyen de passages successifs (ici, deux passages ; Fig. II.5, 2^{ème} passage de la 1^{ère} et N^{ème} session de capture), les individus d'un site d'étude. Un laps de temps d'au moins une heure a été laissé entre les deux passages d'une session afin de permettre aux individus non capturés lors du premier passage d'apparaître dans le ruisseau. Elle permet d'estimer des abondances minimales en individus d'une espèce.

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

II.1.2.3.3 Collecte des données sur le terrain

Chacun des six sites étudiés est un tronçon de cours d'eau de 200 m de long, découpé en 16 sections consécutives de 12.5 m de long (Fig. II.6). Le choix de la longueur du tronçon a été déterminé durant la phase préliminaire à la sélection des sites et a été contraint par le temps disponible pour réaliser les échantillonnages. En effet, la prospection d'un linéaire de cours d'eau en recherche active par deux observateurs expérimentés a été estimée à 2 heures pour 200 m (soit 4 heures au total pour deux passages sans compter le temps nécessaire pour mesurer les individus). La longueur des sections a été définie sur la base des 50 m de distance pouvant être parcourue par un Calotriton des Pyrénées sur environ une année (Montori et al., 2008a). Nous avons réduit cette distance à 12.5 m afin de détecter des déplacements de plus faible amplitude et ainsi déterminer plus finement la taille du domaine vital de l'espèce en période de reproduction (IV.1 et IV.2). Cette échelle spatiale est par ailleurs adaptée pour l'étude du méso-habitat dans les cours d'eau telle que décrite par Parasiewicz (2007) (voir introduction générale pour la définition), basée sur des unités hydro-morphologiques caractérisées par des paramètres homogènes comme la vitesse du courant, la profondeur de l'eau, le niveau de turbulence et le type de substrat (i.e. faciès d'écoulement). Cette échelle est aussi adaptée à l'étude des déplacements qui se réalisent sur des distances allant de quelques mètres à quelques kilomètres selon l'espèce et le type de cours d'eau considéré, par exemple 10 m pour la salamandre pourpre (Lowe, 2005) et 150 m pour la truite commune (Gosselin et al., 2012) dans des cours d'eau de tête de bassin, voire plusieurs kilomètres pour des espèces de poisson holobiotiques évoluant dans des grands cours d'eau (Naskar et al., 2015 ; Wegscheider et al., 2020).

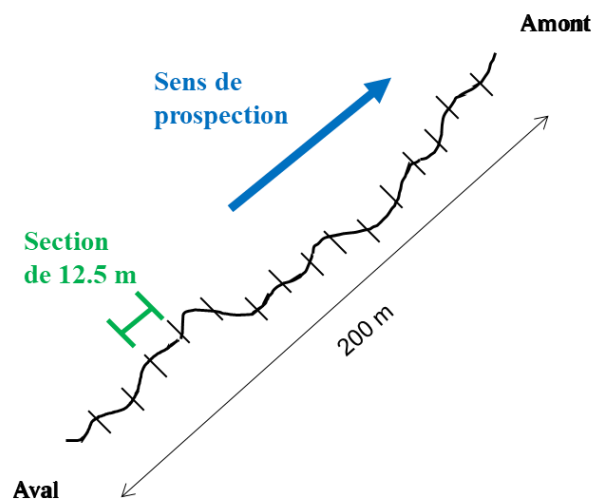


Figure II.6 : Représentation schématique d'un site d'étude. Un site est un tronçon de cours d'eau de 200 m de long, découpé en 16 sections consécutives de 12.5 m. La recherche des Calotritons des Pyrénées se fait de l'aval vers l'amont.

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

Trois sites ont été suivis du début de l'été 2018 à la fin de l'été 2020 (multiples sessions de capture) : Fougax, Salau et Cass-Rats. Les trois autres sites (Trois-Seigneurs, Aulus et Ossoue) ont été suivis uniquement l'été 2020 (une session de capture unique).

Pour chaque site, à chaque session de capture, un échantillonnage par retraits successifs comprenant deux passages à effort de prospection constant a été réalisé de l'aval vers l'amont du tronçon. Les individus ont été capturés à la main par des observateurs expérimentés en cherchant sous les rochers et les abris dans le lit du cours d'eau, en particulier dans les radiers et les vasques (Fig. II.7a). La section dans laquelle chaque individu a été capturé a été notée. Ils ont ensuite été stockés le temps de la session dans des sacs étanches remplis d'eau, déposés dans des glacières (Fig. II.7b).

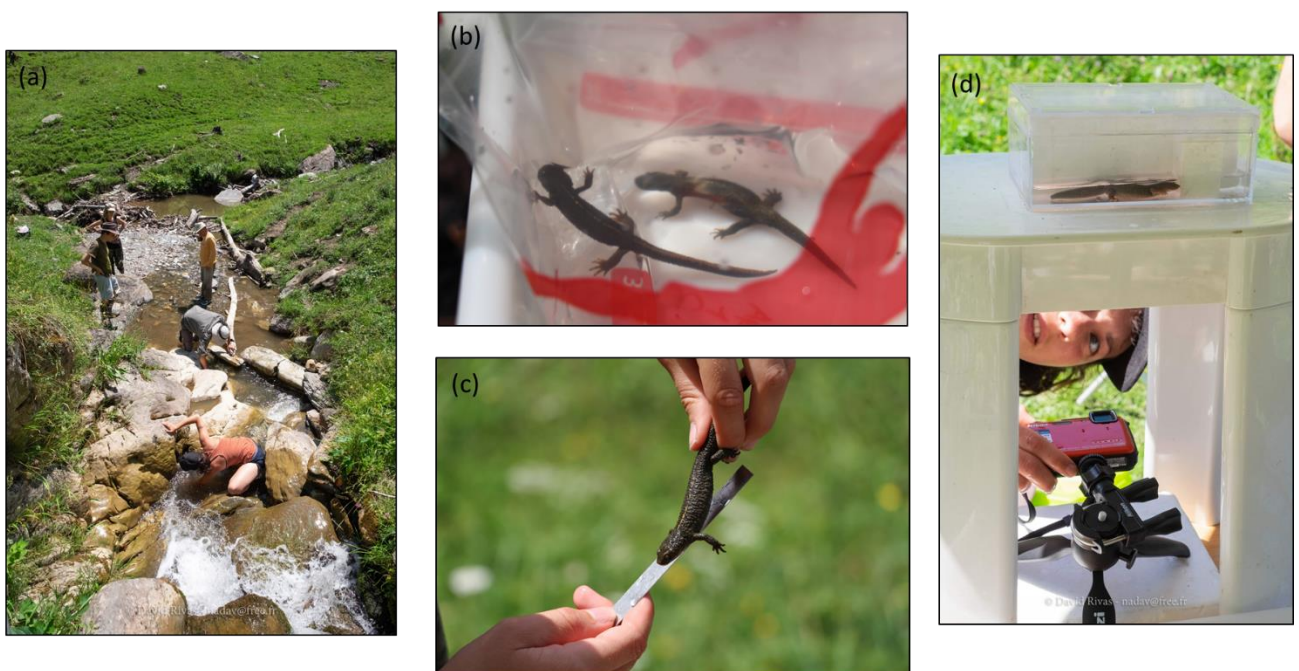


Figure II.7 : Déroulement des échantillonnages de Calotriton des Pyrénées. (a) Recherche active des individus sous les caches dans le lit du cours d'eau, (b) stockage des individus capturés dans des sacs étanches remplis d'eau, (c) mesure des individus (ici, longueur museau-cloaque), et (d) photographie du patron de coloration ventral.

Des mesures biométriques (i.e. longueur museau cloaque (LMC), poids) ont ensuite été effectuées sur chaque individu et le sexe a été déterminé (Fig. 16c). Le patron de coloration ventral a également été photographié, afin de pouvoir les identifier individuellement (voir II.2 pour la description de la méthode) (Fig. II.7d). Enfin, à la fin de chaque session, ils ont été relâchés à l'endroit exact de leur capture (i.e. section de capture).

L'ensemble des personnes ayant mené les campagnes d'échantillonnage sur toute la durée de cette thèse bénéficiaient d'une dérogation provisoire pour la capture d'espèces protégées.

II.2 Utilisation des patrons de coloration ventraux comme méthode de reconnaissance individuelle du Calotriton des Pyrénées

Résumé -

Les méthodes de CMR nécessitent le marquage individuel des animaux. Ce dernier passe souvent par des techniques invasives comme la pose de marques artificielles (e.g., PIT-tags, implants colorés) (e.g. Cucherousset et al., 2008 ; Josephson et al., 2008) ou la mutilation des animaux (e.g., orteils ou nageoires ; Phillot et al., 2007) qui peuvent affecter le comportement naturel, la croissance et la survie des animaux. Ces techniques sont critiquées du fait des questions d'éthique et de bien-être animal qu'elles soulèvent (Narayan et al., 2011). Elles sont problématiques à mettre en place notamment pour des espèces menacées et/ou rares comme les espèces endémiques ayant une aire de répartition restreinte, car elles sont souvent soumises à une réglementation stricte. Les marques artificielles ont de plus l'inconvénient d'être coûteuses à mettre en place, avec le risque supplémentaire d'être perdues ou rejetées si les conditions opératoires ne sont pas optimales. Des alternatives moins ou non-invasives existent cependant. La plus commune d'entre elles est la photo-identification. Elle se base sur la forme et les couleurs des tâches ou marques naturellement présentes sur le corps des animaux (e.g. bandes, points) ou les patrons de pigmentation qui peuvent être spécifiques à chaque individu. Cette méthode est de plus en plus utilisée dans les études de CMR du fait notamment de récentes avancées technologiques ayant permis le développement d'algorithmes de reconnaissance (Bolger et al., 2012; Matthé et al., 2008). Ils s'appliquent à un grand nombre de taxons comme les mammifères (e.g. girafes, bisons ; (Bolger et al., 2012 ; Merkle & Fortin, 2014)) ou les amphibiens (e.g. salamandre commune, sonneur à ventre jaune ; Matthé et al., 2017 ; Šukalo et al., 2013).

L'objectif de cette étude est de tester et de valider l'utilisation de la méthode de reconnaissance individuelle par les patrons de coloration ventraux chez le Calotriton des Pyrénées. Si elle est validée, cette méthode sera ensuite utilisée pour le suivi de trois populations (Fougax, Salau et Cass-Rats).

La photo-identification n'est efficace que si les motifs sont suffisamment variables entre les individus, et stables dans le temps. Cette méthode dépend également du jugement de l'observateur au moment de la comparaison des photos, qui peut être source d'importantes erreurs (Marshall & Pierce, 2012). Pour évaluer la performance de la méthode testée, 113 individus provenant de deux cours d'eau différents (Fougax et Salau) ont été marqués avec des transpondeurs intégrés passifs (PIT-tags). Ce marquage était nécessaire pour valider la reconnaissance du patron de coloration ventral par photo-identification. Nous avons utilisé le taux de faux rejets (FRR) (i.e. incapacité à identifier le même individu entre deux captures), le taux de fausses acceptations (FAR) (i.e. concordance incorrecte entre deux captures de deux

RÉCOLTE ET SÉLECTION DES DONNÉES

individus différents) et le taux de bonnes acceptations (TAR) (i.e. succès de concordance d'un même individu entre deux captures) pour évaluer les performances de la photo-identification avec le logiciel AmphIdent (Matthé et al., 2008). Ce logiciel a été choisi du fait de ses performances prometteuses, mais non encore testées rigoureusement, pour la reconnaissance individuelle du Calotriton des Pyrénées (Drechsler et al., 2015).

Les résultats indiquent un FRR moyen de 7,3 %, FAR de 5,2 % et un TAR de 92 %. Nous avons mis en évidence un effet du sexe de l'individu sur le FAR (i.e. moins bonne identification des mâles) et également sur le FRR et le TAR. Mais pour ces deux derniers métriques, l'effet du sexe est différent entre les deux sites. La différence entre sites est en effet significative uniquement pour les mâles, avec des valeurs de FRR plus élevées et de TAR plus faibles à Fougax qu'à Salau. Malgré ces différences, nos taux d'erreur sont parmi les valeurs les plus faibles trouvées dans la littérature pour la photo-identification assistée par ordinateur des amphibiens (e.g. Goedbloed et al., 2017; Matthé et al., 2017).

Nous avons par ailleurs constaté que des images de référence de mauvaise qualité pouvaient entraîner une difficulté croissante à obtenir une correspondance correcte lorsque le temps écoulé depuis la première capture augmente. Dans le cas de suivi de populations à long terme, il est par conséquent important de mettre à jour régulièrement les images de référence des individus au fur et à mesure des recaptures.

Ces résultats valident l'utilisation de la méthode de reconnaissance individuelle du Calotriton des Pyrénées par les patrons de coloration ventraux avec le logiciel AmphIdent, sous réserve que l'observateur en charge de l'identification soit suffisamment formé et entraîné. Cette méthode d'identification devrait également permettre de pouvoir mieux étudier cette espèce notamment lors de suivi de long terme, sans avoir à déployer des moyens coûteux, complexes et invasifs à mettre en œuvre.

Une estimation des biais potentiels générés par la photo-identification dans l'estimation de densités de population a été réalisée à la suite de la validation de la méthode. Elle est présentée en annexe du chapitre IV.1 de cette thèse.

Article 2

Can ventral pattern be used for individual recognition of the vulnerable Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*)?

Manon DALIBARD^a, Laëtitia BUISSON^a, Olivier CALVEZ^b, Morgan NGUYEN-HONG^a, Audrey TROCHET^{b,c} & Pascal LAFFAILLE^a

^aLaboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement ECOLAB, Université de Toulouse, CNRS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

^bStation d'Ecologie Théorique et Expérimentale, UMR 5321, 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France

^c(Present adress) Société Herpétologique de France, Muséum National d'Histoire Naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Publié dans The Herpetological Journal



Published by the British Herpetological Society

Can ventral pattern be used for individual recognition of the vulnerable Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*)?

Manon Dalibard¹, Laëticia Buisson¹, Olivier Calvez², Morgan Nguyen-Hong¹, Audrey Trochet^{2,3} & Pascal Laffaille¹

¹Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, Université de Toulouse, CNRS, Toulouse INP, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

²Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale, UMR 5321, 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France

³(Present adress) Société Herpétologique de France, Muséum National d'Histoire Naturelle, CP41, 57 rue Cuvier, 75005 Paris

Individual recognition of animal species is a prerequisite for capture-mark-recapture (CMR) studies. For amphibians, photo-identification of body pattern is a non-invasive and less expensive alternative than classical marking methods (e.g. passive integrated transponder). However, photo-identification is effective only if the patterns are (i) sufficiently variable between individuals, and (ii) stable over time. This method also depends on the observer's judgment. In the present study, we assessed the effectiveness of an automatic algorithm (AmphIdent) to recognise ventral colour patterns of the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*), endemic to the Pyrenees Mountains of France. To assess the performance of the tested method, 113 individuals from two different streams were marked with passive integrated transponders (PIT-tags). We used false rejection rate (FRR), false acceptance rate (FAR) and true acceptance rate (TAR) as metrics to evaluate performances of photo-identification. Mean FRR was 7.3 %, FAR was 5.2 %, and TAR was 92 % across both streams, both sexes and all the observers. FAR was significantly different between sexes, while FRR and TAR were significantly influenced by the interaction between the sex and the stream. Despite these differences, our error rates are among the lowest values found in the literature for both amphibian and non-amphibian computer-assisted photo-identification. We found that poor-quality reference pictures could lead to an increasing difficulty to achieve a correct match when time since first capture rose. Consequently, individual photo-identification using AmphIdent software is a reliable tool to aid in the monitoring the Pyrenean brook newts, provided that pictures are taken with care, reference images are regularly updated and observers are properly trained to use the software and interpret images.

Keywords: AmphIdent, natural marking, computer recognition, amphibian monitoring, pattern changes

INTRODUCTION

Capture-mark-recapture (CMR) studies provide important knowledge about demography, life cycles, movements and ecological characteristics of species (Nichols, 1992; Wilson et al., 1999; Honeycutt et al., 2019). Such information is crucial to implement the most appropriate and effective conservation strategies for species or populations (Govindarajulu et al., 2005; Lyet et al., 2008). Capture-mark-recapture studies with amphibians often use invasive techniques to individually mark animals, such as passive integrated transponder (PIT) tagging (Zydlowski et al., 2006; Cucherousset et al., 2008), coloured elastomer subcutaneous marking (Simon, 2007; Josephson et al., 2008) or the archaic method of toe-clipping (Phillott et al., 2007). However, these methods may be of concern due to potential welfare and ethical issues (Narayan et al., 2011). Furthermore, some tags may be lost from animals if the operational mode is not optimal (e.g. anaesthesia and post-operating surveillance) and can affect survival (Reeves & Buckmeier, 2009), growth (Davis & Ovsaka, 2001; Mazel et al., 2013),

and movements (Schmidt & Schwarzkopf, 2010).

A non-invasive alternative to traditional marking techniques is photo-identification. This method relies on natural marking (e.g. spots, stripes, scales or scars) present on animal's body which are compared to an image databank of known individuals. This method is increasingly used in CMR studies to provide reliable demographic data on wildlife populations (Mizroch et al., 2004; Cheney et al., 2014). Identification "by eye" is feasible with a small set of pictures (Silver et al., 2004; Langtimm, 2004). For larger datasets, recent technical advances have enabled the development of photo-matching algorithms of two types: (i) feature-based (detection of distinctive features within the pattern), and (ii) pixel-based (comparison of pixel values between two images) photo-matching algorithms. Photo-matching identification has been used for several taxonomic groups such as mammals (Bolger et al., 2012), reptiles (Sacchi et al., 2010;), chondrichthyans (Dureuil et al., 2015), osteichthyans (Chaves et al., 2016), insects (Caci et al., 2013; Romiti et al., 2017; Díaz-Calafat et al., 2018) and amphibians (Šukalo et al., 2013; Drechsler et al.,

Correspondence: Manon Dalibard (manon.dalibard@toulouse-inp.fr)

2015; Morrison et al., 2016). In addition to being less invasive for animals, photo-identification method has the advantage of being cheaper and less demanding in materials than traditional marking methods. Its main drawback is the time required to handle animals and to analyse pictures.

Photo-matching identification requires that body patterns are sufficiently variable between individuals and stable enough over time, at least over the study period (Dodd, 2010). These two assumptions are crucial to avoid misidentifications and consequently incorrect estimates of the population parameters (Renet et al., 2019). Moreover, identifying animals through their natural body markings involves a higher risk of subjective assignment than more invasive methods (e.g. reading a PIT tag code). Although the photo-matching software compares a picture with all patterns present in a database to sort them by similarity order, the final diagnostic decision about whether this is a new capture or a recapture indeed comes down to the observer's judgement. Marshall & Pierce (2012) suggested that observer subjectivity is a substantial source of errors in photo-matching studies, while Cruickshank & Schmidt (2017) emphasised a learning effect of the observers in matching identification. However, deviations induced by an observer are seldom considered in studies using computer-aided matching software (Bolger et al., 2012; Cruickshank & Schmidt, 2017).

Most amphibians exhibit natural body marks (e.g. coloured and contrasted patterns, spots) and photo-identification has been successfully applied to several species (e.g. the Jollyville Plateau Salamander *Eurycea tonkawae*, the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii*, the marbled salamander *Ambystoma opacum*) (Gamble et al., 2008; Ribeiro & Rebelo, 2011; Bendik et al., 2013). Drechsler et al. (2015) proposed two new promising amphibian candidates to test the effectiveness of photo-matching identification including the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*). This amphibian is endemic to the Pyrenean mountain range (France, Spain and Andorra) and lives in cold and well oxygenated freshwaters (Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977; Serra-Cobo, 1989; Arrayago et al., 2005; Montori, et al., 2008; Amat et al., 2011). It is listed in the Appendix IV of the European Council Directive on the Conservation of natural habitats and of wild fauna and flora (Habitats Directive 92/43/CEE, May 21st 1992), in the appendix II of the Berne Convention (JORF of August 28th 1990 and August 20th 1996), and in the national Red List of amphibians of metropolitan France as vulnerable species (IUCN France, 2015). Its conservation suffers from a marked lack of knowledge about its biology and ecology, as well as the factors that influence it directly or indirectly (Dalibard et al., 2020). Population status and trends across its distributional range in the Pyrenees are also poorly known as CMR studies are difficult to implement due to the absence of non-invasive tools to identify individuals. Yet, adults display contrasted black and yellow-orange ventral patterns that could potentially make them good candidates for individual photo-identification (Fig. 1).

In this study, we tested and measured the accuracy of

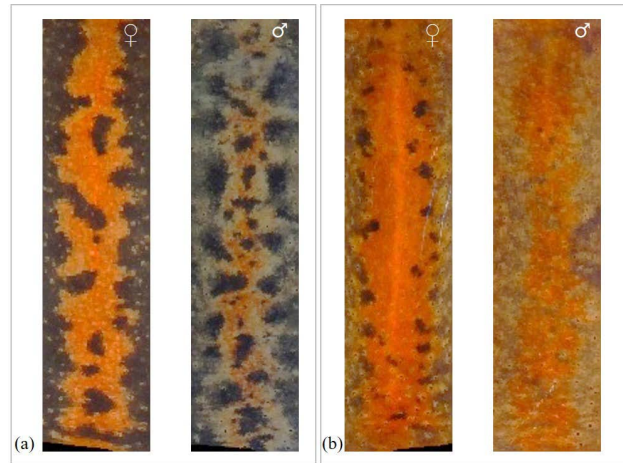


Figure 1. Examples of the ventral patterns of adult female (♀) and male (♂) Pyrenean brook newts, sampled in two streams monitored for the present study: (a) Salau and (b) Fougax (France). The part of the ventral pattern analysed by AmphIdent starts from above the anterior legs and ends at the cloaca.

computer-aided photo-identification for two populations of the Pyrenean brook newt. Specifically, our objectives were: (i) to implement the AmphIdent software for the individual identification of adults of the Pyrenean brook newt, a software specifically targeted to amphibians, (ii) to assess the performance of this software for the Pyrenean brook newt by comparing the results obtained with this method to the monitoring of PIT-tagged individuals and (iii) to measure the ability of AmphIdent to recognise individuals over time.

MATERIAL AND METHODS

Field data collection and individual marking

Two populations of Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) were sampled during Summer 2018 in two streams located in Ariège county in France (thereafter named Fougax and Salau). Summer is the period when the species is the most active, which maximises the chance of capturing many individuals (Nicol, 1990). The first sampling was carried out on 4 June 2018 for Fougax (elevation: 700 m) and on 26 June 2018 for Salau (elevation: 1,250 m), in order to mark individuals with electronic PIT-tags. This invasive marking was necessary to validate the pattern recognition by computer-assisted photo-identification. Search for Pyrenean brook newt was conducted by experienced observers from downstream to upstream by looking under rocks and shelters within river-bed, especially riffles and pools, along a 200 m transect within each stream. A total of 59 and 54 adult Pyrenean brook newts were caught in Fougax and Salau, respectively. They were then transported and housed to the Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale (SETE, Moulis, France; coordinates: 42°57'29.82"N, 1°05'11.27"E) located about 1 hour drive from both streams. Individuals were kept in captivity for a 48 hour period in 80 x 40 x 35 cm aquariums (maximum 20 animals per aquarium, males and females



Figure 2. Photography set up for ventral pattern recognition of the Pyrenean brook newt, located close to the river bank (a and b). Individuals are placed in the glass box placed on a drilled support, between the barrier and the side of the glass box, and covered by a white background (c and d). They are photographed from below with a tripod-mounted camera placed at a standardized distance of 30 cm below the glass box.

were separated). To reflect wild conditions and minimise stress, we kept aquariums at 15 °C and added artificial shelters. After this acclimation period, each animal was placed ventral surface down in a 20 x 10 x 5 cm glass box (with a thin layer of water) to be photographed (Fig. 2). In addition to reduce animal stress, the layer of water minimises water droplets under the animal, which could distort the pattern via a magnifying glass effect. A polystyrene barrier was placed inside the glass box to keep the animal straight. Once the animal was still and straight (from a few seconds to 1-2 min depending on the animal), four pictures of the ventral pattern were taken from below at a standardised distance of 30 cm. Pictures were taken with a camera Nikon Coolpix AW110 © stabilised on a tripod. The camera's flash was always used. Each animal was then anaesthetised by placing a spot of EMLA ointment (5 % Lidocaine 2.5 % and Prilocaine 2.5 %; Astra-Zeneca GmbH Laboratories, Germany, EMLA) in a cutaneous squared surface of 1 x 1 cm, on the left side. Once the animal was considered surgically anaesthetised (i.e. loss of 'withdrawal reflex' and 'righting reflex', Mitchell, 2009), an electronic PIT-tag (Biolog Tiny 10268 – R02-0717 –, tag size: 1.4 x 8 mm, needle size: 1.75 mm; from BIOLOG-ID, FR) was inserted subcutaneously on its left side, between the front and hind legs. Anaesthesia and recovery duration were noted for each animal. Permission for animal marking was issued by DREAL Occitanie (Prefectoral decree n°2017-s-02 from 30 March 2017 to 30 October 2020). Both anaesthesia and PIT-tag marking were conducted during 2 days by a qualified person (user establishment

agreement n° B09583; nominative authorisation n° A09-1) in compliance with ethical standards. Once the animal was awake, it was kept in captivity for 3 or 4 days, depending on the day of marking, to ensure the PIT-tag was not lost and that no post-operative complications occurred. Newts were fed with Tubifex worms ad libitum before and after the anaesthesia and marking. Finally, all captured and marked Pyrenean brook newts were released 7 days after being captured, on 11 June 2018 for Fougax and on 2 July 2018 for Salau, in the 200 m transect where they were captured.

Recapture of PIT-tagged Pyrenean brook newts

The next step was to sample the same two 200 meter-long transects throughout the summers of 2018 and 2019 in order to recapture PIT-tag marked individuals. Between June and September 2018, we searched for individuals on seven occasions in Fougax (on 21 June, 6 July, 19 July, 2 August, 22 August, 4 September and 28 September) and five occasions in Salau (on 11 July, 26 July, 8 August, 28 August and 11 September), between 0930 and 1400 with a consistent sampling effort (i.e. two samplers for two hours surveying the 200 meter-long transect). Between June and September 2019, we searched for individuals on four occasions in Fougax (on 4 June, 4 July, 2 August and 13 September) and three occasions in Salau (22 July, 8 August and 12 September). Fewer sampling occasions were carried out in Salau than in Fougax, as Salau is inaccessible before July due to a risk of late snowfall episodes. Two samplings of two hours were conducted per occasion, distant in time of at

least one-hour, without animal release between them. Individuals captured were placed in plastic freezer bags. Each animal was photographed four times in the field, using the same material and procedure as in laboratory. To control for varying amount of sunlight when taking pictures, we placed a white background on the top of the glass box (Fig. 2) and we used a sunshade to cover the entire photographing set up in open area (i.e. in Salau). We then scanned each individual for detecting the presence of a PIT-tag and we determined its sex. With two experienced observers to perform these tasks, less than two minutes per individual were required. After manipulation, each individual was replaced in its plastic freezer bag, and stocked in a cool box containing water. Pictures and measures were performed outside the stream, at a standing place on the riverbank quickly accessible from everywhere along the 200 meter-long stream transect (Fig. 2). At the end of the two sampling occasions, all the individuals were released back at the exact location where they were caught. For each sampling occasion, including the initial laboratory marking, a single picture of each individual (the straightest and with the least camera glare) was selected to represent the animal in the database.

Although the two streams studied seem to be uninfected by emerging diseases such as the chytridiomycosis caused by *Batrachochytrium dendrobatidis* and *Batrachochytrium salamandrivorens* or the ranaviruses (Miaud, 2013; Martinez Silvestre et al., 2018; pers. comm.), we minimised as much as possible the risk of disease transmission. All the material used for sampling were disinfected between the sampling occasions by spraying a solution of VIRKON disinfectant (Virkon S powder, concentration: 1 %, time of action: 30 minutes). New freezer plastic bags where captured individuals were stocked during sampling were also used.

Photo-identification with AmphIdent

AmphIdent is an automatic photo-matching software using cross-correlation comparisons and straightening transformation of pictures (Matthé et al., 2008). The first step is to define and extract the pattern zone from the original picture. As the resolution across pictures was the same due to the standardised distance between the glass box containing the animal and the camera, pictures did not need to be resized before the extraction. Thus, less than one minute per picture was required to perform the extraction step. This step consists in adjusting the automatically generated body contour points (i.e. from the location of the anterior legs to the cloaca) into a common rectangular reference space. Second, the algorithm compares the full extracted pattern with all existing images in the reference database. As no spot pattern is exactly the same, even between pictures of the same individual, the algorithm uses transformation on each pixel's position to transform one pattern into the other. Pairwise comparisons between the extracted pattern and all the patterns in the reference database provide similarity scores, which correspond to the number of matching pixels between the two images. Finally, the observer compares "by eye" the 20 best

images proposed by AmphIdent, which are sorted according to their similarity score, to either (i) choose the matching image (i.e. recapture), or (ii) decide that there is no match in the reference database (i.e. new individual).

Assessment of AmphIdent performances

Reference image databases and test datasets

Given the dispersal ability of Pyrenean brook newt (in the range of several hundred meters; Montori et al., 2008) and the straight-line distance between the two streams (60 km), we assumed that recaptures were impossible between streams, and thus created one separate reference image database for each stream. Reference image databases (and then test datasets) were separated for males and females given that sex identification is easy in situ and reliable in the Pyrenean brook newt. This categorisation enabled us to limit the number of images in the reference database and thus the computing time. The Fougax reference database includes 59 pictures (22 females, 37 males), and the Salau reference database 54 pictures (22 females, 32 males), which correspond to the pictures taken before PIT-tagging (i.e. one for each marked animal). These four databases are the reference for the photo-matching performance analysis (see Figure 1 for examples of reference pictures).

To assess performances of photo-identification software, rates of false rejection (FRR), false acceptance (FAR) and true acceptance (TAR) are traditionally calculated. False rejection rate is the failure to identify the same individual between two captures whereas false acceptance rate is the incorrect matching between two captures of two different individuals. True acceptance rate is the success of matching the same individual between two captures. To compute these rates, a test dataset was built for each stream and each sex including all the pictures of the PIT-tagged recaptured newts taken during the sampling occasions of summer 2018 (Table 1). The pictures of PIT-tagged recaptured newts give the opportunity to evaluate false rejection errors (i.e. FRR), and the proportion of PIT-tagged recaptured newts which have been correctly matched with AmphIdent (i.e. TAR). A random selection of pictures of Pyrenean brook newts captured during sampling occasions, but not marked with PIT-tags in laboratory, named "unknown", was added to the test dataset (Table 1). The "unknown" animals are

Table 1. Number of pictures selected for the four test datasets used for the assessment of AmphIdent performances, two for each sex (males and females) into each stream (Salau and Fougax). For each sex into each stream, PIT-Tagged corresponds to the number of pictures of recaptured newts (i.e. individuals with PIT-tag) and 'Unknown' is the number of pictures of individuals without PIT-Tag.

Stream	Salau		Fougax	
	Males	Females	Males	Females
PIT-Tagged	19	11	46	23
'Unknown'	6	3	13	9
Total	25	14	59	32

not present in the reference images database and give the opportunity to assess false acceptance errors (i.e. FAR). The number of pictures of “unknown” individuals depended on the number of pictures of PIT-tagged recaptures in the dataset (about 25 % according to Drechsler et al., 2015). The Fougax test dataset included 91 pictures, while the Salau test dataset contained 39 pictures (Table 1).

We differentiated FAR into FAR1 and FAR2, which correspond respectively to (i) the rate of false matching between an animal tested and an “unknown” animal (i.e. there is no match in the reference images database but the observer has assigned one among the “unknown” individuals), and (ii) the rate of false matching between an animal tested and a PIT-tagged animal (i.e. a match exists in the reference images database but the observer has not assigned the good one).

During summer 2018, a total of 41 adult Pyrenean brook newts marked with PIT-tags were recaptured at least once in Fougax and 21 in Salau, representing about 70 and 39 % of marked individuals in each stream, respectively. Among the PIT-tagged recaptured animals, 54 and 67 % were recaptured only once in Fougax and Salau, respectively.

Photo-identification exercise by multiple observers

We asked 10 volunteer observers to implement the photo-identification process using AmphIdent. Observers were scientists and students in zoology, but all inexperienced with photo-identification software. Nine observers were trained in AmphIdent during a course of two hours, where they could perform tests with the software. As the tenth volunteer could not attend the course, he was given an accelerated course before implementing the photo-identification test.

Each observer was asked to compare all the pictures of the four test datasets one-by-one to the corresponding reference images database. To improve matching-recognition, they had to look for a correct match within the top 20 highest-ranking candidate matches. For each picture tested, the observer had to record the unique code and rank (from one to 20) of the image from the reference database matching the best according to them. If the observer found no image from the reference database matching the tested picture, he/she had to record it as well. Time was not limited but the observers were recommended not to spend more than 5 minutes per picture tested. Five minutes is the maximum time we estimated to compare the 20 candidates to the tested picture, even for complex patterns. Thus, recognition effort was standardised, providing against potential bias between observers. The observers were not informed about the “tag” and “unknown” pictures in order to enable identification errors (i.e. FAR and FRR).

Computation of performances metrics

Once all the observers had performed the photo-identification exercise, FRR, FAR (i.e. sum of FAR1 + FAR2) and TAR were computed to assess the performances of AmphIdent. FRR was the number of false rejections (i.e. not recognising a PIT-Tagged individual while it is present

in the test dataset) divided by the number of “PIT-Tagged” pictures in the test dataset. FAR1 was the number of type 1 false acceptances (i.e. assigning a wrong but not PIT-Tagged individual from the test dataset) divided by the number of “unknown” pictures in the test dataset. FAR2 was the number of type 2 false acceptances (i.e. assigning a wrong but PIT-Tagged individual from the test dataset) divided by the number of “PIT-Tagged” pictures in the test dataset. TAR was calculated as the number of true matches (i.e. assigning the correct PIT-Tagged individual from the test dataset) divided by the number of “PIT-Tagged” pictures in the test dataset. These rates (%) were calculated separately for each sex within each stream and for each observer.

The computation of performance metrics was repeated 20 times, each time with a different top k highest-ranking, with k ranging from 1 to 20. For k ranging from 1 to 20, the rank of the best matching picture identified by the observer when examining the top 20 highest-ranking was compared to k. If the rank was greater than k, the criteria “no match” (i.e. false rejection) was assigned to the picture tested. Else, the rank was recorded. For instance, if the observer found a correct match ranked at the 18th position within the top 20 highest-ranking candidates for one picture tested, “no match” was recorded for k ranging from one to 17.

Statistical analyses

To assess the potential effect of the sex and the stream on performance metric values while controlling for the observer effect, we used a linear mixed-effect model (LMM) with the lmer function of the lme4 package of the R software (R Core Team 2018) (Bates et al., 2015). In the model fitted, the response variable was one of the three performance metrics (i.e. FRR, FAR, TAR) while the explanatory variables were the stream and the sex included as fixed effects. The observer was included as a random effect. We tested for the effect of the two explanatory variables and their interaction, using restricted maximum likelihood (REML) estimation method (Bolker et al., 2009). A significance threshold of 0.05 was chosen for all conclusions derived from statistical tests.

Assessment of AmphIdent performance over time Study design

We tested the ability of AmphIdent to recognise potential changes in ventral patterns over time in the same two streams as above during a two-year period (from June to September in 2018 and 2019). The pictures of the individual marked with PIT-tag in June 2018 recaptured at least once in summer 2018 and/or in summer 2019 (156 pictures: 113 pictures for Fougax and 43 pictures for Salau), were gathered in a new dataset (hereafter named “time dataset”). A total of 71 unique PIT-Tagged individuals (45 from Fougax and 26 from Salau) was recaptured at least once over the two-year period: 39 % were recaptured once, 28 % were recaptured twice, 17 % were recaptured three times and 15 % were recaptured between four and seven times. We tested the ability of AmphIdent at recognising the PIT-Tagged recaptures of

the time dataset (i.e. recaptures recent or distant from the date of the artificial marking) given that all these PIT-Tagged recaptures correspond to individuals present in the reference image database. If (i) the ventral pattern is sufficiently stable over time, and (ii) AmphIdent and the observer performs well, all the 156 pictures should have a match in the reference database.

The comparison between the pictures of the time dataset and the respective reference image database was done by a single observer, who was the one who had the lowest error rates during the previous described photo-identification exercise. To avoid a potential observer bias, the observer was informed that all pictures of the time dataset had a match in the reference databases.

For each of the 156 pictures of the time dataset, the observer assigned the “1” value if the picture of the animal matched with one of the top 20 ranked images in the reference database (i.e. true acceptance). They also recorded the rank of the matching image. Else the “0” value was assigned (i.e. false rejection).

Statistical analyses

We used a generalised linear mixed model (GLMM) to relate the binary variable (1) true acceptance, (0) false rejection, to the interaction between the time since artificial marking (i.e. with PIT-tags) and the stream, and the interaction between time since artificial marking and the sex of the individual. We controlled for non-independence between several PIT-tagged recaptures of a single individual by including the individual as a random effect in the model. The glmer function of the lme4 library of R was used.

We also tested whether the rank at which PIT-Tagged recaptured individuals were photo-identified (among the top 20 images) increased over time. For this analysis, we kept only the PIT-Tagged recaptured animals for which the image matching was found within the top 20 of the reference database (i.e., “1” value in the previous analysis, 144 pictures). We used a LMM to test the effect of the interaction between the time since artificial marking and the stream, and the interaction between the time since artificial marking and the sex of the individual, on the rank assigned to each picture. As previously, individual was included as random effect to account for several recaptures of a single individual.

RESULTS

Assessment of AmphIdent performances

The proportion of PIT-tagged recaptured newts which have been correctly identified (TAR) with AmphIdent, both sexes combined, was always better when analysing the first 20 images proposed by the software (top 20) than when analysing a lower number of images, with no plateau reached, for both Fougax (nindividuals = 69; nobscribers = 10; mean ± SD TAR = 0.89 ± 0.11) and Salau (nindividuals = 30; nobscribers = 10, mean (±SD) TAR = 0.95 ± 0.05) (Fig. 3). Consequently, only the metrics results obtained using the top 20 will be shown hereafter. On average among all the observers, streams and sexes (n = 40), false rejection rate (FRR) was 7.3 ± 8.4 % (ranging

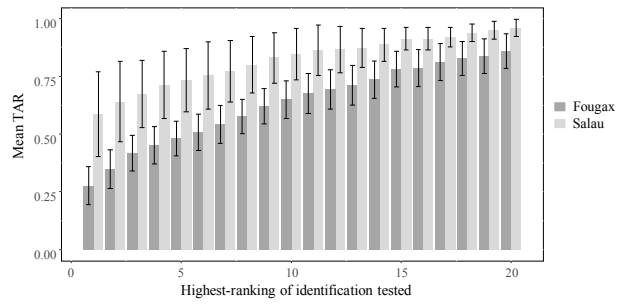


Figure 3. Relationship between the highest-ranking of identification tested and the mean proportion of correct identification (TAR) among all the observers (n=10) for Fougax (dark grey; 69 pictures) and Salau (light grey; 30 pictures). Black bars show the standard deviation of TAR across pictures and observers.

from 0 to 30 %), false acceptance rate (FAR) was 5.2 ± 7.1 % (ranging from 0 to 22 %; mean FAR1 = 4 %; mean FAR2 = 0.8 %), and true acceptance rate (TAR) was 92 ± 9.2 % (ranging from 65 to 100 %).

The interaction between the sex and the stream (Table 2) significantly influenced FRR and TAR. False rejection rate was significantly smaller for females than males in Fougax but there was no difference between sexes in Salau (Table 2). True acceptance rate was significantly higher for females than males in Fougax but there was no difference between sexes in Salau again (Table 2). False rejection rates and true acceptance rates were also significantly different between streams but for males only, with higher FRR and lower TAR values in Fougax than in Salau (Table 2). False acceptance rate varied significantly between sexes, being smaller for females than males when both streams were combined but was similar for the two streams (Table 2).

Table 2. Results of the linear mixed-effect model relating performance metrics to the sex (F: females, M: males) and stream (FOU: Fougax, SAL: Salau): differences of least squares means (means of terms, estimate) with p-values (* p < 0.10, ** p < 0.05, *** p < 0.01) and standard error (SE), for the FRR, the TAR and the FAR. For each difference term, the estimate is computed from the value of the first part of the difference term. For example, an estimate of 0.031 in the difference term “Sex(F):Stream(SAL) - Sex(M):Stream(SAL)” for the FRR, means that females from Salau has a FRR higher of 0.031 than males from Salau.

Difference Term	FRR	TAR	FAR
	Estimate ± SE	Estimate ± SE	Estimate ± SE
Sex(F) - Sex(M)	-	-	-0.047 ± 0.02*
Stream(FOU) - Stream(SAL)	-	-	0.036 ± 0.02
Sex(F):Stream(FOU) - Sex(M):Stream(FOU)	-0.148 ± 0.02***	0.154 ± 0.02***	-
Sex(F):Stream(SAL) - Sex(M):Stream(SAL)	0.031 ± 0.02	-0.031 ± 0.02	-
Sex(F):Stream(FOU) - Sex(F):Stream(SAL)	-0.038 ± 0.02	0.025 ± 0.02	-
Sex(M):Stream(FOU) - Sex(M):Stream(SAL)	0.141 ± 0.02***	-0.16 ± 0.02***	-

Table 3. Contingency table showing the number of pictures of PIT-tagged recapture from the time dataset for which the match was found in the reference images database (1) or not (0) for both streams and sexes (F : female; M : male).

Stream	Match	Fougax		Salau	
		F	M	F	M
Sex	0	0	7	2	4
	1	38	68	17	20
	Total	38	75	19	24

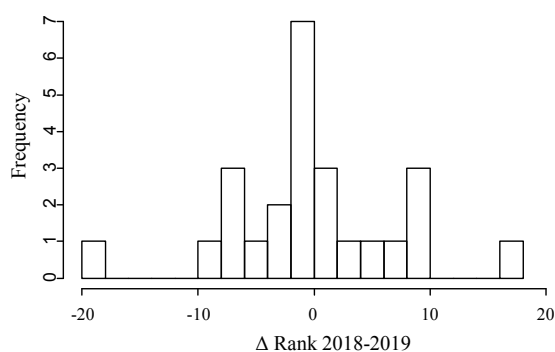


Figure 4. Histogram showing the distribution of the differences between the rank (i.e. position of the identified individual in the top 20 highest-ranking candidate matches) obtained in 2018 and 2019, for individuals recaptured both in 2018 and 2019 (most distant recaptures), all streams and sexes combined. A negative difference in rank indicates that the rank of matching in 2018 was lower than the rank of matching in 2019 for a single animal.

AmphIdent performance over time

For 12 of the 71 Pyrenean brook newts marked with PIT-tags that were recaptured at least once during summer 2018 or summer 2019, one ($n = 11$) or two ($n = 1$) pictures of PIT-Tagged recapture were not matched with the images of the reference databases, corresponding to only 13 pictures of the entire time dataset ($n = 156$; Table 3). However, the GLMM indicated that the time since artificial marking ($p = 0.013$) and the stream ($p = 0.041$), significantly influenced the probability of matching with the reference images databases. A negative relationship was found between the time since artificial marking and the probability of matching (slope estimate = -0.004 , SE = 0.002 , z value = -2.133). The probability of matching was found to be smaller for Pyrenean brook newts recaptured in Salau (estimate = 3.060 , SE = 1.225 , z value = 2.496) than in Fougax (estimate = 4.180 , SE = 1.297 , z value = 3.222).

We did not find any evidence that the time since artificial marking has significantly affected the rank at which individuals were photo-identified ($p = 0.309$). However, the mean rank obtained for Salau (estimate = 3.606 , SE = 1.088 , t value = 3.313) was significantly lower ($p = 0.036$) than for Fougax (estimate = 6.328 , SE = 0.705 , t value = 8.974).

When focusing only on PIT-tagged individuals recaptured both in 2018 and 2019, and comparing the

position (i.e. rank) of a re-identified individual in the top 20 highest-ranking candidate matches between the earliest recapture of 2018 and the latest recapture in 2019, the difference between the positions obtained was not significant (Wilcoxon signed-rank test: $p = 0.876$; Fig. 4).

DISCUSSION

Photo-identification is an efficient tool in capture-mark-recapture studies and is relevant for many species (Drechsler et al., 2015; Chaves et al., 2016) including protected species with conservation issues (Rowat et al., 2009; Bendik et al., 2013). At present, many automatic software programs are available to assist in wildlife pattern recognition (e.g. APHIS, AmphIdent, I3S, Wild-ID; Moya et al., 2015; Matthé et al., 2008; Bay et al., 2008; Bolger et al., 2012). However, as the platforms use different algorithms, their accuracy can be unequal for a given species (Morrison et al., 2016; Matthé et al., 2017; Renet et al., 2019). Assessing the performance of a photo-identification software for a particular species is thus essential to ensure the quality of a CMR dataset. This study evaluated the performance of AmphIdent software for the individual recognition of adult Pyrenean brook newts. Our results show that AmphIdent provides on average low error rates (false rejection rate = 7.3% , false acceptance rate = 5.2%), and a relatively high recognition rate (true acceptance rate = 92%). These rates are consistent with other studies applying AmphIdent to photo-identify amphibians. For example, Drechsler et al. (2015) reported an FRR of 2% for the great crested newt *Triturus cristatus*, and Matthé et al. (2017) found that FRR ranged from 0% to 10.4% for four species of amphibian. Finally, Goedbloed et al. (2017) found that FRR for the near Eastern fire salamander (*Salamanca infraimaculata*) ranged from 0% with a standardised pictures dataset (i.e. using a standardised photographic procedure, with a consistent distance between the camera and the animal) to 35% with a non-standardised dataset.

Many studies stress that rising the quality of the pictures can significantly reduce the FRR. For example, Bendik et al. (2013), using another photo-identification software (i.e. Wild-ID), reported a FRR of 15% for poor-quality pictures and thus concluded that automated photo-identification was not efficient for the Jollyville Plateau salamanders. Using another camera type, they improved the quality of the pictures and decreased greatly the FRR (0.7%). In the same vein, Morrison et al. (2016) found differences in FRR between two photo-identification software programs (i.e. Wild-ID and Hotspotter) for the Wyoming toad (*Anaxyrus baxteri*), with an FRR of 47% and 64% , respectively. They also highlighted that the FRR was improved with higher quality cameras with faster automatic focusing speed. For the photo-identification of the Pyrenean brook newt, we acknowledge that improving the quality of the pictures is an objective readily reachable that would likely reduce error rates (e.g. using portable photography studio to better reduce the variations of ambient

light). In addition, for FRR equalling about 10 %, it is recommended to compare the focal picture to a larger number of pictures (e.g. increased number of pictures to compare to 20, as we did), in order to make sure that the majority of the recaptures can be identified (Chaves et al., 2016; Cruickshank & Schmidt, 2017). Except that comparing more pictures would increase the time needed to analyse the pictures, this recommendation seems also relevant and easy to follow.

Unlike FRR, very few studies using AmphIdent for amphibians have considered FAR and TAR. As far as we know, Drechsler et al. (2015) are the only ones to have computed the FAR for the great crested newt photo-identification, but they found a FAR of 0 % indicating no false acceptance errors. Using other software, FAR is often reported very low, with a maximum value of 1.8 % reported by Bendik et al. (2013) for the Jollyville Plateau salamanders, using Wild-ID. Lastly, TAR ranged between 89.6 % and 100 % in the multi-species study of Matthé et al. (2017) using AmphIdent. This value is also consistent with our results.

In this study, we show that FRR varies significantly between two Pyrenean brook newt populations. Individuals from Salau were indeed easier to recognise than those from Fougax, for both sexes. Our experience with the Pyrenean brook newt suggests that this difference between streams is due to different contrasts in patterns, colour and size of spots (Fig. 1). Pyrenean brook newts from Salau have darker skin than those from Fougax (personal observation). Consequently, contrast with the yellow-orange pattern is more pronounced and could explain why individuals are more easily recognised in Salau (i.e. lower FRR) than in Fougax.

Our results indicate that within a population, the FRR could also be different between sexes. In Fougax, males were significantly harder to recognise than females, which was not the case in Salau (Fig. 1). However, this difference between sexes could mask a difference in the age of the individuals, which was not estimated with accuracy in this study. The Pyrenean brook newt is a long-lived species (>20 years; Clergue-Gazeau, 1971; Montori, 1988) and colour pattern could change over life cycle. Coloration strategies for sexual selection, predation avoidance or thermoregulation are known to change across life stages, in response to changes in competition relationships or environmental conditions (Landová et al., 2013). Thus, if the oldest individuals tended to be either only males or only females in the reference images databases, the difference found between sexes must be interpreted with caution. Finally, as the conspicuousness and contrast of a pattern is dependent on multiple factors, it is difficult to predict the effect of the location, the sex or the age on the performance of individual pattern recognition and the consequences on the estimation of population size, for long-term monitoring programs.

When studying wildlife population dynamics, false negative errors (e.g. FRR) and false positive errors (e.g. FAR) can differently affect inferences about demographic parameters (Royle & Link, 2006; Miller et al., 2011). Using natural markings, Stevick et al. (2001) showed that false negative errors positively bias abundance estimates, as

one unrecognised recaptured individual leads to the creation of a new individual in the reference database. Renet et al. (2019) reported a 3 % over-estimation of population size of the cryptic salamander *Hydromantes strinatii*, with a FRR of 4.3 % (using the top 10 matching pictures with Wild-ID software). For the Pyrenean brook newt, we assume that over-estimation of population size would also likely occur when FRR is high. The larger FRR found for Fougax population could lead to a larger over-estimation of population size or other demographic parameters (e.g. survival rates; Morrison et al., 2011) than in Salau population. Consequently, we recommend estimating the error rates on a larger number of Pyrenean brook newt populations, with a large diversity of ventral patterns, before estimating demographic parameters for this species. We also found a FAR higher (5.2 %) than those found in the literature about amphibians. False positive errors result in large biases when estimating demographic parameters, as they lead to over-estimation of capture probability (Schwartz & Stobo, 1999), due to falsely assigning recaptures to known individuals. False positive error rates are mainly influenced by the observer experience and training (Carlson et al., 1990; Agler, 1992), or the quality of the pictures (Bendik et al., 2013). The relatively high FAR we found suggests that observers must therefore have a good training before being able to use the methodology proposed here.

In this study, we controlled for the observer effect when comparing the FRR, the FAR and the TAR values obtained for each sex and stream. Few studies have explored the possible deviation in error rates caused by the observers, while subjectivity is one of the main acknowledged drawbacks of these methods (Marshall & Pierce, 2012). Cruickshank & Schmidt (2017) compared the performance of photo-identification “by eye” and using a photo-matching software. They emphasised that computer-aided photo-identification reduced the variability in error rates between observers. Cruickshank & Schmidt (2017) highlighted a learning effect in the photo-matching identification, that is, an observer can remember a pattern already encountered, and thus spends less time in the identification process and performs better. This last statement is in accordance with the need to be sufficiently trained using the AmphIdent software and analysing pictures before performing a full CMR study based on natural marking.

One of the most important prerequisites in CMR studies is to have an equal chance to re-identify an individual at all sampling occasions. Using photo-identification methods, this assumption first implies that the body pattern must not change over time. Our results about the performance of AmphIdent to identify Pyrenean brook newts recaptured several months after their first capture revealed that the body patterns were increasingly difficult to match when time elapsed between the first capture and the recapture rose. Even if one individual has already been recaptured and identified once, we cannot thus assume that this individual will be recognised later. Surprisingly, the probability to find a match is lower for Salau than for Fougax, whereas Pyrenean brook newts from Salau are the easiest to identify through their

ventral patterns according to the FRR, FAR and TAR metrics. Pictures that failed to match with the reference images database and particularly those from Salau were of poor quality because of an improper camera's flash or an inaccurate camera setting, resulting very likely in these identification errors. Consequently, we would recommend that standardised and high-quality pictures are crucial to conduct CMR studies based on individual photo-identification. In the same vein, Mettouris et al. (2016) reported that difference in body conditions over time, such as the weight and gravidity of the individuals, or reproductive status of females, could lead to changes in ranking position during the identification process, without patterns changing. We found one picture from Salau failing to have a match with the reference images database, which was one gravid female at the time of recapture (i.e. with a higher body mass, and subsequently, a distorted ventral pattern). To limit the effect of potentially different body conditions of individuals and the effect of the time elapsed between several recaptures, a solution could be (i) to provide more than one reference image for each individual (but only ventral images as the Pyrenean brook newt has no pattern on the dorsal and lateral sides), and (ii) to regularly update the reference images of the individuals (i.e. each time it is recaptured). Most photo-identification software provide this option, including AmphIdent. Chaves et al. (2016) highlighted that when two reference images of the lionfish *Pterois volitans* were provided, matching probability could reach 100 %. Thus, this solution could substantially improve the performances of photo-identification software such as AmphIdent and reduce error rates.

The robustness of the individual re-identification also depends on the size of the reference database (Matthé et al., 2017). In the present study, we used reference databases of 59 and 54 pictures for Fougax and Salau, respectively, to assess the performances of AmphIdent, that is quite small compared to other studies assessing photo-identification performances in amphibians recognition. Šukalo et al. (2013) used the lowest sample size reported in the literature on amphibians, with 159 individuals of fire salamanders from two populations. Matthé et al. (2017) used much larger databases, with for example 4 063 images of the yellow-bellied toad or 12 488 images of the marbled salamander. However, these databases gathered pictures from many surveys and studies, which does not necessarily reflect the real population size. Matthé et al. (2017) also found that AmphIdent could perform accurately even when increasing the size of the database (i.e. from 500 to 12 488 individuals). This finding was true for the four amphibian species studied. This suggests that AmphIdent could keep good performances in identifying individuals of the Pyrenean brook newt, even with larger databases.

Like many amphibian species, the Pyrenean brook newt requires urgent consideration in conservation strategies, but knowledge about its biology and ecology is lacking (Dalibard et al., 2020). To date, the population dynamics of this species have been very little studied, partly due to the lack of non-invasive methods to identify individuals which is the level required to study

population dynamics. This study emphasises that photo-identification assisted by the AmphIdent software performs well for the Pyrenean brook newt, provided that pictures are taken with care, reference images are regularly updated and observers are trained to use the software and to interpret images of ventral patterns. This method has many advantages compared to more traditional marking methods. First, it makes possible to sample all the Pyrenean brook newts found in the stream, and thus to study population of potentially large size, compared to toe clipping or PIT-tagging which can only be applied to a limited number of individuals due to money or time constraints. Second, the sampling is made to limit stress of newts and handling is limited as much as possible. Third, the material needed to take pictures is very simple, hand-made, light to carry, re-usable and easy to use. Lastly, the total cost is limited to a digital camera and a license for AmphIdent software. Other photo-identification software like Wild-ID or I3S pattern are free to download and use but their performance for the studied species should be assessed before conducting a full CMR study based on photo-identification. The major drawback of the method proposed here is the time required to analyse all the pictures taken in the field (estimated not to exceed 5 to 7 minutes in total for each captured animal, including both the time needed to take pictures in the field and to analyse them with AmphIdent). But this time becomes shorter with experienced observers. Furthermore, as emerging pathogens (e.g. *Batrachochytrium salamandrivorans*) have particularly impacted European newt populations in recent years and pose an important conservation challenge in the Pyrenees (Martinez Silvestre et al., 2018; Dalibard et al., 2020), there is a need to improve the decontamination protocol during sampling occasions (e.g. disinfection of the glass box between each individual, individuals placed in separate plastic bags). Thus, we propose that environmental managers and professionals who manage the territories where the Pyrenean brook newt is present, implement photo-identification method using AmphIdent after a sufficient training, but also within the respect of biosecurity measures to limit pathogens transmission. As long as proper disease-prevention protocols are followed, this would enable them to account for this threatened species in their practices, without deploying oversized and expensive means and within the respect of animal welfare.

Conflicts of interest

The authors declare no conflicts of interest

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank all the people who gave time to take part in the assessment of the performances of AmphIdent, as well as Maximilian Matthé for assisting with the software. We thank Bruno Le Roux for his expertise and advice on the Pyrenean brook newt. We also thank warmly all the volunteers and students for their help to capture Pyrenean brook newts from June 2018 to September 2019, in Fougax and Salau: Romain Gadach,

Elisa Gerard, Chloé Dumas, Sylvain Lamothe, Christine Lauzeral, Estelle Ribaut, Franck Gilbert, Frédéric Julien, David Rivas, Alexandre Riberon, Louna Riem, Marilen Haver, Columba Martínez-Espinosa, Marine Deluen, Elodie Darnet, Hugo Le Chevalier, Maxim Lefort, Lauriane Bégué, Alicia Josserand, Pierrick Gaudin.

Finally, we thank EDF (Electricité de France) for their financial support. The project was founded through a PhD contract and by EDF.

REFERENCES

- Agler, B.A. (1992). Testing the reliability of photographic identification of individual fin whales (*Balaenoptera physalus*). *Report International Whaling Commission* 42, 731–737
- Amat, F., Sanuy, D. & Palau, A. (2011). Biología del Tritón Pirenaico en el Ibón Acherito. Endesa: Pirineos Centrales.
- Arrayago, M. J., Olano, I. & Ruiz de Aza, N. (2005). Censo y caracterización de las poblaciones de tritón pirenaico y sapo de espuelas en la CAPV. Memoria inédita Ekos estudios ambientales S.L-Gobierno Vasco.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67. DOI:10.18637/jss.v067.i01
- Bay, H., Ess, A., Tuytelaars, T. & Van Gool, L. (2008). Speeded-up robust features (SURF). *Computer Vision and Image Understanding* 110, 346–359.
- Bendik, N. F., Morrison, T. A., Gluesenkamp, A. G., Sanders, M. S. & O'Donnell, L. J. (2013). Computer-assisted photo identification outperforms visible implant elastomers in an endangered salamander, *Eurycea tonkawae* Ed J. M. Hemmi. *PLoS ONE* 8, e59424. DOI:10.1371/journal.pone.0059424
- Bolger, D. T., Morrison, T. A., Vance, B., Lee, D. & Farid, H. (2012). A computer-assisted system for photographic mark-recapture analysis: Software for photographic mark-recapture. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 813–822. DOI:10.1111/j.2041-210X.2012.00212.x
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. & White, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 127–135. DOI:10.1016/j.tree.2008.10.008
- Caci, G., Biscaccianti, A. B., Cistrone, L., Bosso, L., Garonna, A. P. & Russo, D. (2013). Spotting the right spot: computer-aided individual identification of the threatened cerambycid beetle *Rosalia alpina*. *Journal of Insect Conservation* 17, 787–795. DOI:10.1007/s10841-013-9561-0
- Carlson, C.A., Mayo, C.C. & Whitehead, H. 1990. Changes in the ventral fluke pattern of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*), and its effect on matching: evaluation of its significance to photo-identification research. *Report International Whaling Commission Spec. Issue* 12, 105–111.
- Chaves, L. C. T., Hall, J., Feitosa, J. L. L. & Côté, I. M. (2016). Photo-identification as a simple tool for studying invasive lionfish *Pterois volitans* populations. *Journal of Fish Biology* 88, 800–804. DOI:10.1111/jfb.12857
- Cheney, B., Corkrey, R., Durban, J. W., Grellier, K., Hammond, P. S., Islas-Villanueva, V., Janik, V. M., Lusseau, S. M., Parsons, K. M., Quick, N. J., Wilson, B. & Thompson, P. M. (2014). Long-term trends in the use of a protected area by small cetaceans in relation to changes in population status. *Global Ecology and Conservation* 2, 118–128. DOI:10.1016/j.gecco.2014.08.010
- Clergue-Gazeau, M. (1971). L'Euprocte pyrénéen, conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Annales de Spéléologie* 26, 825–960.
- Cruickshank, S. S. & Schmidt, B. R. (2017). Error rates and variation between observers are reduced with the use of photographic matching software for capture-recapture studies. *Amphibia-Reptilia* 38, 315–325. DOI:10.1163/15685381-00003112
- Cucherousset, J., Marty, P., Pelozuelo, L. & Roussel, J.-M. (2008). Portable PIT detector as a new tool for non-disruptively locating individually tagged amphibians in the field: a case study with Pyrenean brook salamanders (*Calotriton asper*). *Wildlife Research* 35, 780. DOI:10.1071/WR08074
- Dalibard, M., Buisson, L., Riberon, A. & Laffaille, P. (2020). Identifying threats to Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) to improve decision making in conservation management: A literature review complemented by expert-driven knowledge. *Journal for Nature Conservation* 54, 125801. DOI:10.1016/j.jnc.2020.125801
- Davis, T. M. & Ovaska, K. (2001). Individual recognition of amphibians: Effects of toe clipping and fluorescent tagging on the salamander *Plethodon vehiculum*. *Journal of Herpetology* 35, 217. DOI:10.2307/1566111
- Díaz-Calafat, J., Ribas-Marqués, E., Jaume-Ramis, S., Martínez-Núñez, S., Sharapova, A. & Pinya, S. (2018). Individual unique colour patterns of the pronotum of *Rhynchophorus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae) allow for photographic identification methods (PIM). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 21, 519–526. DOI:10.1016/j.aspen.2018.03.002
- Dodd, C.K., Jr (2010). Measuring and marking post-metamorphic amphibians. In *'Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques'* (Ed. Oxford Univ. Press).
- Drechsler, A., Helling, T. & Steinfartz, S. (2015). Genetic fingerprinting proves cross-correlated automatic photo-identification of individuals as highly efficient in large capture-mark-recapture studies. *Ecology and Evolution* 5, 141–151. DOI:10.1002/ece3.1340
- Dureuil, M., Towner, A., Ciolfi, L. & Beck, L. (2015). A computer-aided framework for subsurface identification of white shark pigment patterns. *African Journal of Marine Science* 37, 363–371. DOI:10.2989/1814232X.2015.1077888
- Gamble, L., Ravela, S. & McGarigal, K. (2007). Multi-scale features for identifying individuals in large biological databases: an application of pattern recognition technology to the marbled salamander *Ambystoma opacum*. *Journal of Applied Ecology* 45, 170–180. DOI:10.1111/j.1365-2664.2007.01368.x
- Goedbloed, J. D., Segev, O., Küpfer, E., Pietzsch, N., Matthe, M. & Steinfartz, S. (2017). Evaluation of a new Amphident module and sources of automated photo identification errors using data from *Salamandra infraimmaculata*. *Salamandra* 53, 314–318.
- Govindarajulu, P., Altwegg, R. & Anholt, B. R. (2005). Matrix model investigation of invasive species control: bullfrogs on Vancouver island. *Ecological Applications* 15, 2161–2170. DOI:10.1890/05-0486
- Honeycutt, R. K., Garwood, J. M., Lowe, W. H. & Hossack, B.

- R. (2019). Spatial capture–recapture reveals age- and sex-specific survival and movement in stream amphibians. *Oecologia* 190, 821–833. DOI:10.1007/s00442-019-04464-3
- IUCN France, MNHN & SHF (2015). La Liste rouge des espèces menacées en France –Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine. Paris, France.
- Josephson, D. C., Robinson, J. M., Weidel, B. C. & Kraft, C. E. (2008). Long-term retention and visibility of visible implant elastomer tags in brook trout. *North American Journal of Fisheries Management* 28, 1758–1761. DOI:10.1577/M08-019.1
- Landová, E., Jančúchová-Lásková, J., Musilová, V., Kadochová, Š. & Frynta, D. (2013). Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67, 1113–1122. DOI:10.1007/s00265-013-1536-3
- Langtimm, C. A., Beck, C. A., Edwards, H. H., Fick-Child, K. J., Ackerman, B. B., Barton, S. L. & Hartley, W. C. (2004). Survival estimates for Florida manatees from the photo-identification of individuals. *Marine Mammal Science* 20, 438–463. DOI:10.1111/j.1748-7692.2004.tb01171.x
- Lyet, A., Cheylan, M., Prodon, R. & Besnard, A. (2009). Prescribed fire and conservation of a threatened mountain grassland specialist: a capture-recapture study on the Orsini's viper in the French alps. *Animal Conservation* 12, 238–248. DOI:10.1111/j.1469-1795.2009.00245.x
- Marshall, A. D. & Pierce, S. J. (2012). The use and abuse of photographic identification in sharks and rays. *Journal of Fish Biology* 80, 1361–1379. DOI:10.1111/j.1095-8649.2012.03244.x
- Martínez-Rica, J. P. & Clergue-Gazeau, M. (1977). Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Duges) Urodele Salamandridae. *Bulletin de La Société D'histoire Naturelle de Toulouse* 113, 318–330.
- Matthé, M., Schönbrodt, T. & Berger, G. (2008). Computergestützte Bildanalyse von Bauchfleckenmustern des Kammolchs (*Triturus cristatus*). *Zeitschrift für Feldherpetologie* 15(1), 89–94.
- Matthé, M., Sannolo, M., Winiarski, K., Spitzen - van der Sluijs, A., Goedbloed, D., Steinfartz, S. & Stachow, U. (2017). Comparison of photo-matching algorithms commonly used for photographic capture-recapture studies. *Ecology and Evolution* 7, 5861–5872. DOI:10.1002/ece3.3140
- Martinez Silvestre, A., Verdaguer Foz, I., Trochet, A. & Calvez, O. (2018). Detection and monitoring of *Batrachochytrium dendrobatidis* in the Pyrenean brook salamander (*Calotriton asper*). September Conference at the XV Congreso Luso Español De Herpetologia.
- Mazel, V., Charrier, F., Legault, A. & Laffaille, P. (2013). Long-term effects of passive integrated transponder tagging (PIT tags) on the growth of the yellow European eel (*Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)). *Journal of Applied Ichthyology* 29, 906–908. DOI:10.1111/jai.12111
- Metouris, O., Megremis, G. & Giokas, S. (2016). A newt does not change its spots: using pattern mapping for the identification of individuals in large populations of newt species. *Ecological Research* 31, 483–489. DOI:10.1007/s11284-016-1346-y
- Miaud, C. (2013). *Batrachochytridium dendrobatidis* chez les Amphibiens des Pyrénées Orientales: Bilan des études sur la prévalence dans les Réserves naturelles catalanes. Internal report of the Fédération des Réserves Catalanes.
- Miller, D. A., Nichols, J. D., McClintock, B. T., Grant, E. H. C., Bailey, L. L. & Weir, L. A. (2011). Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: non-detection and species misidentification. *Ecology* 92, 1422–1428. DOI:10.1890/10-1396.1
- Mitchell, M. A. (2009). Anesthetic considerations for amphibians. *Journal of Exotic Pet Medicine* 18, 40–49. DOI:10.1053/j.jepm.2008.11.006
- Mizroch, S. A., Herman, L. M., Straley, J. M., Glockner-Ferrari, D. A., Jurasz, C., Darling, J., Cerchio, S., Gabriele, C. M., Salden, D. R. & Ziegler, O. (2004). Estimating the adult survival rate of Central North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Journal of Mammalogy* 85, 963–972. DOI:10.1644/BOS-123
- Montori, A., Llorente, G. & Richter-Boix, À. (2008). Habitat features affecting the small-scale distribution and longitudinal migration patterns of *Calotriton asper* in a Pre-Pyrenean population. *Amphibia-Reptilia* 29, 371–381. DOI:10.1163/156853808785112048
- Montori, A. (1988). Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en La Cerdanya. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.
- Morrison, T. A., Keinath, D., Estes-Zumpf, W., Crall, J. P. & Stewart, C. V. (2016). Individual identification of the endangered Wyoming toad *Anaxyrus baxteri* and implications for monitoring species recovery. *Journal of Herpetology* 50, 44–49. DOI:10.1670/14-155
- Morrison, T. A., Yoshizaki, J., Nichols, J. D. & Bolger, D. T. (2011). Estimating survival in photographic capture-recapture studies: overcoming misidentification error. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 454–463. DOI:10.1111/j.2041-210X.2011.00106.x
- Moya, Ó., Mansilla, P.-L., Madrazo, S., Igual, J.-M., Rotger, A., Romano, A. & Tavecchia, G. (2015). APHIS: A new software for photo-matching in ecological studies. *Ecological Informatics* 27, 64–70. DOI:10.1016/j.ecoinf.2015.03.003
- Narayan, E. J., Molinia, F. C., Kindermann, C., Cockrem, J. F. & Hero, J.-M. (2011). Urinary corticosterone responses to capture and toe-clipping in the cane toad (*Rhinella marina*) indicate that toe-clipping is a stressor for amphibians. *General and Comparative Endocrinology* 174, 238–245. DOI:10.1016/j.ygcen.2011.09.004
- Nichols, J. D. (1992). Capture-recapture models. *BioScience* 42, 94–102. DOI:10.2307/1311650
- Nicol, A. (1990). L'Euprocte des Pyrénées *Euproctus asper asper* (Duges 1852). Arudy, France.
- Phillott, A. D., Skerratt, L. F., McDonald, K. R., Lemckert, F. L., Hines, H. B., Clarke, J. M. & Speare, R. (2007). Toe-clipping as an acceptable method of identifying individual anurans in mark recapture studies. *Herpetological Review* 38, 305–308. DOI:10.1038/srep39739
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reeves, K. S. & Buckmeier, D. L. (2008). Mortality, predation, and tag visibility of fish marked with visible implant elastomer tags. *North American Journal of Fisheries Management* 29, 323–329. DOI:10.1577/M08-086.1
- Renet, J., Leprêtre, L., Champagnon J. & Lambret P. (2019).

- Monitoring amphibian species with complex chromatophore patterns: a non-invasive approach with an evaluation of software effectiveness and reliability. *Herpetological Journal* 29(1), 13–22. DOI:10.33256/hj29.1.1322
- Ribeiro, J. & Rebelo, R. (2011). Survival of *Alytes cisternasii* tadpoles in stream pools: a capture-recapture study using photo-identification. *Amphibia-Reptilia* 32, 365–374. DOI:10.1163/017353711X584186
- Romiti, F., Bissattini, A. M., Buono, V., Cifarelli, C., Della Rocca, F., Eniang, E. A., Akani, G. C., Luiselli, L., Superti, V., Carpaneto, G. M. & Vignoli, L. (2017). Photographic identification method (PIM) using natural body marks: A simple tool to make a long story short. *Zoologischer Anzeiger* 266, 136–147. DOI:10.1016/j.jcz.2016.11.006
- Rowat, D., Speed, C. W., Meekan, M. G., Gore, M. A. & Bradshaw, C. J. A. (2009). Population abundance and apparent survival of the vulnerable whale shark *Rhincodon typus* in the Seychelles aggregation. *Oryx* 43, 591. DOI:10.1017/S0030605309990408
- Royle, J. A. & Link, W. A. (2006). Generalized site occupancy models allowing for false positive and false negative errors. *Ecology* 87, 835–841. DOI:10.1890/0012-9658(2006)87[835:GSOMAF]2.0.CO;2
- Sacchi, R., Scali, S., Pellitteri-Rosa, D., Pupin, F., Gentili, A., Tettamanti, S., Maiocchi, V., Racina, L., Caviglioli, M., Galeotti, P. & L., Fasola (2010). Photographic identification in reptiles: a matter of scales. *Amphibia-Reptilia* 31, 489–502. DOI:10.1163/017353710X521546
- Schmidt, K. & Schwarzkopf, L. (2010). Visible implant elastomer tagging and toe-clipping: effects of marking on locomotor performance of frogs and skinks. *The Herpetological Journal* 20(2), 99–105.
- Schwartz, C.J. & Stobo, W.T. (1999). Estimation and effects of tag-misread rates in capture–recapture studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 551–559.
- Serra-Cobo, J. (1989). Presencia del tritón melánico (*Euproctus asper*) en el parque nacional de Ordesa y Monte Perdido. Lucas Mallada. *Revista de Ciencias* 0(1), 203–205.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Marsh, L. K., Maffei, L., Noss, A. J., Kelly, M. J., Wallace, R. B., Gómez, H. & Ayala, G. (2004). The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38, 148–154. DOI:10.1017/S0030605304000286
- Simon, J. (2007). Evaluation of marking European silver eels with visible implant elastomer tags and alcian blue. *Journal of Fish Biology* 70, 303–309. DOI:10.1111/j.1095-8649.2006.01260.x
- Stevick, P., Palsboll, P.J., Smith, T.D., Bravington, M.V. & Hammond, P.S. (2001). Errors in identification using natural markings: rates, sources, and effects on capture–recapture estimates of abundance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58, 1861–1870.
- Šukalo, G., Đorđević, S., Golub, D., Dmitrović, D. & Tomović, L. (2013). Novel, non-invasive method for distinguishing the individuals of the fire salamander (*Salamandra salamandra*) in capture-mark-recapture studies. *Acta Herpetologica* 8(1), 41–45.
- Wilson, B., Hammond, P. S. & Thompson, P. M. (1999). Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological Applications* 9, 288–300. DOI:10.1890/1051-0761(1999)009[0288:ESAATI]2.0.CO;2
- Zydlewski, G. B., Horton, G., Dubreuil, T., Letcher, B., Casey, S. & Zydlewski, J. (2006). Remote monitoring of fish in small streams: A unified approach using PIT tags. *Fisheries* 31, 492–502. DOI:10.1577/1548-8446(2006)31[492:RMOFIS]2.0.CO;2

Accepted: 11 January 2021

**Chapitre III. SÉLECTION DE L'HABITAT À
DIFFÉRENTES ÉCHELLES
SPATIALES**

III.1 Prise en compte de l'intermittence des cours d'eau dans la modélisation de la distribution du Calotriton des Pyrénées à l'échelle de son aire de répartition française

Résumé -

Pour anticiper les réponses des espèces aux changements environnementaux, il est essentiel de décrire et de comprendre les facteurs influençant leur répartition à de multiples échelles spatiales et temporelles. Les limites de l'aire de distribution du Calotriton des Pyrénées sont connues depuis la fin des années 1970 (Martinez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977), mais les facteurs environnementaux qui les déterminent sont à ce jour peu décrits.

L'hydrologie est reconnue comme un facteur clé agissant sur la répartition spatiale des espèces d'eau douce (Belmar et al., 2019; Laffaille et al., 2020; Lowe et al., 2019b), mais la plupart des études se sont limitées aux régimes d'écoulement des rivières pérennes. Pourtant, il est de plus en plus évident que tenir compte des périodes où il n'y a pas d'eau dans le lit des cours d'eau (ci-après "épisode d'assec") est crucial. Ces épisodes d'assec peuvent être causés par différents mécanismes tels que l'assèchement naturel des cours d'eau de têtes de bassin, la géologie karstique ou l'utilisation excessive de l'eau pour les activités humaines (e.g. irrigation). Dans les écosystèmes de montagne, les cours d'eau présentant des régimes d'écoulement intermittents (i.e. alternance entre périodes en eau et périodes d'assec) sont particulièrement abondants et leur nombre s'accroît en raison du changement climatique et des besoins croissants en eau (van Dijk et al., 2013; Vander Vorste et al., 2020). Bien que l'effet direct de l'intermittence de l'écoulement sur le Calotriton des Pyrénées n'ait pas encore été étudié à ce jour, il est probable que cette espèce puisse être affectée négativement par cette caractéristique hydrologique, étant donné que l'intermittence peut provoquer des changements radicaux dans les communautés de macroinvertébrés des cours d'eau (Piano et al., 2020), qui constituent sa principale ressource alimentaire (Montori, 1988). En outre, les amphibiens sont des sentinelles de l'intégrité écologique des écosystèmes (Welsh & Ollivier, 1998) en raison de leur sensibilité aux perturbations environnementales induites notamment par les activités humaines, telles que l'agriculture. Ces activités ont un impact négatif sur la richesse et l'abondance des salamandres des cours d'eau dans les habitats terrestres et aquatiques (Petranka & Smith, 2005 ; Surasinghe & Baldwin, 2015). Ainsi, le Calotriton des Pyrénées pourrait être majoritairement présent dans les cours d'eau peu ou pas impactés par les activités humaines.

Les objectifs de ce chapitre sont tout d'abord de développer une méthode pour estimer le débit des cours d'eau afin de prendre en compte ultérieurement l'intermittence des écoulements dans des modèles de distribution des espèces (SDM). Dans un second temps, plusieurs métriques caractérisant l'intermittence des écoulements, ainsi que des variables topographiques, hydrologiques, climatiques et d'occupation du sol, ont été incluses dans un

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

SDM (MaxEnt) afin d'identifier les facteurs déterminant la distribution du Calotriton des Pyrénées à l'échelle de son aire de répartition en France et prédire sa probabilité de présence dans des zones où aucune information n'est à ce jour disponible.

Afin d'atteindre le premier objectif, nous avons utilisé le modèle hydrologique SWAT (Soil and Water Assessment Tool) pour simuler les débits à une résolution spatiale fine (i.e. tronçons de cours d'eau de 421 mètres de long en moyenne) et sur une grande étendue spatiale (i.e. Pyrénées françaises), à un pas de temps mensuel. Etant donné qu'il est reconnu que les valeurs de débit simulé faibles voire nulles sont généralement incertaines (Ivkovic, Croke, & Kelly, 2014 ; Pilgrim, Chapman, & Doran, 1988), nous avons défini un seuil en dessous duquel nous avons supposé qu'aucune eau ne s'écoule dans les cours d'eau. Ce seuil a été défini après consultation d'experts à qui nous avons demandé d'identifier des tronçons de cours d'eau intermittent de référence dans leur territoire. Il varie entre 0.001 et 0.124 m³/s selon les zones hydrographiques.

Cette première étape a permis de mettre en évidence que 60 % du réseau hydrographique de la zone d'étude est intermittent, ce qui est cohérent pour un écosystème montagnard, du fait de l'abondance en cours d'eau d'ordre 1 (selon la classification de Strahler) (Lowe & Likens, 2005), qui sont les plus susceptibles de s'assécher après la fonte des neiges. Par ailleurs, elle fournit de nouvelles informations sur l'hydrologie à fine résolution spatiale dans les Pyrénées et illustre une nouvelle méthode de caractérisation et de cartographie de l'intermittence des écoulements, qui pourrait être appliquée dans d'autres zones.

La modélisation de la distribution du Calotriton des Pyrénées a mis en évidence que la température maximale de l'air et la proportion de surfaces agricoles à proximité immédiate (i.e. 100 mètres) étaient les principaux déterminants de sa distribution en France (26,3 et 21,2%, respectivement). Ces deux variables influencent négativement la probabilité de présence de l'espèce, suggérant une préférence pour des eaux plutôt fraîches et situées dans des territoires naturels où les activités humaines sont limitées, ce qui est cohérent avec les éléments connus sur la biologie de l'espèce (Pottier et al. 2021). Nous avons également mis en évidence une influence négative de la fréquence des événements d'assec (13 %) sur la probabilité de présence de l'espèce. Nous avons prédit que le Calotriton des Pyrénées peut être présent dans les cours d'eau intermittents tant que les épisodes d'assec restent occasionnels (i.e. moins d'un épisode d'assec tous les 18 mois). Ceci n'est pas surprenant puisque plus de 70 % des observations utilisées pour la modélisation sont situées dans des tronçons de cours d'eau intermittents et que les amphibiens vivent à la fois dans des habitats aquatiques et terrestres. Ce point souligne le rôle de l'intermittence des écoulements dans la distribution des espèces semi-aquatiques mais soulève également la question de la sensibilité du Calotriton des Pyrénées face à la réduction prévue des débits dans le futur (Horton et al., 2006; van Dijk et al., 2013) et donc à l'interruption de la continuité et de la connectivité entre les habitats aquatiques (Lake, 2003; Tonkin, Merritt, et al., 2018).

Article 4

**Accounting for flow intermittence in freshwater species distribution
modelling**

Manon DALIBARD^{1*}, Pascal LAFFAILLE¹, José Miguel SANCHEZ-PEREZ¹, Sabine SAUVAGE¹,
Laëtitia BUISSON¹

¹Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, Université de Toulouse, CNRS,
Toulouse INP, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

Accepté dans *Ecohydrology* le 9 août 2021

Abstract

To forecast species responses to environmental changes, it is crucial to understand drivers of species distribution acting at multiple spatial and temporal scales. While hydrology is acknowledged as a key driver for freshwater species, most studies have been limited to perennial river flow regimes when exploring species distribution in rivers. We developed a method to characterize stream flow to subsequently account for flow intermittence in species distribution models (SDMs). First, we used the hydrological Soil and Water Assessment Tool (SWAT) to simulate flow in the French Pyrenees at fine spatial grain and large spatial extent. Several metrics characterizing flow intermittence were subsequently included in a SDM along with topographic, hydrographic, climatic and land use variables. We applied this methodology to an extensive dataset of the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) presence in France. This amphibian is highly dependent on aquatic habitats and its distribution could be mainly driven by hydrological and climatic variables. We found that 60% of the stream network of the study area is intermittent. Maximum air temperature and proportion of agricultural areas contribution in explaining species distribution were the most important (26.3 and 21.2%, respectively). Both variables negatively influenced the probability of presence of the Pyrenean brook newt. We also found a negative correlation with the frequency of zero-flow events (13%), emphasizing the role of flow intermittence in driving aquatic species distribution. Our study provides new insights into fine-grained hydrology in the Pyrenees and illustrates intermittence characterization and mapping methods that could be applied elsewhere.

Keywords: no-flow, headwater, hydrological modelling, expert judgement, *Calotriton asper*

1. Introduction

In conservation research, understanding drivers of species distribution acting at multiple spatial and temporal scales is crucial to forecast responses to environmental changes (Beaumont, Pitman, Poulsen, & Hughes, 2007; Williams, Belbin, Austin, Stein, & Ferrier, 2012). Species distribution models (SDMs) that assess statistical relationship between presence or abundance of a species and characteristic of the environment, are the most widely used tools. In the last two decades, plethora of studies have applied SDMs to assess the impact of global change on species range (e.g. Brun et al., 2020), to forecast the risk of invasion by alien species (e.g. Dong et al., 2020), to identify suitable conservation areas (e.g. Mateo et al., 2019), or to explore and identify the environmental factors driving species distribution (Charbonnel et al., 2016). Most studies used variables describing climate, topography or land use. For freshwater taxa, the inclusion of hydrological variables is quite recent (Charbonnel et al., 2015; Kuemmerlen et al., 2014) while they are acknowledged to affect greatly their distribution. The reason is likely that they are difficult to measure finely in the field (i.e. at the subcatchment scale) for studies covering large areas. In addition, they need to be recorded continuously over a long period to get an accurate description of the spatio-temporal hydrological features of a stream. Powerful tools able to model hydrology for large areas but at fine temporal and spatial grain are now available and can be a relevant alternative to *in situ* measurements. The most widely used hydrological model is the Soil and Water Assessment Tool (SWAT) that runs on different time steps (e.g. daily, monthly) and spatial grains (small watershed to river-basin scale), over short or long time periods (Gassman, Reyes, Green, & Arnold, 2007).

When exploring effects of hydrology on species distribution, there is mounting evidence that it is crucial to account for time when no water flows in streambed (hereafter zero-flow event). These zero-flow events can be caused by different mechanisms such as natural drying in headwater streams, karstic geology or excessive water use for human activities. They are forecasted to become more frequent and intense in coming years as a manifestation of warming and reduced precipitation, becoming thus an increasing threat to freshwater ecosystems worldwide (van Dijk et al., 2013; Vander Vorste, Obedzinski, Nossaman Pierce, Carlson, & Grantham, 2020). Streams that recurrently cease to flow or totally dry out are the most abundant (greater than 50% of the global river network; Datry et al., 2014), and their number is increasing with climate change and water demand (Larned, Datry, Arscott, & Tockner, 2010). Recurrent extreme droughts may turn previously suitable habitats into unsuitable habitats, where species highly dependent on the aquatic environment, such as fish or amphibians, can no longer persist. Although identified as a major concern in hydrology research since the 1980's, accounting for intermittent streams in ecological management is still rare. This lack is even worse in mountainous areas, where low-order streams (i.e. headwater streams) are highly sensitive to flow intermittence (Datry et al., 2014; Lowe & Likens, 2005). As far as we know, flow intermittence has never been included in SDMs to investigate and predict habitat suitability for freshwater species.

Freshwater vertebrate species are considered the most threatened worldwide (Harrison et al., 2018; Reid et al., 2019) among which amphibians that have already suffered a quick and steep decline in recent decades (Reid et al., 2019). Mountain amphibian diversity is particularly threatened by reduction in precipitation and water availability that is forecasted to continue and even intensify in coming years (Auer et al., 2007; Gobiet et al., 2014). In France, among vulnerable amphibian species, the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*), a species endemic to the Pyrenean mountain range, is one with the most incomplete knowledge about distribution, ecology and biology. This species is ectotherm (i.e. its body temperature relies on external sources) and dependent on aquatic habitats, both at juvenile and adult stages. It lives in cold and well-oxygenated mountain freshwater streams (Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978). These eco-physiological features make the Pyrenean brook newt sensitive to water temperature (Trochet et al., 2018) and precipitation regime (Colomer, Montori, García, & Fondevilla, 2014), as well as hydrological variations, known to directly affect survival for other mountainous stream salamander species (Lowe, Swartz, Addis, & Likens, 2019). Although direct effect of flow intermittence on the Pyrenean brook newt has not been investigated to date, we expect this species could be negatively affected by this hydrological stream feature given that flow intermittence is known to cause drastic changes in stream macroinvertebrates communities (Piano et al., 2020), that are its main food resource (Montori, 1988). Further, amphibians are sentinels of ecological integrity (Welsh & Ollivier, 1998) due to their sensitivity to environmental perturbations (Corn & Bruce Bury, 1989; Welsh & Hodgson, 2008) induced by agricultural and other human activities. These activities have a negative impact on stream salamander richness and abundance across terrestrial and aquatic habitats (Petranka & Smith, 2005; Surasinghe & Baldwin, 2015). Thus, we expect that the Pyrenean brook newt should be more present in streams that are little or no impacted by human activities.

Local experts and scientists in the French Pyrenees recently achieved an extensive and updated database compiling all the existing observations of the Pyrenean brook newt in France. So far, such a database was the missing piece to investigate and understand mechanisms driving the Pyrenean brook newt distribution, which is essential to implement appropriate conservation actions.

In this study, a SWAT model was first used to simulate flow in the stream network of the French Pyrenees at fine spatial grain for the period 1990-2011, at monthly step. Second, we called for expert judgement to assess flow regime and identify intermittent streams based on SWAT simulations. Last, these results were used to evaluate the importance of hydrology (including flow intermittence) relative to topography, climate and land use in explaining the distribution of the Pyrenean brook newt in the French Pyrenees streams, by applying the widely used MaxEnt algorithm to the most updated presence-only database for this threatened species.

2. Material and methods

2.1 Study area and spatial discretization

The Pyrenees are high mountains (with Aneto the highest point at 3 404 m, Spain) in southwest Europe, extending along the French-Spanish border for about 430 km from the Bay of Biscay (west) to the Mediterranean Sea (east). In France, the Pyrenees are divided into three main hydrographic regions: (1) the Adour (west part, 16 912 km²) and (2) the Garonne (central part, 55 846 km²) watersheds that both flow to the Atlantic Ocean, and (3) the Aude and the Mediterranean coastal rivers that flow to the Mediterranean Sea (east part, 5 327 km²). These three watersheds are under the influence of an oceanic climate (mean annual rainfall MAR: 1274 ± 241 mm; mean air temperature MAT: 11.3 ± 2.8 °C –SAFRAN © DB), a continental climate (MAR: 1060 ± 224 mm; MAT: 9.9 ± 2.7 °C) and a Mediterranean climate (MAR: 807 ± 175 mm; MAT: 11.7 ± 3.4 °C), respectively. The French Pyrenees are mainly covered by woodland (38%; European Environment Agency, 2012), and agricultural land in foothills (37%). Pastures are mostly located at medium elevations and bare rock dominates in areas of highest elevation.

The study area was delineated using borders of the French Pyrenean brook newt distribution (IUCN, Bosch et al., 2009) (Fig. 1). We divided the study area into 11 distinct watersheds (mean area: 1 220 ± 398 km²; min = 477 km²; max = 2 014 km²) (Fig. 2). To consider the dendritic structure of the hydrographic network, each watershed was subdivided into discrete hydrological units (hereafter called subcatchments, see Fig. 2; mean area: 3.86 ± 6.5 km²; min = 1.25.10⁻³ km²; max = 15.14 km²). A unique stream reach is associated to one subcatchment. A total of 63 119 reaches was delineated (mean length: 421 ± 364 m; min = 25 m; max = 6137 m) using ArcSWAT 2012 (see 2.2.1.1), based on a 25 x 25 m digital elevation model (DEM) and a threshold area (i.e. drainage area) of 10 ha. The spatial delineation was performed at the scale of the Very Small Water Bodies, as defined in the European Water Framework Directive (Directive 2000/60/EC of the European Parliament), to account for headwater streams. Interannual average flow (± standard deviation) of the Adour, the Garonne, and the Aude and Mediterranean coastal rivers, at the outlets of the Pyrenean portion, are 10.30 ± 5.39 m³/s (the Adour river at Bagnères-de-Bigorre, 2013-2019), 53.46 ± 13.74 m³/s (the Garonne river at Saint-Gaudens, 1990-2019) and 8.86 ± 5.49 m³/s (average of interannual average flow of the Tech river at Céret, 2011-2019; the Aude river at Alet-les-Bains, 2014-2019; and the Têt river at Ille-sur-Têt, 2019), respectively.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

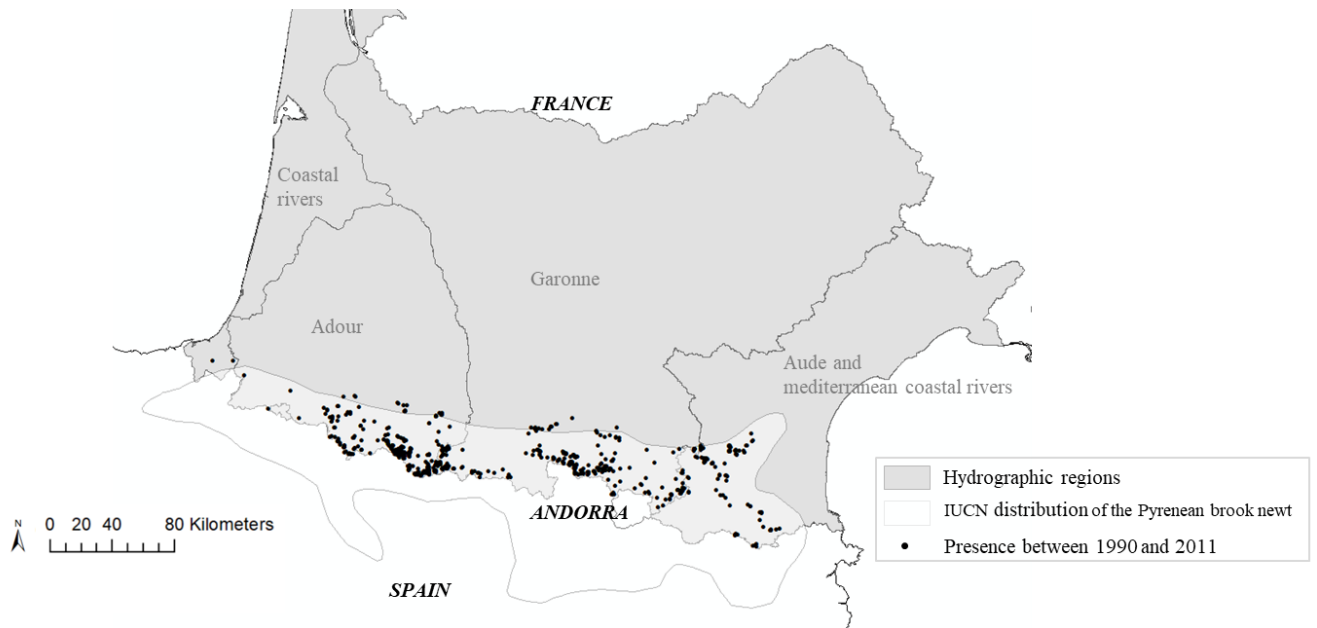


Figure 1. Study area and occurrence records (i.e. presence-only) of the Pyrenean brook newt (1990-2011). The white transparent area shows the distribution of the Pyrenean brook newt according to the IUCN (Bosch *et al.*, 2009).

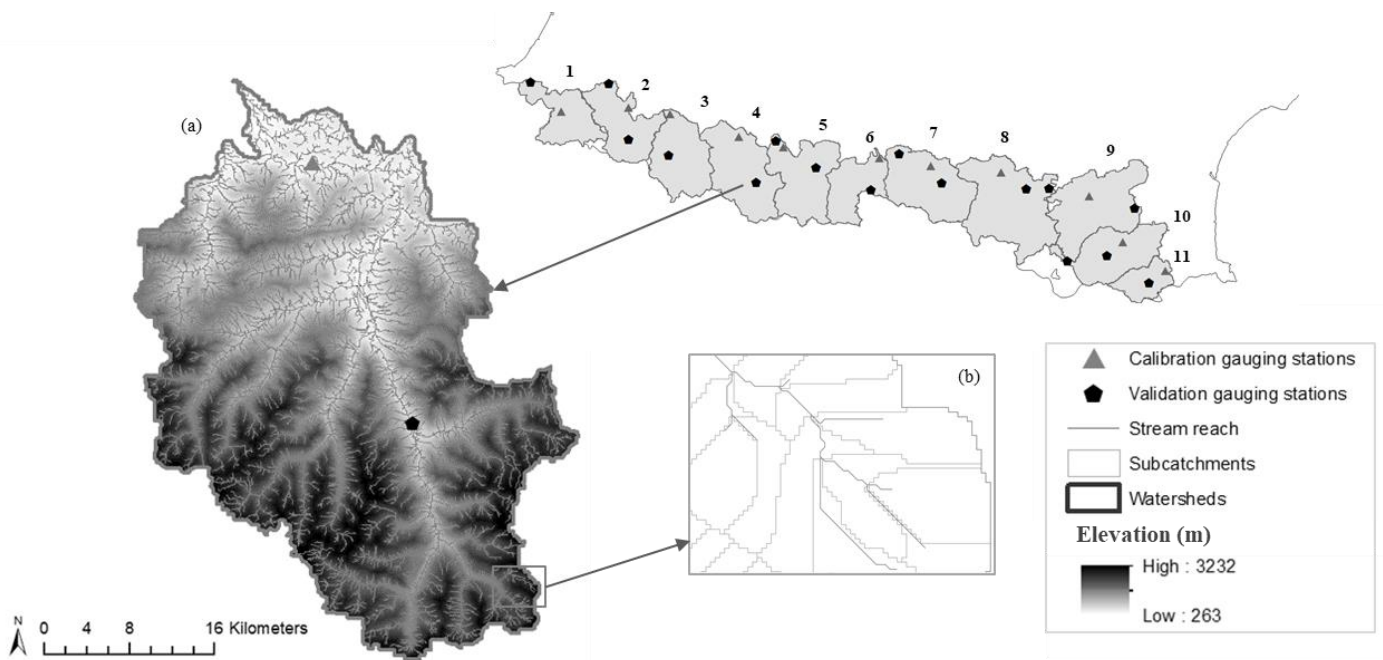


Figure 2. Map of the 11 SWAT projects covering the study area (1: Pyrenees-Atlantique-west, 2: Pyrenees-Atlantique-center, 3: Pyrenees-Atlantique-east, 4: Hautes-Pyrenees-west, 5: Hautes-Pyrenees-east, 6: Haute-Garonne, 7: Ariège-west, 8: Ariège-center, 9: Aude, 10: Pyrenees-Orientales-center, 11: Pyrenees-Orientales-east). Gauging stations used for calibration are displayed by a grey triangle and those for validation by a dark hexagon. Zoom in (a) shows the stream network of the project 4 (grey lines) and inset (b) indicates stream reaches with associated subcatchments (light grey outlines).

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

2.2. Environmental variables

A set of 17 uncorrelated environmental variables (Pearson correlation coefficient $< |0.5|$ according to Fielding & Haworth, 1995) (Tab. 1) was compiled to investigate the Pyrenean brook newt distribution in the French Pyrenees streams. These environmental variables were chosen according to their known eco-physiological effect on the Pyrenean brook newt, on amphibians or on freshwater organisms in general (Charbonnel et al., 2016; Haggerty, Crisman, & Rohr, 2019). Seven of those variables were related to hydrological features, six to land use, two to topography and two to climate. All environmental variables were continuous, except the stream order which was discrete. Environmental data preparation was performed using ArcGIS (Esri) and R (R Core Team 2018).

Table 1. Environmental variables computed for each of the 63 119 stream reaches and included in MaxEnt modelling.

Category	Variables	Description	Source
Hydrology	Q10	Monthly stream flow that is observed or exceeded 10% of the time (m ³ /s)	SWAT output
	Fr	Froude number (proxy for hydraulic turbulence)	SWAT output
	FREQ	Number of zero-flow events over the 1990-2011 period	SWAT output
	DUR	Mean duration of zero-flow events over the 1990-2011 period (months)	SWAT output
	cvDUR	Coefficient of variation in duration of zero-flow events (months)	SWAT output
	STREAM_ORDER	Strahler stream order indicating the level of branching of the stream reach	SWAT output
	DENS_BAR	Density of barriers to flow within the stream reach (number per meter)	ROE © DB
Land use	WET	Percentage of inland wetlands	CLC 2012 © DB
	ART	Percentage of artificial surfaces	CLC 2012 © DB
	AGRI	Percentage of agricultural areas	CLC 2012 © DB
	FOREST	Percentage of forest and semi-natural areas	CLC 2012 © DB
	NO_VEG	Percentage of open spaces with little or no vegetation	CLC 2012 © DB
	HERB	Percentage of shrub and/or herbaceous vegetation associations	CLC 2012 © DB
Topography	MIN_EL	Minimum elevation (m)	ALTI © DB
	SLO	Slope (%)	ALTI © DB
Climate	PRECmean	Mean annual precipitation over the 1990-2011 period (mm)	SAFRAN © DB
	TMPmax	Mean monthly maximum air temperature over the 1990-2011 period (°C)	SAFRAN © DB

2.2.1 Hydrology

2.2.1.1 Stream flow simulation

SWAT is a hydrological continuous time model that can be used to simulate hydrological cycles, storages, fluxes and river transfers in each compartment of a watershed (see Neitsch, Arnold, Kiniry, & Williams (2013) for details). It requires input data related to topography, climate, soil type and land use to compute water fluxes. We used ArcSWAT 2012 to simulate water flux in each of the 63 119 stream reaches (i.e. subcatchments). SWAT also identifies one or more hydrological response units (HRUs) within each subcatchment that is the smallest

level for water balance computation. In the present study, a single HRU was defined per subcatchment.

We built 11 SWAT projects, corresponding to the 11 watersheds of the study area (Fig. 2). To improve stream and subcatchment delineation, we used the “Burn-in” algorithm that overlaps an existing digital channel network (here the hydrological network from TOPO © DB –IGN) onto the DEM (Luo, Su, Yuan, Li, & Zhang, 2011). We used a 90 x 90 m resolution land use map (Corine Land Cover (CLC) 2012 © DB) for land use input data, and a 1 x 1 km resolution Digital Soil Map of the World (FAO, 2007) for soil. Climate data were daily precipitation, maximum and minimum air temperature, solar radiation, wind speed and relative humidity, for 1985-2011 (SAFRAN © DB, 8 x 8 km resolution grid).

Monthly stream flow data from 27 gauging stations, extracted from the HYDRO database (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>), were used to calibrate and validate the SWAT models. One gauging station located near to the outlet was used for calibration and validation for each of the 11 watersheds and the 16 others were used for additional validation (Fig. 2) (Charbonnel et al., 2015; Qi & Grunwald, 2005).

Sensitive parameters (i.e. parameters that affect model performance) used in SWAT during calibration procedure have been identified by Grusson et al. (2015) and Boithias et al. (2017). We first ran the models with default parameters over the 1996-2000 period and when the Nash–Sutcliffe Efficiency (NSE) metric (i.e. a commonly used metric to assess simulations) was lower than 0.5 after this first run, sensitive parameters (Appendix 1) were modified as recommended by Grusson et al. (2015) and/or Boithias et al. (2017). Each model was calibrated separately and manually over the 1996-2000 period. In addition to the NSE, model performances during calibration procedure were evaluated for the 11 SWAT projects with the following metrics: the percent model bias (Pbias), the coefficient of determination (R^2) (Moriasi et al., 2007) and the Kling-Gupta Efficiency (KGE; Gupta, Kling, Yilmaz, & Martinez, 2009). According to Moriasi et al. (2007) and Gupta, Kling, Yilmaz, & Martinez (2009), model is considered accurate when $R^2 > 0.5$, $Pbias \pm 25\%$, $NSE > 0.5$ and $KGE > 0$.

Validation was performed with no further adjustment of parameters, over two periods: 1990-1998 and 1998-2011, to evaluate model performances before and after the calibration period (i.e. 1996-2000). For each SWAT project, we performed validation procedure at the gauging station used for calibration and at one or two (if available) additional gauging stations. The same four statistical model performances mentioned above were used. Due to a lack of observed data over the 1996-2000 period at the gauging station used for calibration, the PA_center project was calibrated and validated over different time periods, while respecting the partitioning mentioned above (i.e. two periods of validation, before and after the calibration period).

After calibration and validation, we ran the 11 models over the period 1990-2011 at a monthly time step. The following variables derived from simulated stream flow were thus available for each of the 63 119 stream reach and for each month between January 1990 and December

2011: streamflow out (m^3/s) (FLOW_OUT), velocity of water (m/s) (VEL) and water depth (m) (DEP).

2.2.1.2 Zero-flow threshold and flow intermittence

In hydrological modelling, zero-simulated flow values are uncertain (Ivkovic, Croke, & Kelly, 2014; Pilgrim, Chapman, & Doran, 1988). Thus, defining appropriate zero-flow threshold below which it is assumed that no water flows in streams is required. When studying large-scale patterns of flow intermittence, measured data from gauging stations are often used to determine this threshold (Reynolds, Shafroth, & LeRoy Poff, 2015; Snelder et al., 2013). In our study area, there are only two gauging stations in intermittent streams, and they both record low frequency and low duration of zero-flow events (i.e. shorter than one month) (Snelder et al., 2013). We thus developed an alternative methodology using expert judgment to identify reference intermittent stream reaches. Expert judgment is increasingly used in ecological sciences (Martin et al., 2012), and is now recognized as a useful source of information to complement modelling approaches (Aizpurua et al., 2015). The main drawback of using this approach, compared to relying on measured data from gauging stations to characterize flow intermittence (e.g. Snelder et al., 2013), is experts' subjectivity. Without a rigorous monitoring, we acknowledge that it can be difficult to obtain accurate estimations of zero-flow event duration and frequency. However, experts are often consulted for their field experience and knowledge of their study area (Burgman, 2005). We thus expect that their judgment is as relevant as observed data from gauging stations. We questioned 10 local experts (i.e. environmental managers or researchers) distributed along the French Pyrenees to identify and localize known intermittent stream reaches. The stream reaches had to be known to dry out during at least one month during the 1990-2011 period (to have a chance to occur in our monthly simulations). For each intermittent reach identified, we asked them the period of the year at which flow ceases. According to the experts, zero-flow events occur mainly during August and September. Based on these stream reaches known to be intermittent, we then defined a zero-flow threshold for each of the 11 SWAT projects following two steps (Fig. 3): (1) identification of the minimum value of simulated FLOW_OUT in August-September during the 1990-2011 period for each known intermittent reach, and (2) computation of the zero-flow threshold as the mean of the minimum values of simulated FLOW_OUT found for these intermittent reaches. Then, stream reaches for which flow was below the corresponding zero-flow threshold of each SWAT project for at least one month during the period 1990-2011, were assigned to the intermittent category, while the other reaches were considered as perennial streams.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

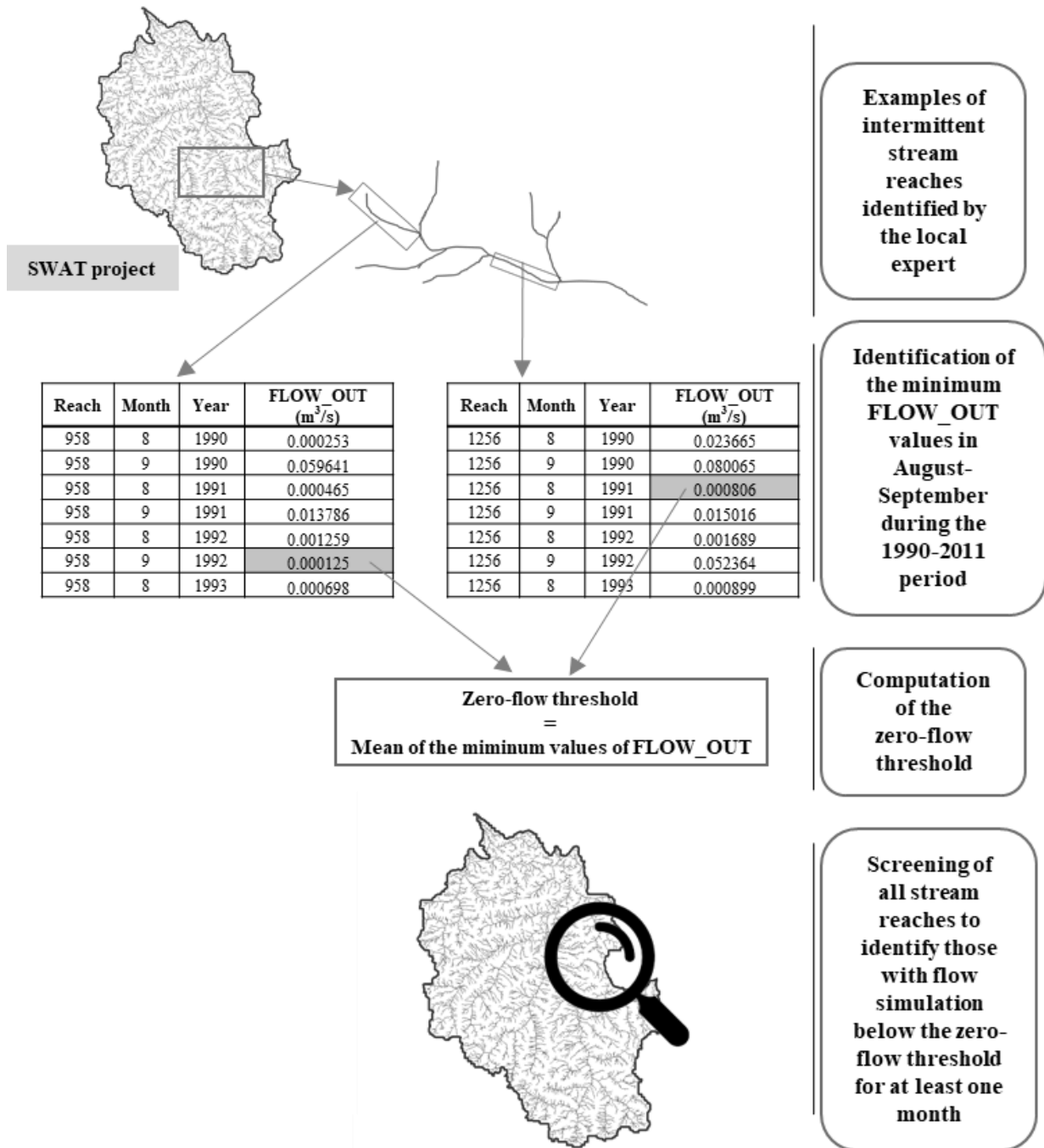


Figure 3. Steps to identify the zero-flow threshold derived from the stream reaches known to be intermittent by local experts. An example is given for the SWAT project 4. Stream reaches in the SWAT project for which monthly flow is below the zero-flow threshold for at least one month during the period 1990-2011 are assigned to the intermittent category, and the remaining to the perennial category.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

To evaluate the accuracy of our intermittent/perennial streams classification, we compared it to an independent database (TOPO © DB - IGN). Due to the way of generating TOPO data (i.e. mainly aerial photography) that is different from our methodology to generate hydrological network, and to a different spatial grain between our study and the TOPO database (1:25000), 14% of the 63 119 stream reaches used for SWAT modelling are not present in the TOPO database, whereas 26 % of the stream reaches of the TOPO database are not present in our dataset. We calculated the percentage of intermittent rivers from the TOPO database that were also assigned to the intermittent category in our classification. To account for the percentage of stream reaches of the TOPO database that are not represented in our database, we considered a shared percentage higher than 70% as satisfactory. For the stream reaches that were not present in the TOPO database, no validation of the classification could be conducted.

2.2.1.3 Hydrological metrics

Five hydrological metrics were derived from VEL, DEP and FLOW_OUT. First, the Froude number was computed from VEL and DEP, as follows:

$$Fr = \frac{VEL}{\sqrt{g * DEP}}$$

where g is the acceleration due to gravity and $\sqrt{g * DEP}$ is the wave celerity. This metric provides a measure of hydraulic turbulences, with values >1 for torrential regime (i.e. low water level and high velocity) and values <1 for lentic regime (i.e. high water level and low velocity). Using FLOW_out monthly data, we computed Q10 (m^3/s) that is the flow observed or exceeded 10% of the time (i.e. high-flow) for each stream reach, as well as three metrics describing flow intermittence: (1) the frequency (FREQ) that is the number of zero-flow events (i.e. one month or successive months during which water stops flowing) during the 1990-2011 period, (2) the duration (in months) (DUR) that is the mean duration of zero-flow events over the 1990-2011 period, and (3) the coefficient of variation in duration of zero-flow events (cvDUR). These three metrics are widely used in hydrology to describe flow intermittence (Larned et al., 2010; Snelder et al., 2013). We computed them over the whole 1990-2011 period due to the monthly temporal grain of flow simulations and not on a yearly time step as frequently done (Snelder et al., 2013).

In addition to the five hydrological metrics derived from SWAT simulations, we also used (1) the Strahler stream order (STREAM_ORDER; Strahler, 1957), indicating the level of branching of a stream, and (2) the density of barriers to flow (e.g. dams, weirs, dykes) within stream reach (DENS_BAR; number per stream reach meter) using the ROE database (Référentiel des Obstacles à l'Écoulement © - OFB).

2.2.2 Land use, topography and climate variables

Land use data were extracted from the third level of the Corine Land Cover database (CLC 2012 © DB). Only the 31 land use classes likely to be found in our study area or that describe

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

a terrestrial habitat expected to be used by the Pyrenean brook newt, were selected. These 31 classes were then aggregated into six land use categories (Tab. 1). From the resulting land use map, we computed the proportion of each of the six land use category within a 100 m buffer around each stream reach.

We computed two variables describing the topography of each stream reach: the slope (%) (SLO) and the minimum elevation of the reach (m) (MIN_EL). Both were derived from the 25 x 25 m DEM (ALTI © DB).

Climate was described by the mean annual precipitation (mm) (PRECmean) and the mean monthly maximum air temperature (°C) (TMPmax) for the 1990-2011 period. We used air temperature as a surrogate for water temperature (Domisch, Jähnig, & Haase, 2011) because we did not have access to direct measures or estimates of water temperature for the 63 119 stream reaches.

2.3 Occurrence records

Occurrence records (i.e. presence-only) of the Pyrenean brook newt in the French Pyrenees were extracted from the database gathered by naturalist associations, environmental consulting companies, environmental agencies and research groups likely to have information about the species. This database includes 1658 geolocalized records collected from 1990 to 2019. Among them, we kept only the oldest record for stream reaches having multiple records. We also removed records in lakes and in hypogean habitats as this study is focused only on stream-dwelling populations of the Pyrenean brook newt, resulting in a dataset of 1035 occurrence records between 1990 and 2019. As the environmental variables were compiled from sources dating back to 2012 (i.e. land use) or were simulated over a pre-2012 period (i.e. climate and hydrology), we only used occurrence records between 1990 and 2011 dataset to build the Pyrenean brook newt distribution model. This data filtering resulted in a final dataset of 654 stream reaches where the Pyrenean brook newt has been observed at least once between 1990 and 2011 (Fig. 1).

2.4 MaxEnt modelling of the distribution of the Pyrenean brook newt

We fitted a distribution model relating the Pyrenean brook newt occurrence records to the set of environmental variables using the Maximum Entropy species distribution software (MaxEnt; Phillips, Anderson, & Schapire, 2006). MaxEnt estimates the suitability of one place given environmental constraints (i.e. environmental variables) in the covariates space and provides suitability index ranging continuously from 0 (least suitable) to 1 (most suitable) for each place.

2.4.1 Model settings

Prior to modelling, all environmental variables, except STREAM_ORDER, were log-transformed (or log+1 for variables with zero values) to approximate Gaussian distribution.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

In addition to species presence data, MaxEnt requires background data to build the model. Background locations, also called pseudo-absences, are locations where presence/absence of the species is unknown, representing the range of environmental conditions in the study area. To account for potential spatial bias in species presence data due to unequal sampling effort, while providing accurate representation of environmental variations in the study area, we followed the recommendations of Barbet-Massin, Jiguet, Albert, & Thuiller (2012) and Phillips & Dudík (2008). We selected a set of 10 000 background stream reaches in the study area, excluding the stream reaches where the Pyrenean brook newt presence is known. Both background data and species occurrence records were thus biased in the same manner (Phillips & Dudík, 2008). However, the spatial bias in sampling is expected to be low, as Pottier et al. (2021) suggested that the current distribution of the Pyrenean brook newt in France is now relatively well known due to huge sampling efforts since the 1990s.

We ran MaxEnt in logistic format to get an estimation of the probability of presence, given the environmental conditions (Phillips & Dudík, 2008), and we used quadratic feature type to approach unimodal species response to environmental variables (Austin, 2007).

2.4.2 Model predictive performances

We followed a 10-fold cross-validation procedure with ten replicates using the Pyrenean brook newt occurrence records from 1990 to 2011. For each replicate, the occurrence dataset ($N = 654$) was randomly partitioned into 10 equal size subsamples: one single subsample was used as testing data and the remaining nine subsamples as training data. Performances of the model were averaged across the 10 repetitions and evaluated using four metrics: (i) AUC of the receiver operating characteristic (ROC) plot, (ii) True Skill Statistics (TSS), (iii) sensitivity (i.e. proportion of occurrence records correctly predicted as suitable), and (iv) specificity (i.e. proportion of pseudo-absences correctly predicted as unsuitable). An AUC value close to one indicates a model accurate in discriminating between presence and pseudo-absences (Pearce and Ferrier 2000). TSS, sensitivity and specificity require binary predictions instead of continuous probabilities to be computed. We used the threshold value maximizing the sum of sensitivity and specificity to transform probabilities (Liu, White, & Newell, 2013). TSS ranges from -1 to 1 , where one indicates perfect fitting and values of zero or less indicate a performance no better than random.

2.4.3 Contribution of environmental variables in driving the Pyrenean brook newt distribution

We estimated the relative contribution of each environmental variable to explain the Pyrenean brook newt distribution using the average permutation importance measure (PI) over the 10 replicates (Iannella, Cerasoli, & Biondi, 2017; Phillips, 2017). As there is no commonly accepted guidelines for the interpretation of PI values, we used the scree test method (Cattell, 1966) to decide how many variables should be retained as influential. From the graph showing the descending permutation importance accounted for by the factors extracted in the MaxEnt analysis, we considered the variables before the first slope break, as influencing the most the distribution of the Pyrenean brook newt. Species response curves,

showing the mean response across the 10 replicates to the most contributing environmental variables, were also drawn to explore the way (i.e. direction and magnitude) each variable drives the distribution of the Pyrenean brook newt.

3. Results

3.1 Stream flow simulations

Overall, stream flow simulations were satisfactory regarding values of evaluation metrics at gauging stations used for calibration over the calibration period (mean across the 11 SWAT projects \pm SD: NSE = 0.61 ± 0.13 , $R^2 = 0.73 \pm 0.11$, Pbias = -8.8 ± 13.86 , KGE = 0.61 ± 0.24 ; Tab. 2, Appendix 2). The PA_east, PA_west and PA_center models were accurate according to the four evaluation metrics, while the HP_east model was inaccurate based on NSE value and the PO_center model based on the Pbias value (Tab. 2). However, all models had an acceptable R^2 and KGE. When computed for observed data for the first validation period (i.e. 1990-1998) at gauging stations used for calibration, NSE ranges from 0.47 to 0.83, R^2 from 0.6 to 0.89, Pbias from -32.66 to 24.4 and KGE from 0.41 to 0.77. For the second validation period (i.e. 1999-2011), NSE ranges from 0.55 to 0.85, R^2 from 0.56 to 0.88, Pbias from -25.5 to 36.01 and KGE from 0.5 to 0.85. At four gauging stations used only for validation, located in four distinct watersheds (i.e. PA_center, Ar_center, Aude, and PO_center), the NSE value was negative (i.e. the observed mean is a better predictor than the simulated mean) for the three periods tested. These results highlight that hydrographs did not perfectly match in terms of structure of time series. However, mean values of Pbias (-14.69 ± 51.57) and R^2 (0.46 ± 0.3) at these gauging stations for the three periods indicated that simulated data were globally in the same range as the observed data. Negative NSE values likely result from gauging stations located in headwater streams in karstic regions. We suspect that flow in these streams strongly depends on groundwater flux processes, that require higher resolution spatial inputs than those used in this study, to be simulated at the Pyrenees scale (Storey, Howard, & Williams, 2003). In the other gauging stations used only for validation (n=11), the mean NSE for the three periods tested was 0.41 (± 0.26), the mean R^2 was 0.66 (± 0.15), the mean Pbias was -1.08 (± 30.03) and the mean KGE was 0.45 (± 0.2) (Tab. 2), indicating acceptable simulations. To assess whether the highlighted discrepancies between observed and simulated flows (Appendix 2) could affect hydrological variables included in MaxEnt model, we compared observed and simulated Q10. The difference was found not significant (Paired t-test: $p = 0.09$).

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Table 2. Calibration and validation performances for the 11 SWAT projects: NSE, R², PBias and KGE, at gauging stations used for calibration and validation (n°1 for each project) and at gauging stations used for validation only (n°2 and/or n°3 for each project), for three periods (calibration: 1996-2000, validation 1: 1990-1998, validation 2: 1999-2011). PA_west = Pyrenees-Atlantique-west; PA_center = Pyrenees-Atlantique-center; PA_east = Pyrenees-Atlantique-east; HP_west = Hautes-Pyrenees-west; HP_east = Hautes-Pyrenees-east; HG = Haute-Garonne; Ar_west = Ariège-west; Ar_center = Ariège-center; Aude = Aude; PO_center = Pyrenees-Orientales-center; PO_east = Pyrenees-Orientales-east (see Figure 2).

Project ↓	Period →	Calibration				Validation 1				Validation 2			
	Gauging station ↓	NSE	R ²	PBias (%)	KGE	NSE	R ²	PBias (%)	KGE	NSE	R ²	PBias (%)	KGE
PA_west	n°1	0.68	0.76	-15.83	0.68	0.74	0.79	-17.56	0.68	0.69	0.74	-14.21	0.70
	n°2	0.48	0.65	-26.48	0.54	0.46	0.64	-32.40	0.45	0.56	0.68	-24.61	0.58
PA_center*o	n°1	0.73	0.75	0.72	0.64	no observed data				no observed data			
	n°2	0.32	0.77	53.34	0.39	0.39	0.77	56.24	0.39	0.32	0.77	53.34	0.42
	n°3	-0.01	0.52	-40.20	0.16	-0.02	0.43	-32.09	0.13	-0.02	0.52	-40.24	0.16
PA_east	n°1	0.82	0.84	6.50	0.82	0.83	0.85	-5.64	0.77	0.85	0.87	6.42	0.85
	n°2	0.42	0.81	28.09	0.48	0.50	0.83	-31.42	0.49	0.48	0.82	-29.80	0.49
HP_west	n°1	0.57	0.68	-8.02	0.66	0.56	0.63	-8.95	0.62	0.80	0.83	-7.21	0.81
	n°2	0.39	0.66	-18.29	0.60	0.37	0.58	-16.97	0.54	0.74	0.81	-9.23	0.77
HP_east	n°1	0.40	0.66	-9.22	0.55	0.54	0.67	-15.64	0.64	0.62	0.70	-8.64	0.68
	n°2	0.34	0.76	8.99	0.45	0.45	0.75	11.28	0.56	0.45	0.81	11.43	0.51
	n°3	0.62	0.76	-9.48	0.69	0.65	0.70	-12.24	0.67	0.43	0.55	-13.35	0.53
HG	n°1	0.59	0.72	19.48	0.51	0.47	0.74	-32.66	0.41	0.55	0.74	-25.50	0.54
	n°2	0.45	0.52	16.69	0.37	0.52	0.60	-19.77	0.45	0.53	0.63	-19.42	0.45
Ar_west	n°1	0.58	0.59	-1.89	0.57	0.64	0.67	-2.66	0.67	0.66	0.68	6.72	0.66
	n°2	0.71	0.72	7.87	0.69	0.73	0.77	-13.51	0.62	0.72	0.73	-5.04	0.70
	n°3	0.36	0.44	15.69	0.36	0.45	0.55	-18.40	0.48	0.51	0.56	-13.77	0.44
Ar_center	n°1	0.56	0.72	10.36	0.65	0.75	0.76	3.47	0.76	0.81	0.83	6.06	0.81
	n°2	0.01	0.60	-47.04	0.19	0.22	0.66	-43.13	0.26	0.19	0.66	-42.80	0.22
	n°3	-1.60	0.78	66.75	-0.09	-0.65	0.80	55.72	0.11	-1.24	0.82	66.97	0.01
Aude	n°1	0.51	0.57	10.21	0.56	0.56	0.60	3.78	0.59	0.48	0.56	-9.44	0.55

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

	n°2	-0.09	0.45	-3.28	-0.10	-0.12	0.78	-75.41	-0.10	-0.22	0.32	-84.05	-0.37	
PO_center	n°1	0.51	0.87	34.74	0.51	0.58	0.76	24.40	0.63	0.59	0.82	26.68	0.60	
	n°2	-0.56	0.07	-24.90	0.03	-0.40	0.08	-32.00	-0.03	-0.74	0.01	-33.56	-0.08	
	n°3	0.40	0.83	30.87	0.49	-0.20	0.65	36.30	0.31	-0.55	0.53	62.17	0.11	
PO_east*	n°1	0.63	0.89	32.57	0.51	0.78	0.89	4.92	0.71	0.59	0.88	36.01	0.50	
	n°2		no observed data				no observed data				-2.91	0.01	18.28	-0.28

*: projects for which observation data from one gauging station are missing for the calibration and/or validation periods. Simulations were thus assessed based on the performances measured at the other gauging stations of the project.

o: project for which observation data from gauging station n°1 are missing for the calibration period 1996-2000, and for which another calibration period was used (2006-2010). Validation periods at gauging stations used for validation have been adjusted accordingly (validation 1: 1990-2007; validation 2: 2008-2011).

3.2. Flow intermittence

For three watersheds (i.e. PA-center, PA-west and PO-east), no stream reach was clearly identified by the experts as being intermittent. Consequently, we used the zero-flow threshold defined in the closest watershed as an approximation (Tab. 3). The zero-flow threshold was $0.022 \pm 0.035 \text{ m}^3/\text{s}$ on average across the 11 watersheds. About 70% of the intermittent stream reaches of the TOPO © DB were classified as intermittent when applying the zero-flow threshold identified from our SWAT simulations (Tab. 3). Three models had nevertheless a lower proportion of intermittent reaches shared with the TOPO © DB: HP-west, PA-center and PA-west. For PA-center and PA-west, this may result from the use of the zero-flow threshold of PA-east combined with poor performances of SWAT simulations. For HP-west, the zero-flow threshold identified from the expert judgement was the highest ($0.124 \text{ m}^3/\text{s}$). Additionally, HP-west was the only model for which the intermittent stream reaches identified by the expert matched with perennial reaches in the TOPO © DB. This result points out the limit of using a subjective judgement rather than an objective method to characterize zero-flow.

Among the 63 119 stream reaches covering the study area, 80.7% (50 980) reaches had at least one month of zero-flow over the 1990-2011 period. Among them, 26.1% (13 330) reaches were simulated to be dry over the whole study period. They are mainly first-order stream reaches (76%). This leads to a proportion of 59.6% of the Pyrenean river network being classified intermittent when excluding these permanently dry streams. Perennial reaches were the large main rivers while the intermittent reaches were mainly located upstream of catchments (Appendix 3). The metric *FREQ* varied between 1 and 60 zero-flow events across the intermittent reaches, with a median of 11 events between 1990 and 2011 (i.e. 0.5 event per year). Duration of zero-flow events (*DUR*) ranged from one to 264 months (i.e. the whole study period) with a median of 6.3 months (i.e. 0.3 month per year). Intermittent reaches with at least one month of flowing water between 1990 and 2011 (i.e. not totally dry during the whole study period) had a median zero-flow duration of 3.5 months (i.e. 0.16 month per year).

Finally, 70.5 % of the 654 occurrence records of the Pyrenean brook newt used in MaxEnt modelling are located in intermittent stream reaches.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Table 3. Comparison between the number of intermittent stream reaches identified from SWAT simulations and expert judgment, and derived from the independent database (TOPO © DB - IGN). N(Reference) is the number of reference intermittent stream reaches identified by the experts, N(Simulations) and N(TOPO) are the number of intermittent reaches derived from the SWAT simulations, and from the TOPO database, respectively. For N(Simulations) and N(TOPO), the percentage of the total number of stream reaches in each model is indicated. N(Simulations+TOPO) is the total number of unique intermittent reaches found both from SWAT simulations and the TOPO database. The shared percentage is the percentage of intermittent reaches from the TOPO database that is also classified as intermittent from SWAT simulations. PA_west = Pyrenees-Atlantique-west; PA_center = Pyrenees-Atlantique-center; PA_east = Pyrenees-Atlantique-east; HP_west = Hautes-Pyrenees-west; HP_east = Hautes-Pyrenees-east; HG = Haute-Garonne; Ar_west = Ariège-west; Ar_center = Ariège-center; Aude = Aude; PO_center = Pyrenees-Orientales-center; PO_east = Pyrenees-Orientales-east (see Figure 2).

Model	N(Reference)	Zero-flow threshold (m ³ /s)	N(Simulations)	N(TOPO)	N(Simulations+TOPO)	Shared percentage (%)
PA_west	0	same as PA_east	2299 (55%)	1448 (35%)	2617	52.76
PA_center	0	same as PA_east	2542 (51%)	2261 (45%)	3673	49.98
PA_east	2	0.029	3249 (55%)	2071 (35%)	3958	65.77
HP_west	12	0.124	1996 (29%)	1968 (29%)	3501	23.53
HP_east	5	0.003	4390 (71%)	2153 (35%)	4644	88.2
HG	4	0.012	2536 (65%)	1666 (43%)	2827	82.53
Ar_west	2	0.001	3830 (58%)	3064 (46%)	4847	66.81
Ar_center	11	0.009	6483 (69%)	3830 (40%)	6949	87.83
Aude	9	0.008	5147 (69%)	3516 (47%)	5652	85.64
PO_center	8	0.001	3516 (66%)	2498 (47%)	4057	78.34
PO_east	0	same as PO_center	1694 (77%)	918 (42 %)	1754	93.46

3.3. MaxEnt modelling

Performances of MaxEnt in predicting the distribution of the Pyrenean brook newt was satisfactory, with a mean \pm SD AUC of 0.803 ± 0.002 over the 10 replicates and TSS of 0.483 ± 0.043 . Applying the most accurate logistic threshold (mean = 0.390 ± 0.016) to transform probabilities in binary predictions, a mean sensitivity of 0.736 ± 0.037 and a mean specificity of 0.747 ± 0.013 were found.

Regarding the importance of variables driving the distribution of the Pyrenean brook newt, all categories of environmental variables were influential, except topography, with a cumulative permutation importance (PI) of only 3% (Fig. 4). Land use and hydrological categories were the most important ones, each contributing to 35.2% in explaining species distribution. Climate has a cumulative PI of 26.4%, driven almost exclusively by temperature (precipitation mean PI = 0.1%). The scree test suggested that individually, monthly maximum air temperature (26.3%), proportion of agricultural areas (21.2%) and frequency of zero-flow events (13%) were the three variables contributing the most (Fig. 4). For those three variables,

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

the cumulative PI reached 60.5%, indicating that they are strong drivers of the Pyrenean brook newt distribution. Environmental suitability of stream reaches for the Pyrenean brook newt decreased as maximum air temperature, proportion of agricultural areas and frequency of zero-flow events increased (Fig. 5).

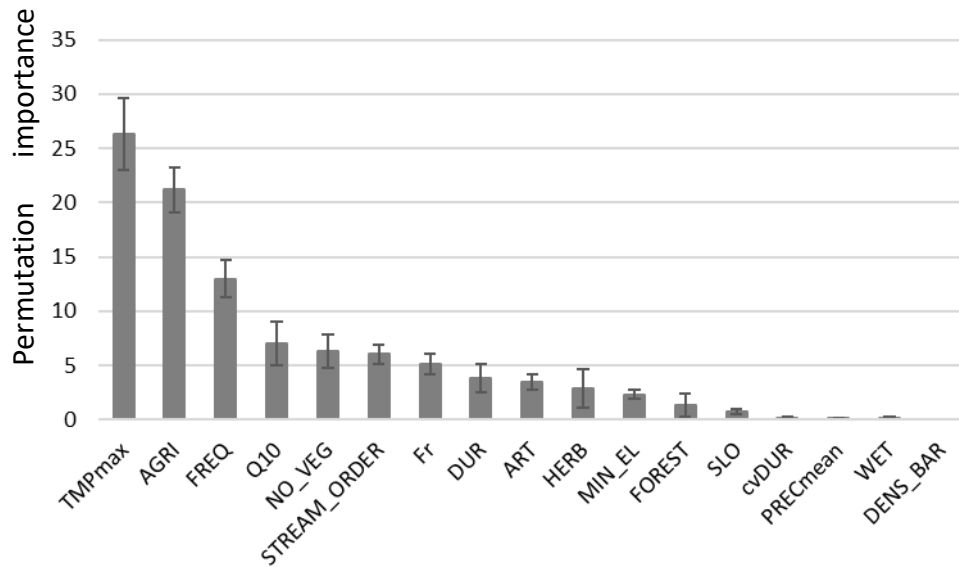


Figure 4. Descending mean and standard deviation permutation importance (PI) of environmental variables in MaxEnt modelling of the Pyrenean brook newt distribution, over 10 replicates.

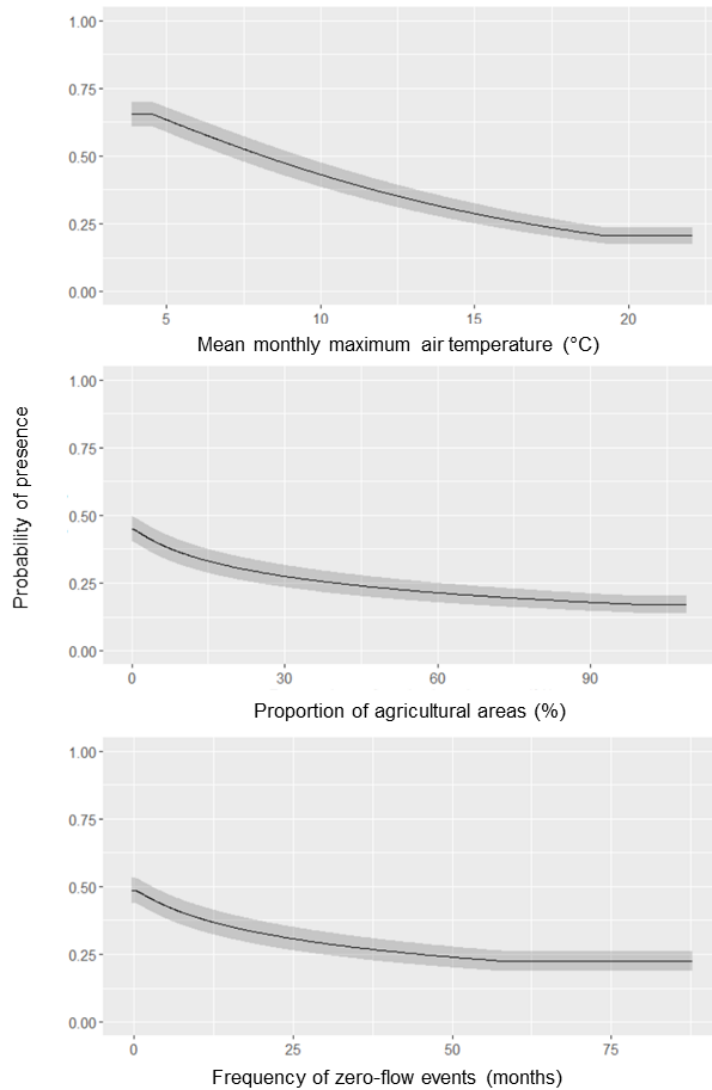


Figure 5. Response curves for the three environmental variables driving the most the Pyrenean brook newt distribution. The curves show how the predicted probability of presence changes according to each variable, keeping all the other variables at their average value. The black line indicates the mean response over 10 replicates and the grey area represents standard deviation.

3.4. The Pyrenean brook newt prefers cold headwater streams, surrounded by natural areas and with low flow intermittence

Consistently with accurate predictive performances of the MaxEnt model, the map of predictions (Fig. 6) reveals that presence records overlap mainly with the most suitable predicted stream reaches that are predominantly located in headwaters.

In the most unsuitable intermittent stream reaches (i.e. predictions of habitat suitability between 0 and 0.39), we found a mean of 14.4 no-flow events occurred over the 22-year study period, that is one dry event every 18 months, against a mean of five no-flow events, that is one dry event every 53 months, in the most suitable intermittent stream reaches (i.e. between

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

0.8 and 1). We also found a mean monthly maximum temperature of 6.3°C and the absence of agriculture in the most suitable stream reaches, against a mean of 14.8°C and a mean proportion of 29.9% of agricultural areas in the most unsuitable stream reaches.

In addition, our results indicated that 168 of the 654 stream reaches where the Pyrenean brook newt has been recorded between 1990 and 2011 are predicted to be unsuitable (i.e. predictions of habitat suitability between 0 and 0.39), resulting in predicting an absence while the species has been observed (Fig. 6). These predictions are mainly located at low elevation (Fig. 6).

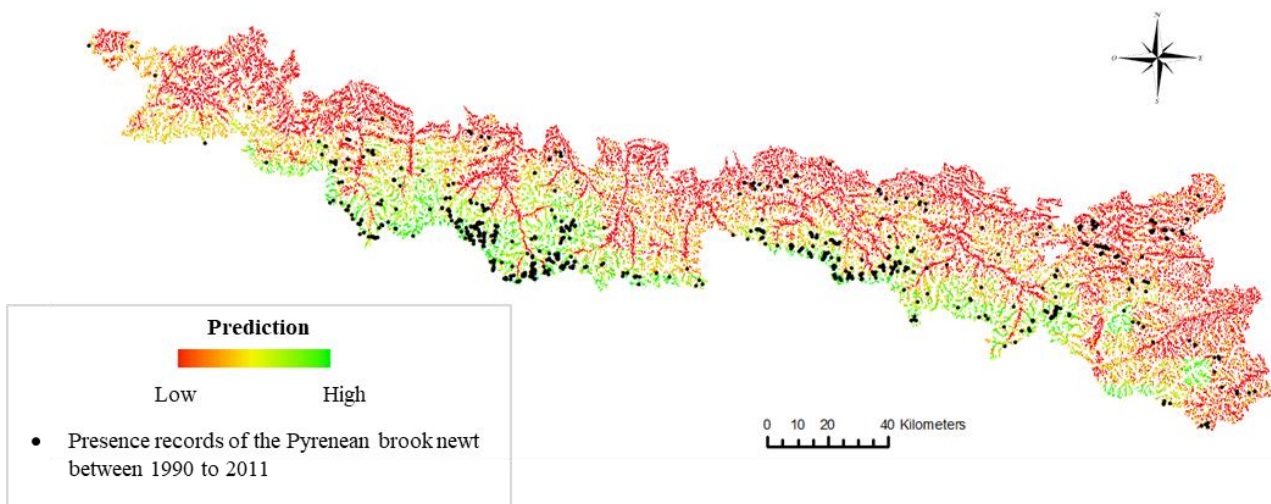


Figure 6. Habitat suitability predicted for the Pyrenean brook newt and presence records (1990-2011).

4. Discussion

4.1. New insights about flow intermittence in the French Pyrenees

Flow intermittence is rarely considered in river management, often due to a lack of available data, whereas it is acknowledged to be a key determinant for freshwater biodiversity and ecosystem functioning (Acuña, Hunter, & Ruhí, 2017). In this study, the absence of available data on flow intermittence across the whole French Pyrenees at the stream reach spatial grain, makes us call on expert judgement to get field information about flow conditions during the driest period. This approach is increasingly used for the understanding of flow dynamic as it can provide a low-cost and accurate evaluation of flow variations at fine grain (Turner & Richter, 2011).

In France, Snelder et al. (2009, 2013) conducted a study to understand patterns of flow intermittence at fine spatial grain (i.e. mean length of reaches = 2.5 km), using data from gauging stations. They predicted 39% of the French river network to be intermittent, especially in warm and dry locations. This proportion is driven by the quite rough spatial grain of their analysis and does not highlight intermittent streams in mountains in comparison to our study.

Exploring intermittent streams in mountainous areas requires the detection of low-order streams, which can represent more than 70% of the whole river network (Lowe & Likens, 2005), and thus needs high-performance mapping technique. As far as we know, our study is the first one in France to classify fine-grained stream reaches (i.e. mean length = 421 m) of a large mountainous area into intermittent and perennial reaches. We found 60% of the French Pyrenean river network being classified intermittent when excluding streams always dry. This value is much higher than the one predicted by Snelder et al. (2013) but this finding is not surprising given that headwater streams in mountainous areas are the most expected to dry following snowmelt. Our results thus complement those from Snelder et al. (2013) and support the fact that intermittent rivers are abundant and present in various ecosystems. In addition, when compared with the most recent and exhaustive database including an inventory of stream flow regimes (i.e. TOPO © DB), we found that about 70% of intermittent streams were also classified as intermittent by our methodology.

We acknowledge however that more accurate measures of flow intermittence could be achieved using daily instead of monthly stream flow data. Indeed, water flow can stop for periods shorter than one month (e.g. between two intense rainfalls in summer) with implications for survival of freshwater organisms (e.g. macro-invertebrates) (Crabot, Heino, Launay, & Datry, 2020). Such shorter dry events were unfortunately not detected in our simulations (i.e. fine spatial grain but coarse temporal grain).

4.2. Main drivers of the Pyrenean brook newt distribution

Among the set of environmental variables tested, we found three variables contributing importantly to the distribution of the Pyrenean brook newt: monthly maximum air temperature, proportion of agricultural areas and frequency of zero-flow events.

The first two variables are well known drivers of aquatic species distribution (Enriquez-Urzelai, Kearney, Nicieza, & Tingley, 2019; Iannella et al., 2017; Surasinghe & Baldwin, 2015), but also of the distribution of other taxa (Redhead, Powney, Woodcock, & Pywell, 2020; Sutton, 2020). Consistently with our expectation, warm monthly maximum air temperature was found to limit the most the presence of the Pyrenean brook newt. Ectotherms such as amphibians are particularly sensitive to temperature because it can affect their physiology through thermoregulation as well as larvae survival. As our mountainous study area presents a strong temperature gradient, this is not surprising that temperature highly influences the distribution of the Pyrenean brook newt. However, Trochet et al. (2018) recently reported a more complex quadratic behavioral response of the Pyrenean brook newt to temperature that seems to be dependent on elevation. They suggested that at high elevation (i.e. >1300 m, with long snow duration), the species can compensate low opportunities of favorable temperature by selecting microhabitat with warmer temperatures for thermoregulation. Conversely, low elevation areas are more covered by forests, with colder temperature under tree canopy. The Pyrenean brook newt could have no opportunities to select microhabitat with warmer temperatures. According to the negative relationship between temperature and species

presence that we highlighted in this study, we hypothesize that forests act as local refuges given air is wetter and temperature is cooler during summer under tree cover, even in warm and dry areas located in lowlands. However, the proportion of forests surrounding stream reaches was not among the major drivers of the Pyrenean brook newt distribution.

Proportion of agricultural areas surrounding stream reaches was the second most important driver of the Pyrenean brook newt distribution in the French Pyrenees. Agricultural practices are acknowledged to have a negative impact on stream salamander richness and abundance (Surasinghe & Baldwin, 2015), and other stream species such as macroinvertebrates and fishes (Horak, Assef, Grech, & Miserendino, 2020), by reducing natural cover (mainly forest) in riparian zones and thus inducing immediate or delayed changes in nutrient cycling, water temperature or sediment transport (Utz, Hilderbrand, & Raesly, 2010; Yates & Bailey, 2010). In our study area, 22.5% of the hydrographic network is partially or totally covered by agriculture in the first 100 m of the riparian zone. These agricultural activities, mainly located in foothills, are dominated by pastures (47%) and complex cultivation patterns (33%). To date, few studies have focused on the effects of water quality on the Pyrenean brook newt (Montori, Llorente, & Nadal, 1982). Yet, chemical and physical perturbations induced by agricultural activities could affect water quality, hence limiting the Pyrenean brook newt presence (Dalibard, Buisson, Ribéron, & Laffaille, 2020; Pottier et al., 2021), by affecting larval development for example (Rouse, Bishop, & Struger, 1999). Our results seem to support this hypothesis, as the most suitable stream reaches for the Pyrenean brook newt were predicted to be surrounded by no or small surfaces allocated to agriculture.

As expected, we highlighted the importance of flow intermittence on the Pyrenean brook newt distribution, with a decrease in habitat suitability when frequency of zero-flow events increases. According to our flow regime classification method, intermittent streams are dominant in the French Pyrenees. We predicted that the Pyrenean brook newt can occur in intermittent streams as long as zero-flow events remain occasional (i.e. less than one dry event every 18 months). This is not surprising as 70.5% of the species occurrence record used in MaxEnt modelling are located in intermittent stream reaches and as amphibians live both in aquatic and terrestrial habitats. Early development stages (i.e. eggs and larvae) exclusively occur in water, but adults have functional lungs (reduced for the Pyrenean brook newt; Despax, 1923) allowing them to live out of water. In addition, stream reaches with zero-flow during a time period are generally not continuous along a stream. Dry reaches can be next to reaches where a thin but sufficient layer of water continues to flow, hence serving as refuges for the Pyrenean brook newt and its prey.

Only a limited number of recent studies have assessed ecological impacts of the frequency and duration of zero-flow events (e.g. Colls, Timoner, Font, Sabater, & Acuña, 2019; Crabot et al., 2020; Vander Vorste et al., 2020). Colls et al. (2019) showed that longer zero-flow events did significantly decrease biomass and gross primary production of biofilms in Mediterranean streams, but that their frequency had no significant impact. Crabot et al. (2020) reported that both frequency and duration of drying events strongly affected temporal dynamic of stream

invertebrate communities. These aquatic organisms are the main food resource for many species in freshwater ecosystems, including the Pyrenean brook newt (Montori, 1988). Under climate change, an increase in frequency and duration of zero-flow events could directly affect this resource but also Pyrenean brook newt populations. In regions where intermittent streams are abundant (e.g. arid and semi-arid regions), dramatic climate-driven changes in stream flow are forecasted for coming years, with reduced stream flow continuity and connectivity over time and space, respectively (Jaeger, Olden, & Pelland, 2014; Reynolds et al., 2015). In mountainous regions like the Pyrenees, where we found 60% of the river network to be intermittent, reduction in stream flow is also highly plausible and is probably already occurring. For instance, Blöschl et al. (2019) reported a global trend toward more severe droughts in southern Europe since the 1960's. Thus, long-term viability of species with low dispersal rates (including the Pyrenean brook newt) in intermittent streams is questioned (Montori, Llorente, & Richter-Boix, 2008; Pottier et al., 2021). Like many other amphibian (e.g. Chinese giant salamander, Cow Knob salamander) (Jacobsen, 2019; Zhang et al., 2020) and mountainous semi-aquatic (Charbonnel et al., 2016) species, spatial range of the Pyrenean brook newt is expected to contract or at least to shift in response to both warming and increase of flow intermittence.

Although we achieved quite accurate simulations of water flow, we were not able to simulate possible persistence of water in pools or in ground, even when water stops flowing in surface. These parameters can be accounted for by SWAT during calibration process. In practice, reference data related to these environments are very rare, making difficult their inclusion in fine-grained studies. Yet, such pools or groundwater inputs are known as shelters for aquatic organisms (Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978; Finlay, Buhay, & Crandall, 2006). The Pyrenean brook newt is a facultative cave species, completing its life cycle on the surface or within caves, or both, depending likely on water persistence in streams and on water temperature. As water persistence depends on processes acting at very fine spatio-temporal grains (Snelder et al., 2013), such as meteorology, geology, riverbed structure or land-cover, it seems however difficult to get such data for the whole Pyrenean brook newt range. This critical issue should be addressed for a small number of intermittent streams where the Pyrenean brook newt is present and would require intensive monitoring and precise stream and water flow characterization.

The accuracy of our MaxEnt model was satisfactory in predicting the Pyrenean brook newt distribution in the French Pyrenees. Nevertheless, we also predicted a low occurrence probability in some stream reaches whereas the Pyrenean brook newt was recorded. These predictions can result from different things. The most obvious is that the model could miss important environmental or biotic variables, being thus not accurate in predicting suitable stream reaches for the Pyrenean brook newt. Second, occurrence records sometimes come from observations of single individuals in habitats that could not reflect the habitat of the source population (e.g. individuals in active displacement, adrifted individuals). This point is an acknowledged drawback of using presence data instead of abundances to study species

range (Estrada & Arroyo, 2012). Finally, even if the Pyrenean brook newt distribution is considered well described (Pottier et al., 2021) and that sampling bias is probably low over the study period, spatial autocorrelation of data is possible and could result in less precise species distribution model (Miller, 2012). The use of diagnostic tools (e.g. pooling presence-only and presence–absence data for several species) to estimate sampling bias and identify areas in which data are not reliable for statistical inference, would be a first step toward improving predictions.

4.3. Perspectives for freshwater species conservation and management

There is a growing number of intermittent streams across the world and there is now ample evidence that they have to be considered when managing freshwater ecosystems (Costigan et al., 2017; Datry et al., 2014). In spite of necessary further improvements, our stream classification methodology provides new insights and data about flow intermittence in the French Pyrenees. Such information are particularly relevant as they could help to better understand freshwater biodiversity responses to more frequent zero-flow events in coming decades. They also help to locate intermittent streams and map their distribution, that is a key step towards effective ecological status assessment in intermittent rivers and ephemeral streams (Stubbington et al., 2018). Including the outputs of hydrological models into SDMs is increasingly used when exploring relationships between freshwater species and environment. This methodology has recently demonstrated its ability to provide more accurate predictions of habitat suitability (Charbonnel et al., 2015; Kuemmerlen et al., 2014). However, a variety of hydrological metrics can be considered, like indicators of flow regime (e.g. frequency and duration of flow and no-flow periods) or flow magnitude (e.g. low- and high-flow), which can influence ecohydrological processes in different ways, as illustrated by Colls et al. (2019). Accounting for flow intermittence is of major concern, given the global coming trend towards more severe droughts (Blöschl et al., 2019; Jaeger et al., 2014). It would likely improve freshwater species distribution modelling provided that fine-grained spatial and temporal flow data are available at the scale of the study. Ecological responses of aquatic or semi-aquatic species to increasingly flow alterations should also be investigated at fine grain to comply with local management opportunities within the context of the European Water Framework Directive.

Acknowledgements

We are very grateful to all the organizations who provided the occurrence data of the Pyrenean brook newt used in this study, and who offered their expertise for the identification of intermittent streams: Parc National des Pyrénées, Cistude Nature, Réserve Naturelle Régionale du Pibeste-Aoulhet, Nature en Occitanie, Association des Naturalistes d'Ariège, Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis, Fédération Aude Claire, Fédération des Réserves Catalanes, Office National des Forêts 66, Parc Naturel Régional des Pyrénées Catalanes, Groupe Ornithologique du Roussillon, Syndicat Intercommunal de Gestion et d'Aménagement du Tech, Biotope and ECCEL Environnement. We warmly thank the scientists of the Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement who helped with SWAT modelling: Dr. Roxelane CAKIR, Dr. Clément FABRE and Jérémy GUILHEN. We also thank Dr. Thibault DATRY and Dr. Ton SNELDER for their assistance in flow-regime classification.

Finally, we thank EDF (Electricité de France) for their financial support.

The project was founded through a PhD contract and by EDF.

Data Availability Statement

Data are available from the authors upon reasonable request.

Conflict of Interest Statement

The authors declare no conflict of interest.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

References

- ACUÑA, V., HUNTER, M., & RUHI, A. (2017). MANAGING TEMPORARY STREAMS AND RIVERS AS UNIQUE RATHER THAN SECOND-CLASS ECOSYSTEMS. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 211, 12–19. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2016.12.025](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.025)
- AIZPURUA, O., CANTU-SALAZAR, L., SAN MARTIN, G., BIVER, G., BROTONS, L., & TITEUX, N. (2015). RECONCILING EXPERT JUDGEMENT AND HABITAT SUITABILITY MODELS AS TOOLS FOR GUIDING SAMPLING OF THREATENED SPECIES. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 52(6), 1608–1616. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2664.12515](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12515)
- AUER, I., BÖHM, R., JURKOVIC, A., LIPA, W., ORLIK, A., POTZMANN, R., ... NIEPLOVA, E. (2007). HISTALP—HISTORICAL INSTRUMENTAL CLIMATOLOGICAL SURFACE TIME SERIES OF THE GREATER ALPINE REGION. *INTERNATIONAL JOURNAL OF CLIMATOLOGY*, 27(1), 17–46. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/JOC.1377](https://doi.org/10.1002/joc.1377)
- AUSTIN, M. (2007). SPECIES DISTRIBUTION MODELS AND ECOLOGICAL THEORY: A CRITICAL ASSESSMENT AND SOME POSSIBLE NEW APPROACHES. *ECOLOGICAL MODELLING*, 200(1–2), 1–19. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2006.07.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005)
- BARBET-MASSIN, M., JIGUET, F., ALBERT, C. H., & THUILLER, W. (2012). SELECTING PSEUDO-ABSENCES FOR SPECIES DISTRIBUTION MODELS: HOW, WHERE AND HOW MANY?: HOW TO USE PSEUDO-ABSENCES IN NICHE MODELLING? *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 3(2), 327–338. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.2041-210X.2011.00172.X](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x)
- BEAUMONT, L. J., PITMAN, A. J., POULSEN, M., & HUGHES, L. (2007). WHERE WILL SPECIES GO? INCORPORATING NEW ADVANCES IN CLIMATE MODELLING INTO PROJECTIONS OF SPECIES DISTRIBUTIONS. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 13(7), 1368–1385. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2486.2007.01357.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01357.x)
- BLÖSCHL, G., HALL, J., VIGLIONE, A., PERDIGÃO, R. A. P., PARAJKA, J., MERZ, B., ... ŽIVKOVIC, N. (2019). CHANGING CLIMATE BOTH INCREASES AND DECREASES EUROPEAN RIVER FLOODS. *NATURE*, 573(7772), 108–111. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41586-019-1495-6](https://doi.org/10.1038/s41586-019-1495-6)
- BOITHIAS, L., SAUVAGE, S., LENICA, A., ROUX, H., ABBASPOUR, K., LARNIER, K., ... SANCHEZ-PEREZ, J. (2017). SIMULATING FLASH FLOODS AT HOURLY TIME-STEP USING THE SWAT MODEL. *WATER*, 9(12), 929. [HTTPS://DOI.ORG/10.3390/W9120929](https://doi.org/10.3390/w9120929)
- BOSCH, J., TEJEDO, M., LECIS, R., MIAUD, C., LIZANA, M., EDGAR, P., ... GENIEZ, P. (2009). CALOTRITON ASPER. THE IUCN RED LIST OF THREATENED SPECIES 2009: e.T59448A11943040. [HTTP://DX.DOI.ORG/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59448A11943040.EN](http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59448A11943040.EN). DOWNLOADED ON 14 MARCH 2019.
- BRUN, P., THUILLER, W., CHAUVIER, Y., PELLISSIER, L., WÜEST, R. O., WANG, Z., & ZIMMERMANN, N. E. (2020). MODEL COMPLEXITY AFFECTS SPECIES DISTRIBUTION PROJECTIONS UNDER CLIMATE CHANGE. *JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY*, 47(1), 130–142. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/JBI.13734](https://doi.org/10.1111/jbi.13734)
- BURGMAN, M. (2005). RISKS AND DECISIONS FOR CONSERVATION AND ENVIRONMENTAL MANAGEMENT. CAMBRIDGE: CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS. [HTTPS://DOI.ORG/10.1017/CBO9780511614279](https://doi.org/10.1017/CBO9780511614279)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

CATTELL, R. B. (1966). THE SCREE TEST FOR THE NUMBER OF FACTORS. *MULTIVARIATE BEHAVIORAL RESEARCH*, 1(2), 245–276. [HTTPS://DOI.ORG/10.1207/S15327906MBR0102_10](https://doi.org/10.1207/s15327906mbr0102_10)

CHARBONNEL, A., BUISSON, L., BIFFI, M., D'AMICO, F., BESNARD, A., AULAGNIER, S., ... LAFFAILLE, P. (2015). INTEGRATING HYDROLOGICAL FEATURES AND GENETICALLY VALIDATED OCCURRENCE DATA IN OCCUPANCY MODELLING OF AN ENDEMIC AND ENDANGERED SEMI-AQUATIC MAMMAL, *GALEMYS PYRENAICUS*, IN A PYRENEAN CATCHMENT. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 184, 182–192. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2015.01.019](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.019)

CHARBONNEL, A., LAFFAILLE, P., BIFFI, M., BLANC, F., MAIRE, A., NEMOZ, M., ... BUISSON, L. (2016). CAN RECENT GLOBAL CHANGES EXPLAIN THE DRAMATIC RANGE CONTRACTION OF AN ENDANGERED SEMI-AQUATIC MAMMAL SPECIES IN THE FRENCH PYRENEES? *PLOS ONE*, 11(7), e0159941. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0159941](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159941)

CLERGUE-GAZEAU, M., & MARTINEZ-RICA, J. P. (1978). LES DIFFERENTS BIOTOPES DE L'URODELE PYRENEEN, *EUPROCTUS ASPER*. *BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE*, 3–4(114), 461–471.

COLLS, M., TIMONER, X., FONT, C., SABATER, S., & ACUÑA, V. (2019). EFFECTS OF DURATION, FREQUENCY, AND SEVERITY OF THE NON-FLOW PERIOD ON STREAM BIOFILM METABOLISM. *ECOSYSTEMS*, 22(6), 1393–1405. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10021-019-00345-1](https://doi.org/10.1007/s10021-019-00345-1)

COLOMER, M. À., MONTORI, A., GARCIA, E., & FONDEVILLA, C. (2014). USING A BIOINSPIRED MODEL TO DETERMINE THE EXTINCTION RISK OF *CALOTRITON ASPER* POPULATIONS AS A RESULT OF AN INCREASE IN EXTREME RAINFALL IN A SCENARIO OF CLIMATIC CHANGE. *ECOLOGICAL MODELLING*, 281, 1–14. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2014.02.018](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.02.018)

CORN, P. S., & BRUCE BURY, R. (1989). LOGGING IN WESTERN OREGON: RESPONSES OF HEADWATER HABITATS AND STREAM AMPHIBIANS. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 29(1–2), 39–57. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0378-1127\(89\)90055-8](https://doi.org/10.1016/0378-1127(89)90055-8)

COSTIGAN, K. H., KENNARD, M. J., LEIGH, C., SAUQUET, E., DATRY, T., & BOULTON, A. J. (2017). FLOW REGIMES IN INTERMITTENT RIVERS AND EPHEMERAL STREAMS. IN *INTERMITTENT RIVERS AND EPHEMERAL STREAMS* (PP. 51–78). ELSEVIER. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/B978-0-12-803835-2.00003-6](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00003-6)

CRABOT, J., HEINO, J., LAUNAY, B., & DATRY, T. (2020). DRYING DETERMINES THE TEMPORAL DYNAMICS OF STREAM INVERTEBRATE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL BETA DIVERSITY. *ECOGRAPHY*, 43(4), 620–635. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/ECOG.04835](https://doi.org/10.1111/ecog.04835)

DALIBARD, M., BUISSON, L., RIBERON, A., & LAFFAILLE, P. (2020). IDENTIFYING THREATS TO PYRENEAN BROOK NEWT (*CALOTRITON ASPER*) TO IMPROVE DECISION MAKING IN CONSERVATION MANAGEMENT: A LITERATURE REVIEW COMPLEMENTED BY EXPERT-DRIVEN KNOWLEDGE. *JOURNAL FOR NATURE CONSERVATION*, 54, 125801. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JNC.2020.125801](https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125801)

DATRY, T., LARNED, S. T., & TOCKNER, K. (2014). INTERMITTENT RIVERS: A CHALLENGE FOR FRESHWATER ECOLOGY. *BIOSCIENCE*, 64(3), 229–235. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BIOSCI/BIT027](https://doi.org/10.1093/biosci/bit027)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

DOMISCH, S., JÄHNIG, S. C., & HAASE, P. (2011). CLIMATE-CHANGE WINNERS AND LOSERS: STREAM MACROINVERTEBRATES OF A SUBMONTANE REGION IN CENTRAL EUROPE: CLIMATE CHANGE EFFECTS ON STREAM MACROINVERTEBRATES. *FRESHWATER BIOLOGY*, 56(10), 2009–2020. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2011.02631.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02631.x)

DONG, X., JU, T., GRENOUILLET, G., LAFFAILLE, P., LEK, S., & LIU, J. (2020). SPATIAL PATTERN AND DETERMINANTS OF GLOBAL INVASION RISK OF AN INVASIVE SPECIES, SHARPBELLY HEMICULTER LEUCISCULUS (BASILESKY, 1855). *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 711, 134661. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2019.134661](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134661)

ENRIQUEZ-URZELAI, U., KEARNEY, M. R., NICIEZA, A. G., & TINGLEY, R. (2019). INTEGRATING MECHANISTIC AND CORRELATIVE NICHE MODELS TO UNRAVEL RANGE-LIMITING PROCESSES IN A TEMPERATE AMPHIBIAN. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 25(8), 2633–2647. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GCB.14673](https://doi.org/10.1111/gcb.14673)

ESTRADA, A., & ARROYO, B. (2012). OCCURRENCE VS ABUNDANCE MODELS: DIFFERENCES BETWEEN SPECIES WITH VARYING AGGREGATION PATTERNS. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 152, 37–45. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2012.03.031](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.031)

FIELDING, A. H., & HAWORTH, P. F. (1995). TESTING THE GENERALITY OF BIRD-HABITAT MODELS. *CONSERVATION BIOLOGY*, 9(6), 1466–1481. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1523-1739.1995.09061466.X](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09061466.x)

FINLAY, J. B., BUHAY, J. E., & CRANDALL, K. A. (2006). SURFACE TO SUBSURFACE FRESHWATER CONNECTIONS: PHYLOGEOGRAPHIC AND HABITAT ANALYSES OF CAMBARUS TENEBROSUS, A FACULTATIVE CAVE-DWELLING CRAYFISH. *ANIMAL CONSERVATION*, 9(4), 375–387. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1469-1795.2006.00046.X](https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2006.00046.x)

GASSMAN, P. W., REYES, M. R., GREEN, C. H., & ARNOLD, J. G. (2007). THE SOIL AND WATER ASSESSMENT TOOL: HISTORICAL DEVELOPMENT, APPLICATIONS, AND FUTURE RESEARCH DIRECTIONS. *TRANSACTIONS OF THE ASABE*, 50(4), 1211–1250. [HTTPS://DOI.ORG/10.13031/2013.23637](https://doi.org/10.13031/2013.23637)

GOBIET, A., KOTLARSKI, S., BENISTON, M., HEINRICH, G., RAJCAK, J., & STOFFEL, M. (2014). 21ST CENTURY CLIMATE CHANGE IN THE EUROPEAN ALPS—A REVIEW. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 493, 1138–1151. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2013.07.050](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.050)

GRUSSON, Y., SUN, X., GASCOIN, S., SAUVAGE, S., RAGHAVAN, S., ANCTIL, F., & SACHEZ-PEREZ, J.-M. (2015). ASSESSING THE CAPABILITY OF THE SWAT MODEL TO SIMULATE SNOW, SNOW MELT AND STREAMFLOW DYNAMICS OVER AN ALPINE WATERSHED. *JOURNAL OF HYDROLOGY*, 531, 574–588. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JHYDROL.2015.10.070](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.10.070)

GUPTA, H. V., KLING, H., YILMAZ, K. K., & MARTINEZ, G. F. (2009). DECOMPOSITION OF THE MEAN SQUARED ERROR AND NSE PERFORMANCE CRITERIA: IMPLICATIONS FOR IMPROVING HYDROLOGICAL MODELLING. *JOURNAL OF HYDROLOGY*, 377(1–2), 80–91. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JHYDROL.2009.08.003](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.08.003)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

HAGGERTY, C. J. E., CRISMAN, T. L., & ROHR, J. R. (2019). DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF PINE SILVICULTURE ON THE LARVAL OCCUPANCY AND BREEDING OF DECLINING AMPHIBIAN SPECIES. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2664.13493](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13493)

HARRISON, I., ABELL, R., DARWALL, W., THIEME, M. L., TICKNER, D., & TIMBOE, I. (2018). THE FRESHWATER BIODIVERSITY CRISIS. *SCIENCE*, 362(6421), 1369.1-1369. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.AAV9242](https://doi.org/10.1126/science.aav9242)

HORAK, C. N., ASSEF, Y. A., GRECH, M. G., & MISERENDINO, M. L. (2020). AGRICULTURAL PRACTICES ALTER FUNCTION AND STRUCTURE OF MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES IN PATAGONIAN PIEDMONT STREAMS. *HYDROBIOLOGIA*, 847(17), 3659–3676. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10750-020-04390-Z](https://doi.org/10.1007/s10750-020-04390-z)

IANNELLA, M., CERASOLI, F., & BIONDI, M. (2017). UNRAVELING CLIMATE INFLUENCES ON THE DISTRIBUTION OF THE PARAPATRIC NEWTS *LISSOTRITON VULGARIS MERIDIONALIS* AND *L. ITALICUS*. *FRONTIERS IN ZOOLOGY*, 14(1), 55. [HTTPS://DOI.ORG/10.1186/S12983-017-0239-4](https://doi.org/10.1186/s12983-017-0239-4)

IVKOVIC, K. M., CROKE, B. F. W., & KELLY, R. A. (2014). OVERCOMING THE CHALLENGES OF USING A RAINFALL–RUNOFF MODEL TO ESTIMATE THE IMPACTS OF GROUNDWATER EXTRACTION ON LOW FLOWS IN AN EPHEMERAL STREAM. *HYDROLOGY RESEARCH*, 45(1), 58–72. [HTTPS://DOI.ORG/10.2166/NH.2013.204](https://doi.org/10.2166/nh.2013.204)

JACOBSEN, C. D. (2019). INFLUENCE OF CLIMATE CHANGE AND PRESCRIBED FIRE ON HABITAT SUITABILITY AND ABUNDANCE OF THE HIGH-ELEVATION ENDEMIC COW KNOB SALAMANDER (*PLETHODON PUNCTATUS*). WEST VIRGINIA UNIVERSITY, MORGANTOWN, USA.

JAEGER, K. L., OLDEN, J. D., & PELLAND, N. A. (2014). CLIMATE CHANGE POISED TO THREATEN HYDROLOGIC CONNECTIVITY AND ENDEMIC FISHES IN DRYLAND STREAMS. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES*, 111(38), 13894–13899. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.1320890111](https://doi.org/10.1073/pnas.1320890111)

KUEMMERLEN, M., SCHMALZ, B., GUSE, B., CAI, Q., FOHRER, N., & JÄHNIG, S. C. (2014). INTEGRATING CATCHMENT PROPERTIES IN SMALL SCALE SPECIES DISTRIBUTION MODELS OF STREAM MACROINVERTEBRATES. *ECOLOGICAL MODELLING*, 277, 77–86. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2014.01.020](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.020)

LARNED, S. T., DATRY, T., ARSCOTT, D. B., & TOCKNER, K. (2010). EMERGING CONCEPTS IN TEMPORARY-RIVER ECOLOGY. *FRESHWATER BIOLOGY*, 55(4), 717–738. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2009.02322.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02322.x)

LIU, C., WHITE, M., & NEWELL, G. (2013). SELECTING THRESHOLDS FOR THE PREDICTION OF SPECIES OCCURRENCE WITH PRESENCE-ONLY DATA. *JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY*, 40(4), 778–789. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/JBI.12058](https://doi.org/10.1111/jbi.12058)

LOWE, W. H., & LIKENS, G. E. (2005). MOVING HEADWATER STREAMS TO THE HEAD OF THE CLASS. *BIOSCIENCE*, 55(3), 196. [HTTPS://DOI.ORG/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0196:MHSTTH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0196:MHSTTH]2.0.CO;2)

LOWE, W. H., SWARTZ, L. K., ADDIS, B. R., & LIKENS, G. E. (2019). HYDROLOGIC VARIABILITY CONTRIBUTES TO REDUCED SURVIVAL THROUGH METAMORPHOSIS IN A STREAM SALAMANDER. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES*, 116(39), 19563–19570. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.1908057116](https://doi.org/10.1073/pnas.1908057116)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

LUO, Y., SU, B., YUAN, J., LI, H., & ZHANG, Q. (2011). GIS TECHNIQUES FOR WATERSHED DELINEATION OF SWAT MODEL IN PLAIN POLDERS. *PROCEDIA ENVIRONMENTAL SCIENCES*, 10, 2050–2057. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.PROENV.2011.09.321](https://doi.org/10.1016/j.proenv.2011.09.321)

MARTIN, T. G., BURGMAN, M. A., FIDLER, F., KUHNERT, P. M., LOW-CHOY, S., MCBRIDE, M., & MENGERSEN, K. (2012). ELICITING EXPERT KNOWLEDGE IN CONSERVATION SCIENCE. *CONSERVATION BIOLOGY*, 26(1), 29–38. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1523-1739.2011.01806.X](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01806.x)

MATEO, R. G., GASTON, A., AROCA-FERNANDEZ, M. J., BROENNIMANN, O., GUISAN, A., SAURA, S., & GARCIA-VIÑAS, J. I. (2019). HIERARCHICAL SPECIES DISTRIBUTION MODELS IN SUPPORT OF VEGETATION CONSERVATION AT THE LANDSCAPE SCALE. *JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE*, 30(2), 386–396. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/JVS.12726](https://doi.org/10.1111/jvs.12726)

MILLER, J. A. (2012). SPECIES DISTRIBUTION MODELS: SPATIAL AUTOCORRELATION AND NON-STATIONARITY. *PROGRESS IN PHYSICAL GEOGRAPHY: EARTH AND ENVIRONMENT*, 36(5), 681–692. [HTTPS://DOI.ORG/10.1177/0309133312442522](https://doi.org/10.1177/0309133312442522)

MONTORI, A. (1988). ESTUDIO SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DEL TRITON PIRENAICO EUPROCTUS ASPER (DUGES, 1852) EN LA Cerdanya (TESIS DOCTORAL). UNIVERSITAT DE BARCELONA.

MONTORI, A., LLORENTE, G., & NADAL, J. (1982). NIVELES DE RESIDUOS DE PLAGUICIDAS ORGANOCORADOS EN EL TRITON PIRENAICO (EUPROCTUS ASPER DUGES, 1852). *PUBLICACIONES DEL CENTRO PIRENAICO DE BIOLOGIA EXPERIMENTAL*, 13, 33–38.

MONTORI, A., LLORENTE, G., & RICHTER-BOIX, À. (2008). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF CALOTRITON ASPER IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)

MORIASI, D. N., ARNOLD, J. G., LIEW, M. W. V., BINGNER, R. L., HARMEL, R. D., & VEITH, T. L. (2007). MODEL EVALUATION GUIDELINES FOR SYSTEMATIC QUANTIFICATION OF ACCURACY IN WATERSHED SIMULATIONS. *TRANSACTIONS OF THE ASABE*, 50(3), 885–900. [HTTPS://DOI.ORG/10.13031/2013.23153](https://doi.org/10.13031/2013.23153)

NEITSCH, S. L., ARNOLD, J. G., KINIRY, J. R., & WILLIAMS, J. R. (2013). SOIL AND WATER ASSESSMENT TOOL THEORETICAL DOCUMENTATION, VERSION 2013.

PETRANKA, J. W., & SMITH, C. K. (2005). A FUNCTIONAL ANALYSIS OF STREAMSIDE HABITAT USE BY SOUTHERN APPALACHIAN SALAMANDERS: IMPLICATIONS FOR RIPARIAN FOREST MANAGEMENT. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 210(1–3), 443–454. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.FORECO.2005.02.040](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.040)

PHILLIPS, S. J. (2017). A BRIEF TUTORIAL ON MAXENT. RETRIEVED FROM [HTTP://BIODIVERSITYINFORMATICS.AMNH.ORG/OPEN_SOURCE/MAXENT/](http:// Biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)

PHILLIPS, S. J., ANDERSON, R. P., & SCHAPIRE, R. E. (2006). MAXIMUM ENTROPY MODELING OF SPECIES GEOGRAPHIC DISTRIBUTIONS. *ECOLOGICAL MODELLING*, 190(3–4), 231–259. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2005.03.026](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

PHILLIPS, S. J., & DUDIK, M. (2008). MODELING OF SPECIES DISTRIBUTIONS WITH MAXENT: NEW EXTENSIONS AND A COMPREHENSIVE EVALUATION. *ECOGRAPHY*, 31(2), 161–175. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.0906-7590.2008.5203.X](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x)

PIANO, E., DORETTO, A., MAMMOLA, S., FALASCO, E., FENOGLIO, S., & BONA, F. (2020). TAXONOMIC AND FUNCTIONAL HOMOGENISATION OF MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES IN RECENTLY INTERMITTENT ALPINE WATERCOURSES. *FRESHWATER BIOLOGY*. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/FWB.13605](https://doi.org/10.1111/fwb.13605)

PILGRIM, D. H., CHAPMAN, T. G., & DORAN, D. G. (1988). PROBLEMS OF RAINFALL-RUNOFF MODELLING IN ARID AND SEMIARID REGIONS. *HYDROLOGICAL SCIENCES JOURNAL*, 33(4), 379–400. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/02626668809491261](https://doi.org/10.1080/02626668809491261)

POTTIER, G., TROCHET, A., DALIBARD, M., LAFFAILLE, P., GUILLAUME, O., BAILLAT, B., ... BARTHE, L. (2021). SYSTEMATIQUE, BIOLOGIE, ECOLOGIE, REPARTITION ET STATUT DE CONSERVATION DU CALOTRITON DES PYRENEES CALOTRITON ASPER (DUGES, 1852) (AMPHIBIA, URODELA, SALAMANDRIDAE) EN FRANCE : VERS UN PLAN NATIONAL D' ACTIONS. *HERP ME !*, 3, 1–124.

QI, C., & GRUNWALD, S. (2005). GIS-BASED HYDROLOGIC MODELING IN THE SANDUSKY WATERSHED USING SWAT. *TRANSACTIONS OF THE ASAE*, 48(1), 169–180. [HTTPS://DOI.ORG/10.13031/2013.17960](https://doi.org/10.13031/2013.17960)

REDHEAD, J. W., POWNEY, G. D., WOODCOCK, B. A., & PYWELL, R. F. (2020). EFFECTS OF FUTURE AGRICULTURAL CHANGE SCENARIOS ON BENEFICIAL INSECTS. *JOURNAL OF ENVIRONMENTAL MANAGEMENT*, 265, 110550. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JENVMAN.2020.110550](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110550)

REID, A. J., CARLSON, A. K., CREED, I. F., ELIASON, E. J., GELL, P. A., JOHNSON, P. T. J., ... COOKE, S. J. (2019). EMERGING THREATS AND PERSISTENT CONSERVATION CHALLENGES FOR FRESHWATER BIODIVERSITY. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 94(3), 849–873. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/BRV.12480](https://doi.org/10.1111/brv.12480)

REYNOLDS, L. V., SHAFROTH, P. B., & LEROY POFF, N. (2015). MODELED INTERMITTENCY RISK FOR SMALL STREAMS IN THE UPPER COLORADO RIVER BASIN UNDER CLIMATE CHANGE. *JOURNAL OF HYDROLOGY*, 523, 768–780. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JHYDROL.2015.02.025](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.02.025)

ROUSE, J. D., BISHOP, C. A., & STRUGER, J. (1999). NITROGEN POLLUTION: AN ASSESSMENT OF ITS THREAT TO AMPHIBIAN SURVIVAL. *ENVIRONMENTAL HEALTH PERSPECTIVES*, 107(10), 799–803. [HTTPS://DOI.ORG/10.1289/EHP.99107799](https://doi.org/10.1289/EHP.99107799)

SNELDER, T. H., DATRY, T., LAMOUREUX, N., LARNED, S. T., SAUQUET, E., PELLA, H., & CATALOGNE, C. (2013). REGIONALIZATION OF PATTERNS OF FLOW INTERMITTENCE FROM GAUGING STATION RECORDS. *HYDROLOGY AND EARTH SYSTEM SCIENCES*, 17(7), 2685–2699. [HTTPS://DOI.ORG/10.5194/HESS-17-2685-2013](https://doi.org/10.5194/hess-17-2685-2013)

SNELDER, TON H, LAMOUREUX, N., LEATHWICK, J. R., PELLA, H., SAUQUET, E., & SHANKAR, U. (2009). PREDICTIVE MAPPING OF THE NATURAL FLOW REGIMES OF FRANCE. *JOURNAL OF HYDROLOGY*, 373(1–2), 57–67. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JHYDROL.2009.04.011](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.04.011)

STOREY, R. G., HOWARD, K. W. F., & WILLIAMS, D. D. (2003). FACTORS CONTROLLING RIFFLE-SCALE HYPORHEIC EXCHANGE FLOWS AND THEIR SEASONAL CHANGES IN A GAINING STREAM: A THREE-DIMENSIONAL

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

GROUNDWATER FLOW MODEL: FACTORS CONTROLLING EXCHANGE FLOWS. *WATER RESOURCES RESEARCH*, 39(2).
[HTTPS://DOI.ORG/10.1029/2002WR001367](https://doi.org/10.1029/2002WR001367)

STRAHLER, A. N. (1957). QUANTITATIVE ANALYSIS OF WATERSHED GEOMORPHOLOGY. *TRANSACTIONS, AMERICAN GEOPHYSICAL UNION*, 38(6), 913. [HTTPS://DOI.ORG/10.1029/TR038I006P00913](https://doi.org/10.1029/TR038I006P00913)

STUBBINGTON, R., CHADD, R., CID, N., CSABAI, Z., MILISA, M., MORAIS, M., ... DATRY, T. (2018). BIOMONITORING OF INTERMITTENT RIVERS AND EPHEMERAL STREAMS IN EUROPE: CURRENT PRACTICE AND PRIORITIES TO ENHANCE ECOLOGICAL STATUS ASSESSMENTS. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 618, 1096–1113. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2017.09.137](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.137)

SURASINGHE, T. D., & BALDWIN, R. F. (2015). IMPORTANCE OF RIPARIAN FOREST BUFFERS IN CONSERVATION OF STREAM BIODIVERSITY: RESPONSES TO LAND USES BY STREAM-ASSOCIATED SALAMANDERS ACROSS TWO SOUTHEASTERN TEMPERATE ECOREGIONS. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 49(1), 83. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/14-003](https://doi.org/10.1670/14-003)

SUTTON, L. J. (2020). CLIMATIC CONSTRAINTS ON LAGGAR FALCON (FALCO JUGGER) DISTRIBUTION PREDICTS MULTIDIRECTIONAL RANGE MOVEMENTS UNDER FUTURE CLIMATE CHANGE SCENARIOS. *JOURNAL OF RAPTOR RESEARCH*, 54(1), 1. [HTTPS://DOI.ORG/10.3356/0892-1016-54.1.1](https://doi.org/10.3356/0892-1016-54.1.1)

TROCHET, A., DUPOUE, A., SOUCHET, J., BERTRAND, R., DELUEN, M., MURARASU, S., ... AUBRET, F. (2018). VARIATION OF PREFERRED BODY TEMPERATURES ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT: A MULTI-SPECIES STUDY. *JOURNAL OF THERMAL BIOLOGY*, 77, 38–44. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JTHERBIO.2018.08.002](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.08.002)

TURNER, D. S., & RICHTER, H. E. (2011). WET/DRY MAPPING: USING CITIZEN SCIENTISTS TO MONITOR THE EXTENT OF PERENNIAL SURFACE FLOW IN DRYLAND REGIONS. *ENVIRONMENTAL MANAGEMENT*, 47(3), 497–505. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00267-010-9607-Y](https://doi.org/10.1007/s00267-010-9607-y)

UTZ, R. M., HILDERBRAND, R. H., & RAESLY, R. L. (2010). REGIONAL DIFFERENCES IN PATTERNS OF FISH SPECIES LOSS WITH CHANGING LAND USE. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 143(3), 688–699. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2009.12.006](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.006)

VAN DIJK, A. I. J. M., BECK, H. E., CROSBIE, R. S., DE JEU, R. A. M., LIU, Y. Y., PODGER, G. M., ... VINEY, N. R. (2013). THE MILLENNIUM DROUGHT IN SOUTHEAST AUSTRALIA (2001-2009): NATURAL AND HUMAN CAUSES AND IMPLICATIONS FOR WATER RESOURCES, ECOSYSTEMS, ECONOMY, AND SOCIETY: CAUSES AND IMPACTS OF AUSTRALIA'S RECORD DROUGHT. *WATER RESOURCES RESEARCH*, 49(2), 1040–1057. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/WRCR.20123](https://doi.org/10.1002/wrcr.20123)

VANDER VORSTE, R., OBEDZINSKI, M., NOSSAMAN PIERCE, S., CARLSON, S. M., & GRANTHAM, T. E. (2020). REFUGES AND ECOLOGICAL TRAPS: EXTREME DROUGHT THREATENS PERSISTENCE OF AN ENDANGERED FISH IN INTERMITTENT STREAMS. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 26(7), 3834–3845. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GCB.15116](https://doi.org/10.1111/gcb.15116)

WELSH, H. H., & OLLIVIER, L. M. (1998). STREAM AMPHIBIANS AS INDICATORS OF ECOSYSTEM STRESS: A CASE STUDY FROM CALIFORNIA'S REDWOODS. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, 8(4), 1118–1132. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[1118:SAIOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[1118:SAIOE]2.0.CO;2)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

WELSH, H. H., & HODGSON, G. R. (2008). AMPHIBIANS AS METRICS OF CRITICAL BIOLOGICAL THRESHOLDS IN FORESTED HEADWATER STREAMS OF THE PACIFIC NORTHWEST, U.S.A. *FRESHWATER BIOLOGY*, 53(7), 1470–1488. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2008.01963.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01963.x)

WILLIAMS, K. J., BELBIN, L., AUSTIN, M. P., STEIN, J. L., & FERRIER, S. (2012). WHICH ENVIRONMENTAL VARIABLES SHOULD I USE IN MY BIODIVERSITY MODEL? *INTERNATIONAL JOURNAL OF GEOGRAPHICAL INFORMATION SCIENCE*, 26(11), 2009–2047. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/13658816.2012.698015](https://doi.org/10.1080/13658816.2012.698015)

YATES, A. G., & BAILEY, R. C. (2010). COVARYING PATTERNS OF MACROINVERTEBRATE AND FISH ASSEMBLAGES ALONG NATURAL AND HUMAN ACTIVITY GRADIENTS: IMPLICATIONS FOR BIOASSESSMENT. *HYDROBIOLOGIA*, 637(1), 87–100. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10750-009-9987-2](https://doi.org/10.1007/s10750-009-9987-2)

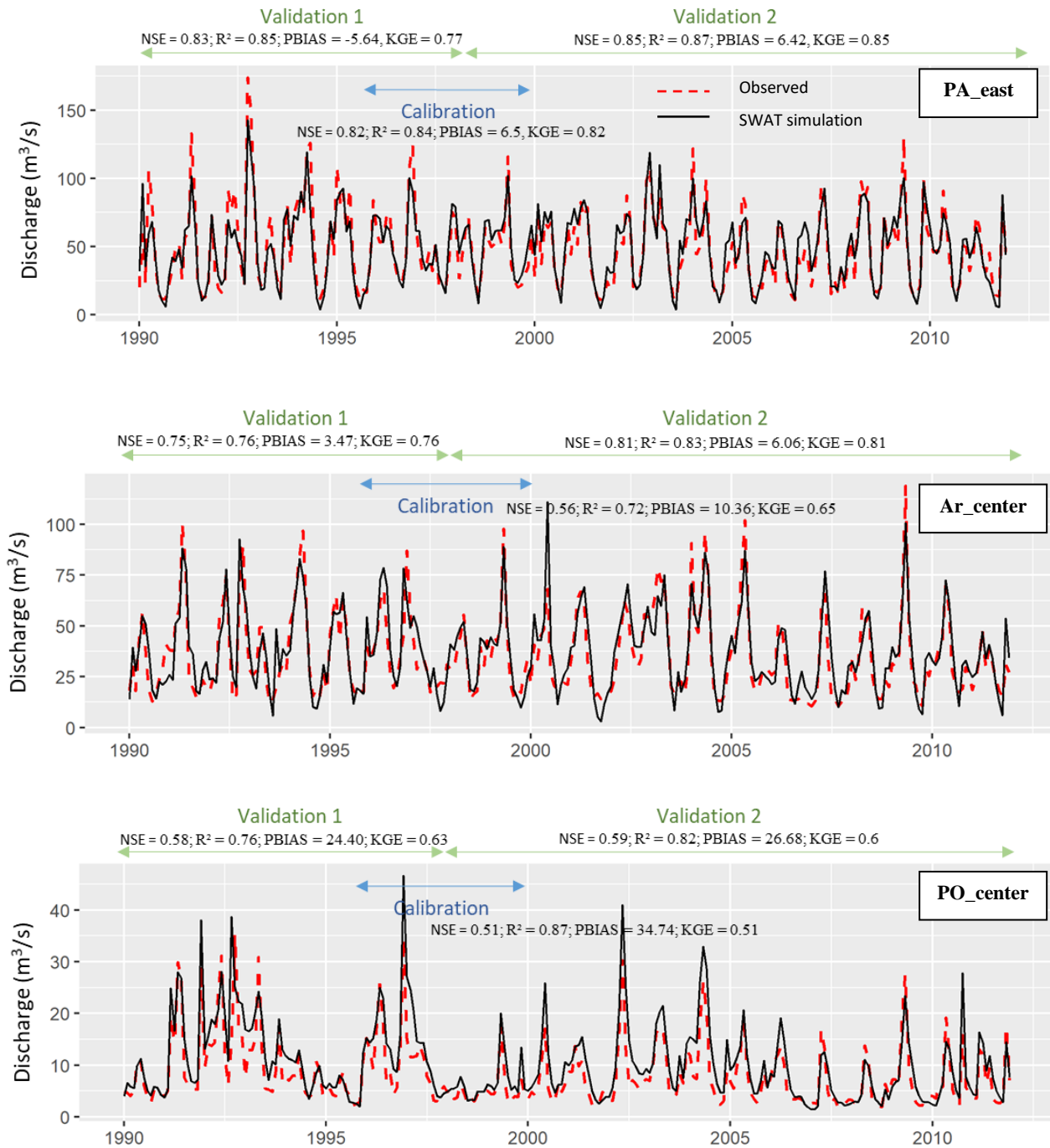
ZHANG, P., DONG, X., GRENOUILLET, G., LEK, S., ZHENG, Y., & CHANG, J. (2020). SPECIES RANGE SHIFTS IN RESPONSE TO CLIMATE CHANGE AND HUMAN PRESSURE FOR THE WORLD'S LARGEST AMPHIBIAN. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 735, 139543. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2020.139543](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139543)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Appendix 1. SWAT sensitive parameters, default values and range of values (minimum and maximum) used during calibration process. For CN2 and SOL_AWC, the default value is given by land cover and soil maps and databases.

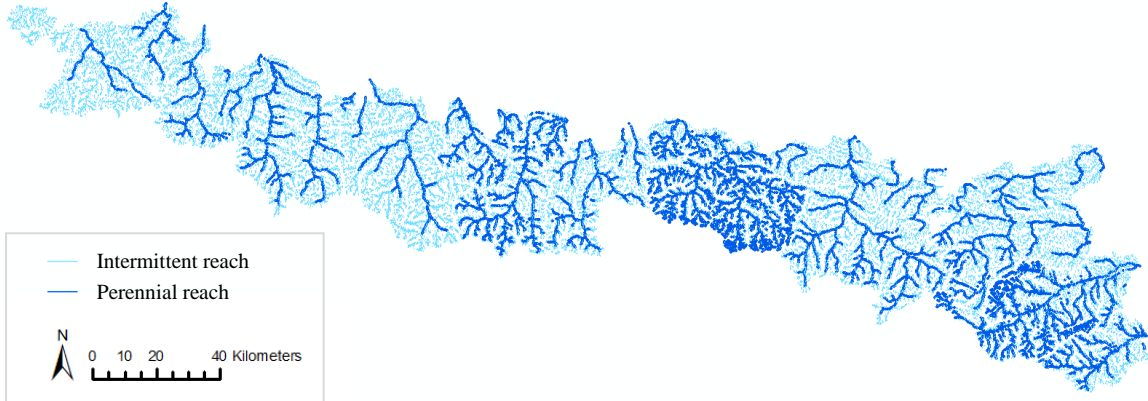
Parameters	Description	Range		Default
		Min	Max	
SFTMP	Snowfall temperature (°C)	1	1.3	1
SMTMP	Snowmelt base temperature (°C)	0.5	1.97	0.5
TIMP	Snowpack temperature lag factor	0.14	1	1
SMFMX	Maximum melt rate for snow during year (mm H ₂ O/°C-day)	4.5	4.96	4.5
SMFMN	Minimum melt rate for snow during year (mm H ₂ O/°C-day)	3.16	4.5	4.5
SNOCVMX	Snow water content that corresponds to 100% snow cover (mm H ₂ O)	1	38.38	1
GW_Delay	Groundwater delay time (days)	4.63	31	31
GW_Revap	Groundwater “revap” coefficient (-)	0.02	0.1	0.02
GWQMN	Threshold depth of water in the shallow aquifer required for return flow to occur (mm H ₂ O)	1000	1035	1000
ALPHA_BF	Baseflow alpha factor (1/days)	0	0.23	0.01
REVAPMN	Threshold depth of water in the shallow aquifer for “revap” or percolation to the deep aquifer to occur (mm H ₂ O)	1	800	1
RCHRG_DP	Deep aquifer percolation fraction (-)	0.04	0.7	0.05
ESCO	Soil evaporation compensation factor (-)	0.56	0.95	0.95
CN2	Initial Soil Conservation Service (SCS) runoff curve number for moisture condition II (-)	HRU	+10%	HRU
SOL_AWC	Available water capacity of the soil layer (mm H ₂ O/mm soil)	-10%	Soil layer	Soil layer

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES



Appendix 2. Hydrographs of observed (dotted red line) and simulated (black line) flow at three gauging stations used for SWAT calibration (one for each of the three hydrographic regions of the Pyrenees: PA_east = Adour region, Ar_center = Garonne region, PO_center = Aude region)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES



Appendix 3. Stream reach intermittence. Perennial streams (FREQ = 0) are shown in dark blue while intermittent streams (FREQ > 0) are in light blue.

III.2 Etude des caractéristiques locales de l'habitat influençant la répartition du Calotriton des Pyrénées au sein des cours d'eau

Résumé -

Le chapitre précédent a permis d'apporter de nouvelles connaissances sur les facteurs environnementaux déterminant la répartition du Calotriton des Pyrénées à l'échelle de son aire de distribution en France. Suivant le processus hiérarchique de sélection de l'habitat proposé par Hutto (1985) et Johnson (1980), nous avons pu mettre en évidence l'effet de facteurs environnementaux agissant à une échelle temporelle longue, une échelle spatiale large, et sur un niveau d'organisation élevé (i.e. espèce).

Cette large échelle spatiale est nécessaire pour comprendre les patrons biogéographiques et la seule applicable pour de grands territoires où une caractérisation fine des habitats n'est pas disponible. De plus, elle ne constitue pas l'échelle de gestion la plus appropriée. En effet, en plus de ne pas prendre en compte la caractérisation fine des habitats aquatiques, elle ne permet pas de mettre en évidence l'effet potentiel de variables environnementales agissant à une échelle temporelle plus courte et sur un niveau d'organisation inférieur (i.e. population et individu). Pourtant, il a déjà été suggéré que des contraintes locales peuvent influencer la présence du Calotriton des Pyrénées dans les cours d'eau. Par exemple, Montori et al. (2008) ont montré que le nombre de refuges (i.e. débris ligneux, pierres ou fissures dans la roche) influençait la présence locale du Calotriton des Pyrénées dans un cours d'eau, corroborant ainsi les observations de Nicol (1990) qui notait que l'aspect accidenté du terrain déterminait le plus la qualité d'un habitat pour cette espèce. Dans certains secteurs de basse altitude, l'espèce se maintiendrait surtout grâce à l'existence de ruisseaux encaissés et ombragés (Pottier et al., 2021). Ces différentes études ont cependant pour la plupart été effectuées sur un seul cours d'eau ou dans un secteur très particulier des Pyrénées (i.e. Corbières), ou bien n'ont pas fait l'objet d'analyses rigoureuses et scientifiques (e.g. observations naturalistes, dires d'expert). A ce jour, il reste donc difficile d'identifier quels facteurs environnementaux déterminent localement la distribution du Calotriton des Pyrénées. Nous ne savons pas non plus s'il existe un dénominateur commun entre toutes les populations des Pyrénées françaises, ou si la sélection de l'habitat varie entre les cours d'eau et les populations.

L'objectif de cette étude est donc d'améliorer les connaissances sur l'effet de variables décrivant l'habitat local (e.g. substrat minéral, composition des berges, perturbations liées aux activités humaines) sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées adultes, en utilisant de nouvelles données provenant de six sites (i.e. tronçons de cours d'eau) répartis dans les Pyrénées françaises. Ces six tronçons de cours d'eau ont été découpés en un total de 97 sections de 12.5 m de long. Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) ont été utilisés pour étudier la relation entre l'abondance en Calotriton des Pyrénées et 14 variables

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

environnementales. Ces modèles sont fréquemment utilisés en écologie, car ils permettent de modéliser des variables ne suivant pas une distribution normale (e.g. données d'abondance ou de comptage), tout en tenant compte d'une structure groupée des données (ici, non indépendance spatiale des sections au sein de chacun des cours d'eau).

Une procédure de sélection de modèles a permis d'identifier 43 « meilleurs » modèles équivalents sur la base de l'AICc (i.e. $\Delta AICc < 2$). Onze des 14 variables testées sont incluses au moins une fois dans l'un de ces 43 modèles. Le modèle le plus parcimonieux expliquant l'abondance en Calotriton des Pyrénées dans un tronçon de rivière est celui comprenant la variable substrat minéral grossier (i.e. diamètre supérieur à 20 mm), suggérant une préférence pour des habitats plutôt hétérogènes vis-à-vis de cette variable (i.e. réponse en cloche). Cependant, bien que ce modèle soit le plus parcimonieux, il ne s'ajuste que faiblement aux données ($R^2 = 7.8\%$), indiquant qu'une faible part des variations de l'abondance en Calotriton des Pyrénées entre les sections de cours d'eau est expliquée par la nature du substrat minéral. Par ailleurs, le fait que 43 modèles équivalents aient été sélectionnés suggère qu'il est difficile d'identifier les variables ayant le plus d'influence sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées. Ce résultat peut s'expliquer de deux façons non exclusives : (1) le Calotriton des Pyrénées est une espèce peu exigeante en termes de préférences d'habitat local, et il peut s'adapter à des conditions environnementales relativement variées dès lors qu'un cours d'eau lui est favorable ; mais dans ce cas qu'est un cours d'eau favorable pour cette espèce ? (2) L'abondance en Calotriton des Pyrénées est déterminée par d'autres facteurs plus déterminants que nous n'avons pas pris en compte dans cette étude (e.g. température de l'eau, conductivité) (Hutton et al., 2020). Des phénomènes de densité-dépendance (Ayllón et al., 2013; Laffaille et al., 2003; Pérez-Barbería et al., 2013) ou la présence de prédateurs (e.g. salmonidés ; Montori, 1997), tous les deux non pris en compte dans cette étude, pourraient également diminuer l'effet de variables locales d'habitat sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées, en déviant la sélection vers des habitats sous-optimaux. Enfin, l'échantillonnage réduit, avec seulement 6 sites fortement contrastés, réduit probablement les performances des modèles et leur puissance, qui devraient être améliorées avec un jeu de données plus conséquent.

Les résultats obtenus sont néanmoins cohérents avec les connaissances disponibles actuellement sur le Calotriton des Pyrénées (Montori et al., 2008). Une quantité intermédiaire de substrat minéral grossier dans le lit du cours d'eau favorise en effet probablement la présence d'abris qui permet aux individus d'éviter la prédation, mais les protège également de la dérive. Les résultats de cette étude indiquent que la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées est complexe, et probablement fortement liée au contexte local (e.g. présence de prédateurs, présence de barrières physiques, usages anthropiques).

III.2.1 Introduction

Théoriquement, la sélection de l'habitat à l'échelle du micro ou du méso-habitat (voir chapitre I.2 pour les définitions) détermine l'acquisition de ressources essentielles telles que la nourriture (Levin et al., 1997; Rosenfeld et al., 2005) et les refuges contre les prédateurs (Eggers et al., 2005; Söderström, 2001), qui à leur tour influencent le succès reproducteur (i.e. capacité d'un individu à se reproduire ; « fitness ») et la démographie des populations. Cependant, les exemples de préférences d'habitat non ambiguës sont rares et, pour une large variété de taxons, les relations sont souvent neutres, voire inversées entre les préférences d'habitat et les indices de succès reproducteur (« fitness »). Par exemple, Kolbe & Janzen (2002) ont montré que, chez la tortue serpentine (*Chelydra serpentina*), la sélection des sites de nidification, en termes de micro-habitat, était la même entre un site naturel et un site perturbé par les activités humaines, alors que le phénotype de la progéniture y était modifié (i.e. modification du sex-ratio et de la taille de la progéniture du fait d'une différence de température entre les sites). Chez le bruant de Bell (*Amphispiza belli*), la sélection des sites de ponte est inversement proportionnelle à leur qualité, probablement en raison de perturbations anthropiques dans la région étudiée qui modifient la distribution des prédateurs, rendant les sites de bonne qualité non accessibles (Misenhelter & Rotenberry, 2000).

Chez les amphibiens, les déterminants de la sélection du micro- ou du méso-habitat varient durant leur cycle de vie complexe (Vogrin, 2006 ; Welsh & Lind, 2002). La sélection de l'habitat aquatique, où ont lieu la reproduction, la ponte et la croissance des larves jusqu'à la métamorphose pour la majorité des espèces, est souvent déterminée par la présence de prédateurs (Amburgey et al., 2014; Hecnar & M'Closkey, 1997), par la végétation aquatique (Kret & Poirazidis, 2015), par la profondeur de l'eau (Montori et al., 2008), par le type de substrat (Adams & Bury, 2002; Montori et al., 2008) et par la qualité de l'eau (Haggerty et al., 2019). Chez les amphibiens se reproduisant dans les cours d'eau, les larves peuvent dériver vers l'aval lorsque le débit est élevé tandis qu'elles peuvent se maintenir dans les cours d'eau dont le débit est moins variable, situés plutôt en tête de bassin (Barrett et al., 2010 ; Kirchberg et al., 2016). Après la période de reproduction, les amphibiens se déplacent vers d'autres types d'habitat (terrestres ou aquatiques) pour exploiter d'autres types de ressources utilisées pour l'hibernation ou l'estivation par exemple (Herrmann et al., 2005 ; Houlihan & Findlay, 2003). De ce fait, la sélection de l'habitat local chez les amphibiens est étroitement liée aux caractéristiques de l'environnement adjacent, qui leur permet de réaliser d'autres étapes de leur cycle de vie. Par exemple chez le triton palmé, les populations les plus denses se situent dans des environnements forestiers (Denoël & Lehmann, 2006). Les quelques études visant à étudier la sélection de l'habitat aquatique local (en période de reproduction) chez les amphibiens torrenticoles montrent que les préférences écologiques peuvent être variables en fonction du contexte local. Par exemple, Sweeten (2015) a montré que l'abondance en Salamandre (*Eurycea spp.*) est influencée négativement par la présence de particules sédimentaires en suspension, par l'érosion des berges et par le colmatage du substrat dans le

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

lit du cours d'eau. Keitzer et al. (2013) ont montré quant à eux que l'influence des caractéristiques physiques du cours d'eau (i.e. proportion de substrat de type graviers) sur l'occupation par la Salamandre Alligator (*Cryptobranchus alleganiensis alleganiensis*) des rivières du Sud-Ouest de la Virginie (Etats-Unis d'Amérique) pouvait être moindre si la qualité chimique de l'eau était localement dégradée (i.e. forte conductivité). Adams & Bury (2002) ont pour leur part montré que certaines espèces sont plus associées à des milieux forestiers (e.g. Salamandre de torrent Olympique (*Rhyacotriton olympicus*)), tandis que d'autres sont abondantes à la fois dans des milieux ouverts et fermés, sans préférence notable (e.g. grenouille-à-queue côtière (*Ascaphus truei*)).

Par ailleurs, la sélection de l'habitat peut varier entre les années en raison de ressources fluctuantes ou de changements dans les densités de population. Il est en effet connu que l'augmentation de la densité accroît l'exploitation de ressources limitées et oblige les individus d'une même espèce à occuper une gamme d'habitats toujours plus étendue qui peuvent parfois devenir sous-optimaux (Fretwell, 1969 ; Rosenzweig & Abramsky, 1985). Chez certaines espèces peu territoriales comme l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*), les préférences d'habitat s'ajustent au fil des saisons et des années et de fortes densités de populations conduisent à de faibles exigences (Laffaille et al., 2003, 2004).

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est d'améliorer les connaissances sur l'effet de variables décrivant l'habitat local (e.g. substrat minéral, composition des berges, perturbations liées aux activités humaines) sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées adultes, en utilisant de nouvelles données provenant de six sites répartis dans les Pyrénées françaises. Du fait de l'importance reconnue du substrat minéral grossier pour les espèces torrenticoles (Adams & Bury, 2002; Keen, 1985), y compris le Calotriton des Pyrénées (Montori et al., 2008), car offrant des abris pour ces espèces mais aussi pour leurs proies, nous nous attendons à ce que cette variable influence l'abondance au sein des cours d'eau étudiés. L'influence négative des surfaces agricoles sur la présence du Calotriton des Pyrénées dans les cours d'eau des Pyrénées françaises, mise en évidence dans la partie précédente (II.1), nous conduit également à faire l'hypothèse que des cours d'eau influencés directement par des activités humaines pourraient avoir une influence négative sur les abondances. Nous supposons enfin que les faciès d'écoulement, qui sont les unités hydro-morphologiques caractérisant le méso-habitat, et qui sont connus pour être déterminants dans la structure et la composition des assemblages des espèces de rivière (Lowe, 2005 ; Naskar et al., 2015), pourraient également avoir un effet sur l'abondance locale en Calotriton des Pyrénées.

III.2.2 Matériel et méthodes

III.2.2.1 Sites d'étude

Cette étude a été conduite dans les six cours d'eau répartis dans les Pyrénées françaises et décrits dans le chapitre II (Tableau II.1 décrivant les 6 sites). Ces six tronçons de cours d'eau

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

ont été découpés en un total de 97 sections de 12.5 m de long (16 sections par site, sauf pour Salau et Ossoue avec respectivement 15 et 18 sections).

III.2.2.2 Caractérisation de l'habitat

III.2.2.2.1 *Variables environnementales mesurées*

Dans le but de déterminer les facteurs de l'habitat local pouvant influencer l'abondance en Calotriton des Pyrénées, 45 variables (ci-après « variables initiales ») ont été relevées dans chacune des sections pour les six cours d'eau étudiés (Tab. III.1). Les variables d'habitat relevées sont des facteurs environnementaux connus pour influencer la distribution des espèces aquatiques et semi-aquatiques d'eau douce (Biffi et al., 2016 ; Domisch et al., 2015) et notamment des amphibiens (Browne et al., 2009 ; Drayer et al., 2020 ; Lowe, 2005). Certaines d'entre elles (e.g. type de substrat) ont déjà été identifiées comme des déterminants majeurs de la répartition du Calotriton des Pyrénées (Montori et al., 2008a). Les variables choisies décrivent trois compartiments distincts qui caractérisent classiquement la morphologie des cours d'eau : le lit mineur, les berges et la ripisylve (J. D. Allan et al., 2021a). Ces trois compartiments sont tous importants pour la survie et la reproduction du Calotriton des Pyrénées, puisque cet urodèle passe une grande partie de l'année dans le milieu aquatique, mais occupe les berges et le lit majeur (i.e. milieu terrestre) lors des périodes d'hivernation et d'estivation (Nicol, 1990).

La liste des variables initiales à mesurer, puis par la suite le protocole de caractérisation des sections de cours d'eau, ont été réfléchis et validés en concertation avec des partenaires étudiant le Calotriton des Pyrénées du côté français des Pyrénées (Fédération Aude Claire, Réserve naturelle de Nohèdes, et ANA - CEN Ariège), dans un objectif d'harmonisation des méthodes de suivi pour cette espèce. La faisabilité technique des méthodes de mesure choisies a également été étudiée au cours d'une journée de test sur le terrain, réalisée en mai 2019.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Tableau III.1 : Variables initiales et combinées décrivant l'habitat local mesurées sur les six sites. Pour chaque variable, son unité de mesure, sa catégorie et le compartiment auquel elle appartient sont indiquées. Les variables combinées en gras et marquées d'un astérisque sont les 12 variables conservées à l'issue de la sélection complète.

Compartiment	Catégorie	Variables initiales	Unité	Variables combinées	
Lit mineur	Substrat minéral	Argile/Limon (Diamètre < 0.02 mm)	Pourcentage de recouvrement	Substrat fin (Diamètre < 20 mm)*	
		Sable/Gravier (0.02 < Diamètre < 20 mm)			
		Pierre/Cailloux (20 < Diamètre < 200 mm)		Substrat grossier (20 < Diamètre < 200 mm)*	
		Bloc (Diamètre > 200 mm)			
		Encroutement et tuf			
	Roche mère	Substrat absent*			
	Substrat organique	Nu		Nu*	
		Débris organiques	Pourcentage de recouvrement	Non nu	
		Ligneux morts			
		Hydrophytes			
Hélophytes					
Bryophytes					
Faciès d'écoulement	Plat lentique	Pourcentage de recouvrement	Plat*		
	Plat courant				
	Mouille				
	Rapide		Rapides*		
	Cascade/Chute				
	Fosse de dissipation			Fosse de dissipation*	
	Radier				Radier*
	Sec				
Largeur du lit	Lit mouillé	Mètre	Lit mouillé*		
	Lit mineur		Lit mineur		
Berges	Composition des berges	Enrochement	Pourcentage de recouvrement	Enrochement*	
		Terre nue			
		Chevelu racinaire		Autre	
		Végétation herbacée			
		Végétation haute			
Structure artificialisée					
Ripsisylve	Composition de la ripsisylve	Forêt	Pourcentage de recouvrement	Forêt*	
		Eboulis naturel			
		Bosquet		Autre	
		Falaise			
		Végétation basse			
Ombrage	-	Pourcentage de recouvrement			

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Compartiment	Catégorie	Variables initiales	Unité	Variables combinées
Lit mineur + Berges + Ripsisylve	Activité anthropique	Absence	Présence/absence	Absence/Anthropisé* (Variable binaire : absence ou présence d'activité anthropique)
		Ouvrage hydraulique		
		Rejets		
		Culture		
		Prairie pâturée		
		Pacage en sous-bois		
		Bâtis		
		Route/piste		
		Coupe forestière		
		Enrochement artificiel		
Sentier				

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

III.2.2.2.2 *Protocole de caractérisation*

Chaque section de chaque site d'étude a été caractérisée à la suite (i.e. le jour d'après) des échantillonnages de Calotriton des Pyrénées (décrits au III.2.2.3).

Les variables d'habitat ont été relevées par deux observateurs identiques pour les six sites. Dans le but de faciliter la mesure de certaines variables (i.e. quand la visibilité n'était pas totale dans la section), certaines sections de 12.5 m ont été segmentées en trois parties. La valeur finale correspond alors à la moyenne des trois segments. Les mesures de pourcentage de recouvrement ont été définitivement estimées après concertation entre les deux observateurs.

Le recouvrement du lit mineur par l'ombrage apporté par la ripisylve (Tab. 1) a été calculé à partir de photographies du couvert forestier, prises depuis le milieu de chaque section. Afin d'avoir l'angle de prise de vue le plus grand possible incluant la canopée mais aussi la végétation basse des berges, les photographies ont été prises au plus proche de la surface de l'eau (20 cm). Les images ont ensuite été transformées en noir et blanc, puis traitées afin de dénombrer les pixels recouverts par la canopée (Leca 2013 ; Romain Bertrand, comm. pers.) au moyen du logiciel ImageJ.

Les faciès d'écoulement (i.e. méso-habitat) ont été décrit au moyen de la clé de détermination proposée par Malavoi & Souchon (2002).

Les largeurs maximales du lit mouillé et du lit mineur ont été mesurées au télémètre.

Toutes les autres variables ont été décrites en estimant les pourcentages de recouvrement du lit mineur, des berges ou de la ripisylve.

III.2.2.3 *Echantillonnage du Calotriton des Pyrénées*

Les échantillonnages de Calotriton des Pyrénées ont été conduits en 2020, durant sa période d'activité principale, correspondant à l'été pour cinq sites (i.e. Fougax, Salau, Trois-Seigneurs, Aulus et Ossoue), et au printemps pour le site situé dans l'Aude (i.e. Cass-Rats) (cf. II.1). Afin de mesurer l'abondance en Calotriton des Pyrénées dans chaque section parcourue lors de la prospection, nous avons appliqué la méthode d'échantillonnage décrite dans le chapitre II.1 de ce manuscrit, consistant en un échantillonnage par retraits successifs (nommés passages ci-après). Pour chaque section, l'abondance mesurée représente la somme des abondances des deux passages (i.e. abondance minimale).

Nous avons considéré uniquement les individus adultes pour déterminer l'abondance. En effet, la capture des juvéniles et des larves est délicate et l'échantillonnage n'aurait pas pu être réalisé avec la même rigueur que pour les adultes.

III.2.2.4 Approche de modélisation statistique

III.2.2.4.1 *Sélection des variables environnementales*

Afin d'éviter un sur-ajustement des modèles aux données induit par le grand nombre de variables mesurées (i.e. 45), nous avons préféré ne pas utiliser plus d'une dizaine de variables explicatives dans les modèles statistiques (Harrell et al., 1996). Une sélection des variables a donc été réalisée avant la modélisation. Tout d'abord, nous avons exclu toutes les variables contenant uniquement des valeurs nulles ou étant très peu représentées dans les 97 sections échantillonnées (i.e. moins de 5 % des sections ayant une valeur non nulle pour cette variable) (N=9, e.g. structure artificialisée de la catégorie « Berges », sec de la catégorie « Faciès », rejets de la catégorie « Activité anthropique »).

Pour les 36 variables environnementales conservées à l'issue de cette première étape, nous avons effectué un test de corrélation de Spearman afin d'évaluer les corrélations entre toutes les paires de variables. Quand le coefficient de corrélation entre deux variables était supérieur ou égal à 0.6, une seule des deux variables a été conservée après une analyse au cas par cas. Par exemple, pour les largeurs de lit mouillé et lit mineur qui étaient fortement corrélées positivement ($\rho = 0.76$), nous avons choisi de ne conserver que la largeur du lit mouillé, car elle décrit plus précisément la disponibilité en eau au moment de l'étude. Ces tests ont permis de réduire le nombre de variables à 26.

La troisième étape de la sélection de variables a consisté à combiner plusieurs variables d'une même catégorie (« variables combinées » dans le Tab. III.1). Pour les catégories « Substrat organique », « Composition des berges » et « Composition de la ripisylve », la somme des valeurs des deux variables restantes après combinaison sur un tronçon étant égale à 100 %, uniquement une des deux variables est conservée.

A l'issue de cette dernière étape, 12 variables ont été conservées pour la suite des analyses (Tab. III.1).

III.2.2.4.2 *Diversité des faciès d'écoulement et du substrat minéral*

Afin d'évaluer l'importance de l'hétérogénéité en faciès d'écoulement et en substrat minéral sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées dans une section de cours d'eau, nous avons calculé un indice de diversité à partir des variables initiales (i.e. non combinées, Tab. III.1). Nous avons adapté l'indice de Shannon (H'), qui estime le nombre de faciès ou de substrat minéral différents et leur équitabilité (ici, répartition des pourcentages de recouvrement au sein de chaque faciès ou substrat minéral) dans une section de cours d'eau :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

avec i le faciès d'écoulement ou le substrat minéral, S le nombre de faciès ou de substrat minéral différents, p_i la proportion d'un faciès ou substrat minéral i par rapport au nombre total de faciès ou substrat minéral (S) dans la section (i.e. pourcentage de recouvrement).

III.2.2.4.3 Modélisation des relations abondance-habitat

Le jeu de variables environnementales final utilisé pour l'étude des relations abondance-habitat est composé de 14 variables (i.e. 12 variables et deux indices de diversité), non corrélées entre elles. Toutes les variables quantitatives ont été transformées en logarithme, afin d'approcher d'une distribution normale.

L'analyse des relations entre l'abondance en Calotriton des Pyrénées et les caractéristiques des habitats à l'échelle de la section de 12.5 m, a été réalisée au moyen de Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMMs), avec le package *lme4* (Bates et al., 2015) du logiciel R (R Core Team 2018). Ces modèles sont fréquemment utilisés en écologie, car ils permettent de modéliser des variables réponse ne suivant pas une distribution normale (e.g. données d'abondance ou de comptage), tout en tenant compte d'une structure groupée des données (ici, non indépendance spatiale des sections au sein des sites). Ainsi, les modèles mixtes permettent de considérer que les différences observées entre groupes (i.e. sites) sont dues au hasard de l'échantillonnage et non pas à des différences réelles entre groupes. Dans ce cas, ils permettent donc de « contracter » les effets de chaque site vers un effet moyen (Bolker et al., 2009).

Une distribution binomiale négative a été choisie pour modéliser l'abondance en Calotriton des Pyrénées dans les 97 sections étudiées, du fait (1) d'une distribution asymétrique caractéristique des données d'abondance, suivant une loi de Poisson (i.e. fréquence élevée de sections avec aucun ou peu d'individus), et (2) de sur-dispersion dans les données. La non indépendance spatiale des sections au sein des sites a été prise en compte en incluant le site comme effet aléatoire dans tous les modèles. Afin de tester des relations présentant un éventuel optimum, un terme polynomial d'ordre 2 (X^2) de toutes les variables quantitatives a été inclus dans les modèles.

La construction des modèles a été réalisée selon les étapes suivantes :

- (1) Construction d'un modèle comprenant les 14 variables environnementales en effets fixes ($X + X^2$) et le site en effet aléatoire.
- (2) Création d'autant de modèles que de combinaisons possibles de variables avec un maximum de 10 effets fixes par modèle pour éviter un sur-ajustement des modèles aux données ; le site étant toujours inclus comme effet aléatoire et le terme polynomial d'une variable toujours accompagné du terme simple de cette même variable (i.e. soit X seul, soit $X + X^2$).
- (3) Sélection du « meilleur » modèle sur la base du Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc). Le « meilleur » modèle est celui possédant l'AICc le plus faible. Deux modèles sont considérés équivalents si la différence d'AICc entre ces modèles est inférieure à deux, et dans ce cas, le modèle le plus parcimonieux (i.e. avec le moins de paramètres) est choisi.
- (4) Evaluation de la qualité de l'ajustement du « meilleur » modèle sur la base du R^2 .

III.2.3 Résultats

Un total de 507 individus adultes ont été capturés sur les six sites échantillonnés, avec une moyenne (\pm SD) de 85 (\pm 60) individus par site (Tab. III.2). Seuls 15 individus ont été capturés à Aulus tandis que presque 11 fois plus d'individus ont été capturés à Fougax. Des individus ont été détectés dans 80 des 97 sections échantillonnées. Parmi les 17 sections où aucun individu n'a été détecté, neuf se situent sur le site d'Aulus et huit sur le site de Cass-Rats.

Tableau III.2 : Résumé des captures de Calotriton des Pyrénées réalisées sur les six sites d'échantillonnage. Chaque site est un tronçon de cours d'eau composé de 16 sections consécutives de 12.5 m, sauf pour Salau et Ossoue (respectivement 15 et 18 sections). La densité d'individus par 100 m² a été calculée en utilisant la largeur moyenne de chaque tronçon.

Site	Nombre total d'individus capturés	Nombre moyen d'individus capturés par section (\pm SD)	Densité d'individus par 100 m ²
Aulus	15	0.94 \pm 1.57	2
Cass-Rats	23	1.44 \pm 1.86	2
Fougax	161	10.06 \pm 6.89	20
Ossoue	63	3.5 \pm 2.73	20
Salau	109	7.27 \pm 6.86	12
Trois-seigneurs	136	8.5 \pm 4.12	21

La procédure de sélection de modèles a identifié 43 « meilleurs » modèles équivalents sur la base de l'AICc (i.e. Δ AICc < 2) (Annexe III.1). Onze des 14 variables testées sont incluses au moins une fois dans ces modèles. Le modèle le plus parcimonieux expliquant l'abondance en Calotriton des Pyrénées dans section de cours d'eau est celui comprenant les termes simple et polynomial de la variable substrat minéral grossier (pentes: $\beta_1 = 1.64$, $\beta_2 = - 0.25$). Cette variable est retenue dans les 43 modèles équivalents. L'abondance est la plus élevée pour un pourcentage intermédiaire de substrat minéral grossier mais diminue pour des valeurs faibles ou fortes de ce type de substrat (Fig. III.1). L'écart-type de l'ordonnée à l'origine entre les sites (i.e. effet aléatoire) est de 0.88, signifiant que l'ordonnée à l'origine du recouvrement moyen en substrat minéral grossier de chaque site varie avec un écart-type de 0.88 autour de la valeur moyenne de ce paramètre (-1.02). Autrement dit, l'effet du recouvrement en substrat minéral grossier varie de manière assez importante entre les sites.

Le faible R² du modèle (7.8%, 95% CI = 0.21 to 0.014) indique cependant qu'une faible part de l'abondance est expliquée par le pourcentage de substrat minéral grossier.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

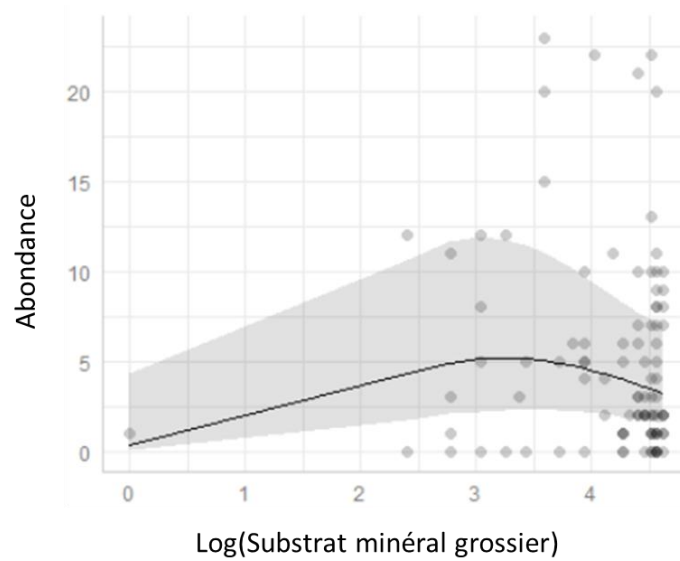
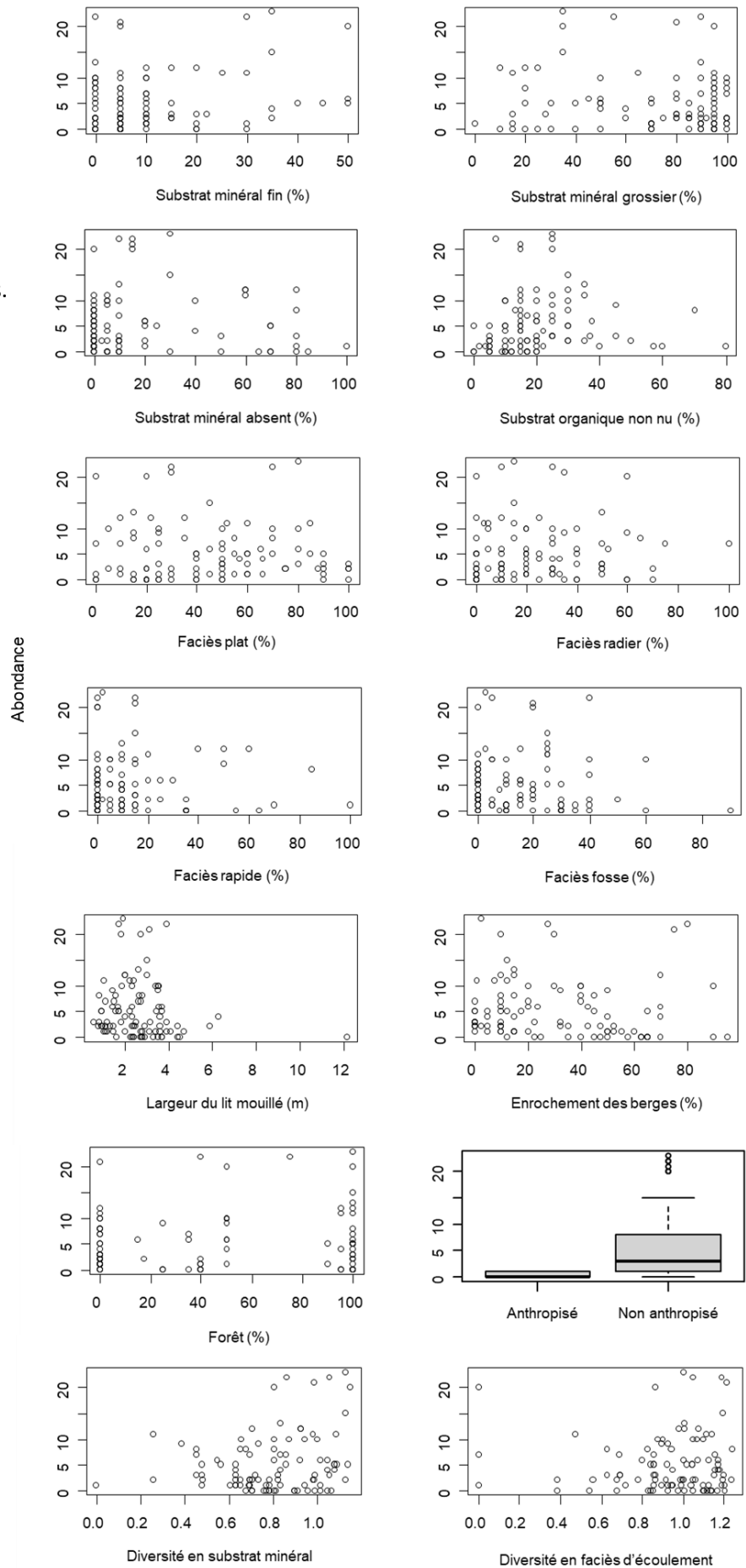


Figure III.1 : Probabilités moyennes d'abondance estimées (ligne noire continue) avec les intervalles de confiance à 95 % (région grise ombrée) pour le Calotriton des Pyrénées, le long d'un gradient continu de pourcentage de recouvrement en substrat minéral grossier (log).

Contrairement à nos hypothèses, nous n'avons pas mis en évidence d'influence majeure des faciès d'écoulement et des activités anthropiques sur l'abondance locale en Calotriton des Pyrénées. D'ailleurs, aucune autre variable n'a été identifiée dans les modèles comme expliquant significativement l'abondance du Calotriton des Pyrénées dans les sections de cours d'eau (Fig. III.2).

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Figure III.2 : Abondances en Calotriton des Pyrénées en fonction des 14 variables environnementales testées dans les GLMMs, prises individuellement. Les cercles représentent les abondances observées.



III.2.4 Discussion

L'étude des facteurs environnementaux influençant l'abondance du Calotriton des Pyrénées à l'échelle locale du cours d'eau a révélé que celle-ci était principalement déterminée par la quantité de substrat minéral grossier dans le cours d'eau (i.e. diamètre > 20 mm). Des habitats présentant des proportions intermédiaires de substrat minéral grossier semblent être privilégiés par le Calotriton des Pyrénées, suggérant une préférence pour des habitats plutôt hétérogènes vis-à-vis de cette variable environnementale. L'influence de l'hétérogénéité du substrat physique sur l'abondance en individus a déjà été démontrée chez de nombreux taxons aquatiques, incluant les amphibiens rivière (e.g. grenouille à pattes jaunes (*Rana boylii* ; Yarnell, 2008), salamandre tachetée (*Salamandra salamandra* ; Manenti et al., 2009)), les poissons (Gosselin et al., 2012 ; Tolimieri et al., 2020) et les macro-invertébrés (Boyero, 2003 ; Buss et al., 2004). La complexité géomorphologique du substrat fournit en effet une grande variété de refuges pour les différents stades de vie de ces organismes, avec différentes fonctions (e.g. apport de nourriture, lieu de reproduction, lieu de protection). Cependant, bien que le modèle contenant la variable substrat grossier soit le plus parcimonieux, le modèle s'ajuste faiblement aux données, indiquant que seule une faible part des variations de l'abondance en Calotriton des Pyrénées entre les sections de cours d'eau est en fait expliquée par la nature du substrat minéral. Par ailleurs, nous n'avons pas mis en évidence un effet de la diversité en substrat minéral (i.e. H') sur l'abondance dans le modèle le plus parcimonieux, mais elle est présente dans 37 des 43 modèles équivalents. Ceci peut en partie s'expliquer par le fait que les sites prospectés sont très hétérogènes en termes de caractéristiques d'habitat, et qu'il est alors difficile d'extraire un effet « moyen » du substrat minéral grossier. Cela est mis en évidence par l'écart-type élevé entre les ordonnées à l'origine des sites dans le modèle. Par ailleurs, 10 des 14 variables testées sont présentes au moins une fois dans les 43 modèles équivalents sélectionnés, en plus du substrat minéral grossier. Ces résultats suggèrent qu'il est difficile d'identifier les variables ayant le plus d'influence sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées, qui semble alors ubiquiste vis-à-vis de ces variables.

Finalement, il est probable que les variations dans l'abondance en Calotriton des Pyrénées soient expliquées par l'effet combiné de plusieurs variables, et que plusieurs combinaisons possibles de variables puissent expliquer ces variations. Cela suggère que (1) le Calotriton des Pyrénées est une espèce peu exigeante en termes de préférences d'habitat local, et qu'il peut s'adapter à des conditions environnementales relativement variées dès lors qu'un cours d'eau lui est favorable, et/ou que (2) l'abondance en Calotriton des Pyrénées est déterminée par d'autres facteurs plus déterminants que nous n'avons pas pris en compte dans cette étude (e.g. température de l'eau, conductivité).

Par ailleurs, des phénomènes de densité-dépendance pourraient atténuer l'effet de l'habitat sur l'abondance en Calotriton des Pyrénées. Autrement dit, la sélection d'habitats préférentiels diminuerait quand l'abondance augmenterait. Ce type de phénomène est bien connu pour influencer la sélection de l'habitat chez les espèces aquatiques, comme la truite

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

fario (*Salmo trutta*) (Ayllón et al., 2013) ou l'anguille européenne (Laffaille et al., 2003, 2004), et chez les espèces terrestres comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus* ; Pérez-Barbería et al., 2013). De fortes densités génèrent en effet des relations de compétition entre les individus d'une même population (e.g. compétition entre individus de classes d'âge différentes). Les densités relativement élevées que nous avons observées dans certains sites (i.e. plus de 20 individus par 100 m² à Fougax, Trois-Seigneurs, Ossoue) (Tab. III.2) pourraient provoquer ce phénomène de densité-dépendance. En effet, dans ces trois sites, des barrières physiques en amont et/ou en aval des tronçons d'étude ont été observées (e.g. tronçon de rivière à sec, prise d'eau) et seraient susceptibles de provoquer une forte concentration en individus sur un court linéaire de rivière. Enfin, des facteurs biotiques (e.g. densité de prédateurs, densité de ressources trophiques) peuvent influencer les réponses des organismes aux composantes abiotiques de leur milieu, à l'échelle de la population (Wisz et al., 2013). La truite fario (*Salmo trutta*) a notamment été identifiée comme un des compétiteurs principaux du Calotriton des Pyrénées pour la ressource trophique, mais également comme un de ses prédateurs (Montori, 1997). Dans certains secteurs des Pyrénées, l'introduction de poissons pour la pêche pourrait générer des pressions sur les populations de Calotriton des Pyrénées, modifiant leur utilisation de l'habitat. Par exemple, les individus pourraient se déplacer vers des secteurs non accessibles pour les poissons, comme des eaux peu profondes, avec de faibles débits (Montori, 1988). Sur le site de Fougax notamment, la présence de poissons est connue en aval du tronçon échantillonné, pouvant expliquer la forte densité d'individus présents sur le linéaire de 200 mètres étudié.

Les préférences en matière d'habitat reflètent l'intégration de multiples facteurs environnementaux opérant à de multiples échelles spatiales et temporelles (Chalfoun & Martin, 2007). Ainsi, les individus peuvent avoir plusieurs choix pour optimiser leur fitness, en développant des stratégies de sélection de l'habitat. Bien que 43 modèles équivalents aient été sélectionnés pour expliquer le choix de l'habitat local par le Calotriton des Pyrénées, suggérant que différentes stratégies existent, considérer les interactions possibles entre les différents compartiments étudiés (i.e. lit majeur, berges, lit mineur) aurait pu mettre en évidence des patrons de sélection d'habitat plus précis. Par exemple, il est possible que la sélection de l'habitat en milieu forestier soit différente de celle en milieu ouvert, en raison du caractère lucifuge (i.e. évitant la lumière directe) du Calotriton des Pyrénées (Despax, 1923). Par ailleurs, bien que la présence de perturbations d'origine anthropique ne semble pas influencer l'abondance en Calotriton des Pyrénées dans les cours d'eau à elle seule, elle pourrait tout de même dévier la sélection de l'habitat localement, comme cela a déjà été suggéré pour plusieurs espèces de salamandres en contact avec des activités d'exploitation forestière (Adams & Bury, 2002), qui modifient la composition en éléments déterminants (i.e. substrat grossier). Lors de nos analyses, seul l'effet des variables individuelles ou additionnées à d'autres variables a pu être testé car la petite taille du jeu de données (i.e. 97 sections de cours d'eau) ne nous permettait pas de créer des modèles plus complexes. Les effets d'interaction entre ces variables (e.g. antagonistes, synergiques) seront à explorer lorsque d'autres cours d'eau auront été échantillonnés suivant un protocole identique, tant pour la

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

caractérisation des habitats que pour la recherche des Calotritons des Pyrénées. De plus, les performances des modèles et leur puissance devraient être améliorées avec un jeu de données plus conséquent. L'utilisation d'autres types de modèles que les GLMMs, comme par exemple des Ensembles de Petits Modèles (ESMs ; « ensembles of small models »), basés sur l'ajustement d'un grand nombre de petits modèles à deux variables explicatives (Breiner et al., 2015, 2018), puis moyennés dans un ensemble de prédictions, pourrait par ailleurs limiter le risque de sur-ajustement des modèles aux données causé par un petit jeu de données et un grand nombre de variables explicatives, et ainsi accroître leur robustesse. Enfin, il est à noter que les habitats étaient peu contrastés au sein des sites, mais fortement contrastés entre les sites. Là encore, accroître le nombre de sites d'étude permettrait de mieux comprendre comment le contexte local influence la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées.

Les résultats obtenus sont néanmoins cohérents avec les connaissances disponibles actuellement sur le Calotriton des Pyrénées. Montori et al. (2008) ont montré que l'abondance en refuges (i.e. pierres, fissures dans la roche, débris ligneux) était le principal déterminant de l'abondance en Calotriton des Pyrénées adultes au sein d'une population d'un cours d'eau du massif de Cadi (Espagne). Une quantité intermédiaire de substrat minéral grossier dans le lit du cours d'eau favorise probablement la présence d'abris qui permet aux individus d'éviter la prédation, mais les protège également de la dérive. Cela pourrait corroborer nos observations de terrain, car nous avons généralement constaté des abondances plus fortes dans des zones composées de gros éléments rocheux, quel que soit le faciès d'écoulement. A l'inverse, nous avons échantillonné assez peu d'individus dans les zones où la roche mère est majoritairement présente (i.e. substrat minéral absent). Les résultats de cette étude indiquent que la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées est complexe, et probablement fortement liée au contexte local (e.g. présence de prédateurs, présence de barrières physiques). Par conséquent, des études plus approfondies devraient être menées à l'avenir, afin de mieux comprendre ce qui détermine l'habitat optimal et/ou disponible de cette espèce, en tenant compte des phénomènes de densité-dépendance et des facteurs biotiques, qui peuvent dévier la sélection vers des habitats sous-optimaux.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Références

- ADAMS, M. J., & BURY, R. B. (2002). THE ENDEMIC HEADWATER STREAM AMPHIBIANS OF THE AMERICAN NORTHWEST: ASSOCIATIONS WITH ENVIRONMENTAL GRADIENTS IN A LARGE FORESTED PRESERVE: AMPHIBIAN DISTRIBUTION PATTERNS. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 11(2), 169–178. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1466-822X.2002.00272.X](https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2002.00272.x)
- ALLAN, J. D., CASTILLO, M. M., & CAPPS, K. A. (2021). *STREAM ECOLOGY: STRUCTURE AND FUNCTION OF RUNNING WATERS*.
- AMBURGEY, S. M., BAILEY, L. L., MURPHY, M., MUTHS, E., & FUNK, W. C. (2014). THE EFFECTS OF HYDROPATTERN AND PREDATOR COMMUNITIES ON AMPHIBIAN OCCUPANCY. *CANADIAN JOURNAL OF ZOOLOGY*, 92(11), 927–937. [HTTPS://DOI.ORG/10.1139/CJZ-2014-0106](https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0106)
- AYLLON, D., NICOLA, G. G., PARRA, I., ELVIRA, B., & ALMODOVAR, A. (2013). INTERCOHORT DENSITY DEPENDENCE DRIVES BROWN TROUT HABITAT SELECTION. *ACTA OECOLOGICA*, 46, 1–9. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ACTAO.2012.10.007](https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.10.007)
- BARRETT, K., HELMS, B. S., GUYER, C., & SCHOONOVER, J. E. (2010). LINKING PROCESS TO PATTERN: CAUSES OF STREAM-BREEDING AMPHIBIAN DECLINE IN URBANIZED WATERSHEDS. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 143(9), 1998–2005. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2010.05.001](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.001)
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., & WALKER, S. (2015). FITTING LINEAR MIXED-EFFECTS MODELS USING LME4. *JOURNAL OF STATISTICAL SOFTWARE*, 67(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.18637/JSS.V067.I01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01)
- BIFFI, M., CHARBONNEL, A., BUISSON, L., BLANC, F., NEMOZ, M., & LAFFAILLE, P. (2016). SPATIAL DIFFERENCES ACROSS THE FRENCH PYRENEES IN THE USE OF LOCAL HABITAT BY THE ENDANGERED SEMI-AQUATIC PYRENEAN DESMAN (*GALEMYS PYRENAICUS*): SPATIAL DIFFERENCES IN THE LOCAL HABITAT USE OF THE PYRENEAN DESMAN. *AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS*, 26(4), 761–774. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/AQC.2612](https://doi.org/10.1002/aqc.2612)
- BOLKER, B. M., BROOKS, M. E., CLARK, C. J., GEANGE, S. W., POULSEN, J. R., STEVENS, M. H. H., & WHITE, J.-S. S. (2009). GENERALIZED LINEAR MIXED MODELS: A PRACTICAL GUIDE FOR ECOLOGY AND EVOLUTION. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 24(3), 127–135. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.TREE.2008.10.008](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008)
- BOYERO, L. (2003). THE QUANTIFICATION OF LOCAL SUBSTRATE HETEROGENEITY IN STREAMS AND ITS SIGNIFICANCE FOR MACROINVERTEBRATE ASSEMBLAGES. *HYDROBIOLOGIA*, 499(1/3), 161–168. [HTTPS://DOI.ORG/10.1023/A:1026321331092](https://doi.org/10.1023/A:1026321331092)
- BREINER, F. T., GUISAN, A., BERGAMINI, A., & NOBIS, M. P. (2015). OVERCOMING LIMITATIONS OF MODELLING RARE SPECIES BY USING ENSEMBLES OF SMALL MODELS. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 6(10), 1210–1218. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/2041-210X.12403](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12403)
- BREINER, F. T., NOBIS, M. P., BERGAMINI, A., & GUISAN, A. (2018). OPTIMIZING ENSEMBLES OF SMALL MODELS FOR PREDICTING THE DISTRIBUTION OF SPECIES WITH FEW OCCURRENCES. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 9(4), 802–808. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/2041-210X.12957](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12957)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

BROWNE, C. L., PASZKOWSKI, C. A., FOOTE, A. L., MOENTING, A., & BOSS, S. M. (2009). THE RELATIONSHIP OF AMPHIBIAN ABUNDANCE TO HABITAT FEATURES ACROSS SPATIAL SCALES IN THE BOREAL PLAINS. *ÉCOSCIENCE*, 16(2), 209–223. [HTTPS://DOI.ORG/10.2980/16-2-3220](https://doi.org/10.2980/16-2-3220)

BUSS, D. F., BAPTISTA, D. F., NESSIMIAN, J. L., & EGLER, M. (2004). SUBSTRATE SPECIFICITY, ENVIRONMENTAL DEGRADATION AND DISTURBANCE STRUCTURING MACROINVERTEBRATE ASSEMBLAGES IN NEOTROPICAL STREAMS. *HYDROBIOLOGIA*, 518(1–3), 179–188. [HTTPS://DOI.ORG/10.1023/B:HYDR.0000025067.66126.1c](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000025067.66126.1c)

CHALFOUN, A. D., & MARTIN, T. E. (2007). ASSESSMENTS OF HABITAT PREFERENCES AND QUALITY DEPEND ON SPATIAL SCALE AND METRICS OF FITNESS. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 44(5), 983–992. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2664.2007.01352.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01352.x)

DENOËL, M., & LEHMANN, A. (2006). MULTI-SCALE EFFECT OF LANDSCAPE PROCESSES AND HABITAT QUALITY ON NEWT ABUNDANCE: IMPLICATIONS FOR CONSERVATION. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 130(4), 495–504. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2006.01.009](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.009)

DESPAX, R. (1923). CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE ET BIOLOGIQUE DES BATRACIENS URODELES DU GROUPE DES EUPROCTES ET SPECIALEMENT DE L'EUPROCTE DES PYRENEES. FACULTE DES SCIENCES DE PARIS.

DOMISCH, S., JÄHNIG, S. C., SIMAIKA, J. P., KUEMMERLEN, M., & STOLL, S. (2015). APPLICATION OF SPECIES DISTRIBUTION MODELS IN STREAM ECOSYSTEMS: THE CHALLENGES OF SPATIAL AND TEMPORAL SCALE, ENVIRONMENTAL PREDICTORS AND SPECIES OCCURRENCE DATA. *FUNDAMENTAL AND APPLIED LIMNOLOGY*, 186(1–2), 45–61. [HTTPS://DOI.ORG/10.1127/FAL/2015/0627](https://doi.org/10.1127/fal/2015/0627)

DRAYER, A. N., GUZY, J. C., & PRICE, S. J. (2020). FACTORS INFLUENCING THE OCCUPANCY AND ABUNDANCE OF STREAMSIDE SALAMANDER (*AMBYSTOMA BARBOURI*) IN KENTUCKY STREAMS. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 54(3). [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/19-015](https://doi.org/10.1670/19-015)

EGGERS, S., GRIESSER, M., ANDERSSON, T., & EKMAN, J. (2005). NEST PREDATION AND HABITAT CHANGE INTERACT TO INFLUENCE SIBERIAN JAY NUMBERS. *OIKOS*, 111(1), 150–158. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.0030-1299.2005.13802.X](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13802.x)

FRETWELL, S. D., & LUCAS, H. L. (1969). ON TERRITORIAL BEHAVIOR AND OTHER FACTORS INFLUENCING HABITAT DISTRIBUTION IN BIRDS: III. BREEDING SUCCESS IN A LOCAL POPULATION OF FIELD SPARROWS (*SPIZA AMERICANA* GMEL). *ACTA BIOTHEORETICA*, 19(1), 45–52. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF01601955](https://doi.org/10.1007/BF01601955)

GOSSELIN, M.-P., MADDOCK, I., & PETTS, G. (2012). MESOHABITAT USE BY BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA*) IN A SMALL GROUNDWATER-DOMINATED STREAM: MESOHABITAT USE BY BROWN TROUT. *RIVER RESEARCH AND APPLICATIONS*, 28(3), 390–401. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/RRA.1464](https://doi.org/10.1002/rra.1464)

HAGGERTY, C. J. E., CRISMAN, T. L., & ROHR, J. R. (2019). DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF PINE SILVICULTURE ON THE LARVAL OCCUPANCY AND BREEDING OF DECLINING AMPHIBIAN SPECIES. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2664.13493](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13493)

HARRELL, F. E., LEE, K. L., & MARK, D. B. (1996). TUTORIAL IN BIostatISTICS MULTIVARIABLE PROGNOSTIC MODELS: ISSUES IN DEVELOPING MODELS, EVALUATING ASSUMPTIONS AND ADEQUACY, AND MEASURING AND REDUCING ERRORS. *STATISTICS IN MEDICINE*, 15, 361–387.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

HECNAR, S. J., & M'CLOSKEY, R. T. (1997). THE EFFECTS OF PREDATORY FISH ON AMPHIBIAN SPECIES RICHNESS AND DISTRIBUTION. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 79(2–3), 123–131. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0006-3207\(96\)00113-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00113-9)

HERRMANN, H. L., BABBITT, K. J., BABER, M. J., & CONGALTON, R. G. (2005). EFFECTS OF LANDSCAPE CHARACTERISTICS ON AMPHIBIAN DISTRIBUTION IN A FOREST-DOMINATED LANDSCAPE. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 123(2), 139–149. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2004.05.025](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.025)

HOULAHAN, J. E., & FINDLAY, C. S. (2003). THE EFFECTS OF ADJACENT LAND USE ON WETLAND AMPHIBIAN SPECIES RICHNESS AND COMMUNITY COMPOSITION. *CANADIAN JOURNAL OF FISHERIES AND AQUATIC SCIENCES*, 60(9), 1078–1094. [HTTPS://DOI.ORG/10.1139/F03-095](https://doi.org/10.1139/f03-095)

HUTTO, R. (1985). HABITAT SELECTION BY NONBREEDING, MIGRATORY LAND BIRDS. IN *HABITAT SELECTION IN BIRDS*.

HUTTON, J. M., PRICE, S. J., BONNER, S. J., RICHTER, S. C., & BARTON, C. D. (2020). OCCUPANCY AND ABUNDANCE OF STREAM SALAMANDERS ALONG A SPECIFIC CONDUCTANCE GRADIENT. *FRESHWATER SCIENCE*, 39(3), 433–446. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/709688](https://doi.org/10.1086/709688)

JOHNSON, D. H. (1980). THE COMPARISON OF USAGE AND AVAILABILITY MEASUREMENTS FOR EVALUATING RESOURCE PREFERENCE. *ECOLOGY*, 61(1), 65–71. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1937156](https://doi.org/10.2307/1937156)

KEEN, W. H. (1985). HABITAT SELECTION BY TWO STREAMSIDE PLETHODONTID SALAMANDERS. *OECOLOGIA*, 66(3), 437–442. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00378312](https://doi.org/10.1007/BF00378312)

KEITZER, S. C., PAULEY, T. K., & BURCHER, C. L. (2013). STREAM CHARACTERISTICS ASSOCIATED WITH SITE OCCUPANCY BY THE EASTERN HELLBENDER, *CRYPTOBRANCHUS ALLEGANIENSIS ALLEGANIENSIS*, IN SOUTHERN WEST VIRGINIA. *NORTHEASTERN NATURALIST*, 20(4), 666–677. [HTTPS://DOI.ORG/10.1656/045.020.0418](https://doi.org/10.1656/045.020.0418)

KIRCHBERG, J., CECALA, KRISTEN K., PRICE, S. J., WHITE, E. M., & HASKELL, D. G. (2016). EVALUATING THE IMPACTS OF SMALL IMPOUNDMENTS ON STREAM SALAMANDERS: IMPACTS OF SMALL IMPOUNDMENTS ON STREAM SALAMANDERS. *AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS*, 26(6), 1197–1206. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/AQC.2664](https://doi.org/10.1002/AQC.2664)

KRET, E., & POIRAZIDIS, K. (2015). THE INFLUENCE OF HABITAT FEATURES ON AMPHIBIAN DISTRIBUTION IN NORTHEASTERN GREECE. *JOURNAL OF NATURAL HISTORY*, 49(5–8), 451–469. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/00222933.2013.809167](https://doi.org/10.1080/00222933.2013.809167)

LAFFAILLE, P., BAISEZ, A., RIGAUD, C., & FEUNTEUN, E. (2004). HABITAT PREFERENCES OF DIFFERENT EUROPEAN EEL SIZE CLASSES IN A RECLAIMED MARSH: A CONTRIBUTION TO SPECIES AND ECOSYSTEM CONSERVATION. *WETLANDS*, 24(3), 642–651. [HTTPS://DOI.ORG/10.1672/0277-5212\(2004\)024\[0642:HPODEE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2004)024[0642:HPODEE]2.0.CO;2)

LAFFAILLE, P., FEUNTEUN, E., BAISEZ, A., ROBINET, T., ACOU, A., LEGAULT, A., & LEK, S. (2003). SPATIAL ORGANISATION OF EUROPEAN EEL (*ANGUILLA ANGUILLA* L.) IN A SMALL CATCHMENT. *ECOLOGY OF FRESHWATER FISH*, 12(4), 254–264. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1600-0633.2003.00021.X](https://doi.org/10.1046/j.1600-0633.2003.00021.x)

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

LECA, A. (2013). ANALYSE D'IMAGES SOUS IMAGEJ.

LEVIN, P., PETRIK, R., & MALONE, J. (1997). INTERACTIVE EFFECTS OF HABITAT SELECTION, FOOD SUPPLY AND PREDATION ON RECRUITMENT OF AN ESTUARINE FISH. *OECOLOGIA*, 112(1), 55–63. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S004420050283](https://doi.org/10.1007/s004420050283)

LOWE, W. H. (2005). FACTORS AFFECTING STAGE-SPECIFIC DISTRIBUTION IN THE STREAM SALAMANDER *GYRINOPHILUS PORPHYRITICUS*. *HERPETOLOGICA*, 61(2), 135–144. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/04-57](https://doi.org/10.1655/04-57)

MALAVOI, J. R., & SOUCHON, Y. (2002). DESCRIPTION STANDARDISEE DES PRINCIPAUX FACIES D'ÉCOULEMENT OBSERVABLES EN RIVIERE : CLE DE DETERMINATION QUALITATIVE ET MESURES PHYSIQUES. *BULLETIN FRANÇAIS DE LA PECHE ET DE LA PISCICULTURE*, 365-366, 357-372.

MANENTI, R., FICETOLA, G. F., & DE BERNARDI, F. (2009). WATER, STREAM MORPHOLOGY AND LANDSCAPE: COMPLEX HABITAT DETERMINANTS FOR THE FIRE SALAMANDER *SALAMANDRA SALAMANDRA*. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 30(1), 7–15. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853809787392766](https://doi.org/10.1163/156853809787392766)

MISENHELTER, M. D., & ROTENBERRY, J. T. (2000). CHOICES AND CONSEQUENCES OF HABITAT OCCUPANCY AND NEST SITE SELECTION IN SAGE SPARROWS. *ECOLOGY*, 81(10), 2892–2901. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2892:CACHOH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2892:CACHOH]2.0.CO;2)

MONTORI, A. (1988). ESTUDIO SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DEL TRITON PIRENAICO *EUPROCTUS ASPER* (DUGES, 1852) EN LA CERDANYA [TESIS DOCTORAL]. UNIVERSITAT DE BARCELONA.

MONTORI, A. (1997). TROPHIC SEGREGATION BETWEEN THE PYRENEAN NEWT (*EUPROCTUS ASPER*) AND THE BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* [ARIO]). *HERPETOLOGIA BONNENSIS*, 273–278.

MONTORI, A., LLORENTE, G. A., & RICHTER-BOIX, À. (2008). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF *CALOTRITON ASPER* IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)

NASKAR, M., SAHU, S. K., & SHARMA, A. P. (2015). ASSESSMENT OF FISH SPECIES ASSEMBLAGE ON MESOHABITAT SCALE: A CASE OF MIDDLE STRETCH OF NARMADA RIVER, INDIA. *AQUATIC ECOSYSTEM HEALTH & MANAGEMENT*, 18(2), 232–239. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/14634988.2015.1040708](https://doi.org/10.1080/14634988.2015.1040708)

NICOL, A. (1990). L'EUPROCTE DES PYRENEES. A. NICOL.

PEREZ-BARBERIA, F. J., HOOPER, R. J., & GORDON, I. J. (2013). LONG-TERM DENSITY-DEPENDENT CHANGES IN HABITAT SELECTION IN RED DEER (*CERVUS ELAPHUS*). *OECOLOGIA*, 173(3), 837–847. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00442-013-2686-8](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2686-8)

POTTIER, G., TROCHET, A., DALIBARD, M., LAFFAILLE, P., GUILLAUME, O., BAILLAT, B., BARBE, F., BERRONEAU, M., BERTRAND, R., CALVEZ, O., CAMPREDON, F., DELMAS, C., DE MASSARY, J.-C., GOUDEDRANCHE, K., LACAZE, V., LAPIERRE, D., LE ROUX, B., MARTIN, M., MURATET, J., ... BARTHE, L. (2021). SYSTEMATIQUE, BIOLOGIE, ECOLOGIE, REPARTITION ET STATUT DE CONSERVATION DU *CALOTRITON* DES PYRENEES *CALOTRITON*

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

ASPER (DUGES, 1852) (AMPHIBIA, URODELA, SALAMANDRIDAE) EN FRANCE : VERS UN PLAN NATIONAL D' ACTIONS. *HERP ME !*, 3, 1–124.

ROSENFELD, J. S., LEITER, T., LINDNER, G., & ROTHMAN, L. (2005). FOOD ABUNDANCE AND FISH DENSITY ALTERS HABITAT SELECTION, GROWTH, AND HABITAT SUITABILITY CURVES FOR JUVENILE COHO SALMON (*ONCORHYNCHUS KISUTCH*). *CANADIAN JOURNAL OF FISHERIES AND AQUATIC SCIENCES*, 62(8), 1691–1701. [HTTPS://DOI.ORG/10.1139/F05-072](https://doi.org/10.1139/f05-072)

ROSENZWEIG, M. L., & ABRAMSKY, Z. (1985). DETECTING DENSITY-DEPENDENT HABITAT SELECTION. *THE AMERICAN NATURALIST*, 126(3), 405–417. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/284426](https://doi.org/10.1086/284426)

SÖDERSTRÖM, B. (2001). SEASONAL CHANGE IN RED-BACKED SHRIKE *LANIUS COLLURIO* TERRITORY QUALITY - THE ROLE OF NEST PREDATION. *IBIS*, 143(3), 561–571. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1474-919X.2001.TB04883.X](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2001.tb04883.x)

SWEETEN, S. (2005). EFFECT OF MICROHABITAT AND LAND USE ON STREAM SALAMANDER OCCUPANCY AND ABUNDANCE IN THE SOUTHWEST VIRGINIA COALFIELDS [PHD THESIS]. VIRGINIA POLYTECHNIC INSTITUTE AND STATE UNIVERSITY.

TOLIMIERI, N., CLARKE, M. E., CLEMONS, J., WAKEFIELD, W., & POWELL, A. (2020). THE ABUNDANCE AND HABITAT USE OF DEMERSAL FISHES ON A ROCKY OFFSHORE BANK USING THE ROPOS REMOTELY OPERATED VEHICLE. *DEEP SEA RESEARCH PART I: OCEANOGRAPHIC RESEARCH PAPERS*, 157, 103193. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.DSR.2019.103193](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.103193)

VOGRIN, M. (2006). MICRO-HABITAT USE WITHIN A GUILD OF NEWT LARVAE (TRITURIDAE) IN AN ALPINE LAKE. *BIOLOGIA*, 61(5), 579–584. [HTTPS://DOI.ORG/10.2478/S11756-006-0093-X](https://doi.org/10.2478/s11756-006-0093-x)

WELSH, H. H., & LIND, A. J. (2002). MULTISCALE HABITAT RELATIONSHIPS OF STREAM AMPHIBIANS IN THE KLAMATH-SISKIYOU REGION OF CALIFORNIA AND OREGON. *THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT*, 66(3), 581. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/3803126](https://doi.org/10.2307/3803126)

WISZ, M. S., POTTIER, J., KISSLING, W. D., PELLISSIER, L., LENOIR, J., DAMGAARD, C. F., DORMANN, C. F., FORCHHAMMER, M. C., GRYNES, J., GUIAN, A., HEIKKINEN, R. K., HØYE, T. T., KÜHN, I., LUOTO, M., MAIORANO, L., NILSSON, M., NORMAND, S., ÖCKINGER, E., SCHMIDT, N. M., ... SVENNING, J. (2013). THE ROLE OF BIOTIC INTERACTIONS IN SHAPING DISTRIBUTIONS AND REALISED ASSEMBLAGES OF SPECIES: IMPLICATIONS FOR SPECIES DISTRIBUTION MODELLING. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 88(1), 15–30. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1469-185X.2012.00235.X](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x)

YARNELL, S. M. (2008). QUANTIFYING PHYSICAL HABITAT HETEROGENEITY IN AN ECOLOGICALLY MEANINGFUL MANNER: A CASE STUDY OF THE HABITAT PREFERENCES OF THE FOOTHILL YELLOW-LEGGED FROG (*RANA BOYLII*). IN A. DUPONT & H. JACOBS (EDS.), *LANDSCAPE ECOLOGY RESEARCH TRENDS*. NOVA SCIENCE PUBLISHERS.

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

Annexe II.1. Classement des 43 GLMMs équivalents modélisant l'abondance en Calotriton des Pyrénées. Pour chaque modèle, la valeur de l'ordonnée à l'origine (Intercept) et de la pente des variables explicatives incluses dans le modèle sont mentionnées, sauf pour la variable Ant (Activités anthropiques) qui est une variable binaire, et dont la prise en compte est symbolisée par un +. Les variables explicatives sont en colonne : SM_Gr = Substrat minéral grossier ; SM_F = Substrat minéral fin ; SM_Ab = Substrat minéral absent ; Div_SM = Diversité en substrat minéral ; B_Enr = Enrochement des berges ; SO_NN = Substrat organique non nu ; F_Rap = Faciès d'écoulement de type rapide ; F_Rad = Faciès d'écoulement de type radier ; F_Fo = Faciès d'écoulement de type fosse ; Rip_Fo = Recouvrement forestier de la ripisylve. L'AICc, la différence entre les AICc ($\Delta AICc$), les poids des AICc (AICcWt) et le nombre de paramètres estimés (K) sont également fournis pour tous les modèles.

Model	(Intercept)	SM_Gr	I(SM_Gr^2)	Div_SM	B_Enr	I(Div_SM^2)	Ant	SM_F	SO_NN	F_Rap	F_Rad	SM_Ab	Rip_Fo	I(F_Rap^2)	F_Fo	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt
1	-1.43	3.27	-0.47	-6.08	0.19	3.04	+									9	488.653	0.000	0.001
2	-0.97	1.89	-0.29					-0.20								6	488.943	0.289	0.001
3	-0.78	3.17	-0.46	-5.76		2.98	+									8	488.985	0.332	0.001
4	-1.73	3.08	-0.44	-5.46	0.19	2.79										8	489.075	0.422	0.001
5	-1.60	2.45	-0.35	-1.67	0.19		+									8	489.157	0.504	0.001
6	-1.85	2.33	-0.34	-1.43	0.19											7	489.166	0.513	0.001
7	-2.48	2.53	-0.39	-1.91	0.31				0.33	0.24				-0.11		10	489.390	0.737	0.001
8	-0.95	3.05	-0.46	-5.08		2.97		-0.17								8	489.423	0.769	0.001
9	-0.96	2.37	-0.35	-1.44			+									7	489.473	0.820	0.001
10	-1.06	2.96	-0.44	-5.07		2.70										7	489.508	0.854	0.001
11	-1.20	2.25	-0.33	-1.20												6	489.520	0.867	0.001
12	-0.80	3.23	-0.47	-5.90	0.21	2.93	+						-0.15			10	489.663	1.010	0.001
13	-2.99	2.56	-0.36	-2.40	0.30				0.34	0.19		0.17		-0.11		11	489.687	1.033	0.001
14	-2.85	2.52	-0.36	-1.50	0.22				0.22							8	489.707	1.054	0.001
15	-1.39	3.23	-0.48	-6.27	0.19	3.24	+				0.09					10	489.826	1.173	0.001
16	-1.11	2.26	-0.34	-0.85				-0.15								7	489.827	1.174	0.001
17	-0.92	2.43	-0.35	-1.65	0.21		+						-0.15			9	489.926	1.273	0.001
18	-1.53	3.12	-0.46	-5.37	0.16	2.98		-0.14								9	489.974	1.320	0.001
19	-2.54	2.62	-0.37	-1.72	0.22		+		0.20							9	490.008	1.354	0.000
20	-1.94	2.65	-0.39	-1.68	0.25		+		0.26				-0.19			10	490.014	1.361	0.000
21	-0.74	3.13	-0.47	-5.96		3.19	+				0.09					9	490.033	1.380	0.000
22	-1.48	3.10	-0.46	-5.56	0.23	2.84				-0.09						9	490.058	1.405	0.000
23	-2.75	2.57	-0.38	-1.56	0.28				0.26	-0.11						9	490.066	1.413	0.000
24	-0.74	3.19	-0.47	-5.61		3.12	+	-0.13								9	490.095	1.441	0.000
25	-0.64	1.90	-0.31					-0.22		-0.08						7	490.171	1.518	0.000
26	-1.62	2.35	-0.35	-1.48	0.23					-0.09						8	490.180	1.527	0.000
27	-0.84	3.23	-0.47	-6.21		3.16	+								0.08	9	490.222	1.569	0.000
28	-1.35	1.85	-0.28		0.12			-0.18								7	490.243	1.590	0.000
29	-1.69	2.33	-0.34	-1.12	0.16			-0.12								8	490.312	1.659	0.000
30	-2.14	3.30	-0.47	-5.60	0.21	2.69	+		0.15							10	490.318	1.665	0.000
31	-1.58	2.00	-0.31					-0.20	0.15							7	490.330	1.677	0.000
32	-0.99	1.85	-0.29					-0.19			0.07					7	490.374	1.721	0.000
33	-2.25	2.54	-0.40	-1.57	0.29			-0.14	0.33	0.22				-0.11		11	490.376	1.723	0.000

SÉLECTION DE L'HABITAT À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES

34	-1.12	3.04	-0.45	-5.59		2.90					0.09	8	490.391	1.738	0.000
35	-3.26	2.59	-0.35	-2.04	0.27			0.27	-0.17	0.17		10	490.406	1.752	0.000
36	-2.53	3.12	-0.45	-4.94	0.22	2.40		0.17				9	490.415	1.762	0.000
37	-1.19	3.15	-0.48	-5.48	0.20	3.06		-0.16	-0.11			10	490.469	1.816	0.000
38	-1.34	3.28	-0.48	-5.93	0.17	3.13	+	-0.09				10	490.488	1.834	0.000
39	-1.02	1.64	-0.25									5	490.545	1.892	0.000
40	-1.71	3.04	-0.45	-5.59	0.19	2.96				0.07		9	490.549	1.896	0.000
41	-0.26	3.12	-0.46	-5.56		2.87	+				-0.11	9	490.564	1.911	0.000
42	-1.69	2.26	-0.30	-1.51							0.11	7	490.632	1.979	0.000
43	-2.07	2.36	-0.31	-1.93	0.21				-0.14	0.16		9	490.636	1.983	0.000

**Chapitre IV. DENSITÉS DE POPULATION,
DOMAINES VITAUX ET
DÉPLACEMENTS**

IV.1 Fort attachement intra-annuel au site du Calotriton des Pyrénées dans son habitat aquatique

Résumé -

Dans la partie précédente de cette thèse, nous avons étudié la sélection de l'habitat du Calotriton des Pyrénées à différentes échelles spatiales en utilisant des données de présence (à l'échelle des Pyrénées françaises) et d'abondance (à l'échelle du site). Dans cette deuxième partie, la dimension temporelle de la sélection de l'habitat a été considérée en plus de la dimension spatiale. Le suivi des populations dans le temps et dans l'espace permet en effet d'explorer une dimension particulière de l'habitat, à savoir celle du domaine vital. Il permet en outre d'explorer des paramètres démographiques des populations tels que les densités et les taux de croissance, de survie, de fécondité et de dispersion. Ces paramètres démographiques peuvent eux-mêmes influencer la sélection de l'habitat (Kouba et al., 2017; Vasconcelos et al., 2014). Le suivi temporel des populations est rendu possible par des méthodes d'échantillonnage par capture-marquage-recapture (Hastings, 2013).

D'un point de vue conservatoire, l'estimation précise des paramètres démographiques des populations et de leur utilisation de l'espace est essentielle pour évaluer les tendances des populations et le risque d'extinction (Griffiths et al., 2010). Elle permet aussi d'évaluer les effets de la fragmentation des habitats ou d'établir des aires pour leur protection (Baldwin et al., 2006; Crawford & Semlitsch, 2007). Les facteurs externes tels que la disponibilité des ressources et les conditions météorologiques, qui peuvent varier annuellement et/ou saisonnièrement et d'une localité à l'autre, sont connus pour influencer la taille des domaines vitaux, les densités de population et les probabilités de détection individuelle de nombreuses espèces. Les conditions environnementales variables dans le temps, telles que la température ou les débits pour les espèces évoluant dans les cours d'eau, affectent également la qualité des micro-habitats et influencent l'utilisation de l'espace par les organismes (O'Donnell et al., 2014).

Les rares études s'étant intéressées aux densités des populations de Calotriton des Pyrénées ont mis en évidence une grande variabilité entre les localités, allant d'une vingtaine d'individus par kilomètre de rivière (Charpin, 2016), à plus de 3000 (Montori et al., 2008). Par ailleurs, ses capacités de déplacement sont estimées à approximativement 50 mètres sur une année (Montori et al., 2008). La taille de son domaine vital n'est à ce jour pas connue précisément. L'objectif de ce chapitre est donc d'explorer quelques caractéristiques de populations de Calotriton des Pyrénées encore peu connues en examinant (1) les variations dans les densités de population, la taille des domaines vitaux et les probabilités de détection des individus pendant la saison de reproduction, et (2) l'impact des variations temporelles de la température et du débit sur l'activité dans le lit mineur (i.e. nombre de captures) des Calotritons des Pyrénées. Pour cela, un suivi par capture-marquage-recapture de trois

populations (i.e. Fougax, Salau et Cass-Rats) durant trois années (2018, 2019 et 2020) a été effectué.

Afin de considérer les contraintes spatiales liées à la configuration linéaire des cours d'eau (i.e. ramifications et connectivité longitudinale dans un réseau dendritique), nous avons utilisé des modèles de capture-recapture spatialement explicites (SECR) (Royle et al., 2014), adaptés aux habitats linéaires, qui semblent être particulièrement performants pour l'étude de l'herpétofaune des cours d'eau (Leuenberger et al., 2019). Nous avons également utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) pour relier l'activité du Calotriton des Pyrénées (ici représentée par le nombre de captures par occasion) à la moyenne et au coefficient de variation de la température et du débit, calculés sur différentes échelles temporelles (jour de la capture, 72 dernières heures et dernier mois).

Les principaux résultats de cette étude montrent que les densités de population varient de 3044 à 4641 individus/km de cours d'eau sur les trois années de l'étude. Le site de Cass-Rats n'a pas pu être intégré aux analyses du fait d'un trop petit nombre de recapture, pouvant affecter les performances des modèles (Keiter et al., 2017). Les tailles des domaines vitaux durant la période de reproduction sont similaires entre les trois années et sont en moyenne de 13.31 m. Les probabilités de détection individuelles estimées sont également assez similaires entre les années et entre les sites (i.e. Fougax et Salau), avec une moyenne de 0.09 (i.e. un individu à 9% de chance d'être capturé au centre de son domaine vital lors d'une occasion de capture), sauf à Fougax en 2020 où la probabilité de détection individuelle est de 0.03. Ces résultats suggèrent des densités de population locales élevées et un fort attachement intra-annuel au site (i.e. domaine vital restreint) pour le Calotriton des Pyrénées.

Nous avons par ailleurs constaté que l'activité du Calotriton des Pyrénées dans le lit mineur était sous l'influence de la température de l'eau et du débit, mais que ces deux facteurs agissent à différentes échelles temporelles. En effet, la température moyenne du jour de la capture et des 72 dernières heures influencent positivement l'activité, alors que la température moyenne du mois précédent n'a pas d'influence, ceci pour les deux sites. Le débit au cours des 72 dernières heures et durant le mois précédent influence l'activité, mais c'est le débit moyen qui influence les individus de Fougax tandis que les variations du débit influencent les individus de Salau.

Bien qu'exploratoires, ces premiers résultats révèlent l'importance de la température et du débit de l'eau sur l'activité du Calotriton des Pyrénées, confirmant ainsi la sensibilité de l'espèce à ces facteurs qui pourraient fortement changer (i.e. réchauffement et réduction des débits) dans les prochaines décennies.

Article 5

Strong intra-annual site attachment for the Pyrenean brook newt in its aquatic habitat

Manon DALIBARD^a, Laëtitia BUISSON^a, Aurélien BESNARD^b, Alexandre RIBERON^c & Pascal LAFFAILLE^a

^aLaboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, Université de Toulouse, CNRS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

^bCentre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEFE, Campus du CNRS, 1919, route de Mende, 34293 Montpellier 5, France

^cLaboratoire Evolution et Diversité Biologique, EDB, Université de Toulouse, CNRS, IRD, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France

En préparation pour Amphibia-Reptilia

Abstract

Accurate estimations of population demographic parameters and space-use are critical issues, for assessing population trends and extinction risk. External factors such as resource availability and weather, which can vary annually and/or seasonally and between localities, are known to influence home range size, population densities and individual detection probabilities for many species. Fluctuating environmental conditions also affect microhabitat quality, that in turn influence space-use by organisms. In the present study, we applied spatially explicit capture-recapture (SECR) modelling customized for linear habitats to a three-year Capture-Mark-Recapture (CMR) monitoring of three populations of stream-dwelling Pyrenean brook newt, an endemic species of the Pyrenean mountain range. Our aim was to explore (1) spatial and temporal variation in population densities, home range size and individual detection probability during breeding season between populations and years, and (2) the influence of water temperature and flow on activity of newts. Estimates of population density range from 3044 to 4641 individuals/km of stream across the three years of the study. Estimates of home-range was quite similar over the three years of monitoring and was 13.31 m on average. All detection probability estimates were similar, both between years and between sites, with a mean of 0.09 (i.e. the probability of an individual being detected in the center of its home range during a single occasion is 0.09), except in Fougax in 2020 where detection probability was 0.03. We found that activity of the Pyrenean brook newt was under the influence of both water temperature and flow, but that these factors act at different time scales. Temperature was found to positively influence the activity during the day of capture and over the last 72h, but was uninformative over the last month, for both sites. Flow was found to have a greater influence on activity over the last 72h and over the last month, but mean flow influenced individuals in Fougax whereas variation in flow influenced those captured in Salau. Overall, our study highlighted that population densities were locally high in both populations but that home range of the Pyrenean brook newt during one breeding season is very small indicating a strong site attachment. However, high densities do not necessarily guarantee the persistence of populations across species distribution range. The high importance of water temperature and flow on activity actually emphasizes the sensitivity of the species to these factors while they are forecasted to strong modifications (i.e. warming and reduced flow) in coming decades.

Key words: spatial capture-recapture, linear habitat, movements, population density, home range, *Calotriton asper*

1. Introduction

Amphibians are the most threatened vertebrates. Habitat degradation, climate change, emerging diseases and invasive species have caused fast declines in many amphibian populations worldwide (Hoffmann et al., 2010; Stuart et al., 2004), emphasizing the urgent need for appropriate conservation measures (Kelhart, 2007). Accurate estimations of population demographic parameters and space-use (e.g. home range size) are critical issues, for assessing population trends and extinction risk (Griffiths et al., 2010) and for estimating the effects of habitat fragmentation or establishing buffer distances for their protection (Baldwin et al., 2006; Crawford & Semlitsch, 2007). However, demography and space-use of amphibians are particularly difficult to study due to their complex life cycle (e.g. with an aquatic larval stage followed by metamorphosis into a terrestrial or semi-aquatic adult), their cryptic behavior (e.g. nocturnality), their morphological adaptations to hide (e.g. camouflage) or their habitats being often inaccessible (e.g. aquatic or subterranean habitats) (Bailey et al., 2004; Durso et al., 2011).

Home range was first defined by Burt (1943) as an « *area traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating, and caring for young. Occasional sallies outside the area, perhaps exploratory in nature, should not be considered part of the home range.* ». This basic construct was then refined to include clear definition of the timeframe involved in a given home range study (e.g. daily, seasonal, annual, life-time), leading to various names such as breeding and non-breeding home-range (Veltheim et al., 2019). Several external factors such as resource availability and weather, which can vary annually and/or seasonally and between localities (Börger et al., 2008; Mcloughlin & Ferguson, 2000), have been found to influence home range size, population densities and individual detection probabilities for many species. For example, home range size of the Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) increases with decreasing prey abundance during breeding season (Kouba et al., 2017). Intraspecific competition also influences home range size of many organisms (Beckman & Lill, 2016; Dahle et al., 2006; Franco et al., 2006). Annual variations in weather conditions such as temperature and precipitations are known to affect the population growth rate of insects (Haridas et al., 2016), birds (Descamps et al., 2015), mammals (Loison & Langvatn, 1998) or amphibians (Hartel, 2008), as they influence breeding, recruitment and survival probabilities (Jaeger, 1980; Vasconcelos et al., 2014). For instance, fluctuating meteorological conditions during spring result in variations in the survival of juvenile yellow-bellied toads (*Bombina variegata*) and influence breeding probability of adults (Cayuela et al., 2016). For stream-breeding salamanders, high volume and frequency of spring and fall floods also increase mortality of metamorphosing individuals, generating a decline in adult recruitment in the subsequent years (Lowe, 2012). Demographic responses to changes in weather are however highly context dependent due to breeding habitat stochasticity, thus differing between populations (Cayuela et al., 2016). In addition, amphibians can skip reproduction to limit yearly variation in adult survival if environmental conditions are unfavorable, which in turn leads to high interannual variation in recruitment and varying population densities (Cayuela et al.,

2014, 2016). While seasonal variations in weather can have delayed deleterious effects on adult recruitment, short-term variations in environmental conditions also affect microhabitat quality, that in turn influence space-use by amphibians. For example, time since last rain is the best predictor of activity of the woodland southern red-backed salamander (*Plethodon serratus*) (O'Donnell et al., 2014), thereby greatly influencing species detectability and capture rate.

Recently, spatially explicit capture-recapture (SECR) models, providing estimates of demography and space-use, have been developed (Royle et al., 2014). They are promising tools for studying amphibian populations (Muñoz et al., 2016) as they can be applied to a large panel of survey methods traditionally used by herpetologists (e.g. fixed-trap, search-encounter, area-search designs) (Royle et al., 2011, 2014; Royle & Young, 2008). These models separate four processes: density, spatial organization, movement and space-use by individuals, that allow understanding of their local distribution and spatial variation in abundance (Royle et al., 2014), which are generally difficult to assess using other methods (e.g. telemetry) (Muñoz et al., 2016). SECR models also provide advanced understanding of processes (e.g. densities, resource availability, individual features such as body weight and sex) that drive home-range sizes (Leuenberger et al., 2019; Satter et al., 2019), population densities, and individual detection probabilities, even for species with small ranges and low detection rates (Ivan et al., 2013; Muñoz et al., 2016; Royle et al., 2014).

When studying freshwater ecosystems, it is important to consider their strong spatial constraints, such as branching structure and longitudinal connectivity. Streams forming directed networks flowing through narrow corridors within terrestrial landscapes (Allan et al., 2021), movements of aquatic organisms may be limited to a single direction compared to terrestrial ones (Tonkin, Altermatt, et al., 2018). SECR method addresses this linear constraint by approximating distances within a bounded network rather than in an environment where movements are possible in all directions (Efford, 2017). This feature of SECR seems to be particularly well-suited and powerful to study stream-habitat related herpetofauna in their core aquatic habitat (Leuenberger et al., 2019).

In the present study, we applied SECR models for freshwater linear habitat to assess population densities, size of the breeding home range (hereafter shortened to home range), and individual detection probability during breeding season, of a long-lived stream-dwelling amphibian species, the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*). This species is endemic to the Pyrenean mountain range (France, Spain and Andorra), where it occurs in cold and well oxygenated freshwaters, such as headwater streams (Pottier et al., 2021). The Pyrenean brook newt mainly breeds between June and September (Clergue-Gazeau, 1981, 1982) in surface water, but a mean daily water temperature greater than 15°C (i.e. during drought and warm summer periods) leads to a reduction of activity of the species (Clergue-Gazeau, 1981). According to Guillaume & Cavagnara (1998), population sizes are stable in areas where environmental conditions are stable and favorable, but can be modified due to habitat exploration and drift caused by strong flow events (Montori et al., 2012a). Its conservation

suffers from a marked lack of knowledge about its biology and ecology (Dalibard et al., 2020). Particularly, population densities are poorly known. Until recently, Capture-Mark-Recapture (CMR) was difficult to implement for the Pyrenean brook newt due to the absence of non-invasive methods to identify individuals. Dalibard et al. (2021) proposed and validated the use of computer-assisted photo-identification as a non-invasive alternative to traditional marking techniques for the individual identification of the Pyrenean brook newt. This method was the missing piece to deliver first estimates of Pyrenean brook newt demographic parameters, which are essential to implement appropriate conservation actions and track changes in population densities.

Applying appropriate statistical analyses to a three-year CMR monitoring of two populations of adults stream-dwelling Pyrenean brook newt, we investigated (1) spatial and temporal variations in population densities, home range size and individual detection probability during breeding season between populations and years, and (2) the influence of water temperature and flow on activity of newts.

2. Materials and methods

2.1 Study sites

Three portions of streams were sampled in the French Pyrenees. Fougax and Salau are located within the Garonne river basin (Ariege department) while Cass-Rats belongs to the Aude river basin (Aude department). Fougax and Cass-Rats are low elevation sites (700m and 560m, respectively), mainly covered by forest (>80%), whereas Salau is at medium elevation (1250m) and dominated by summer pasture (>50%). A 200m-long transect was delineated within each stream. Each transect was divided into 16 successive sections of 12.5m, numbered from 1 to 16. Only 15 sections were sampled at Salau as impassable cascades were present down- and upstream of the transect.

2.2 Sampling of Pyrenean brook newt

Surveys in Fougax and Salau streams were conducted during summers (i.e. from June to September) 2018, 2019 and 2020. Surveys in Cass-Rats were conducted between April 2019 and August 2020. The survey period started earlier (i.e. from April) for this latter stream because a longer activity period was previously observed for the population living in this stream (comm. pers., Le Roux). Fougax and Salau were sampled every two weeks during summer 2018 and every month during 2019 and 2020, resulting in five sampling occasions in 2018 for both sites, and three or four occasions both in 2019 and 2020 for Salau and Fougax, respectively. Cass-Rats was sampled at a monthly time step between April and August, resulting in four sampling occasions both in 2019 and 2020.

Surveys were conducted between 9 a.m. and 5 p.m. with a consistent sampling effort: two samplings of two hours (i.e. time required to sample the 200m-long transect) were conducted per occasion, separated in time by at least one hour, without animal release between them. Search for adults Pyrenean brook newt was conducted by experienced observers from

downstream to upstream by looking under rocks and shelters within river-bed, especially riffles and pools, along the transects. Individuals captured were placed in plastic bags referenced with the number of the capture sections. Belly of captured newts was photographed for individual identification (see Dalibard et al., 2020 for details about photographing procedure and device). Photo-identification was considered sufficiently accurate to limit over- or underestimation of population densities caused by identification errors (Appendix 1). After manipulation, each individual was stored in its plastic bag placed in a cool box containing water. At the end of sampling, all Pyrenean brook newts were released exactly in the section where they were captured.

Temperature and flow were recorded continuously at each stream. Two temperature data loggers were placed at two locations (i.e. upstream and downstream) within each 200-m transect, at the first sampling occasion. Hydrological data (i.e. flow and water level) at the closest gauging station of each stream (Fougax: Grand-Hers river at Belestia; Salau: Salat river at Soueix-Rogalle; Cass-Rats: Sals river at Cassaignes) were gathered from the HYDRO database (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>). Temperature and hydrological data were recorded at an hourly time step.

2.3 Data analyses

2.3.1 Estimation of population density, individual detection probability and home-range size during breeding season

We used a closed population spatial capture-recapture (SCR) model, recently extended for animal populations in linear habitats, to assess density (D), spatial scale of detection (σ) that is a parameter used to derive an estimate of home range size (i.e. home range size = $\pm 1.96\sigma$) (Efford, 2017) and individual detection probability (g_0) of the Pyrenean brook newt. Analyses were performed using the *secrlinear* package in R (R Core Team, 2018; Efford, 2017). Trap locations correspond to the locations of the successive sections within each 200m-long transect. A linear shapefile of each transect was built on ArcGIS version 10.4 (ESRI, 2016, Efford, 2017), along which exact locations of the traps were calculated, based on a 12.5m interval between them. For each stream, the field method produced a structured individual encounter history with individual captures referring to (1) the capture session (e.g. Fougax 2018), (2) the identity of the adult captured, (3) the capture occasion (e.g. occasion 3 means that the individual was captured at the third occasion of the Fougax 2018 session), and (4) the identification number of the detector (i.e. section number). Each year was considered a primary period and each occasion within year was a secondary period. We hypothesize that populations were closed within each year (i.e. no metamorphosis, death, emigration, immigration).

The *secrlinear* package allows for modelling variation in parameters among independent (i.e. non-overlapping sets of animals) strata (called 'sessions') which can be defined by spatially different trapping grids (i.e. site) or different temporal periods (i.e. year of sampling). In the present study, a session was a site-year pair (e.g. Fougax 2018). As overlapping likely occurs

between years of sampling within a site (i.e. there is not a complete turnover of the population every year), we included the year as a covariate in all models.

We fitted a series of nine multi-session models to the encounter history datasets to relate each dependent variable (i.e. D , σ and g_0) to year and site covariates. We compared different combinations of year and site covariates (i.e. additive and interaction models) to identify the model with the lowest Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc; (Hurvich & Tsai, 1989)). Two models were considered equivalent if the difference in AICc was lower than two. In this case, the most parsimonious model (i.e. with the lowest number of parameters) was selected.

We fitted spatial scale of detection using half-normal distribution.

2.3.2 Effect of water temperature and flow on activity

We used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) to relate activity to the water temperature and flow metrics. As Pyrenean brook newt populations were considered closed between sampling occasions within a year, the number of captures at each sampling occasion ($N(\text{Fougax})=13$, $N(\text{Salau})=11$, $N(\text{Cass-Rats})=8$) directly reflects capture rate and therefore activity. The number of captures was thus used as the response variable. A negative binomial distribution was used to model the number of captures.

The average of the two temperature loggers of each site was used for the analyses, as water temperature recorded down- and upstream of the 200 m-long transect were strongly correlated ($r = 0.99$, $p < 0.001$). From temperature and hydrological hourly data, the mean and coefficient of variation were computed for three durations: (1) the day of capture (i.e. between 9 a.m. and 5 p.m.), (2) the last 72 hours and (3) the last month before the day of capture. All the metrics were log-transformed to approximate Gaussian distribution. In Fougax, temperature metrics for the last 72h and the last month were not available for the first sampling occasion that was thus removed. The second and third occasions were also excluded from the month analysis. In Salau, temperature metrics for the last month were not available for the first two occasions that were removed from the month analysis.

A distinct model was fitted for each pair of site (i.e. Fougax, Salau and Cass-Rats) and duration (i.e. day of capture, last 72h and last month). To control for non-independence between years of sampling, the year was included as a random effect in all the models fitted. For each pair of site and duration, we modelled the number of captures according to all combinations of the mean and coefficient of variation of water temperature and flow using the function *dredge* from the package *MuMIn* (Barton, 2009) that builds all-subset models. The most parsimonious model for each pair of site and duration was the one with the lowest AICc value and the lowest number of variables when the difference in AICc was lower than two between two models. We assessed the goodness-of-fit of the best models based on the R^2 .

3. Results

3.1 Summary of three years of Pyrenean brook newt sampling

Between June 2018 and September 2020, we captured and marked a total of 1942 Pyrenean brook newts in the three sites (Tab. 1). Considering the three years continuously (i.e. the three years are not independent), we found that 19.67% and 26.16% of the total number of unique individuals detected were caught at least in two years in Fougax and Salau, respectively (Tab. 2). This relatively high number supports the need to control for the year in the SECR models, since one year corresponds to one session, expected to be independent. Considering each year separately (i.e. the three years are independent), on average, 84% of the total number of individuals captured are individuals captured for the first time. Compared to Fougax (N= 252; 24 % of the total number of unique individuals detected) and Salau (N=132; 17 % of the total), the total number of individuals detected more than once at Cass-Rats is low (N=7; 6 % of the total). As CMR models can have poor performance when detection probability is low (Keiter et al., 2017), we excluded Cass-Rats from further analyses. 8 % of individuals were recaptured in Salau in 2018 and 2020, suggesting that they did not move, or at least that they returned to the same location 2 years after their first capture. Conversely, in Fougax, many individuals were recaptured in the first two years (2018-2019) but then the proportion of individuals captured between the following years (2019-2020) decreases, and there are very few individuals captured in all three years.

Table 1. Summary of Pyrenean brook newt captures.

	FOUGAX			SALAU			CASS-RATS	
	2018	2019	2020	2018	2019	2020	2019	2020
Total number of captures	553	374	441	433	206	287	51	73
Total number of unique individuals detected	392	294	377	335	181	247	48	68
Number of individuals detected more than once	125	70	57	74	23	35	1	6
Mean distance moved, excluding 0 (m)	18.1	17.2	30	20.6	20	27	55.77	24.61

Table 2. Proportion of Pyrenean brook newt individuals captured in two or three distinct years, for Fougax and Salau. Total (%): Proportion of Pyrenean brook newt individuals captured at least twice.

Site	Total number of unique individuals detected	2018-2019-2020 (%)	2018-2019 (%)	2019-2020 (%)	2018-2020 (%)	Total (%)
Fougax	727	2.06	14.44	2.61	0.55	19.67
Salau	582	5.34	7.40	5.16	8.26	26.16

3.2 Density, detection probability and home-range size

Three equivalent models were selected based on AICc (Tab. 3). The most parsimonious model was: $D \sim \text{Year } g_0 \sim \text{Site} * \text{Year } \sigma \sim \text{Site} * \text{Year}$. We did not find any evidence that the site influenced the density. Density estimates were overlapping in their 95% confidence intervals between 2018 and 2019 with on average (\pm SE) 3484.5 (\pm 187.47) individuals/km of stream length in 2018 and 3043.52 (\pm 255.95) individuals/km in 2019 (Tab. 4). In 2020, estimated density was 1.5 time higher than in 2019 with 4640.66 (\pm 395.85) individuals/km.

The interaction between site and year influenced the spatial scale of detection (σ) of the Pyrenean brook newt (Tab. 3) and therefore home range size. Individuals from Fougax had larger σ compared to individuals from Salau, for the three years (Tab. 4). The spatial scale of detection estimates in Fougax was overlapping between 2018 and 2019 (respectively 10.02 ± 0.9 and 8.82 ± 0.82 m), but was more than two times higher (23.8 ± 2.41 m) in 2020. This result suggests a higher mobility of Pyrenean brook newts in 2020 in Fougax. These values correspond to home range (computed as 1.96σ) of 19.63 m in 2018, 17.29 m in 2019 and 46.65 m in 2020. In Salau, the estimated spatial scale of detection was overlapping between the three years of sampling (2018: 5.84 ± 0.35 , 2019: 6.88 ± 0.75 m, 2020: 7.66 ± 0.75), that correspond to a mean home range of 13.31 m for the three years. All detection probability (g_0) estimates were overlapping, both between years and between sites, with a mean of 0.09, except in Fougax in 2020 where detection probability was 0.03 (Tab. 4). For individuals captured at least twice, the mean (\pm SD) distance moved (excluding individuals which were recaptured in the same section at the first capture) across all sites and all years was 26.66 (± 12.57) m.

Table 3. Model selection results of the nine fitted multi-session models ranked by Akaike’s Information Criterion corrected for small samples (AICc). D=density, g_0 =baseline detection rate at trap location considered as home range center, and sigma (σ)=spatial scale of detection.

Model description	Parameters	AICc	dAICc	AICcwt
$D \sim \text{Site} * \text{Year } g_0 \sim \text{Site} * \text{Year } \sigma \sim \text{Site} * \text{Year}$	18	4954.14	0.00	0.53
$D \sim \text{Year } g_0 \sim \text{Site} * \text{Year } \sigma \sim \text{Site} * \text{Year}$	15	4955.51	1.37	0.27
$D \sim \text{Site} + \text{Year } g_0 \sim \text{Site} * \text{Year } \sigma \sim \text{Site} * \text{Year}$	16	4956.03	1.89	0.21
$D \sim \text{Site} * \text{Year } g_0 \sim \text{Site} * \text{Year } \sigma \sim \text{Site} + \text{Year}$	16	4969.59	15.45	0.00
$D \sim \text{Site} + \text{Year } g_0 \sim \text{Site} + \text{Year } \sigma \sim \text{Site} + \text{Year}$	12	4971.78	17.64	0.00
$D \sim \text{Site} * \text{Year } g_0 \sim \text{Site} + \text{Year } \sigma \sim \text{Site} * \text{Year}$	16	4973.41	19.27	0.00
$D \sim \text{Year } g_0 \sim \text{Year } \sigma \sim \text{Site} * \text{Year}$	12	4989.66	35.52	0.00
$D \sim \text{Year } g_0 \sim \text{Site} * \text{Year } \sigma \sim \text{Year}$	12	5042.49	88.35	0.00
$D \sim \text{Year } g_0 \sim \text{Year } \sigma \sim \text{Year}$	9	5050.06	95.91	0.00

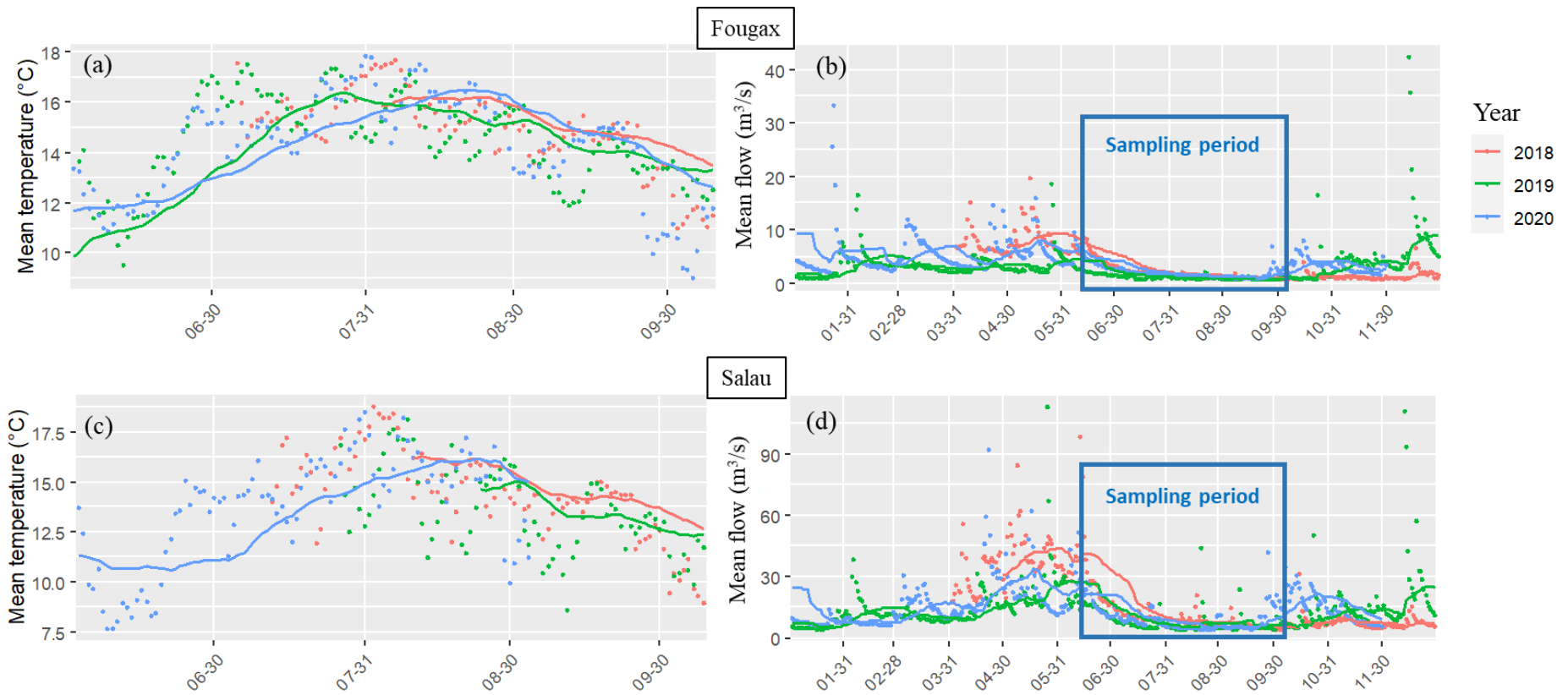
Table 4. Density (D), detection probability estimates ($g0$) and spatial scale of detection (σ) with standard error (SE) and 95% confidence interval (lower and upper bounds) of parameters for closed SECR model fitted to CMR data from two sites (Fougax and Salau) and three years of sampling.

Site	Year	Parameter	Estimate	SE	Lower CI	Upper CI
Fougax	2018	D	3485.5	187.47	3137.02	3872.7
		$g0$	0.09	0.01	0.07	0.11
		σ	10.02	0.9	8.4	11.95
	2019	D	3043.52	255.95	2581.78	3587.83
		$g0$	0.1	0.01	0.08	0.12
		σ	8.82	0.82	7.36	10.57
	2020	D	4640.66	395.85	3927.4	5483.47
		$g0$	0.03	0	0.02	0.04
		σ	23.8	2.41	19.52	29.02
Salau	2018	D	3485.5	187.47	3137.02	3872.7
		$g0$	0.11	0.01	0.1	0.13
		σ	5.84	0.35	5.19	6.57
	2019	D	3043.52	255.95	2581.78	3587.83
		$g0$	0.09	0.01	0.07	0.12
		σ	6.88	0.75	5.57	8.51
	2020	D	4640.66	395.85	3927.4	5483.47
		$g0$	0.08	0.01	0.06	0.1
		σ	7.66	0.75	6.32	9.27

3.3 Influence of water temperature and flow on activity

Mean daily water temperature over the study period (i.e. from June to September), across the three years, varied between 9.0 and 17.8 °C in Fougax and between 7.6 and 18.8 °C in Salau (Fig. 1). There was no strong difference in maximum and minimum daily temperatures and in running mean over the last 30 days between the three years. Mean annual flow was 3.4 (\pm 0.4) m³/s and 14.6 (\pm 2.0) m³/s at the closest gauging stations of Fougax and Salau, respectively. High flow events occurred mainly during spring for both sites but strong flow events also occurred during winter 2019-2020. High flows persisted later in the season (i.e. until early summer) at Salau than at Fougax, and temporary high flow events have occurred in Salau during the study period (i.e. between June and September).

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS



1
 2 **Figure 1.** Measured *in situ* water temperature and flow at gauging stations closest to Fougax (Grand-Hers station in Belesta) and Salau (Salat station in Soueix),
 3 in 2018 (red), 2019 (green) and 2020 (blue). Dots display mean daily temperature and flow values while lines display running mean over the last 30 days.
 4 Temperature values are shown for the sampling period only while flow values are shown over the whole study period (sampling period is delineated by a blue
 5 box).

6

Across the six pairs of site (i.e. Fougax and Salau) and duration (i.e. day of capture, last 72h and last month), five of the top AICc models showed high goodness-of-fit with R^2 values ranging from 0.48 to 0.83. The top AICc model for the month duration in Fougax was the null model.

On the day of capture, we found mean water temperature to positively influence activity (i.e. number of captures), for both Fougax (slope=2.58, $z=3.43$, $p < 0.05$) and Salau (slope=2.08, $z=6.5$, $p < 0.05$).

Over the last 72h, we found mean flow in Fougax and coefficient of variation of flow in Salau to influence positively (slope=0.54, $z = 6.09$, $p < 0.05$) and negatively (slope=-1.82, $z=-4.77$, $p < 0.05$) activity, respectively. In Fougax, there was also a positive effect of the mean temperature (slope=2.99, $z=7.07$, $p < 0.05$).

Over the last month, we did not find any evidence that temperature and flow influence activity in Fougax. However, we found a negative effect of the coefficient of variation of flow in Salau (slope=-1.83, $z=-3.83$, $p < 0.05$).

4. Discussion

In the present study, we estimated basic parameters of demography and space-use for two populations of Pyrenean brook newt in its French range, using recently developed spatial capture-recapture methods for linear habitats. Compared to previous studies (e.g. Montori et al. 2008, 2012), we used a multi-site design, that allows to compare density and space-use between different populations.

Estimates of population density range from 3044 to 4641 individuals/km of stream length across the three years of the study. Previous estimates of density for the Pyrenean brook newt were in the same range, with 2425 individuals/km in a stream located in the Cadí mountain range (Spain) (Montori et al., 2008, 2012). It is important to remind that the two sites studied were chosen according to their expected high population density (comm. pers.), due to favorable local environmental conditions. However, the habitat of the Pyrenean brook newt is fragmented across the Pyrenees (Pottier et al., 2021) and some populations are much smaller than those highlighted in this study and in Montori et al. (2008) (e.g. 18 individuals/km in Arrayago et al., 2005).

We found no significant variation in density between the two study sites but densities were different between the first two years of sampling (i.e. 2018-2019) and the last year of sampling (i.e. 2020). Higher densities were found in 2020 while detection probabilities were lower. In Fougax, a larger home range was also found in 2020 compared to 2018-2019. There are several possible hypotheses supporting that density, home-range size and detection probability differed in 2020. First, reproduction of stream breeding amphibians in general and of the Pyrenean brook newt, is highly dependent to frequency and magnitude of flow (Barrett et al., 2010; Montori et al., 2012a), as strong flow can cause high mortality of larvae. Consequently, the return of recently matured Pyrenean brook newts to aquatic environment, from a successful reproductive year due for instance to stable hydrological conditions (i.e. in 2018), could increase yearly population density. Second, recently matured newts may be more mobile to search for their final settlement location or return to their natal area (Koenig et al., 1992), which could explain the larger home range found in 2020 in Fougax if more recently matured newts have returned to stream this summer. We believe that our analysis did not detect a larger home range in Salau, where home range was smaller than in Fougax, as this stream is wider than Fougax (i.e. mean width of 3.4m and 5m wide in Fougax and Salau, respectively). Salau offers thus a greater area to move in without necessarily expanding the length of stream occupied. Both our sampling design and SECR models prevented us from considering the lateral dimension (i.e. stream width), resulting in an unidimensional (i.e. stream length) study. Finally, long-lived amphibian species can occasionally skip reproduction due to unfavourable environmental conditions (Cayuela et al., 2014) or to a trade-off between survival and reproduction (Bull & Shine, 1979). During these years when reproduction is lower, individuals have a reduced detection probability, which could explain the lower individual detection probability found in 2020 in Fougax.

Our analyses improved the understanding about home range size of the Pyrenean brook newt during breeding season. Montori et al. (2008) reported a low mobility of the species, with less than 50 meters moved per year. Using very short stream sections (i.e. 12.5 meters), we found an average home range of 18.6 m in Fougax, in 2018-2019, that is 2.5 times lower than the distance previously estimated. This finding strongly supports the low intra-annual mobility of the Pyrenean brook newt in its core aquatic environment, and is consistent with the known sedentary lifestyle of amphibians (Ousterhout & Liebgold, 2010; Ra et al., 2008).

Temporal variations in local habitat features such as weather greatly influences amphibian activity and therefore individual detectability (O'Donnell et al., 2014). We found that activity (i.e. number of individuals captured) of the Pyrenean brook newt was under the influence of both water temperature and flow, and that these factors act at different time scales. Temperature was found to positively influence the activity during the day of capture and over the last 72h, but was uninformative over the last month. This is not surprising as the Pyrenean brook newt is an ectotherm species, relying on external heat sources (i.e. water temperature) available at a given time to achieve its optimal body temperature. Behavioral thermoregulation strategies (e.g. movement) can be used to avoid suboptimal temperatures, which then influence microhabitat selection and local densities, as shown by Muñoz-Saravia et al. (2018) for a fully aquatic amphibian species (*Telmatobius coleus*). However, even if a larger number of Pyrenean brook newts were detected during warmer months, it should be reminded that mean daily water temperature in the two mountainous streams studied never exceeds 19°C during summer (Fig. 1), supporting they are rather cool than warm streams. Conversely, flow was found to have a greater influence on activity over the last 72h and over the last month. However, flow metrics influencing activity differed between sites (i.e. mean flow in Fougax, coefficient of variation of flow in Salau). We believe that this difference is likely due to different hydrological conditions in gauging stations used to approximate flow in the study sites, as they may not fully reflect real flow in the studied transects. Our field observations revealed that Fougax is a smaller stream, with a lower magnitude in flow than Salau (Fig. 1), even after strong rainfall. Some sections in Fougax can also dry up during summer (i.e. intermittent stream), which is not the case in Salau that is a permanent flowing stream. Thus, Pyrenean brook newts are less exposed to strong flow variations in Fougax, and could be more influenced by low flow (i.e. persistence of the aquatic environment) than by high flow. In Salau, larger variations in flow were found to negatively affect activity. This negative relationship probably results from (1) temporary lateral and longitudinal emigration of the individual to refuges, and (2) an increase difficulty to detect newts, particularly in the early season, during snowmelt. The absence of effect of flow the day of capture on activity is probably due to favourable and stable hydrological conditions the day of capture, which are essential for security, efficiency and consistency between sampling occasions. Our results emphasize the importance of variation in detectability of the Pyrenean brook newt that may result from abiotic factors (e.g. weather conditions) but also demographic parameters of the population (e.g. breeding success, age structure). They support the essential need to account

for changes in detectability in further studies estimating Pyrenean brook newt abundance, occupancy or density (Mazerolle et al., 2007).

In the present study, we focused on population parameters estimated for several years and sites but we did not address gender heterogeneity in space-use. Population parameters are likely to be different between sexes (Leuenberger et al., 2019; Tobler & Powell, 2013) and should thus be investigated in further studies. For example, home range of males during breeding season could be larger than female's home range due to mate search behavior (Harless et al., 2010; Hyslop et al., 2014). Furthermore, the use of SECR method adapted for linear habitats (i.e. movements are limited within or along the stream) restricts the animal's active locations to the aquatic habitat and prevents to account for activities in terrestrial or subterranean habitats. Although defining home range is complex (Powell & Mitchell, 2012), it is acknowledged that it should at least delineate an area where an individual can complete foraging, mating and caring for young (Burt, 1943), during all seasons. As terrestrial and subterranean habitats are rather used during non-breeding season (i.e. winter) by the Pyrenean brook newt, we do believe that our approach nevertheless provides reasonable estimations of population densities and home range size during breeding season for two sites in the French range of the Pyrenean brook newt.

Using SECR methods for linear habitat, we accounted for the dendritic structure of the stream habitat network in the estimation of population parameters. For the study of the Pyrenean brook newt populations but other stream species as well, this method would be preferred to non-spatial approaches that often provide population size in a given area (Muñoz et al., 2016). Additionally, not accounting for stream network structure when studying stream species negatively biases abundance estimates and provides poor characterization of home range geometry (Sutherland et al., 2015). As suggested by Muñoz et al. (2016), we confirm that SECR methods are appropriate for standard monitoring of herpetofauna, providing that surveyed transects are sufficiently large (Royle et al., 2014).

Overall, our study highlighted local high population densities and intra-annual strong-site attachment (i.e. small home-range) of the Pyrenean brook newt during breeding season in the two sites studied. Under climate change, the low mobility of the species, as well as the high genetic structure of populations (Lucati et al., 2020; Valbuena-Ureña et al., 2018), are factors that raise the question of the long-term persistence of the populations in the French Pyrenees, unless they can quickly adapt to environmental changes. Furthermore, the importance of water temperature and flow on activity highlights the sensitivity of the species to these factors that could change strongly (i.e. warming and reduced flow) in coming decades. Particularly, small streams, with currently low base flow or under intermittent flow conditions, could suffer from reduction of discharge in the future (Dalibard, Laffaille, et al., 2021). Low flow could even worsen water warming making streams suitable at present for the Pyrenean brook newt unsuitable in the future. According to the thermal mismatch hypothesis (Cohen et al., 2017), hosts are more sensitive to parasites if thermal conditions shift away from their thermal optima. Exposed to a combination of high temperatures and pathogenes (e.g.

Batrachochytrium salamandrivorens), Pyrenean brook newt populations could experience high risk of mortality in the coming years (Carter et al., 2021; Cohen et al., 2019). Last, local high population densities are not sufficient to conclude on the persistence of populations across its distribution range (Hall et al., 1997). Further studies, exploring survival and fecundity, should be conducted to assess population persistence. Addressing this knowledge gap is essential for Pyrenean brook newt management and conservation.

References

- ALLAN, J. D., CASTILLO, M. M., & CAPPS, K. A. (2021). STREAM ECOLOGY: STRUCTURE AND FUNCTION OF RUNNING WATERS.
- ARRAYAGO, M. J., OLANO, I., & RUIZ DE AZUA, N. (2005). CENSO Y CARACTERIZACION DE LAS POBLACIONES DE TRITON PIRENAICO Y SAPO DE ESPUELAS EN LA CAPV. (P. 70 P). MEMORIA INEDITA. EKOS ESTUDIOS AMBIENTALES S.L-GOBIERNO VASCO.
- BAILEY, L. L., SIMONS, T. R., & POLLOCK, K. H. (2004). ESTIMATING SITE OCCUPANCY AND SPECIES DETECTION PROBABILITY PARAMETERS FOR TERRESTRIAL SALAMANDERS. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, 14(3), 692–702. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/03-5012](https://doi.org/10.1890/03-5012)
- BALDWIN, R. F., CALHOUN, A. J. K., & DEMAYNADIER, P. G. (2006). CONSERVATION PLANNING FOR AMPHIBIAN SPECIES WITH COMPLEX HABITAT REQUIREMENTS: A CASE STUDY USING MOVEMENTS AND HABITAT SELECTION OF THE WOOD FROG *RANA SYLVATICA*. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 40, 442–453.
- BARRETT, K., HELMS, B. S., GUYER, C., & SCHOONOVER, J. E. (2010). LINKING PROCESS TO PATTERN: CAUSES OF STREAM-BREEDING AMPHIBIAN DECLINE IN URBANIZED WATERSHEDS. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 143(9), 1998–2005. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2010.05.001](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.001)
- BARTON, K. (2009). MU-MIN: MULTI-MODEL INFERENCE. R PACKAGE VERSION 0.12.2/R18. [HTTP://R-FORGE.R-PROJECT.ORG/PROJECTS/MUMIN/](http://R-FORGE.R-PROJECT.ORG/PROJECTS/MUMIN/)
- BECKMAN, J., & LILL, A. (2016). SPACE USE BY FEMALE AGILE ANTECHINUS: ARE TEAT NUMBER AND HOME-RANGE SIZE LINKED? *WILDLIFE RESEARCH*, 43(4), 348. [HTTPS://DOI.ORG/10.1071/WR16001](https://doi.org/10.1071/WR16001)
- BÖRGER, L., DALZIEL, B. D., & FRYXELL, J. M. (2008). ARE THERE GENERAL MECHANISMS OF ANIMAL HOME RANGE BEHAVIOUR? A REVIEW AND PROSPECTS FOR FUTURE RESEARCH: HOME RANGE MODELLING. *ECOLOGY LETTERS*, 11(6), 637–650. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1461-0248.2008.01182.X](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x)
- BULL, J. J., & SHINE, R. (1979). ITEROPAROUS ANIMALS THAT SKIP OPPORTUNITIES FOR REPRODUCTION. *THE AMERICAN NATURALIST*, 114(2), 296–303. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/283476](https://doi.org/10.1086/283476)
- BURT, W. H. (1943). TERRITORIALITY AND HOME RANGE CONCEPTS AS APPLIED TO MAMMALS. *JOURNAL OF MAMMALOGY*, 24, 346–352.
- CARTER, E. D., BLETZ, M. C., LE SAGE, M., LABUMBARD, B., ROLLINS-SMITH, L. A., WOODHAMS, D. C., MILLER, D. L., & GRAY, M. J. (2021). WINTER IS COMING—TEMPERATURE AFFECTS IMMUNE DEFENSES AND SUSCEPTIBILITY TO *BATRACHOCYTRIUM* SALAMANDRIVORANS. *PLOS PATHOGENS*, 17(2), e1009234. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PPAT.1009234](https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009234)
- CAYUELA, H., ARSOVSKI, D., THIRION, J.-M., BONNAIRE, E., PICHENOT, J., BOITAUD, S., MIAUD, C., JOLY, P., & BESNARD, A. (2016). DEMOGRAPHIC RESPONSES TO WEATHER FLUCTUATIONS ARE CONTEXT DEPENDENT IN A LONG-LIVED AMPHIBIAN. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 22(8), 2676–2687. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GCB.13290](https://doi.org/10.1111/gcb.13290)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

CAYUELA, H., BESNARD, A., BONNAIRE, E., PERRET, H., RIVOALEN, J., MIAUD, C., & JOLY, P. (2014). TO BREED OR NOT TO BREED: PAST REPRODUCTIVE STATUS AND ENVIRONMENTAL CUES DRIVE CURRENT BREEDING DECISIONS IN A LONG-LIVED AMPHIBIAN. *OECOLOGIA*, 176(1), 107–116. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00442-014-3003-X](https://doi.org/10.1007/s00442-014-3003-x)

CHARPIN, A. (2016). INVENTAIRE DES ZONES DE PRESENCE DE L'EUPROCTE DES PYRENEES (CALOTRITON ASPER) SUR LA RESERVE NATURELLE REGIONALE DU MASSIF DU PIBESTE-AOULHET. CARACTERISATION DE SES HABITATS ET PROPOSITION D'UN PROTOCOLE DE SUIVI DE L'ESPECE. [MEMOIRE DE MASTER 2].

CLERGUE-GAZEAU, M. (1981). CYCLE SEXUEL DES URODELES PYRENEENS A TENDANCE AQUATIQUE. ROLE DE LA TEMPERATURE. I. LES MALES. (EUPROCTUS ASPER DUGES, TRITURUS HELVETICUS RAZOUMOWSKY). *BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE*, 17, 16–40.

CLERGUE-GAZEAU, M. (1982). VARIATIONS DU CYCLE SEXUEL DES URODELES PYRENEENS A TENDANCE AQUATIQUE. ROLE DE LA TEMPERATURE. II. LES FEMELLES. (EUPROCTUS ASPER DUGES, TRITURUS HELVETICUS RAZOUMOWSKY). *BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE*, 118, 153–159.

CLERGUE-GAZEAU, M., & MARTINEZ-RICA, J. P. (1978). LES DIFFERENTS BIOTOPES DE L'URODELE PYRENEEN, EUPROCTUS ASPER. *BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE*, 3–4(114), 461–471.

COBO, J. S. (1989). PRESENCIA DEL TRITON MELANICO (EUPROCTUS ASPER) EN EL PARQUE NACIONAL DE ORDESA Y MONTE PERDIDO. LUCAS MALLADA. *REVISTA DE CIENCIAS*, 0(1), 203–205.

COHEN, J. M., CIVITELLO, D. J., VENESKY, M. D., MCMAHON, T. A., & ROHR, J. R. (2019). AN INTERACTION BETWEEN CLIMATE CHANGE AND INFECTIOUS DISEASE DROVE WIDESPREAD AMPHIBIAN DECLINES. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 25(3), 927–937. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GCB.14489](https://doi.org/10.1111/gcb.14489)

COHEN, J. M., VENESKY, M. D., SAUER, E. L., CIVITELLO, D. J., MCMAHON, T. A., ROZNIK, E. A., & ROHR, J. R. (2017). THE THERMAL MISMATCH HYPOTHESIS EXPLAINS HOST SUSCEPTIBILITY TO AN EMERGING INFECTIOUS DISEASE. *ECOLOGY LETTERS*, 20(2), 184–193. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/ELE.12720](https://doi.org/10.1111/ele.12720)

CRAWFORD, J. A., & SEMLITSCH, R. D. (2007). ESTIMATION OF CORE TERRESTRIAL HABITAT FOR STREAM-BREEDING SALAMANDERS AND DELINEATION OF RIPARIAN BUFFERS FOR PROTECTION OF BIODIVERSITY. *CONSERVATION BIOLOGY*, 21(1), 152–158. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1523-1739.2006.00556.X](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00556.x)

DAHLE, B., STØEN, O.-G., & SWENSON, J. E. (2006). FACTORS INFLUENCING HOME-RANGE SIZE IN SUBADULT BROWN BEARS. *JOURNAL OF MAMMALOGY*, 87(5), 859–865. [HTTPS://DOI.ORG/10.1644/05-MAMM-A-352R1.1](https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-352R1.1)

DALIBARD, M., BUISSON, L., CALVEZ, O., NGUYEN-HONG, M., TROCHET, A., & LAFFAILLE, P. (2021). CAN VENTRAL PATTERN BE USED FOR INDIVIDUAL RECOGNITION OF THE VULNERABLE PYRENEAN BROOK NEWT (CALOTRITON ASPER)? *HERPETOLOGICAL JOURNAL*, VOLUME 31 NUMBER 2, 99–110. [HTTPS://DOI.ORG/10.33256/31.2.99110](https://doi.org/10.33256/31.2.99110)

DALIBARD, M., BUISSON, L., RIBERON, A., & LAFFAILLE, P. (2020). IDENTIFYING THREATS TO PYRENEAN BROOK NEWT (CALOTRITON ASPER) TO IMPROVE DECISION MAKING IN CONSERVATION MANAGEMENT: A LITERATURE

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

REVIEW COMPLEMENTED BY EXPERT-DRIVEN KNOWLEDGE. *JOURNAL FOR NATURE CONSERVATION*, 54, 125801.
[HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JNC.2020.125801](https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125801)

DALIBARD, M., LAFFAILLE, P., SANCHEZ-PEREZ, J. M., SAUVAGE, S., & BUISSON, L. (2021). ACCOUNTING FOR FLOW INTERMITTENCE IN FRESHWATER SPECIES DISTRIBUTION MODELLING. *ECOHYDROLOGY*, IN PREP.

DESCAMPS, S., TARROUX, A., VARPE, Ø., YOCOZ, N. G., TVERAA, T., & LORENTSEN, S.-H. (2015). DEMOGRAPHIC EFFECTS OF EXTREME WEATHER EVENTS: SNOW STORMS, BREEDING SUCCESS, AND POPULATION GROWTH RATE IN A LONG-LIVED ANTARCTIC SEABIRD. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 5(2), 314–325.
[HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECE3.1357](https://doi.org/10.1002/ece3.1357)

DURSO, A. M., WILLSON, J. D., & WINNE, C. T. (2011). NEEDLES IN HAYSTACKS: ESTIMATING DETECTION PROBABILITY AND OCCUPANCY OF RARE AND CRYPTIC SNAKES. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 144(5), 1508–1515. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2011.01.020](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.01.020)

EFFORD, M. (2017). SECRLINEAR: SPATIALLY EXPLICIT CAPTURE–RECAPTURE FOR LINEAR HABITATS. R PACKAGE VERSION 1.1.1. [HTTPS://CRAN.R-PROJECT.ORG/PACKAGE=SECRLINEAR](https://cran.r-project.org/package=secrlinear)

FRANCO, P., FIERRO-CALDERON, K., & KATTAN, G. (2006). POPULATION DENSITIES AND HOME RANGE SIZES OF THE CHESTNUT WOOD-QUAIL. *JOURNAL OF FIELD ORNITHOLOGY*, 77(1), 85–90.

GRIFFITHS, R. A., SEWELL, D., & MCCREA, R. S. (2010). DYNAMICS OF A DECLINING AMPHIBIAN METAPOPULATION: SURVIVAL, DISPERSAL AND THE IMPACT OF CLIMATE. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 143(2), 485–491. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2009.11.017](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.017)

GUILLAUME, O., & CAVAGNARA, F. (1998). SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF EUPROCTUS ASPER FROM HYPOGEAN AND EPIGEAN POPULATIONS: EXPERIMENTAL AND FIELDWORK STUDIES. *MEMOIRES DE BIOSPEOLOGIE*, 25, 145–156.

HALL, L. S., KRAUSMAN, P. R., & MORRISON, M. L. (1997). THE HABITAT CONCEPT AND A PLEA FOR STANDARD TERMINOLOGY. *WILDLIFE SOCIETY BULLETIN*, 1(25), 173–182.

HARIDAS, C. V., MEINKE, L. J., HIBBARD, B. E., SIEGFRIED, B. D., & TENHUMBERG, B. (2016). EFFECTS OF TEMPORAL VARIATION IN TEMPERATURE AND DENSITY DEPENDENCE ON INSECT POPULATION DYNAMICS. *ECOSPHERE*, 7(5). [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECS2.1287](https://doi.org/10.1002/ecs2.1287)

HARLESS, M. L., WALDE, A. D., DELANEY, D. K., PATER, L. L., & HAYES, W. K. (2010). SAMPLING CONSIDERATIONS FOR IMPROVING HOME RANGE ESTIMATES OF DESERT TORTOISES: EFFECTS OF ESTIMATOR, SAMPLING REGIME, AND SEX. *HERPETOLOGICAL CONSERVATION AND BIOLOGY*, 5(3), 374–387.

HARTEL, T. (2008). WEATHER CONDITIONS, BREEDING DATE AND POPULATION FLUCTUATION IN *RANA DALMATINA* FROM CENTRAL ROMANIA. *THE HERPETOLOGICAL JOURNAL*, 18(1), 40–44.

HASTINGS, A. (2013). POPULATION DYNAMICS. IN *ENCYCLOPEDIA OF BIODIVERSITY* (PP. 175–181). ELSEVIER. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/B978-0-12-384719-5.00115-5](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00115-5)

HOFFMANN, M., HILTON-TAYLOR, C., ANGULO, A., BÖHM, M., BROOKS, T. M., BUTCHART, S. H. M., CARPENTER, K. E., CHANSON, J., COLLEN, B., COX, N. A., DARWALL, W. R. T., DULVY, N. K., HARRISON, L. R.,

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

KATARIYA, V., POLLOCK, C. M., QUADER, S., RICHMAN, N. I., RODRIGUES, A. S. L., TOGNETTI, M. F., ... STUART, S. N. (2010). THE IMPACT OF CONSERVATION ON THE STATUS OF THE WORLD'S VERTEBRATES. *SCIENCE*, 330(6010), 1503–1509. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1194442](https://doi.org/10.1126/science.1194442)

HURVICH, C. M., & TSAI, C.-L. (1989). REGRESSION AND TIME SERIES MODEL SELECTION IN SMALL SAMPLES. *BIOMETRIKA*, 76(2), 297–307. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BIOMET/76.2.297](https://doi.org/10.1093/biomet/76.2.297)

HYSLOP, N. L., MEYERS, J. M., COOPER, R. J., & STEVENSON, D. J. (2014). EFFECTS OF BODY SIZE AND SEX OF DRYMARCHON COUPERI (EASTERN INDIGO SNAKE) ON HABITAT USE, MOVEMENTS, AND HOME RANGE SIZE IN GEORGIA: INDIGO SNAKE HOME RANGE AND HABITAT USE. *THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT*, 78(1), 101–111. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/JWVG.645](https://doi.org/10.1002/jwmg.645)

IVAN, J. S., WHITE, G. C., & SHENK, T. M. (2013). USING SIMULATION TO COMPARE METHODS FOR ESTIMATING DENSITY FROM CAPTURE–RECAPTURE DATA. *ECOLOGY*, 94(4), 817–826. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/12-0102.1](https://doi.org/10.1890/12-0102.1)

JAEGER, R. G. (1980). MICROHABITATS OF A TERRESTRIAL FOREST SALAMANDER. *COPEIA*, 1980(2), 265. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1444003](https://doi.org/10.2307/1444003)

KEITER, D. A., DAVIS, A. J., RHODES, O. E., CUNNINGHAM, F. L., KILGO, J. C., PEPIN, K. M., & BEASLEY, J. C. (2017). EFFECTS OF SCALE OF MOVEMENT, DETECTION PROBABILITY, AND TRUE POPULATION DENSITY ON COMMON METHODS OF ESTIMATING POPULATION DENSITY. *SCIENTIFIC REPORTS*, 7(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41598-017-09746-5](https://doi.org/10.1038/s41598-017-09746-5)

KELHART, M. D. (2007). DECLINING AMPHIBIAN POPULATIONS: WHAT IS THE NEXT STEP? *BIOSCIENCE*, 57(2), 112–112. [HTTPS://DOI.ORG/10.1641/B570205](https://doi.org/10.1641/B570205)

KOENIG, W. D., PITELKA, F. A., CARMEN, W. J., MUMME, R. L., & STANBACK, M. T. (1992). THE EVOLUTION OF DELAYED DISPERSAL IN COOPERATIVE BREEDERS. *THE QUARTERLY REVIEW OF BIOLOGY*, 67(2), 111–150. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/417552](https://doi.org/10.1086/417552)

KOUBA, M., BARTOS, L., TOMASEK, V., POPELKOVA, A., ŠTASTNÝ, K., & ZARYBNICKA, M. (2017). HOME RANGE SIZE OF TENGMALM'S OWL DURING BREEDING IN CENTRAL EUROPE IS DETERMINED BY PREY ABUNDANCE. *PLOS ONE*, 12(5), e0177314. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0177314](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177314)

LEUENBERGER, W., DAVIS, A. G., MCKENZIE, J. M., DRAYER, A. N., & PRICE, S. J. (2019). EVALUATING SNAKE DENSITY USING PASSIVE INTEGRATED TRANSPONDER (PIT) TELEMETRY AND SPATIAL CAPTURE–RECAPTURE ANALYSES FOR LINEAR HABITATS. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 53(4), 272. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/18-070](https://doi.org/10.1670/18-070)

LOISON, A., & LANGVATN, R. (1998). SHORT- AND LONG-TERM EFFECTS OF WINTER AND SPRING WEATHER ON GROWTH AND SURVIVAL OF RED DEER IN NORWAY. *OECOLOGIA*, 116(4), 489–500. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S004420050614](https://doi.org/10.1007/s004420050614)

LOWE, W. H. (2012). CLIMATE CHANGE IS LINKED TO LONG-TERM DECLINE IN A STREAM SALAMANDER. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 145(1), 48–53. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2011.10.004](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.10.004)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

LUCATI, F., POIGNET, M., MIRO, A., TROCHET, A., AUBRET, F., BARTHE, L., BERTRAND, R., BUCHACA, T., CALVEZ, O., CANER, J., DARNET, E., DENOËL, M., GUILLAUME, O., LE CHEVALIER, H., MARTINEZ-SILVESTRE, A., MOSSOLL-TORRES, M., O'BRIEN, D., OSORIO, V., POTTIER, G., ... VENTURA, M. (2020). MULTIPLE GLACIAL REFUGIA AND CONTEMPORARY DISPERSAL SHAPE THE GENETIC STRUCTURE OF AN ENDEMIC AMPHIBIAN FROM THE PYRENEES. *MOLECULAR ECOLOGY*, 29(15), 2904–2921. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/MEC.15521](https://doi.org/10.1111/mec.15521)

MAZEROLLE, M. J., BAILEY, L. L., KENDALL, W. L., ANDREW ROYLE, J., CONVERSE, S. J., & NICHOLS, J. D. (2007). MAKING GREAT LEAPS FORWARD: ACCOUNTING FOR DETECTABILITY IN HERPETOLOGICAL FIELD STUDIES. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 41(4), 672–689. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/07-061.1](https://doi.org/10.1670/07-061.1)

MCLOUGHLIN, P. D., & FERGUSON, S. H. (2000). A HIERARCHICAL PATTERN OF LIMITING FACTORS HELPS EXPLAIN VARIATION IN HOME RANGE SIZE. *ÉCOSCIENCE*, 7(2), 123–130. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/11956860.2000.11682580](https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682580)

MONTORI, A., LLORENTE, G. A., & RICHTER-BOIX, À. (2008A). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF CALOTRITON ASPER IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)

MONTORI, A., LLORENTE, G., & RICHTER-BOIX, À. (2008B). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF CALOTRITON ASPER IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)

MONTORI, A., RICHTER-BOIX, À., FRANCH, M., SANTOS, X., GARRIGA, N., & LLORENTE, G. A. (2012). NATURAL FLUCTUATIONS IN A STREAM DWELLING NEWT AS A RESULT OF EXTREME RAINFALL: A 21-YEAR SURVEY OF A CALOTRITON ASPER POPULATION. *BASIC AND APPLIED HERPETOLOGY*, 26, 43–56. [HTTPS://DOI.ORG/10.11160/BAH.12001](https://doi.org/10.11160/BAH.12001)

MUÑOZ, D. J., MILLER, D. A. W., SUTHERLAND, C., & GRANT, E. H. C. (2016). USING SPATIAL CAPTURE–RECAPTURE TO ELUCIDATE POPULATION PROCESSES AND SPACE-USE IN HERPETOLOGICAL STUDIES. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 50(4), 570–581. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/15-166](https://doi.org/10.1670/15-166)

MUÑOZ-SARAVIA, A., CALLAPA, G., & JANSSENS, G. (2018). TEMPERATURE EXPOSURE AND POSSIBLE THERMOREGULATION STRATEGIES IN THE TITICACA WATER FROG TELMATOBIUS CULEUS, A FULLY AQUATIC FROG OF THE HIGH ANDES. *ENDANGERED SPECIES RESEARCH*, 37, 91–103. [HTTPS://DOI.ORG/10.3354/ESR00904](https://doi.org/10.3354/esr00904)

O'DONNELL, K. M., THOMPSON, F. R., & SEMLITSCH, R. D. (2014). PREDICTING VARIATION IN MICROHABITAT UTILIZATION OF TERRESTRIAL SALAMANDERS. *HERPETOLOGICA*, 70(3), 259–265. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00036](https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00036)

OUSTERHOUT, B. H., & LIEBGOLD, E. B. (2010). DISPERSAL VERSUS SITE TENACITY OF ADULT AND JUVENILE RED-BACKED SALAMANDERS (PLETHODON CINEREUS). *HERPETOLOGICA*, 66(3), 269–275. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/09-023.1](https://doi.org/10.1655/09-023.1)

POTTIER, G., TROCHET, A., DALIBARD, M., LAFFAILLE, P., GUILLAUME, O., BAILLAT, B., BARBE, F., BERRONEAU, M., BERTRAND, R., CALVEZ, O., CAMPREDON, F., DELMAS, C., DE MASSARY, J.-C., GOUEDRANCHE, K., LACAZE, V., LAPIERRE, D., LE ROUX, B., MARTIN, M., MURATET, J., ... BARTHE, L. (2021). SYSTEMATIQUE,

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

BIOLOGIE, ECOLOGIE, REPARTITION ET STATUT DE CONSERVATION DU CALOTRITON DES PYRENEES CALOTRITON ASPER (DUGES, 1852) (AMPHIBIA, URODELA, SALAMANDRIDAE) EN FRANCE : VERS UN PLAN NATIONAL D' ACTIONS. *HERP ME !*, 3, 1–124.

POWELL, R. A., & MITCHELL, M. S. (2012). WHAT IS A HOME RANGE? *JOURNAL OF MAMMALOGY*, 93(4), 948–958. [HTTPS://DOI.ORG/10.1644/11-MAMM-S-177.1](https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-177.1)

RA, N.-Y., SUNG, H.-C., CHEONG, S., LEE, J.-H., EOM, J., & PARK, D. (2008). HABITAT USE AND HOME RANGE OF THE ENDANGERED GOLD-SPOTTED POND FROG (*RANA CHOSENICA*). *ZOOLOGICAL SCIENCE*, 25(9), 894–903. [HTTPS://DOI.ORG/10.2108/zsj.25.894](https://doi.org/10.2108/zsj.25.894)

ROYLE, J. A., CHANDLER, R. B., SOLLMANN, R., & GARDNER, B. (Eds.). (2014). *SPATIAL CAPTURE-RECAPTURE*. ELSEVIER.

ROYLE, J. A., KERY, M., & GUELAT, J. (2011). SPATIAL CAPTURE-RECAPTURE MODELS FOR SEARCH-ENCOUNTER DATA: DENSITY ESTIMATION FROM SEARCH-ENCOUNTER DATA. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 2(6), 602–611. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.2041-210X.2011.00116.X](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00116.x)

ROYLE, J. A., & YOUNG, K. V. (2008). A HIERARCHICAL MODEL FOR SPATIAL CAPTURE–RECAPTURE DATA. *ECOLOGY*, 89(8), 2281–2289. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/07-0601.1](https://doi.org/10.1890/07-0601.1)

SATTER, C. B., AUGUSTINE, B. C., HARMSSEN, B. J., FOSTER, R. J., & KELLY, M. J. (2019). SEX-SPECIFIC POPULATION DYNAMICS OF OCELOTS IN BELIZE USING OPEN POPULATION SPATIAL CAPTURE–RECAPTURE. *ECOSPHERE*, 10(7). [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ecs2.2792](https://doi.org/10.1002/ecs2.2792)

STUART, S. N., CHANSON, J. S., COX, N. A., YOUNG, B. E., RODRIGUES, A. S. L., FISCHMAN, D. L., & WALLER, R. W. (2004). STATUS AND TRENDS OF AMPHIBIAN DECLINES AND EXTINCTIONS WORLDWIDE. *SCIENCE*, 306(5702), 1783–1786. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1103538](https://doi.org/10.1126/science.1103538)

SUTHERLAND, C., FULLER, A. K., & ROYLE, J. A. (2015). MODELLING NON-EUCLIDEAN MOVEMENT AND LANDSCAPE CONNECTIVITY IN HIGHLY STRUCTURED ECOLOGICAL NETWORKS. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 6(2), 169–177. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/2041-210X.12316](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12316)

TOBLER, M. W., & POWELL, G. V. N. (2013). ESTIMATING JAGUAR DENSITIES WITH CAMERA TRAPS: PROBLEMS WITH CURRENT DESIGNS AND RECOMMENDATIONS FOR FUTURE STUDIES. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 159, 109–118. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2012.12.009](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.009)

TONKIN, J. D., ALTERMATT, F., FINN, D. S., HEINO, J., OLDEN, J. D., PAULS, S. U., & LYTTLE, D. A. (2018). THE ROLE OF DISPERSAL IN RIVER NETWORK METACOMMUNITIES: PATTERNS, PROCESSES, AND PATHWAYS. *FRESHWATER BIOLOGY*, 63(1), 141–163. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/FWB.13037](https://doi.org/10.1111/fwb.13037)

VALBUENA-UREÑA, E., OROMI, N., SOLER-MEMBRIVES, A., CARRANZA, S., AMAT, F., CAMARASA, S., DENOËL, M., GUILLAUME, O., SANUY, D., LOYAU, A., SCHMELLER, D. S., & STEINFARTZ, S. (2018). JAILED IN THE MOUNTAINS: GENETIC DIVERSITY AND STRUCTURE OF AN ENDEMIC NEWT SPECIES ACROSS THE PYRENEES. *PLOS ONE*, 13(8), e0200214. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0200214](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200214)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

VASCONCELOS, R. P., EGGLESTON, D. B., LE PAPE, O., & TULP, I. (2014). PATTERNS AND PROCESSES OF HABITAT-SPECIFIC DEMOGRAPHIC VARIABILITY IN EXPLOITED MARINE SPECIES. *ICES JOURNAL OF MARINE SCIENCE*, 71(3), 638–647. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/ICESJMS/FST136](https://doi.org/10.1093/icesjms/fst136)

VELTHEIM, I., COOK, S., PALMER, G. C., HILL, F. A. R., & MCCARTHY, M. A. (2019). BREEDING HOME RANGE MOVEMENTS OF PRE-FLEDGED BROLGA CHICKS, *ANTIGONE RUBICUNDA* (GRUIDAE) IN VICTORIA, AUSTRALIA – IMPLICATIONS FOR WIND FARM PLANNING AND CONSERVATION. *GLOBAL ECOLOGY AND CONSERVATION*, 20, e00703. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.GECCO.2019.E00703](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00703)

Appendix 1 Methodology followed to assess bias in estimated population parameters when using photo-identification for the individual identification of the Pyrenean brook newt.

Context

When studying wildlife population dynamics, false negative errors (i.e. failure to identify a recaptured individual) and false positive errors (i.e. incorrect matching of two different individuals) can differently affect inferences about demographic parameters (Royle & Link, 2006; Miller et al., 2011). Using natural markings, Stevick et al. (2001) showed that false negative errors positively bias abundance estimates, as one recaptured individual not recognized leads to an additional individual in the estimation of total abundance. False positive errors result in large biases when estimating demographic parameters, as they lead to over-estimation of individual capture probability (Schwartz & Stobo, 1999), due to wrongly assigning recaptures to known individuals. Renet et al. (2019) reported a 3% over-estimation of population size of the cryptic salamander *Hydromantes strinatii*, with a false rejection rate (i.e. false negative error; FRR) of 0.04% using Wild-ID software. In Dalibard et al. (2021), we reported a FRR of 0.07% and a false acceptance rate (i.e. false positive error; FAR) of 0.04% using AmphIdent for the photo-identification of Pyrenean brook newt. The bias generated by these errors rates on the estimation of the demographic parameters had not been assessed yet. Below, we describe our methodology and present our main results.

Methods

To assess the bias on the estimation of population density (D), individual detection probability (g_0) and spatial scale of detection (σ) induced by photo-identification, 100 CMR datasets were simulated to which we applied the FRR and False FAR obtained in Dalibard et al. (2021) (see above). The CMR datasets were built assuming a population of 3463 individuals, five occasions of sampling with an individual detection probability of 0.09 and a spatial scale of detection of 10m. Those assumptions were based on the estimates provided by the best fitted SECR closed capture model, adapted for linear habitat, in Fougax in 2018.

For each row of the CMR datasets (i.e. individual capture), false rejection and false acceptance errors were simulated successively, following a Bernoulli distribution with a probability of 0.07 and 0.04, respectively. When an error was simulated for an individual capture, the CMR dataset was modified accordingly to account for this error. A new individual with a new identification number was added for a rejection error whereas the identification number of the individual captured was replaced by the identification number of an individual captured during a previous occasion for an acceptance error. We assumed that an acceptance error could not occur (1) between individuals of different sexes because sexual dimorphism is strong in the Pyrenean brook newt, and (2) between two individuals already known (i.e. captured during previous occasions), as Dalibard et al. (2021) highlighted a slight FAR (i.e. 0.01) between known individuals (named FAR2 in Dalibard et al., 2021).

From the real (i.e. true) and modified (i.e. observed) CMR datasets, SECR closed capture models were fitted. Mean (\pm SD) estimated parameters (i.e. D, g0 and σ) for true and observed datasets were compared to assess bias generated by photo-identification.

CMR datasets were simulated using the package *SECRlinear* (Su & Yajima, 2012) in R (R Core Team, 2018) and models were fitted with the function *secr.fit*.

Results and discussion

Mean bias (\pm SD) between true and observed estimated parameters, after 100 repetitions, was 13% for the density (0.135 ± 0.037) and g0 (-0.125 ± 0.032) (over- and underestimation, respectively), and negligible for σ (<1%) (Tab. A).

Table A. Minimum, maximum and mean of true and observed estimated parameters across the 100 repetitions. D=density, g0=individual detection probability and σ =spatial scale of detection.

	D		g0		σ	
	True	Observed	True	Observed	True	Observed
Min	2801	3243	0.072	0.063	8.48	8.36
Max	3974	4738	0.11	0.095	11.58	11.65
Mean	3501	3971	0.089	0.078	10	10.01

These results indicate that using AmphIdent to identify individually each Pyrenean brook newt leads to an overestimation of population density of 13% and decrease individual detection probability by 13%. The negligible bias detected for the estimation of the spatial scale of detection indicates that there is no spatial incidence of identifications errors. Hence, identification errors should not cause significant movements of individuals, which in turn could bias estimates of home-range size. Estimates of home-range are likely to be robust. The 13% overestimation of population density we found here is four times higher than the one found by Renet et al. (2019) for the identification of *Hydromantes strinatii* using a very similar approach but another identification software. It is however twenty times lower than the overestimation of population size reported by Morrison et al. (2016) for the Wyoming toad (*Anaxyrus baxteri*).

Even if population densities were overestimated by about 13%, they remain within the 95% confidence interval. Thus, we do believe that error rates estimated for the Pyrenean brook newt are acceptable and should not affect greatly the estimation of parameters derived from SERC models.

IV.2 Des déplacements individuels limités pour le Calotriton des Pyrénées dans deux cours d'eau

Résumé -

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence une taille de domaine vital relativement faible en période de reproduction chez le Calotriton des Pyrénées, témoignant de faibles déplacements estivaux chez cette espèce. Toutefois, les observations de terrain nous ont aussi permis de mettre en évidence que certains individus sont susceptibles de se déplacer au-delà du domaine vital identifié pendant la période de reproduction. L'objectif de cette dernière étude est d'appréhender les déplacements intra-population du Calotriton des Pyrénées durant plusieurs années, et d'identifier les facteurs qui pourraient expliquer pourquoi certains individus se déplacent plus que d'autres.

Bien que le déplacement soit un comportement clé dans le fonctionnement des populations, ce dernier est un processus risqué et coûteux pour les individus qui le réalisent (Clobert, 2001). Les patrons de déplacement sont donc déterminés par des interactions complexes entre facteurs abiotiques et phénotypiques, qui vont fixer le type de déplacement à opérer, ses caractéristiques et ses chances de réussite (Joly, 2019). Par ailleurs, l'étude des déplacements des animaux inféodés aux cours d'eau revêt un caractère particulier car elle doit (1) prendre en compte le fait que les déplacements à large échelle sont limités essentiellement à l'axe longitudinal (i.e. amont-aval), et (2) affronter le paradoxe de la dérive ('drift paradox' ; Allan, 1995). Chez certaines espèces de salamandre américaines (e.g. salamandre pourpre (*Gyrinophilus porphyriticus*)) inféodées aux milieux lotiques de tête de bassin versant (Lowe, 2003 ; 2006), un biais directionnel des déplacements vers l'amont en période estivale a déjà été mis évidence. Même si ce biais directionnel n'est pas qu'une réponse compensatoire des populations face à dérive, il pourrait néanmoins être inhérent à la structure linéaire des cours d'eau (Lowe, 2003).

Nous avons donc dans un premier temps étudié la direction des déplacements estivaux à l'échelle intra-populationnelle, afin de savoir si un biais directionnel des déplacements vers l'amont s'observait à l'échelle de la population chez le Calotriton des Pyrénées. Dans un second temps, nous avons étudié l'influence de la condition corporelle, du sexe, du mois de capture et de la localisation dans le cours d'eau, sur la probabilité qu'a un individu de se déplacer au sein de la population en période d'activité. Cette étude a été conduite sur les sites de Fougax et de Salau et les données utilisées sont identiques à celles employées dans le chapitre IV.1 (i.e. données de Capture-Marquage-Recapture des étés 2018, 2019 et 2020). Elle n'a pas été conduite sur le site de Cass-Rats pour les mêmes raisons que mentionnées dans le chapitre IV.1 (i.e. trop faible nombre de recaptures). Pour l'analyse de la direction des déplacements, nous avons en plus utilisé les données annuelles pour le site de Fougax, afin d'évaluer si le comportement de déplacement est différent en fonction des saisons.

Les trois années de suivi des deux populations de *Calotriton* des Pyrénées nous ont permis de confirmer un biais général des déplacements vers l'amont en période estivale. Nous avons aussi mis en évidence que les individus ont une plus forte probabilité de se déplacer au mois de juillet et lorsqu'ils sont situés en aval du tronçon de cours d'eau étudié. Nous supposons alors qu'en pleine période de reproduction (i.e. juillet), les individus présents dans les zones les moins favorables de ces deux cours d'eau (i.e. en aval) se déplacent pour rejoindre les sites de reproduction les plus favorables qui seraient situés en amont. Ce type de déplacement saisonnier vers l'amont, s'apparentant à une migration de reproduction (connue chez les amphibiens se reproduisant en milieu lotique), a déjà été mis en évidence chez la salamandre géante du Japon (*Andrias japonicus*) (Taguchi, 2009).

Nous avons également montré que les déplacements individuels au sein de la population sont liés à la condition corporelle. Les individus ayant une plus faible condition corporelle sont les plus susceptibles de se déplacer. Ces individus pourraient provenir d'environnements plus hostiles situés en aval du tronçon de rivière étudié (e.g. moins de nourriture, moins de zones refuges, plus de stress) (Peig & Green, 2010 ; Speakman, 2001). Par contre, aucun effet de la condition corporelle ou du sexe sur les distances de déplacement n'a été trouvé. Cela signifie que la condition corporelle ne semble pas conditionner entièrement le comportement de déplacement général (i.e. prise de décision de se déplacer, étape de recherche, étape d'établissement ; Clobert et al., 2009), comme cela a déjà été suggéré par Lowe et al. (2006) pour la salamandre pourpre. Ainsi, les distances de déplacement pourraient être motivées par d'autres types de facteurs phénotypiques ou environnementaux (e.g. âge, personnalité, densité locale de prédateurs).

L'acquisition de données de déplacements, malgré l'amélioration récente des méthodes utilisant la génétique (Cayuela et al., 2020), la télémétrie (Trochet et al., 2017) ou le marquage non invasif (Dalibard et al., 2020), est toujours un challenge. Des suivis individuels en dehors de la période de reproduction pourraient à l'avenir permettre de mieux comprendre les déplacements dans le cours d'eau et dans le milieu terrestre, et également les phénomènes de dispersion (i.e. émigration).

IV.2.1 Introduction

Les études sur les déplacements (e.g. migration, dispersion, exploration) des animaux sont cruciales pour orienter les politiques de gestion et de conservation, car elles permettent d'améliorer les connaissances sur l'utilisation de l'habitat par les espèces, apportant ainsi une flexibilité spatiale et temporelle aux approches de gestion traditionnelles (e.g. aires protégées) (Allen & Singh, 2016; Runge et al., 2014).

Globalement, les animaux se déplacent pour (1) exploiter des ressources (e.g. recherche de nourriture, de zones de reproduction, de sécurité) (i.e. déplacements de routine au sein du domaine vital et migrations), (2) explorer leur environnement (i.e. déplacements de relocalisation à l'échelle locale, avec possibilité de retour), ou (3) changer de site (i.e. dispersion, déplacement net sans retour) (Clobert, 2001; Van Dyck & Baguette, 2005). Les déplacements d'exploitation sont réalisés dans une zone restreinte au sein du domaine vital d'un animal, à moins que les ressources ne soient réparties sur de grandes distances, nécessitant une migration (i.e. déplacement périodique obligatoire) des individus, comme c'est le cas chez de nombreuses espèces d'oiseaux et de grands mammifères (Holt & Fryxell, 2011), mais aussi chez les amphibiens qui migrent de façon saisonnière vers et depuis un lieu de reproduction (Crawford & Semlitsch, 2007). Les déplacements d'exploration et de dispersion s'opèrent sur des distances plus importantes souvent unidirectionnelles (Baker, 1969). La dispersion est un déplacement inter-population de grande ampleur qui se produit à des fréquences généralement faibles, sauf pour les individus nomades, et dont peuvent résulter des flux de gènes entre populations (Baguette et al., 2013). L'exploration est un déplacement intra-population plus régulier, issu d'un comportement proactif (par opposition à une réponse à un stimulus) visant à faire face à l'incertitude environnementale (Joly, 2019). Chez les amphibiens, les déplacements d'exploration ou de migration pour la reproduction (i.e. intra-population) sont généralement réalisés sur des distances allant de 50 m (e.g. crapaud canadien (*Anaxyrus hemiophrys*), salamandre tâchetée (*Salamandra salamandra*) ; Muths et al., 2018 ; Schulte et al., 2007) à 1 km (e.g. grenouille maculée de Columbia (*Rana luteiventris*) ; Funk et al., 2005), tandis que la dispersion opère sur des distances allant de 1 km (e.g. salamandre tâchetée ; Schulte et al., 2007) à 13 km (e.g. triton à ventre rouge (*Taricha rivularis*) ; Twitty et al., 1967), rarement plus (Cayuela et al., 2020).

Bien que le déplacement soit un comportement clé dans le fonctionnement des populations, ce dernier est un processus risqué et coûteux pour les individus qui le réalisent (Clobert, 2001). Les patrons de déplacement sont donc déterminés par des interactions complexes entre facteurs biotiques et abiotiques (e.g. distribution de la nourriture, densités distribution des prédateurs et pathogènes) mais aussi phénotypiques (e.g. sexe, âge, condition corporelle), qui vont fixer le type déplacement à opérer, ses caractéristiques (e.g. distance, chemin emprunté, mécanismes d'orientation) et ses chances de réussite (i.e. valeur reproductive) (Joly, 2019). Bowler & Benton (2005) rappellent l'importance de considérer les traits des individus se déplaçant dans le contexte dans lequel est réalisé le déplacement. Par exemple, une faible

condition corporelle et une faible compétitivité des individus, dans un contexte de forte compétition, induiraient une plus grande propension à la dispersion, comme c'est le cas pour le Longicorne de l'asclépiade (*Tetraopes tetraphthalmus*) (Lawrence, 1987). A l'inverse, pour certaines espèces, la dispersion peut nécessiter une grande quantité de réserves et les individus dispersant ont alors une bonne condition corporelle, comme cela a été montré chez certaines espèces de mammifères (Gundersen et al., 2002), de reptiles (Léna et al., 1998), d'oiseaux (Barbraud et al., 2003) et d'amphibiens (voir revue de Cayuela et al., 2020). A l'échelle des déplacements intra-population, des épisodes de pluie motivent souvent les déplacements post-reproductifs des amphibiens utilisant les zones humides ou les mares pour pondre (Timm et al., 2014; Trochet et al., 2017). Le déplacement peut également être conditionné par des paramètres phénotypiques. Trochet et al. (2017) ont par exemple montré que les tritons marbrés (*Triturus marmoratus*) ayant de longues pattes étaient susceptibles de se déplacer plus loin que les autres. Les déplacements peuvent aussi varier entre les sexes, en réponse à des pressions telles que la disponibilité des partenaires, la consanguinité ou la compétition déséquilibrée entre mâles et femelles pour des ressources (Perrin & Mazalov, 2000). Ce type de biais a été bien documenté chez les mammifères et les oiseaux (Lawson Handley & Perrin, 2007; Pusey, 1987), mais reste peu compris chez les amphibiens, avec des résultats parfois contradictoires en fonction de l'espèce considérée (Burkholder & Diller, 2007 ; Liebgold et al., 2011 ; Smith & Green, 2006).

D'une manière générale, les déplacements ont été relativement bien étudiés chez les amphibiens se reproduisant en milieu lentique (Smith & Green, 2006 ; Timm et al., 2014 ; Trochet et al., 2017 ; Cayuela et al., 2020). Cependant, ils restent encore peu étudiés pour les amphibiens vivant en milieu lotique (Lowe, 2003; Lowe et al., 2006). Pourtant, l'étude des déplacements des animaux inféodés aux cours d'eau revêt un caractère particulier car elle doit (1) prendre en compte le fait que les déplacements à large échelle sont limités essentiellement à l'axe longitudinal (i.e. amont-aval), et (2) affronter le paradoxe de la dérive ('drift paradox' ; Allan, 1995). Cette théorie prévoit que la dispersion compensatoire vers l'amont est essentielle à la persistance des populations chez les organismes résidents des cours d'eau, exposés à la force d'advection de l'eau qui coule, et par conséquent à la perte d'individus vers l'aval. La structure hiérarchique des cours d'eau, où les cours d'eau d'ordre inférieur rejoignent les cours d'eau d'ordre supérieur, formant ainsi un réseau dendritique (Strahler, 1957), est aussi source de sélection de traits particuliers pour les populations résidentes (Campbell Grant et al., 2010). Dans ce type d'écosystèmes, les espèces sensibles à la prédation, par les poissons par exemple, sont plus susceptibles de trouver un habitat de qualité dans les cours d'eau d'ordre faible où les poissons sont moins présents. Elles pourraient donc opérer des déplacements préférentiellement vers l'amont afin d'éviter ces prédateurs, plus abondants dans les cours d'eau d'ordre supérieur. Ce phénomène a notamment été suggéré par Lowe (2003) pour la salamandre pourpre (*Gyrinophilus porphyriticus*), espèce d'amphibien américaine inféodée aux cours d'eau de tête de bassin

versant, chez qui un biais directionnel des déplacements vers l'amont a été observé pour plusieurs populations en période estivale.

L'objectif de ce chapitre est d'étudier les déplacements intra-population chez le Calotriton des Pyrénées. Dans le chapitre III.1 de cette thèse, nous avons confirmé l'importance des cours d'eau de tête de bassin versant dans la distribution de cette espèce. En outre, la prédation par les poissons (e.g. salmonidés) sur cette espèce est connue (Montori, 1997 ; Pottier et al., 2021). Cela permet d'émettre l'hypothèse que le Calotriton des Pyrénées devrait opérer un comportement similaire à celui des espèces de salamandre américaines étudiées par Lowe (2003, 2006). Ainsi, un biais directionnel des déplacements vers l'amont pourrait peut-être s'observer à l'échelle de la population en période estivale.

Afin d'étudier le comportement de déplacement du Calotriton des Pyrénées sur une période plus longue (i.e. année entière), nous avons également analysé la distribution des déplacements d'une population sur quatre saisons. Nous nous attendons en effet à ce que le biais de direction des déplacements puisse être différent en fonction de la saison, du fait de changements dans les conditions environnementales, comme par exemple des débits plus forts en hiver et au printemps, qui pourraient provoquer des dérives plus importantes (Montori et al., 2012b). Puis, nous avons étudié l'influence de la condition corporelle et du sexe sur la probabilité qu'un individu se déplace au sein de la population (i.e. déplacement intra-population de migration locale, d'exploration et/ou de relocalisation locale). Du fait des fortes densités mises en évidence pour les deux populations étudiées dans le chapitre IV.1 (i.e. Fougax et Salau), la probabilité de déplacement pourrait être biaisée en faveur des mâles (compétition pour la recherche de partenaires), ou alors des femelles (compétition pour la recherche de sites de ponte). Enfin, si des phénomènes de densité-dépendance négatifs se produisent localement dans ces populations, comme suggéré dans le chapitre III.2, une autre hypothèse serait que les individus avec une faible condition corporelle (i.e. faible compétitivité intra-population) ont une plus forte probabilité de déplacement au sein de la population.

IV.2.2 Matériel et méthodes

IV.2.2.1 Sites d'étude

Cette étude a été conduite sur les sites de Fougax et de Salau, localisés en Ariège. Le long du linéaire de chaque cours d'eau, un tronçon de 200 m a été délimité et découpé en 16 sections consécutives de 12.5 m à Fougax et 15 sections à Salau. Ce dernier site est en effet délimité à l'aval et à l'amont par la présence de cascades infranchissables.

Les caractéristiques environnementales de ces deux sites sont décrites dans le chapitre II.1 de cette thèse.

IV.2.2.2 Suivi des populations de Calotriton des Pyrénées

Les suivis à Fougax ont été réalisés en continu (i.e. printemps, été, automne et hiver) entre juin 2018 et novembre 2020. La fréquence de suivi était d'une session de capture tous les 15 jours entre juin 2018 et septembre 2018, puis d'une session de capture par mois jusqu'à novembre 2020, résultant en un total de 26 sessions de capture. A Salau, les sessions de capture ont été réalisées uniquement durant la période d'activité (i.e. de juin à septembre), de juin 2018 à octobre 2020, à une fréquence de 15 jours en 2018, puis à une fréquence mensuelle à partir de 2019. Au total, 11 sessions de capture ont été réalisées à Salau.

La méthode d'échantillonnage est la même que celle décrite dans le chapitre IV.1. La section de capture, la longueur (i.e. entre le museau et le cloaque, mm), la masse (g) et le sexe de tous les individus capturés à chaque session de capture ont été relevés.

Seuls les individus adultes ont été considérés pour étudier les déplacements car la capture des larves et des juvéniles est délicate et l'échantillonnage n'aurait pas pu être réalisé avec la même rigueur que pour les adultes.

IV.2.2.3 Analyse des déplacements au niveau de la population

Les déplacements de Calotriton des Pyrénées ont été étudiés au niveau de la population selon la méthode proposée par Lowe (2003). Pour cela, les déplacements des individus uniquement recapturés (i.e. exclusion des captures initiales et des individus capturés une seule fois) ont été mesurés comme étant le nombre de sections parcourues depuis la dernière capture. Ce nombre a été multiplié par la longueur d'une section (i.e. 12.5 m) afin d'obtenir une distance de déplacement approximative en mètres. Une valeur négative a été attribuée aux déplacements vers l'aval et une valeur positive a été attribuée aux déplacements vers l'amont. Une valeur nulle indique que l'individu a été recapturé dans la même section qu'à la dernière capture. Toutefois, on ne peut pas savoir s'il s'est déplacé et, le cas échéant, de quelle distance entre deux sessions. Les histogrammes de distribution des fréquences des distances parcourues ont été tracés pour les deux sites afin de quantifier les déplacements. Afin d'évaluer le biais directionnel, nous avons testé l'asymétrie de la distribution des déplacements pour chaque site avec le test de Jarque (Jarque & Bera, 1987). Pour Fougax, nous avons également testé l'asymétrie de la distribution pour chacune des quatre saisons.

IV.2.2.4 Analyse des déplacements au niveau de l'individu

Afin d'analyser les déplacements des individus en période d'activité, les individus recapturés ont été attribués à deux groupes : (1) en déplacement : ces individus se sont déplacés d'au moins une section depuis la dernière capture, et (2) résidents : ces individus ont été retrouvés dans la même section qu'à la dernière capture.

Des Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMMs) ont été construits dans le but de tester l'effet du sexe, de la condition corporelle, de la distance par rapport au point le plus en aval du tronçon étudié, du mois de capture et du site sur la probabilité de se déplacer en période

d'activité estivale. Pour limiter l'effet de la taille sur la condition corporelle, nous avons utilisé les résidus provenant d'une régression linéaire de la masse (en g) sur la longueur (en mm) comme indice de condition corporelle (Băncilă et al., 2010). Les valeurs de condition corporelle obtenues ont été standardisées à l'échelle des valeurs obtenues sur les deux sites de sorte que la valeur moyenne soit égale à 0 et que l'écart-type soit égal à 1.

Dix-neuf combinaisons de variables explicatives (Annexe IV.1) ont été comparées. Nous avons testé l'effet de chaque variable seule, puis nous avons testé une série de modèles additifs et/ou avec des effets d'interaction. Ces modèles ont tous été comparés avec un modèle additif complet (i.e. comprenant toutes les variables) et un modèle nul. Une distribution binomiale a été choisie pour modéliser la probabilité de déplacement du Calotriton des Pyrénées (0 pour les résidents et 1 pour les individus en déplacement). La non-indépendance des déplacements, résultant du fait qu'un individu a pu être recapturé plus d'une fois et donc représenter plusieurs observations, a été prise en compte en incluant l'identité de l'individu comme effet aléatoire dans tous les modèles.

Nous avons également testé l'hypothèse que la condition corporelle, le sexe, le site et le temps écoulé depuis la dernière capture (i.e. nombre de sessions écoulées depuis la dernière capture) pouvaient influencer les distances de déplacement. Du fait du coût énergétique et du risque lié au déplacement (Cayuela et al., 2020), les distances de déplacement les plus grandes devraient être réalisées par les individus ayant la meilleure condition corporelle (parmi ceux qui se déplacent), et par le sexe ayant la plus grande probabilité de se déplacer. Pour cela, seuls les individus attribués au groupe « en déplacement » ont été analysés. Des Modèles Linéaires Mixtes (LMMs) ont été construits pour relier les distances absolues de déplacement ($|\text{Déplacement}|$) aux variables explicatives mentionnées ci-dessus. Nous avons testé toutes les combinaisons possibles de variables (Annexe IV.2) issues d'un modèle général saturé qui inclut toutes les variables et l'interaction entre le sexe et la condition corporelle, décrit comme :

$$|\text{Déplacement}_i| \sim \text{Condition corporelle}_i * \text{Sexe}_i + \text{Site} + \text{Temps écoulé} + (1|\text{Identité})$$

avec i correspondant à une recapture, mais pas nécessairement à un nouvel individu. L'identité de l'individu a également été considérée comme effet aléatoire dans tous les modèles.

Pour les deux types de modèles (i.e. GLMM et LMM), le « meilleur » modèle est celui qui obtient le plus faible critère d'information d'Akaike (AIC ; Burnham & Anderson, 2010). Deux modèles sont considérés comme équivalents si la différence d'AIC est inférieure à deux. Dans ce cas, le modèle le plus parcimonieux (i.e. avec le moins de paramètres) est sélectionné.

IV.2.3 Résultats

IV.2.3.1 Résumé des captures

Au total, sur les deux sites et sur toute la période de suivi (de juin 2018 à novembre 2020), 2646 captures de Calotriton des Pyrénées ont été réalisées (Tab. IV.1). Un total de 885 individus adultes uniques ont été identifiés à Fougax, dont 409 ont été recapturés une ou plusieurs fois (jusqu'à 12 fois pour un individu), correspondant à un total de 829 recaptures. A Salau, 582 individus adultes uniques ont été identifiés, dont 208 ont été recapturés une ou plusieurs fois (jusqu'à six fois pour un individu), correspondant à un total de 346 recaptures (Tab. IV.1). L'été est la saison avec le plus grand nombre de captures à Fougax, tandis que très peu d'individus sont capturés durant l'automne et l'hiver (Tab. IV.1), confirmant une période d'activité majoritairement estivale. Pour les deux sites, la majorité des captures estivales (71 % à Fougax et 58 % à Salau) ont eu lieu dans la deuxième moitié du tronçon de 200 mètres (Fig. IV.1). La distance moyenne (\pm SD) parcourue par un individu s'étant déplacé d'au moins une section entre deux captures est de 23.84 m (\pm 21.59), avec un maximum de 150 m parcourus pour un individu capturé à Fougax en période printanière (Fig. IV.2).

Tableau IV.1 : Nombre de captures et de recaptures de Calotriton des Pyrénées par saison pour les deux sites étudiés.

		Hiver	Printemps	Été	Automne	Total
Fougax	Nombre total de captures	52	411	1168	83	1714
	Nombre de recaptures	30	240	513	46	829
Salau	Nombre total de captures	-	-	932	-	932
	Nombre de recaptures	-	-	346	-	346

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

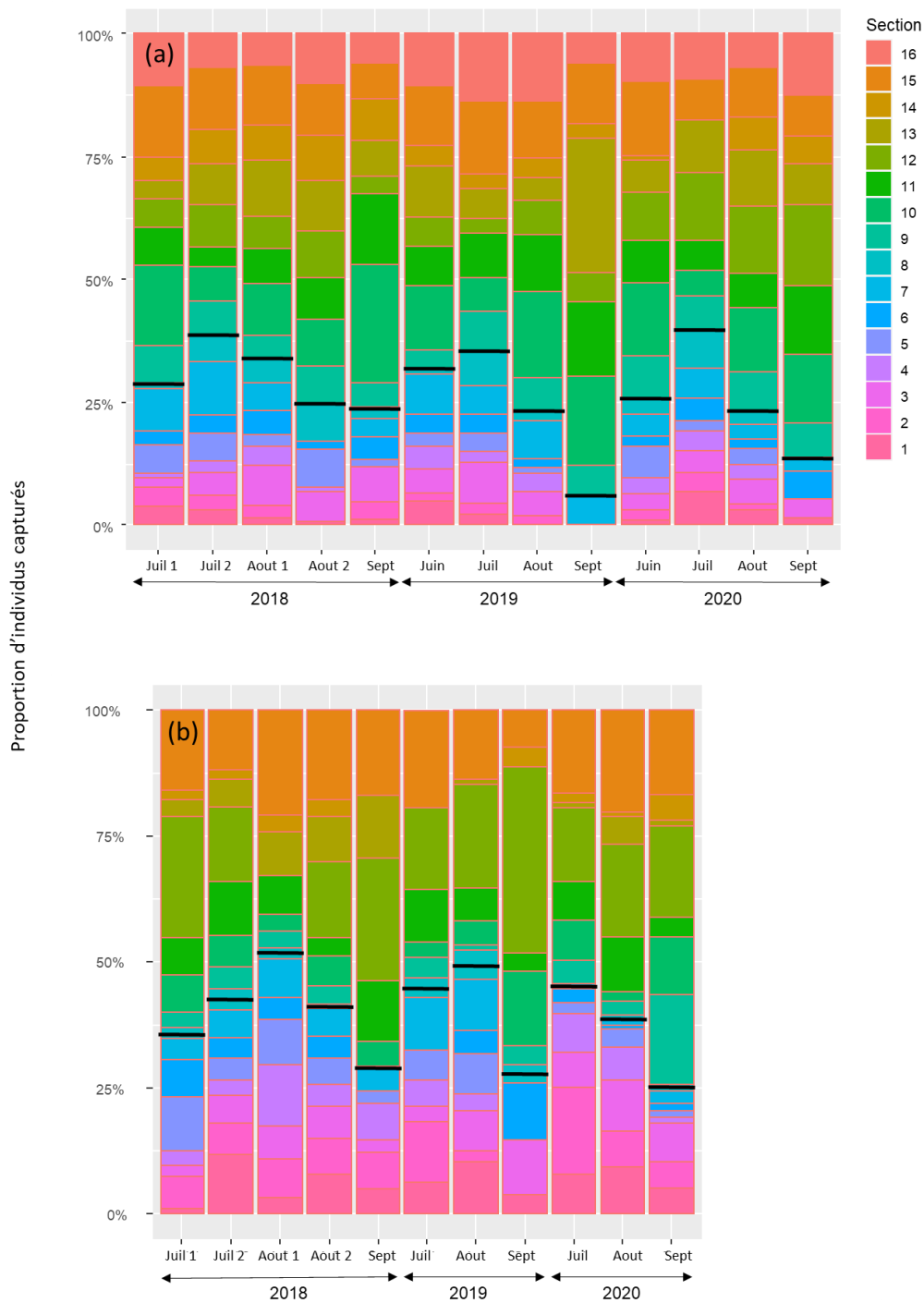


Figure IV.1 : Proportions d'individus capturés dans chaque section de 12.5 m à (a) Fougax, et (b) Salau, par mois et par année. La section 1 est la section la plus en aval du tronçon tandis que les sections 15 pour Salau et 16 pour Fougax sont les sections les plus en amont. La barre noire indique le milieu du tronçon (i.e. 100 m depuis le point le plus en aval). Juin : mi-juin, Juil : mi-juillet, Juil 1 : début juillet, Juil 2 : fin juillet, Août 1 : début août, Août 2 : fin août, Sept : mi-septembre.

IV.2.3.2 Déplacements au niveau de la population

La distribution des déplacements en période estivale est biaisée vers l'amont pour Fougax (asymétrie = 1.59, $p < 0.05$) et Salau (asymétrie = 2.59, test de Jarque : $p < 0.05$). En hiver, la distribution des déplacements est aussi biaisée vers l'amont à Fougax (asymétrie = 0.63, $p < 0.05$). Par contre, en automne et au printemps, les résultats indiquent une distribution des déplacements biaisée vers l'aval (automne : asymétrie = -3.65, $p < 0.05$, printemps : asymétrie = -1.45, $p < 0.05$). (Fig. IV.2).

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

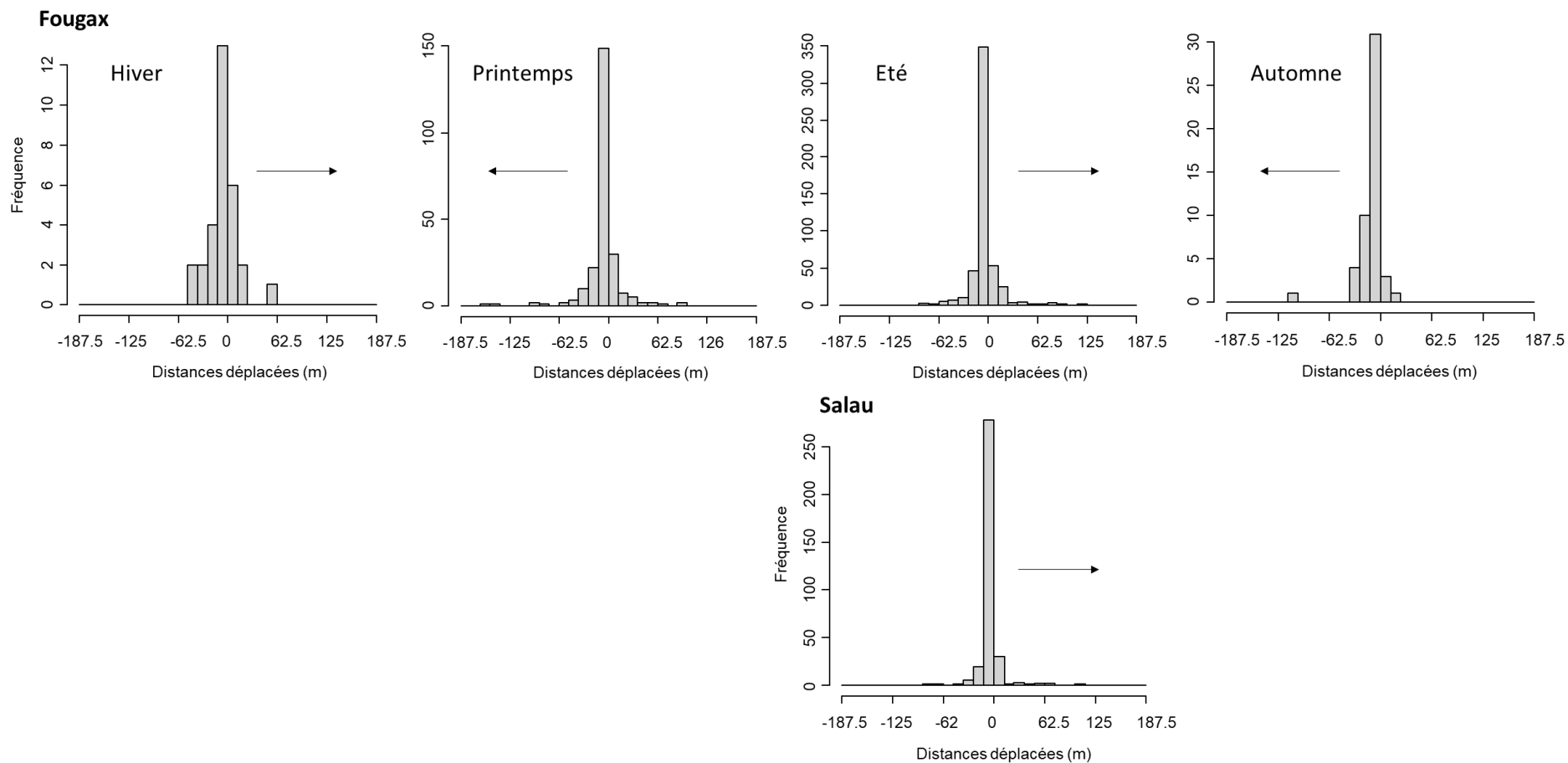


Figure IV.2 : Distribution des déplacements des Calotritons des Pyrénées recapturés plus d’une fois à Fougax (ligne supérieure) pour les quatre saisons et à Salau (ligne inférieure) en été, entre juin 2018 et novembre 2020. Les valeurs positives indiquent des déplacements vers l’amont tandis que des valeurs négatives indiquent des déplacements vers l’aval. Les flèches orientées vers la droite indiquent un biais significatif des déplacements vers l’amont, tandis que les flèches orientées vers la gauche indiquent un déplacement significatif vers l’aval. La barre la plus grande correspond aux individus recapturés dans la même section qu’à la dernière capture (i.e. résidents).

IV.2.3.3 Probabilité de déplacements au niveau de l'individu

Parmi les 859 recaptures en période estivale sur les sites de Fougax et Salau, 629 correspondent à des captures d'individus « résidents » et 230 correspondent à des captures d'individus « en déplacement ».

Le GLMM sélectionné sur la base de l'AIC est un modèle additif incluant la condition corporelle, le mois de capture et la distance par rapport à l'aval comme variables expliquant significativement la probabilité de se déplacer (Tab. IV.2). Deux modèles parmi les 19 testés n'ont pas convergé. Nous avons mis en évidence une relation significative négative entre la condition corporelle et la probabilité de déplacement ($\beta_1 = -0.49$, $z = -4.47$, $p < 0.05$) (Fig. IV.3a). Les individus avec un faible indice de condition corporelle sont donc plus susceptibles de se déplacer que ceux ayant un fort indice de condition corporelle. La probabilité de déplacement est négativement influencée par la distance depuis l'aval ($\beta_2 = -0.0038$, $z = -2.13$, $p < 0.05$), traduisant une probabilité de se déplacer plus élevée pour des individus recapturés à l'aval qu'à l'amont (Fig. IV.3b). Enfin, la probabilité de déplacement des individus est plus élevée durant le mois de juillet (probabilité prédite = 0.29, 95% CI = [0.23, 0.36]) (Fig. IV.3c).

Le sexe des individus et le site ne semblent pas influencer la probabilité de se déplacer des individus.

Tableau IV.2 : Classement des GLMMs modélisant la probabilité de déplacement des individus. Les variables testées sont le sexe, la condition corporelle (Cond), le site (i.e. Fougax ou Salau), le mois de capture et la distance depuis l'aval du tronçon (Dist). L'AIC, la différence entre les AIC (ΔAIC), les poids des AIC (AICWt) et le nombre de paramètres estimés (K) sont fournis pour tous les modèles ayant convergé.

Modèle	K	AIC	ΔAIC	AICWt
<i>Dist + Mois + Cond + (1 ID)</i>	7	943.89	0.00	0.72
<i>Mois + Cond + (1 ID)</i>	6	946.34	2.45	0.21
<i>Site + Dist + Cond + (1 ID)</i>	5	950.25	6.36	0.03
<i>Cond * Sexe + (1 ID)</i>	5	951.43	7.54	0.02
<i>Site * Dist + Cond + (1 ID)</i>	6	952.16	8.27	0.01
<i>Cond + (1 ID)</i>	3	952.93	9.04	0.01
<i>Cond + Sexe + (1 ID)</i>	4	953.81	9.92	0.01
<i>Site + Mois + (1 ID)</i>	6	960.55	16.67	0.00
<i>Site * Mois + (1 ID)</i>	8	963.04	19.15	0.00
<i>Dist + Mois + (1 ID)</i>	6	963.75	19.87	0.00
<i>Site * Dist + (1 ID)</i>	5	965.37	21.48	0.00
<i>Mois + (1 ID)</i>	5	968.31	24.43	0.00
<i>Dist * Mois + (1 ID)</i>	9	968.37	24.48	0.00
<i>Site + (1 ID)</i>	3	970.04	26.15	0.00
<i>Dist + (1 ID)</i>	3	973.90	30.02	0.00
<i>Sexe + (1 ID)</i>	3	974.85	30.97	0.00
<i>1 + (1 ID)</i>	2	980.56	36.68	0.00

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

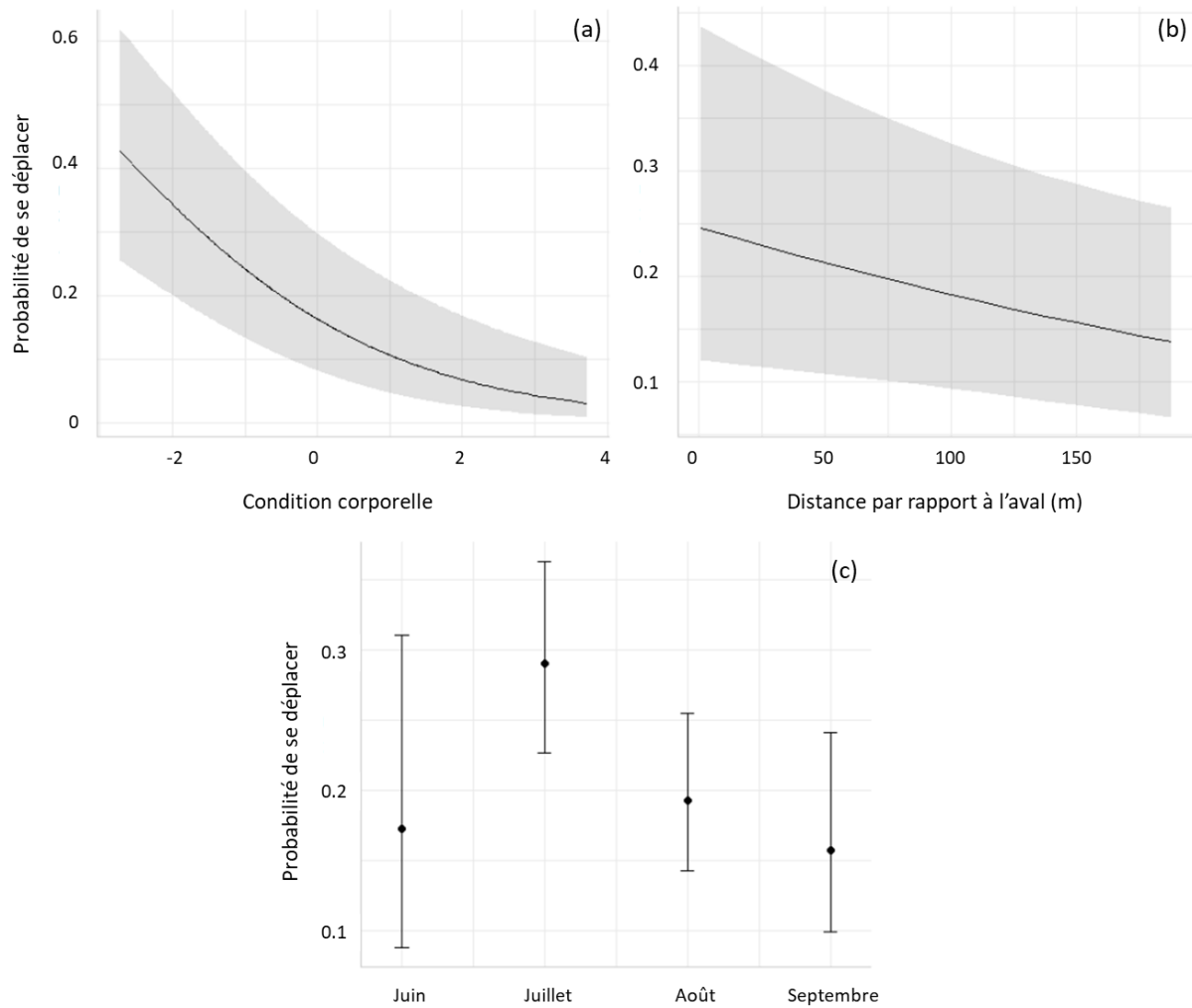


Figure IV.3 : Probabilités de déplacement du Calotriton des Pyrénées en fonction (a) de la condition corporelle, (b) de la distance par rapport à l'aval, et (c) du mois de capture. Les données sont regroupées pour les deux sites, les deux sexes et les trois années de suivi. La ligne noire (ou le point) indique la moyenne des effets et la zone grisée (ou la barre d'erreur) indique l'intervalle de confiance à 95 %.

Les LMM modélisant les distances de déplacement ne nous ont pas permis de mettre en évidence un effet de la condition corporelle, du site et/ou du sexe sur les distances parcourues par les individus recapturés en période estivale. Elles sont également indépendantes du temps écoulé depuis la dernière capture.

IV.2.4 Discussion

Les trois années de suivi de deux populations de Calotriton des Pyrénées nous ont permis de mettre en évidence que les individus adultes de cette espèce se déplacent peu dans ces cours

d'eau ou alors sur de courtes distances durant leur période d'activité (i.e. été). En effet, 73 % des individus recapturés l'ont été dans la même section de 12.5 m que celle où ils avaient été capturés précédemment. Parmi les individus s'étant déplacés entre deux captures, ils ont parcouru en moyenne 24 m, soit environ deux sections de cours d'eau, plus souvent vers l'amont que vers l'aval. La distance maximum parcourue par un individu est de 150 m. Jusqu'à présent, les capacités de déplacement du Calotriton des Pyrénées au sein d'une population n'avaient été estimées qu'à une résolution spatiale plus grossière (i.e. sections de 50 m) (Montori et al., 2008), limitant la détection de déplacements d'exploration et de migration, ou de relocalisation locale. Nos résultats corroborent également la taille des domaines vitaux en période de reproduction, estimées entre 11.45 m à 46.26 m linéaire (IV.1). Les outils de génétique moléculaire, qui permettent de mesurer les déplacements sur de longues distances, ont récemment mis en évidence des événements modérés de dispersion chez le Calotriton des Pyrénées, entre des populations éloignées de 0 à 4 km (Lucati et al., 2020), corroborant là encore la faible mobilité de l'espèce trouvée dans cette étude, et plus généralement des urodèles, qui sont moins mobiles que les anoues (Smith & Green, 2005). Des patrons de déplacement similaires ont été observés chez une espèce de salamandre nord-américaine torrenticole inféodée au milieu montagnard (i.e. salamandre pourpre), avec une majorité d'individus ne se déplaçant pas (environ 55 % des individus) et des distances de déplacement le plus souvent inférieures à 50 m (environ 35 % des individus). Toutefois, ces auteurs ont également observé environ 7 % d'individus dispersant à une distance supérieure à 100 m (Lowe, 2003).

Un biais général des déplacements vers l'amont en période estivale a par ailleurs été mis en évidence pour le Calotriton des Pyrénées grâce à cette étude. Les travaux de Lowe et al. (2003, 2006, 2009) ont permis de montrer que les déplacements des salamandres pourpres à l'échelle de la population en période d'activité étaient fortement biaisés vers l'amont. Ce phénomène s'étendrait sur une échelle géographique large (e.g. chaîne de montagne). Bien que notre étude soit réalisée à une échelle spatiale plus petite (i.e. 200 m de long) que celles de Lowe et al. (2003, 2006) (i.e. 500 m), détectant donc moins de déplacements de grande amplitude, nos résultats sont cohérents avec leurs travaux et suggèrent que ces déplacements orientés vers l'amont pourraient être liés à la structure hiérarchique des cours d'eau. Toutefois, Lowe et al. (2003) suggèrent que, dans le cas de la salamandre pourpre, les déplacements vers l'amont ne compensent pas seulement des dérives vers l'aval. En effet, malgré des événements de forts débits au cours de leur étude, ils n'ont pas constaté de dérive importante des individus. Dans notre étude, nous avons étendu la période de suivi du Calotriton des Pyrénées à toutes les saisons pour l'un des deux sites, et nous avons constaté qu'en période printanière, quand les individus reviennent dans la rivière pour s'y reproduire, les déplacements sont biaisés vers l'aval. En analysant les données de débit au niveau de la station de jaugeage la plus proche de Fougax (à 5 km en aval sur le Grand-Hers à Belestas ; base de données HYDRO - <http://www.hydro.eaufrance.fr/>) sur les trois années de suivi, nous avons constaté que les événements de fort débit sont fréquents en période printanière (Fig.

1b du chapitre IV.1). Ainsi, ils pourraient expliquer les déplacements vers l'aval à cette saison, qui seraient donc passifs et liés à la dérive. Nous supposons alors que le biais de déplacement vers l'amont en période estivale mis en évidence pourrait en partie compenser les déplacements de dérive qui ont lieu plus tôt dans l'année (i.e. au printemps). De tels événements hydrauliques printaniers se sont aussi produits à proximité de Salau (station de jaugeage à 19 km en aval sur le Salat à Soueix) (Fig. 1d du chapitre IV.1) et pourraient également expliquer les déplacements vers l'amont en période estivale sur ce site. Cependant, le contexte environnemental et/ou biotique à l'aval des cours d'eau de tête de bassin (e.g. présence de prédateurs) reste un déterminant probablement majeur pour la direction des déplacements à des échelles spatiales plus larges. Les biais de déplacement observés à Fougax en période hivernale et automnale, bien que significatifs, sont à considérer avec précaution, puisqu'un nombre beaucoup plus faible de recaptures ont été faites durant ces saisons (respectivement, 30 et 46 ; Tab. IV.1). Il est en effet probable que les biais observés soient l'œuvre d'un ou deux individus, rendant difficile la généralisation des résultats pour ces saisons. Une analyse des déplacements à plus fine résolution spatiale (i.e. < 12.5m) et sur un tronçon de rivière plus long (i.e. > 200 m) permettrait de confirmer les tendances observées.

Nous avons également montré que le déplacement des individus est lié à leur condition corporelle. Comme nous l'avions supposé, les individus avec une plus faible condition corporelle sont les plus susceptibles de se déplacer. Les individus ont également une plus forte probabilité de se déplacer au mois de juillet et lorsqu'ils sont situés plutôt en aval des tronçons étudiés. La probabilité de déplacement supérieure que nous avons mise en évidence en juillet correspond au mois où le nombre maximum d'individus est détecté, à la fois pour Fougax et pour Salau. Cette période correspond donc au pic d'activité du Calotriton des Pyrénées. Considérant la probabilité de se déplacer plus importante en aval des tronçons étudiés, qui correspond aux secteurs où les Calotritons des Pyrénées sont les moins capturés pour les deux sites, notre hypothèse est qu'en pleine période de reproduction (i.e. juillet), les individus situés dans les zones les moins favorables de ces deux cours d'eau (i.e. en aval) se déplaceraient pour rejoindre les sites de reproduction qui seraient situés plus en amont. Cependant, cette configuration (i.e. secteur aval défavorable et secteur amont favorable) pourrait être propre aux deux sites étudiés et ne pas se retrouver dans d'autres cours d'eau. Ce type de déplacement saisonnier vers l'amont, s'apparentant à une migration de reproduction (connue chez les amphibiens se reproduisant en milieu lentique), a tout de même déjà été mis en évidence chez la salamandre géante du Japon (*Andrias japonicus*) (Taguchi, 2009). Dans ce cas, les individus qui ont une plus forte probabilité de se déplacer au sein de la population sont ceux avec une faible condition corporelle, non pas parce qu'ils ont une plus faible compétitivité, mais plutôt parce qu'ils pourraient provenir d'environnements plus hostiles (e.g. moins de nourriture, moins de zones refuges, plus de stress) (Peig & Green, 2010; Speakman, 2001). Cependant, la largeur de l'intervalle de confiance de la relation entre distance depuis l'aval et probabilité de déplacement nécessite d'interpréter ces résultats avec précaution. Ces résultats suggèrent par ailleurs que les déplacements détectés en période

d'activité sont des déplacements de migration locale, et non des individus se déplaçant sur de longues distances (i.e. en dispersion), qui devraient être en meilleure condition physique pour réduire les risques de mortalité liés à ce type de déplacement (Cayuela et al., 2020). Contrairement à nos attentes, les distances de déplacement ne semblent pas être influencées par la condition corporelle ou le sexe des individus. Cela signifie que la condition corporelle ne conditionne pas totalement le comportement de déplacement général (i.e. prise de décision de se déplacer, étape de recherche, étape d'établissement, (Clobert et al., 2009)), comme cela a déjà été suggéré par Lowe et al. (2006). Ainsi, les distances parcourues pourraient être motivées par d'autres types de facteurs phénotypiques ou environnementaux (e.g. âge, personnalité, densité locale de prédateurs).

Les études sur les déplacements des amphibiens sont un challenge du fait du cycle de vie complexe que possèdent ces organismes (i.e. différents stades de développement inféodés à des habitats contrastés) et par conséquent des multiples échelles spatiales et temporelles auxquelles se produisent ces déplacements. L'acquisition de données de déplacement, bien qu'améliorée grâce aux nouvelles méthodes génétiques (Cayuela et al., 2020) et de télémétrie (Trochet et al., 2017) ou grâce à l'utilisation de méthodes de marquage non invasives (Dalibard et al., 2020), reste donc toujours difficile, notamment pour les amphibiens des milieux lotiques. Les déplacements de dispersion sur de longues distances pourront à l'avenir être explorés au moyen de ces nouvelles méthodes en augmentant la longueur des linéaires de cours d'eau étudiés (Lowe, 2003; Lucati et al., 2020). Ce type de déplacement de plus grande envergure pourrait par ailleurs se produire par la voie terrestre et pas nécessairement durant la période de reproduction.

Références

- ALLAN, J. D. (1995). DRIFT. IN *STREAM ECOLOGY - STRUCTURE AND FUNCTION OF RUNNING WATERS* (CHAPMAN & HALL, PP. 221–237). J.D. ALLAN.
- ALLEN, A. M., & SINGH, N. J. (2016). LINKING MOVEMENT ECOLOGY WITH WILDLIFE MANAGEMENT AND CONSERVATION. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 3. [HTTPS://DOI.ORG/10.3389/FEVO.2015.00155](https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00155)
- BAGUETTE, M., BLANCHET, S., LEGRAND, D., STEVENS, V. M., & TURLURE, C. (2013). INDIVIDUAL DISPERSAL, LANDSCAPE CONNECTIVITY AND ECOLOGICAL NETWORKS: DISPERSAL, CONNECTIVITY AND NETWORKS. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 88(2), 310–326. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/BRV.12000](https://doi.org/10.1111/brv.12000)
- BAKER, R. R. (1969). THE EVOLUTION OF THE MIGRATORY HABIT IN BUTTERFLIES. *THE JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 38(3), 703. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/3043](https://doi.org/10.2307/3043)
- BANCILA, R. I., HARTEL, T., PLAIASU, R., SMETS, J., & COGALNICEANU, D. (2010). COMPARING THREE BODY CONDITION INDICES IN AMPHIBIANS: A CASE STUDY OF YELLOW-BELLIED TOAD *BOMBINA VARIEGATA*. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 31(4), 558–562. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/017353710X518405](https://doi.org/10.1163/017353710X518405)
- BARBRAUD, C., JOHNSON, A. R., & BERTAULT, G. (2003). PHENOTYPIC CORRELATES OF POST-FLEDGING DISPERSAL IN A POPULATION OF GREATER FLAMINGOS: THE IMPORTANCE OF BODY CONDITION. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 72(2), 246–257. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1365-2656.2003.00695.X](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00695.x)
- BOWLER, D. E., & BENTON, T. G. (2005). CAUSES AND CONSEQUENCES OF ANIMAL DISPERSAL STRATEGIES: RELATING INDIVIDUAL BEHAVIOUR TO SPATIAL DYNAMICS. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 80(2), 205–225. [HTTPS://DOI.ORG/10.1017/S1464793104006645](https://doi.org/10.1017/S1464793104006645)
- BURKHOLDER, L. L., & DILLER, L. V. (2007). LIFE HISTORY OF POSTMETAMORPHIC COASTAL TAILED FROGS (*ASCAPHUS TRUEI*) IN NORTHWESTERN CALIFORNIA. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 41(2), 251–262. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/0022-1511\(2007\)41\[251:LHOPCT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2007)41[251:LHOPCT]2.0.CO;2)
- BURNHAM, K. P., & ANDERSON, D. R. (2010). *MODEL SELECTION AND MULTIMODEL INFERENCE: A PRACTICAL INFORMATION-THEORETIC APPROACH* (2. ED). SPRINGER.
- CAMPBELL GRANT, E. H., NICHOLS, J. D., LOWE, W. H., & FAGAN, W. F. (2010). USE OF MULTIPLE DISPERSAL PATHWAYS FACILITATES AMPHIBIAN PERSISTENCE IN STREAM NETWORKS. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES*, 107(15), 6936–6940. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.1000266107](https://doi.org/10.1073/pnas.1000266107)
- CAYUELA, H., VALENZUELA-SANCHEZ, A., TEULIER, L., MARTINEZ-SOLANO, Í., LENA, J.-P., MERILÄ, J., MUTHS, E., SHINE, R., QUAY, L., DENOËL, M., CLOBERT, J., & SCHMIDT, B. (2018). DETERMINANTS AND CONSEQUENCES OF DISPERSAL IN VERTEBRATES WITH COMPLEX LIFE CYCLES: A REVIEW OF POND-BREEDING AMPHIBIANS [PREPRINT]. *PEERJ PREPRINTS*. [HTTPS://DOI.ORG/10.7287/PEERJ.PREPRINTS.27394V1](https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27394v1)
- CAYUELA, H., VALENZUELA-SANCHEZ, A., TEULIER, L., MARTINEZ-SOLANO, Í., LENA, J.-P., MERILÄ, J., MUTHS, E., SHINE, R., QUAY, L., DENOËL, M., CLOBERT, J., & SCHMIDT, B. R. (2020). DETERMINANTS AND CONSEQUENCES OF DISPERSAL IN VERTEBRATES WITH COMPLEX LIFE CYCLES: A REVIEW OF POND-BREEDING AMPHIBIANS. *THE QUARTERLY REVIEW OF BIOLOGY*, 95(1), 1–36. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/707862](https://doi.org/10.1086/707862)
- CLOBERT, J. (ED.). (2001). *DISPERSAL*. OXFORD UNIVERSITY PRESS.
- CLOBERT, J., LE GALLIARD, J.-F., COTE, J., MEYLAN, S., & MASSOT, M. (2009). INFORMED DISPERSAL, HETEROGENEITY IN ANIMAL DISPERSAL SYNDROMES AND THE DYNAMICS OF SPATIALLY STRUCTURED POPULATIONS. *ECOLOGY LETTERS*, 12(3), 197–209. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1461-0248.2008.01267.X](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

CRAWFORD, J. A., & SEMLITSCH, R. D. (2007). ESTIMATION OF CORE TERRESTRIAL HABITAT FOR STREAM-BREEDING SALAMANDERS AND DELINEATION OF RIPARIAN BUFFERS FOR PROTECTION OF BIODIVERSITY. *CONSERVATION BIOLOGY*, 21(1), 152–158. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1523-1739.2006.00556.X](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00556.x)

DALIBARD, M., BUISSON, L., RIBERON, A., & LAFFAILLE, P. (2020). IDENTIFYING THREATS TO PYRENEAN BROOK NEWT (*CALOTRITON ASPER*) TO IMPROVE DECISION MAKING IN CONSERVATION MANAGEMENT: A LITERATURE REVIEW COMPLEMENTED BY EXPERT-DRIVEN KNOWLEDGE. *JOURNAL FOR NATURE CONSERVATION*, 54, 125801. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JNC.2020.125801](https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125801)

FUNK, W. C., GREENE, A. E., CORN, P. S., & ALLENDORF, F. W. (2005). HIGH DISPERSAL IN A FROG SPECIES SUGGESTS THAT IT IS VULNERABLE TO HABITAT FRAGMENTATION. *BIOLOGY LETTERS*, 1(1), 13–16. [HTTPS://DOI.ORG/10.1098/RSBL.2004.0270](https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0270)

GUNDERSEN, G., ANDREASSEN, H. P., & IMS, R. A. (2002). INDIVIDUAL AND POPULATION LEVEL DETERMINANTS OF IMMIGRATION SUCCESS ON LOCAL HABITAT PATCHES: AN EXPERIMENTAL APPROACH. *ECOLOGY LETTERS*, 5(2), 294–301. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1461-0248.2002.00320.X](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00320.x)

HOLT, R. D., & FRYXELL, J. M. (2011). THEORETICAL REFLECTIONS ON THE EVOLUTION OF MIGRATION. IN E. J. MILNER-GULLAND, J. M. FRYXELL, & A. R. E. SINCLAIR (EDS.), *ANIMAL MIGRATION* (PP. 17–31). OXFORD UNIVERSITY PRESS. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/ACPROF:OSO/9780199568994.003.0003](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199568994.003.0003)

JARQUE, C. M., & BERA, A. K. (1987). A TEST FOR NORMALITY OF OBSERVATIONS AND REGRESSION RESIDUALS. *INTERNATIONAL STATISTICAL REVIEW / REVUE INTERNATIONALE DE STATISTIQUE*, 55(2), 163. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1403192](https://doi.org/10.2307/1403192)

JOLY, P. (2019). BEHAVIOR IN A CHANGING LANDSCAPE: USING MOVEMENT ECOLOGY TO INFORM THE CONSERVATION OF POND-BREEDING AMPHIBIANS. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 7. [HTTPS://DOI.ORG/10.3389/FEVO.2019.00155](https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00155)

LAWRENCE, W. S. (1987). DISPERSAL: AN ALTERNATIVE MATING TACTIC CONDITIONAL ON SEX RATIO AND BODY SIZE. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 21(6), 367–373. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00299931](https://doi.org/10.1007/BF00299931)

LAWSON HANDLEY, L. J., & PERRIN, N. (2007). ADVANCES IN OUR UNDERSTANDING OF MAMMALIAN SEX-BIASED DISPERSAL: MAMMALIAN SEX-BIASED DISPERSAL. *MOLECULAR ECOLOGY*, 16(8), 1559–1578. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-294X.2006.03152.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03152.x)

LENA, J.-P., CLOBERT, J., DE FRAIPONT, M., LECOMTE, J., & GUYOT, G. (1998). THE RELATIVE INFLUENCE OF DENSITY AND KINSHIP ON DISPERSAL IN THE COMMON LIZARD. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 9(5), 500–507. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/9.5.500](https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.500)

LIEBGOLD, E. B., BRODIE, E. D., & CABE, P. R. (2011). FEMALE PHILOPATRY AND MALE-BIASED DISPERSAL IN A DIRECT-DEVELOPING SALAMANDER, *PLETHODON CINEREUS*: SEX-BIASED DISPERSAL IN *PLETHODON CINEREUS*. *MOLECULAR ECOLOGY*, 20(2), 249–257. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-294X.2010.04946.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04946.x)

LOWE, W. H. (2003). LINKING DISPERSAL TO LOCAL POPULATION DYNAMICS: A CASE STUDY USING A HEADWATER SALAMANDER SYSTEM. *ECOLOGY*, 84(8), 2145–2154. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[2145:LDTLPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[2145:LDTLPD]2.0.CO;2)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

- LOWE, W. H., LIKENS, G. E., & COSENTINO, B. J. (2006). SELF-ORGANISATION IN STREAMS: THE RELATIONSHIP BETWEEN MOVEMENT BEHAVIOUR AND BODY CONDITION IN A HEADWATER SALAMANDER. *FRESHWATER BIOLOGY*, 51(11), 2052–2062. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2006.01635.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01635.x)
- LUCATI, F., POIGNET, M., MIRO, A., TROCHET, A., AUBRET, F., BARTHE, L., BERTRAND, R., BUCHACA, T., CALVEZ, O., CANER, J., DARNET, E., DENOËL, M., GUILLAUME, O., LE CHEVALIER, H., MARTINEZ-SILVESTRE, A., MOSSOLL-TORRES, M., O'BRIEN, D., OSORIO, V., POTTIER, G., ... VENTURA, M. (2020). MULTIPLE GLACIAL REFUGIA AND CONTEMPORARY DISPERSAL SHAPE THE GENETIC STRUCTURE OF AN ENDEMIC AMPHIBIAN FROM THE PYRENEES. *MOLECULAR ECOLOGY*, 29(15), 2904–2921. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/MEC.15521](https://doi.org/10.1111/mec.15521)
- MONTORI, A. (1997). TROPHIC SEGREGATION BETWEEN THE PYRENEAN NEWT (*EUROCTUS ASPER*) AND THE BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* [ARIO]). *HERPETOLOGIA BONNENSIS*, 273–278.
- MONTORI, A., LLORENTE, G. A., & RICHTER-BOIX, À. (2008). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF *CALOTRITON ASPER* IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)
- MONTORI, A., RICHTER-BOIX, À., FRANCH, M., SANTOS, X., GARRIGA, N., & LLORENTE, G. A. (2012). NATURAL FLUCTUATIONS IN A STREAM DWELLING NEWT AS A RESULT OF EXTREME RAINFALL: A 21-YEAR SURVEY OF A *CALOTRITON ASPER* POPULATION. *BASIC AND APPLIED HERPETOLOGY*, 26, 43–56. [HTTPS://DOI.ORG/10.11160/BAH.12001](https://doi.org/10.11160/BAH.12001)
- MUTHS, E., BAILEY, L. L., LAMBERT, B. A., & SCHNEIDER, S. C. (2018). ESTIMATING THE PROBABILITY OF MOVEMENT AND PARTITIONING SEASONAL SURVIVAL IN AN AMPHIBIAN METAPOPULATION. *ECOSPHERE*, 9(10). [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECS2.2480](https://doi.org/10.1002/ECS2.2480)
- PEIG, J., & GREEN, A. J. (2010). THE PARADIGM OF BODY CONDITION: A CRITICAL REAPPRAISAL OF CURRENT METHODS BASED ON MASS AND LENGTH: THE PARADIGM OF BODY CONDITION. *FUNCTIONAL ECOLOGY*, 24(6), 1323–1332. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2435.2010.01751.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01751.x)
- PERRIN, N., & MAZALOV, V. (2000). LOCAL COMPETITION, INBREEDING, AND THE EVOLUTION OF SEX-BIASED DISPERSAL. *THE AMERICAN NATURALIST*, 155(1), 116–127. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/303296](https://doi.org/10.1086/303296)
- PUSEY, A. E. (1987). SEX-BIASED DISPERSAL AND INBREEDING AVOIDANCE IN BIRDS AND MAMMALS. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 2(10), 295–299. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0169-5347\(87\)90081-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90081-4)
- RUNGE, C. A., MARTIN, T. G., POSSINGHAM, H. P., WILLIS, S. G., & FULLER, R. A. (2014). CONSERVING MOBILE SPECIES. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND THE ENVIRONMENT*, 12(7), 395–402. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/130237](https://doi.org/10.1890/130237)
- SCHULTE, U., KÜSTERS, D., & STEINFARTZ, S. (2007). A PIT TAG BASED ANALYSIS OF ANNUAL MOVEMENT PATTERNS OF ADULT FIRE SALAMANDERS (*SALAMANDRA SALAMANDRA*) IN A MIDDLE EUROPEAN HABITAT. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 28(4), 531–536. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853807782152543](https://doi.org/10.1163/156853807782152543)
- SMITH, M. A., & GREEN, D. M. (2005). DISPERSAL AND THE METAPOPULATION PARADIGM IN AMPHIBIAN ECOLOGY AND CONSERVATION: ARE ALL AMPHIBIAN POPULATIONS METAPOPULATIONS? *ECOGRAPHY*, 28(1), 110–128. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.0906-7590.2005.04042.X](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04042.x)
- SMITH, M. A., & GREEN, D. M. (2006). SEX, ISOLATION AND FIDELITY: UNBIASED LONG-DISTANCE DISPERSAL IN A TERRESTRIAL AMPHIBIAN. *ECOGRAPHY*, 29(5), 649–658. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.2006.0906-7590.04584.X](https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04584.x)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

SPEAKMAN, J. R. (ED.). (2001). BODY COMPOSITION ANALYSIS OF ANIMALS: A HANDBOOK OF NON-DESTRUCTIVE METHODS. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS.

STRAHLER, A. N. (1957). QUANTITATIVE ANALYSIS OF WATERSHED GEOMORPHOLOGY. TRANSACTIONS, AMERICAN GEOPHYSICAL UNION, 38(6), 913. [HTTPS://DOI.ORG/10.1029/TR038i006p00913](https://doi.org/10.1029/TR038i006p00913)

TAGUCHI, Y. (2009). SEASONAL MOVEMENTS OF THE JAPANESE GIANT SALAMANDER (*ANDRIAS JAPONICUS*) : EVIDENCE FOR POSSIBLE BREEDING MIGRATION BY THIS STREAM-DWELLING AMPHIBIAN. JAPANESE JOURNAL OF ECOLOGY, 59(2), 117–128.

TIMM, B. C., MCGARIGAL, K., & COOK, R. P. (2014). UPLAND MOVEMENT PATTERNS AND HABITAT SELECTION OF ADULT EASTERN SPADEFOOTS (*SCAPHIOPUS HOLBROOKII*) AT CAPE COD NATIONAL SEASHORE. JOURNAL OF HERPETOLOGY, 48(1), 84–97. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/12-201](https://doi.org/10.1670/12-201)

TROCHET, A., LE CHEVALIER, H., CALVEZ, O., BARTHE, L., ISSELIN-NONDEDEU, F., PICARD, D., DEBELGARRIC, M., PEGOURIE, N., ROCHER, R., & RIBERON, A. (2017). POSTBREEDING MOVEMENTS IN MARBLED NEWTS (*CAUDATA, SALAMANDRIDAE*): A COMPARATIVE RADIOTRACKING STUDY IN TWO HABITAT TYPES. HERPETOLOGICA, 73(1), 1–9. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00072](https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00072)

TWITTY, V., GRANT, D., & ANDERSON, O. (1967). INITIAL HOMEWARD ORIENTATION AFTER LONG-DISTANCE DISPLACEMENTS IN THE NEWT *TARICHA RIVULARIS*. PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, 57(2), 342–348. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.57.2.342](https://doi.org/10.1073/pnas.57.2.342)

VAN DYCK, H., & BAGUETTE, M. (2005). DISPERSAL BEHAVIOUR IN FRAGMENTED LANDSCAPES: ROUTINE OR SPECIAL MOVEMENTS? BASIC AND APPLIED ECOLOGY, 6(6), 535–545. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BAAE.2005.03.005](https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.03.005)

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

Annexe 1 Liste des 19 Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMMs) testés afin d'évaluer l'effet du sexe, de la condition corporelle (Cond), de la distance par rapport à l'aval (i.e. distance par rapport au point le plus en aval du tronçon étudié) (Dist), du mois de capture (Mois) et du site sur la probabilité de se déplacer du Calotriton des Pyrénées (0 pour les résidents, 1 pour les individus en déplacement) en période d'activité (i.e. été).

GLMMs
<i>1 + (1 ID)</i>
<i>Cond + (1 ID)</i>
<i>Sexe + (1 ID)</i>
<i>Site + (1 ID)</i>
<i>Mois + (1 ID)</i>
<i>Dist + (1 ID)</i>
<i>Cond + Sexe + (1 ID)</i>
<i>Mois + Cond + (1 ID)</i>
<i>Dist + Mois + (1 ID)</i>
<i>Site + Mois + (1 ID)</i>
<i>Dist + Mois + Cond + (1 ID)</i>
<i>Site + Dist + Cond + (1 ID)</i>
<i>Site * Mois + (1 ID)</i>
<i>Dist * Mois + (1 ID)</i>
<i>Cond * Sexe + (1 ID)</i>
<i>Cond * Mois + (1 ID)</i>
<i>Site * Dist + (1 ID)</i>
<i>Site * Dist + Cond + (1 ID)</i>
<i>Cond + Mois + Sexe + Dist + Site (1 ID)</i>

DENSITÉS DE POPULATION, DOMAINES VITAUX ET DÉPLACEMENTS

Annexe 2 Liste des 20 Modèles Linéaires Mixtes (LMMs) testés afin d'évaluer l'effet du sexe, de la condition corporelle (Cond), du site et du temps écoulé depuis la dernière capture (Temps) sur les distances de déplacement du Calotriton des Pyrénées en période d'activité (i.e. été). Seuls les 230 individus s'étant déplacés d'au moins une section dans l'un des deux sites sont considérés ici.

LMMs
<i>1 + (1 ID)</i>
<i>Sexe + (1 ID)</i>
<i>Site + (1 ID)</i>
<i>Cond + (1 ID)</i>
<i>Temps + (1 ID)</i>
<i>Site + Sexe + (1 ID)</i>
<i>Cond + Sexe + (1 ID)</i>
<i>Site + Cond + (1 ID)</i>
<i>Sexe + Temps + (1 ID)</i>
<i>Site + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond + Sexe + Site + (1 ID)</i>
<i>Site + Sexe + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond * Sexe + (1 ID)</i>
<i>Cond + Sexe + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond + Site + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond * Sexe + Site + (1 ID)</i>
<i>Cond * Sexe + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond + Sexe + Site + Temps + (1 ID)</i>
<i>Cond * Sexe + Site + Temps + (1 ID)</i>

Chapitre V. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Les différentes échelles spatiales et temporelles auxquelles opère la sélection de l'habitat fournissent des informations importantes par rapport aux choix et aux compromis auxquels sont confrontés les individus, les populations et finalement les espèces. Ces informations sont la clé pour une gestion efficace des espèces et de leurs habitats, et l'établissement de mesures de conservation appropriées le cas échéant. Elles demeurent néanmoins souvent mal connues, notamment pour les espèces rares et/ou cryptiques. Dans le contexte actuel d'érosion de la biodiversité, la conservation du Calotriton des Pyrénées suscite les préoccupations des gestionnaires de l'environnement et des scientifiques de deux côtés de la chaîne Pyrénéenne (e.g. en Espagne : LIFE LimnoPirineus LIFE13 NAT/ES/001210 ; en France : ANR ISOLAPOP, projet d'un Plan National d'Action et d'un LIFE +). En France, les différents projets menés sont motivés par une volonté de combler les lacunes sur les connaissances de cette espèce patrimoniale, afin de pouvoir mieux la considérer dans les plans de gestion des écosystèmes d'eau douce.

Cette thèse s'est donc inscrite dans une démarche déjà entamée d'approfondissement des connaissances sur le Calotriton des Pyrénées, en étudiant les caractéristiques de son habitat dans les cours d'eau des Pyrénées françaises (Fig. V.1), à différentes échelles spatiales. Les nouveaux résultats obtenus seront discutés dans ce dernier chapitre, en croisant les informations apportées par chacun afin de révéler de nouveaux aspects de l'écologie du Calotriton des Pyrénées. Puis, nous discuterons des implications futures de ces nouveaux résultats sur la gestion et la conservation du Calotriton des Pyrénées en France. Enfin, nous proposerons quelques pistes de recherche pouvant faire suite à ce travail.



Figure V.1 : Calotriton des Pyrénées dans son habitat aquatique, dans un cours d'eau de l'Aude –
Auteur : Victor Dupuy

V.1 Synthèse des connaissances nouvelles sur le Calotriton des Pyrénées

V.1.1 Préférences d'habitat à différentes échelles spatiales

V.1.1.1 Une étude à plusieurs échelles spatiales nécessaire pour comprendre la répartition du Calotriton des Pyrénées et ses préférences d'habitat

Jusqu'à présent, les études menées sur les facteurs déterminant la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées en milieu lotique (e.g. Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978 ; Despax, 1923 ; Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977 ; Montori et al., 2008, 2012), indiquaient une préférence de l'espèce pour les cours d'eau froids d'altitude (i.e. en moyenne 1 500 m), bien oxygénés, avec des zones de refuge abondantes (i.e. rochers, failles dans la roche, berges végétalisées) pour les larves et les adultes. Bien qu'aucune observation de terrain n'ait pu remettre en questions ces facteurs, il reste fréquent de constater que beaucoup de tronçons de cours d'eau réunissant pourtant ces conditions d'habitat n'abritent pas le Calotriton des Pyrénées. Qu'est-ce qui détermine alors la distribution actuelle de l'espèce dans les Pyrénées ? Martínez-Rica et Clergue-Gazeau (1977) ont rassemblé pour la première fois un nombre conséquent de localités (environ 150 cours d'eau et lacs) réparties d'est en ouest sur les versants nord et sud de la chaîne (Fig. V.2), pour tenter de définir les limites de l'aire de répartition de l'espèce et les principaux facteurs environnementaux qui la déterminent, sans toutefois chercher à décrire les préférences écologiques de l'espèce au sein de cette aire. A cette échelle spatiale, la réponse à cette question n'était donc possible qu'en couplant l'ensemble des données de présence du Calotriton des Pyrénées existant sur le territoire à des données environnementales décrivant l'ensemble du réseau hydrographique pyrénéen (cf. Chapitre III.1). A l'échelle plus locale du cours d'eau, Montori et al. (2008) sont les premiers à avoir utilisé des méthodes statistiques afin de relier l'abondance en Calotriton des Pyrénées à des facteurs abiotiques, permettant ainsi d'identifier les principaux déterminants de la sélection de l'habitat au sein de la population étudiée. Bien que cette étude ait fourni des éléments substantiels à la compréhension plus fine de l'habitat utilisé par cette espèce, elle n'a été réalisée que sur un seul cours d'eau, rendant difficile la généralisation des résultats. Une étude multi-sites était donc indispensable afin de décrire les patrons de sélection de l'habitat à fine résolution spatiale (Chapitres III.2 & IV.1).

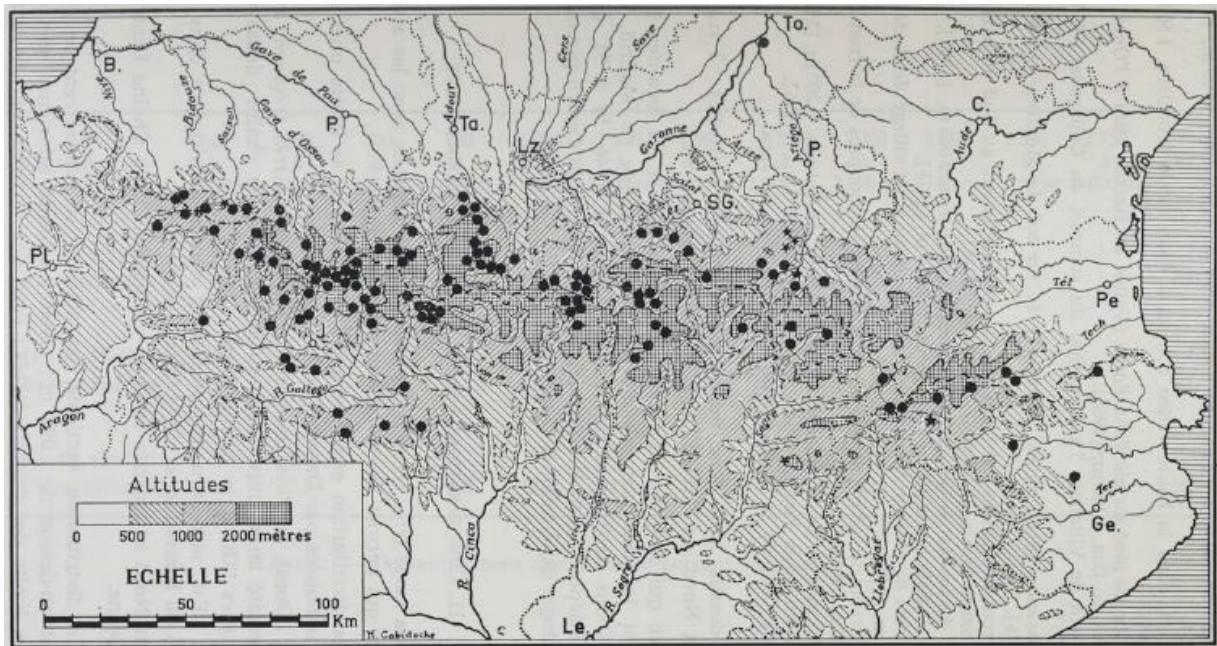


Figure V.2 : Carte de répartition du Calotriton des Pyrénées publiée par Martinez Rica & Clergue-Gazeau en 1977.

V.1.1.2 L'hydrologie, un facteur souvent négligé, mais pourtant essentiel pour comprendre les préférences d'habitat du Calotriton des Pyrénées

Les principaux résultats de cette thèse convergent vers l'importance de l'hydrologie, de la température et du diamètre des minéraux du substrat sur la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées depuis l'échelle de son aire de répartition à celle d'un tronçon de cours d'eau. Nous avons en effet montré que l'espèce est majoritairement présente dans les cours d'eau intermittents du fait de leur très grand nombre dans les Pyrénées (i.e. 60 % du réseau hydrographique français), mais que la fréquence d'assèchement des cours d'eau est un facteur limitant la présence de l'espèce à large échelle, avec une qualité d'habitat considérée mauvaise au-delà d'un évènement d'assec tous les 18 mois (III.1). La variabilité des régimes d'écoulement est largement reconnue comme l'un des principaux facteurs façonnant les écosystèmes aquatiques. Il est par exemple admis qu'elle influence la dynamique, la richesse et la densité des communautés d'invertébrés aquatiques (Anton-Pardo et al., 2019 ; Crabot et al., 2020), de poissons (McHugh et al., 2015), et de mammifères semi-aquatiques (Biffi et al., 2016). Ainsi, au-delà du fait que le Calotriton des Pyrénées soit un amphibien majoritairement aquatique (i.e. respiration branchiale au stade larvaire et essentiellement cutanée au stade adulte ; Despax, 1923) rendant nécessaire la présence d'eau pour la survie des larves mais aussi des adultes, l'influence de la fréquence d'assèchement des cours d'eau sur la sélection de son habitat à large échelle reflète très probablement et de façon indirecte, celle de facteurs biotiques tels que la distribution des prédateurs (e.g. poissons ; Montori, 1997) et des proies (e.g. invertébrés aquatiques ; Montori, 1988). Dans ces tronçons qui s'assèchent temporairement, les individus doivent aussi pouvoir trouver des zones refuges

dans les dimensions longitudinale, verticale ou latérale, réalisant probablement des déplacements de plus ou moins grande amplitude.

Nous avons également noté que les variations de débit entraînent des variations dans les abondances locales des adultes dans le lit mineur (IV.1). Notamment, de fortes variations de débit dans une rivière relativement large comme celle du site de Salau (≥ 5 m) semblent provoquer une diminution du nombre d'individus détectés probablement en raison (1) de l'émigration temporaire des individus vers des zones refuges, ou (2) des difficultés de détection pour l'observateur, ou (3) une combinaison des deux. Dans des rivières plus étroites, moins sujettes aux très grosses variations de débit mais susceptibles d'avoir des zones exondées en période estivale, comme à Fougax, le nombre d'adultes détectés semble diminuer en période de faibles débits. Ces résultats soulignent la sensibilité de l'espèce à une forte amplitude des débits, mais dénotent les capacités d'évitement des adultes quand les conditions sont peu favorables. Chez le Calotriton des Pyrénées, l'importance de la variabilité hydrologique n'avait jamais explicitement été étudiée auparavant, mais elle avait été suggérée par Montori et al. (2012), lors d'une étude sur l'impact des forts épisodes de pluie sur la dérive des larves. Dans cette étude, la mortalité accrue des larves causée par des dérives faisant suite à de fortes précipitations, entraînait une diminution du recrutement trois ans après l'événement de dérive, correspondant à l'âge de maturité pour la reproduction. Les adultes sont moins sensibles à la dérive du fait de leur stratégie comportementale leur permettant de détecter l'augmentation des débits et par conséquent de quitter le cours d'eau ou se protéger dans le milieu hyporhéique (Montori et al., 2012).

Le croisement des résultats obtenus aux différentes échelles spatiales nous indique donc que le Calotriton des Pyrénées favorise des cours d'eau où la fréquence d'assec est assez faible, allant même jusqu'à préférer les cours d'eau permanents. Sa présence dans le lit mineur est conditionnée par des variations de débit intra-saisonniers faibles.

V.1.1.3 Une préférence confirmée pour des substrats minéraux grossiers...

Puisque les fortes variations de débit ne semblent pas favorables au Calotriton des Pyrénées, on peut supposer que les individus restant néanmoins dans ces cours d'eau vont chercher des zones ou des caches pour se protéger temporairement. Un substrat minéral plutôt grossier offre ce type de protection en permettant aux individus de se dissimuler sous les blocs les plus gros ou entre des cailloux de taille plus petite. Nous avons montré l'importance de ce type de substrat dans le chapitre III.2. Ce type de substrat plutôt grossier a déjà été identifié comme essentiel aux organismes aquatiques et semi-aquatiques pour faire face aux variations de débits (Biffi et al., 2016 ; Townsend et al., 1997). Il permet en outre de se protéger de certains prédateurs (Rempel et al., 2000) et favorise aussi la richesse en invertébrés aquatiques (Townsend et al., 1997). Ainsi, comme pour la variabilité des régimes d'écoulement, l'influence du substrat minéral sur la sélection de l'habitat local par le Calotriton des Pyrénées pourrait être étroitement liée à l'influence de facteurs biotiques. Cette étroite relation a déjà

été suggérée pour un certain nombre d'espèces semi-aquatiques d'eau douce, comme le desman des Pyrénées (Biffi, 2017 ; Charbonnel, 2015) ou la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) (McDonald et al., 2007).

V.1.1.4 ... ainsi que des températures fraîches

Les conditions climatiques ont également été identifiées comme influençant fortement la distribution du Calotriton des Pyrénées à l'échelle de son aire de répartition (III.1) mais aussi à l'échelle locale du tronçon de cours d'eau (IV.1). La température maximale mensuelle de l'air limite fortement la présence de l'espèce à large échelle, restreignant sa distribution aux cours d'eau de tête de bassin versant soumis à un climat montagnard et des températures plutôt fraîches. Ce résultat est cohérent avec les limites climatiques de présence du Calotriton des Pyrénées sur l'ensemble de la chaîne, au-delà desquelles aucune présence n'a à ce jour été recensée (Fig. V.3). Par ailleurs, la température moyenne de l'eau sur un laps de temps court (i.e. ≤ 72 h) influence positivement le nombre d'adultes détectés dans le lit mineur pendant la période de reproduction. Il est largement reconnu que la température influence la répartition des espèces à large échelle (Charbonnel et al., 2016; Enriquez-Urzelai et al., 2019; Pearson & Dawson, 2003), mais elle joue également un rôle important dans les processus de thermorégulation chez les ectothermes comme les amphibiens. Il n'est donc pas étonnant qu'elle influence localement et à des échelles temporelles courtes la distribution du Calotriton des Pyrénées. En effet, comme les amphibiens produisent peu de chaleur par leur métabolisme, ils dépendent de la température ambiante ou du soleil pour réguler leur température corporelle. Par exemple, l'exposition au soleil est très répandue chez les anoues pour augmenter la température corporelle (Feder & Burggren, 1992 ; Lillywhite, 1970). Le Calotriton des Pyrénées étant plutôt considéré comme une espèce lucifuge (i.e. fuyant la lumière directe du soleil) (Despax, 1923), il est probable que la température de l'eau soit le moyen de thermorégulation principal de cette espèce. Des stratégies comportementales comme des déplacements peuvent donc être effectuées pour éviter les températures sous-optimales et rechercher les températures optimales, influençant alors les densités locales (Muñoz-Saravia et al., 2018). Ces résultats sont cohérents avec les connaissances actuelles sur le Calotriton des Pyrénées, dont la longueur de la période de reproduction est positivement corrélée à la température (Clergue-Gazeau, 1982).

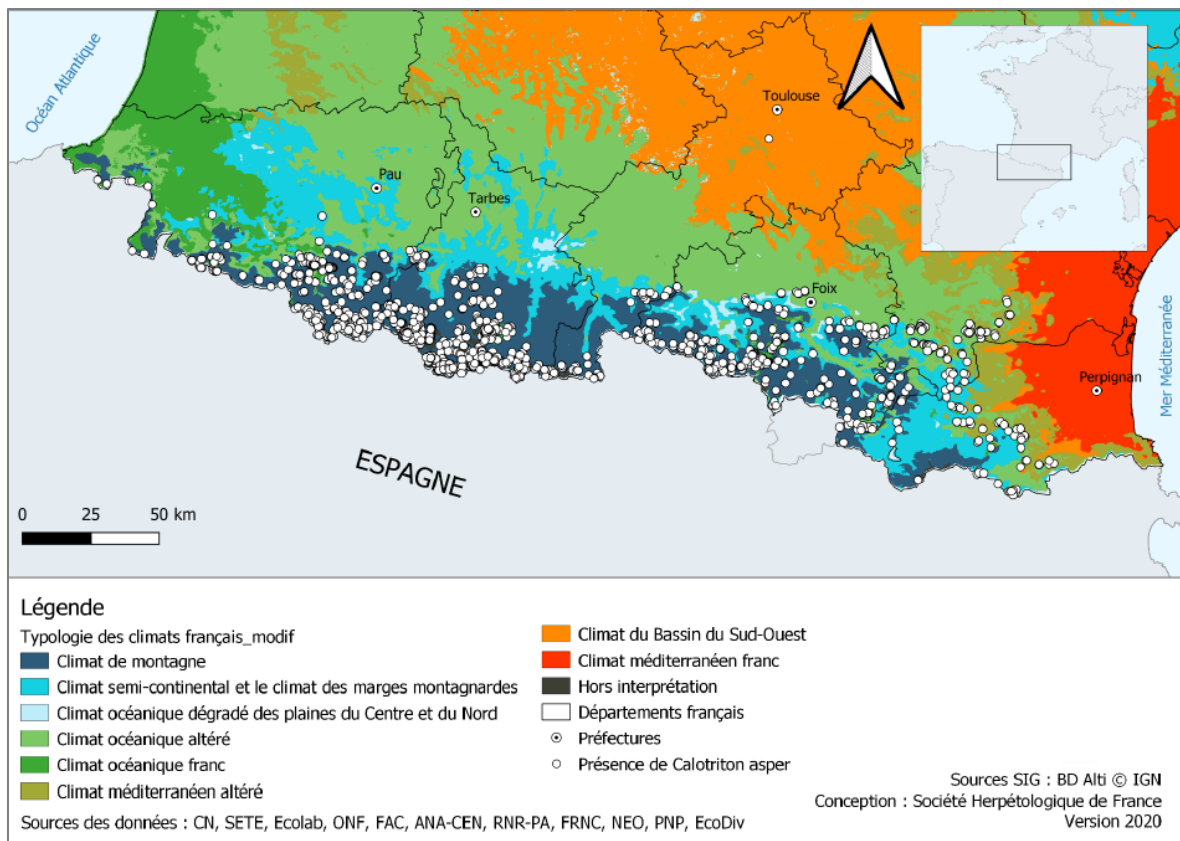


Figure V.3 : Répartition actuelle du Calotriton des Pyrénées en France, superposée aux typologies de climat rencontrées dans les Pyrénées et leur périphérie (Pottier et al., 2021). L'observation située à quelques kilomètres au sud de Toulouse est très certainement une erreur.

Bien que nous ayons mis en évidence une relation positive entre la température de l'eau et la présence des individus dans le cours d'eau, il est important de rappeler que nos conclusions ne concernent que deux populations provenant de deux cours d'eau relativement à l'abri des températures trop chaudes du fait de leur localisation en forêt (i.e. Fougax) ou en altitude (i.e. Salau). Ainsi, nous n'avons pas pu tester l'effet probablement négatif de fortes températures sur la présence de l'espèce dans le lit mineur, bien qu'observé à plusieurs reprises dans des cours d'eau de très basse altitude (i.e. < 500 m ; Clergue-Gazeau, 1981, 1982). Le site de Cass-Rats, que nous avons suivi sur une période de 18 mois mais qui a été retiré de l'étude du fait d'un trop faible nombre de recaptures, présentait ces caractéristiques (i.e. 500 m d'altitude, en limite de climat méditerranéen franc). Nous y avons observé une tendance à la diminution du nombre de captures en période estivale. A l'échelle locale, il est donc possible que la relation positive entre la température et l'abondance que nous avons mise en évidence puisse atteindre un plateau quand les températures deviennent trop chaudes. Au-delà de cette limite, la réponse des individus s'inverserait : ils quitteraient alors le lit mineur pour rejoindre des zones refuges en amont, latéralement ou plus profondément.

V.1.1.5 Une influence plus contrastée des perturbations liées aux activités humaines

A l'échelle des Pyrénées françaises, nous avons mis en évidence l'influence négative du pourcentage de terres destinées à l'agriculture à proximité de la rivière, sur la probabilité de présence du Calotriton des Pyrénées (III.1). Dans les Pyrénées, les zones cultivées se situent principalement dans les zones de piémont, tandis que les estives sont majoritairement situées en altitude. Ces zones (i.e. cultures et estives) coïncident avec les tronçons de rivière prédits comme les moins favorables pour le Calotriton des Pyrénées. Toutefois, bien que ce facteur soit déterminant pour la distribution du Calotriton des Pyrénées à l'échelle de son aire de répartition en France, nous avons pu constater à travers la palette des sites échantillonnés, qu'il peut évoluer dans des cours d'eau en contact étroit avec des zones d'estive ou des zones de passage (e.g. exploitation forestière, sentier de randonnée), sans que cela n'influence significativement l'abondance en individus (III.2). Pourtant, le piétinement, par le bétail ou les humains, est connu pour perturber les communautés aquatiques, et notamment la richesse et l'abondance en macroinvertébrés benthiques (Escarinati et al., 2014 ; Hardiman & Burgin, 2011). Les déjections des animaux dans les estives sont aussi source de pollution des cours d'eau car elles augmentent la quantité de matière organique, véhiculent des pathogènes et relâchent des résidus médicamenteux (Haack et al., 2016 ; Mesa et al., 2017). Nous supposons donc que le Calotriton des Pyrénées est capable d'éviter les zones les plus polluées du cours d'eau et que le contexte environnemental local (e.g. débit, quantité locale de précipitations, configuration spatiale du réseau hydrographique) joue un rôle important dans la réponse aux perturbations provoquées par les activités humaines (Grant et al., 2009). L'intensité de la pression induite par les activités humaines, notamment l'agriculture, n'a pas été étudiée dans cette thèse, mais mériterait d'être approfondie, afin d'évaluer plus en détail ses effets et identifier les limites de tolérance du Calotriton des Pyrénées.

L'ensemble des préférences d'habitat du Calotriton des Pyrénées identifiées dans cette thèse indique que la présence de cette espèce dans le lit mineur est associée à des environnements plutôt stables d'un point de vue hydrologique et thermique. Elle privilégie par ailleurs les zones faiblement perturbées par les activités humaines, sans toutefois les éviter totalement. Ces caractéristiques concordent avec la stratégie de reproduction K des populations de Calotriton des Pyrénées (MacArthur & Wilson, 1967 ; Pottier et al., 2021) (i.e. faible production de jeunes et grande longévité des adultes), qui nécessite des environnements peu fluctuants, avec des approvisionnements réguliers en ressources et de faibles risques.

V.1.2 Densités de populations, domaines vitaux et déplacements

V.1.2.1 De fortes densités locales...

Jusqu'à présent, les études s'étant intéressées aux densités des populations de Calotriton des Pyrénées avaient mis en évidence une grande variabilité entre les localités, allant d'une

vingtaine d'individus par kilomètre de rivière (Charpin, 2016), à plus de 3000 individus (Montori et al., 2008). Sur un même linéaire de cours d'eau, Charpin (2016) précise que les densités peuvent varier en fonction du secteur. En effet, dans son étude sur la Génie Longue (ruisseau principal de la Réserve Naturelle Régionale du Pibeste Ahoulet, Hautes-Pyrénées), il a pu mettre en évidence une densité de 743 individus par kilomètre de rivière dans le secteur amont, contre 26 individus dans le secteur aval. Ces études explorant les densités des populations de Calotriton des Pyrénées sont basées sur des méthodes d'analyse différentes, allant du report des densités brutes issues d'inventaires par comptage (Charpin, 2016), ou l'utilisation de modèles d'abondance permettant de prendre en compte la détection imparfaite des individus (OBIOs, 2011), jusqu'à l'utilisation de modèles de Capture-Marquage-Recapture (CMR) se basant sur l'identification individuelle (Montori et al., 2008, 2012). Elles sont donc difficilement comparables entre elles. Le suivi CMR réalisé par Montori et al. (2008) sur une population espagnole de Calotriton des Pyrénées avait également permis d'estimer ses capacités de déplacement, à approximativement 50 mètres sur une année. Cette distance de déplacement, qui peut refléter des activités d'exploration ou de relocalisation locale (Muths, Scherer, et al., 2018; Schulte et al., 2007), reste la plus faible détectée à ce jour pour l'espèce (Montori et al., 2008 ; Lucati et al., 2020). Elle n'informe cependant pas de la taille du domaine vital de l'espèce qui est une zone plus restreinte où sont réalisées les activités de routine (e.g. recherche de nourriture, repos) (Hutto, 1985 ; Johnson, 1980). Des recherches complémentaires étaient donc nécessaires pour mieux comprendre certains paramètres démographiques des populations, les déplacements et la taille du domaine vital du Calotriton des Pyrénées, éléments essentiels pour mettre en œuvre des actions de conservation appropriées (Brooks et al., 2006) (Chapitre IV).

L'utilisation d'une méthode de marquage moins invasive que les méthodes traditionnellement utilisées pour le Calotriton des Pyrénées (e.g. PIT-tag, Cucherousset et al., 2008; mutilation, Montori et al., 2008), a permis de marquer un grand nombre d'individus. Ainsi, la constitution d'un échantillon de grande taille a rendu possible l'estimation fine et robuste de la densité de population. Les résultats issus de notre étude sur deux populations ariégeoises estiment entre 3000 et plus de 4500 individus par kilomètre de rivière (correspondant à environ 150 à 250 individus/100 m²) sur les trois années de suivi réalisées pendant cette thèse. Ces densités sont supérieures à celles estimées par Montori et al. (2008, 2012), mais restent toutefois dans le même ordre de grandeur. A titre de comparaison, les densités de population estimées pour la salamandre alligator (*Cryptobranchus alleganiensis*), espèce nord-américaine, vont de 0.06 individus/100 m² (Burgmeier et al., 2011) à 20 individus/100 m² (Kern, 1984). Elles sont en moyenne de 20 individus/100 m² pour la salamandre de torrent Olympique (*Rhyacotriton olympicus*) et de 11 individus/100 m² pour *Dicamptodon copei*, deux autres espèces d'urodèles américaines inféodées aux torrents de montagne (Adams & Bury, 2002). Si les conditions d'habitat sont favorables au Calotriton des Pyrénées (cf. V.1.1), ses populations semblent donc pouvoir être localement abondantes, en comparaison avec d'autres espèces

d'amphibiens de rivière. Cependant, il existe également dans les Pyrénées des populations de très petite taille (Charpin, 2016), pour lesquelles un suivi rigoureux selon un protocole standardisé serait nécessaire afin d'identifier les facteurs agissant ainsi sur leur démographie.

V.1.2.2 ... Variant annuellement...

Notre analyse n'a pas mis en évidence de variation de densité (i.e. pas de réelles différences de taille de population) entre les deux sites. Cependant, nous avons montré une variation significative de la densité estimée entre les deux premières années d'échantillonnage (i.e. 2018-2019) et la dernière année d'échantillonnage (i.e. 2020), passant de près de 3300 individus par kilomètre à plus de 4500 (+ 42 %). Les fluctuations dans la taille des populations sont le résultat de modifications des taux de recrutement, de mortalité, d'immigration ou encore d'émigration (Hastings, 2013). Comprendre ces fluctuations au cours du temps nécessite de s'intéresser aux modifications de ces paramètres démographiques, mais également aux causes de ces modifications, qui peuvent être physiques (e.g. modifications des conditions environnementales) ou biologiques (e.g. prédation, disponibilité des ressources alimentaires, maladies). Chez les amphibiens, les différences de taille des populations reproductrices d'une année à l'autre peuvent être le résultat de divers facteurs, tels que des individus qui ne se reproduisent pas durant une année (Bull & Shine, 1979 ; Cayuela et al., 2014 ; Muths et al., 2010) ou un recrutement erratique dans la population adulte en raison de la forte variation de la survie larvaire (Griffiths et al., 2010). Des fluctuations interannuelles importantes de la taille des populations reproductrices ont déjà été observées chez des populations de tritons se reproduisant dans des étangs (Arntzen & Teunis, 1993 ; Miaud et al., 1993). Ces fluctuations naturelles semblent être caractéristiques des amphibiens inféodés aux milieux lenticules (Alford & Richards, 1999 ; Davic & Welsh, 2004), mais sont peu documentées chez les amphibiens se reproduisant dans les cours d'eau, quoique probables (Fu et al., 2013). Ce constat soutient l'idée que, pour identifier les déclin de population d'amphibiens qui sont actuellement recensés dans le monde (Stuart et al., 2004), des études à long terme sont nécessaires (Blaustein et al., 1994). Une simple comparaison entre deux années pourrait donner une estimation incorrecte de la tendance.

V.1.2.3 ... Mais aussi en fonction des saisons

Le suivi mensuel sur deux années complètes du site de Fougax nous a permis d'identifier les périodes précises de présence de l'espèce dans le lit mineur des cours d'eau. Sur ce site de basse altitude (i.e. 700 m), les individus sont présents dans l'eau d'avril à fin août, puis les individus quittent progressivement le lit mineur (Fig. V.4) pour retrouver leurs sites d'hivernage (milieu hyporhéique et/ou lit majeur). Bien que la température hivernale (minimum 2°C) ait pu être inférieure aux limites thermiques précédemment identifiées (i.e. < 5°C ; Pottier et al., 2021), nous avons tout de même toujours pu observer quelques individus dans le lit mineur du cours d'eau, témoignant de la tolérance thermique de l'espèce aux températures très basses.

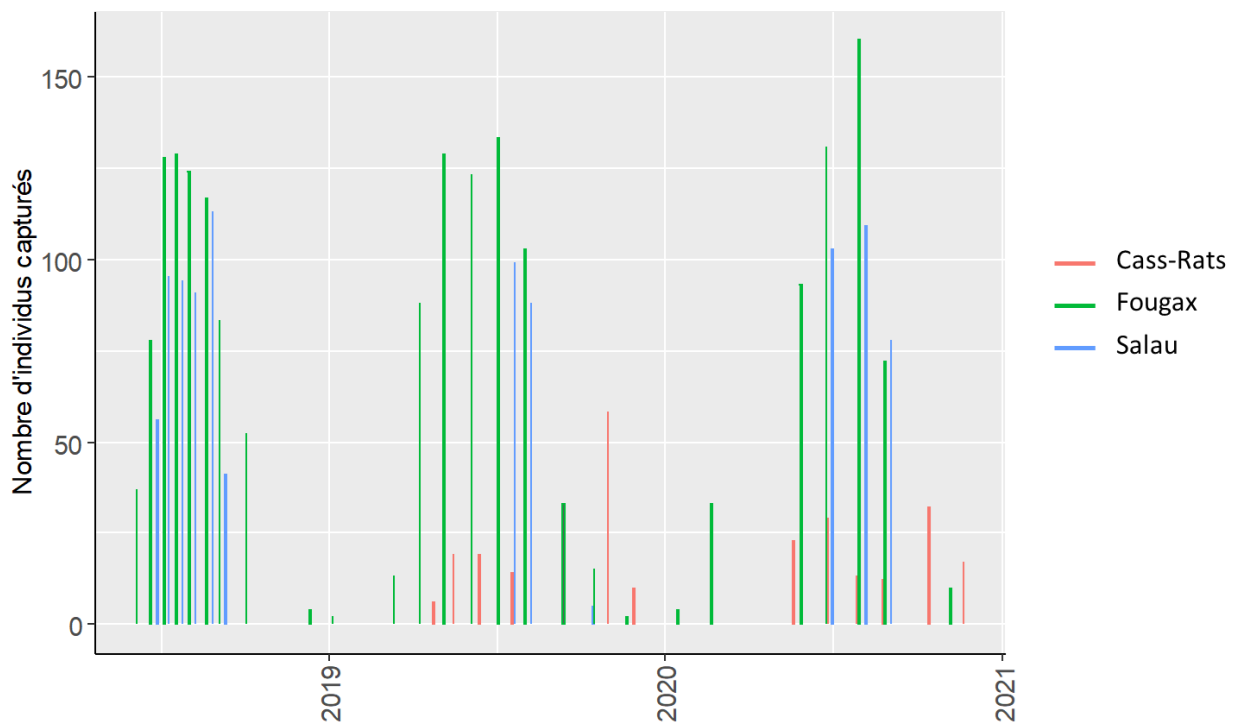


Figure V.4 : Nombre de captures de Calotriton des Pyrénées sur la période d'étude, de juin 2018 à décembre 2020, pour les sites de Cass-Rats (rouge), Fougax (vert) et Salau (bleu).

Sur le site de Cass-Rats, nous avons pu constater que les effectifs diminuaient en période estivale, comme cela avait déjà été observé dans ce secteur de basse altitude des Pyrénées (i.e. Corbières) (Pottier et al., 2021). Les individus sont majoritairement présents dans le cours d'eau d'avril à juin, puis d'octobre à novembre, correspondant à deux périodes de reproduction distinctes (Le Roux, comm. pers.). Bien que suivi sporadiquement au cours de cette thèse du fait des aléas météorologiques (e.g. tempête Gloria en janvier 2020), la dynamique des effectifs à Cass-Rats reflète tout de même le fonctionnement particulier de ce site, certainement en étroite connexion avec le milieu souterrain karstique. Le cours d'eau est en effet alimenté par des résurgences avec une température moyenne annuelle stable de l'eau autour de 11°C, servant ainsi de refuge thermique en hiver mais aussi pendant les périodes estivales chaudes. Un certain nombre de populations d'amphibiens sont de cette manière dépendantes du milieu cavernicole pour assurer leur persistance (Cimmaruta et al., 1999 ; Ficetola et al., 2012 ; Rosa & Penado, 2013). Par ailleurs, les très faibles taux de recapture annuels que nous avons obtenus à l'issue du suivi par CMR (IV.1) suggèrent que les individus résident peu dans le lit mineur et que la population a un comportement plutôt nomade (Perret et al., 2003). Une partie de cette transience pourrait être due à des déplacements locaux entre le milieu souterrain et le lit mineur pour connecter les sites d'hivernage et d'estivation aux sites de reproduction, ce qui serait cohérent avec le caractère cavernicole facultatif du Calotriton des Pyrénées (Pottier et al., 2021). Malgré l'importance évidente des abris souterrains pour cette espèce et le fait qu'elle y passe une partie substantielle de son cycle de vie dans certains secteurs des Pyrénées, les stratégies de

sélection de l'habitat chez les populations en étroite connexion avec le milieu cavernicole sont encore floues. Ces milieux mériteraient d'être bien plus explorés afin de mieux comprendre leur rôle réel de refuge.

Ces variations saisonnières n'ont pas pu être explorées à Salau du fait de la difficulté d'accès au site dès les premières neiges.

V.1.2.4 Une surestimation probable des densités de population induite par les individus transients

Dans notre estimation de la taille des populations de *Calotriton* des Pyrénées suivies, nous n'avons pas considéré les transients, c'est-à-dire les individus qui, une fois marqués, ne sont jamais recapturés. Ces individus peuvent être morts entre deux occasions de capture ou avoir quitté définitivement la zone d'étude. Ils peuvent aussi ne pas avoir été capturés alors qu'ils étaient présents dans le cours d'eau lors de l'échantillonnage, en raison de conditions de détectabilité moins optimales (e.g. débits forts) ou d'une défaillance temporaire de l'observateur. Toutefois, il n'existe aucune information permettant de détecter ce type d'individus chez le *Calotriton* des Pyrénées (e.g. âge ; Genovart & Pradel, 2019). Ils ne peuvent pas non plus être considérés comme transients dès la première occasion de capture. La présence de transients parmi les individus résidents (i.e. ceux qui restent dans leur domaine vital; Pradel et al., 1997) peut cependant biaiser les taux de survie apparents des populations car leur probabilité de survie est égale à zéro après leur capture initiale du fait de leur absence de recapture (Perret et al., 2003 ; Pradel et al., 1997). Les différences de probabilité de capture entre individus résidents et transients peuvent aussi affecter l'ensemble des paramètres démographiques qui en découlent, tels que l'abondance en individus de la population résidente, qui peut être surestimée (Madon et al., 2012). Au cours des trois années de suivi des populations de *Calotriton* des Pyrénées de Fougax et Salau, environ 55 % des individus uniques identifiés n'ont été capturés qu'une seule fois (Fig. V.5). Bien qu'il soit impossible d'affirmer avec certitude que ces individus sont réellement des transients, d'autres causes d'absence de recapture étant supposées, l'importante proportion d'individus capturés une seule fois suggère que des phénomènes de transience pourraient avoir lieu dans les

populations de Calotriton des Pyrénées, conduisant à une possible surestimation de la taille des populations.

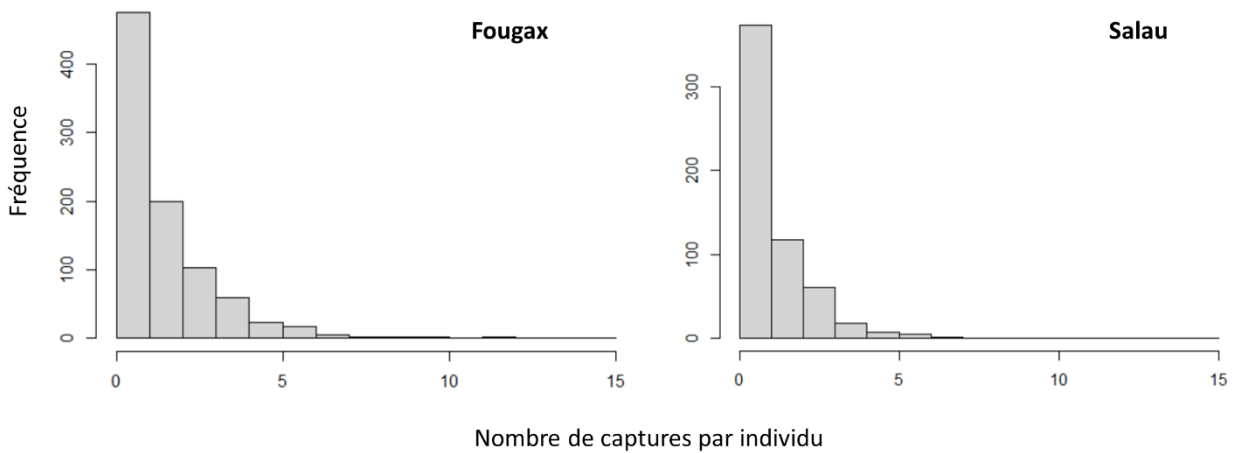


Figure V.5 : Nombre de captures par individu sur les trois années de suivi des populations de Fougax et Salau.

Peu d'études ont jusqu'à présent documenté les taux de transience chez les amphibiens (Oro & Doak, 2020). Ce taux a néanmoins été estimé entre 35 et 37 % des individus capturés pour le triton alpestre (*Triturus alpestris*) (Perret et al., 2003). Pour cette espèce, ne pas tenir compte de la transience conduisait à une sous-estimation de la survie de près de 30 % (Miaud, 1990). Ce phénomène serait donc à considérer dans les futures études sur la dynamique des populations de Calotriton des Pyrénées. Si les individus capturés une seule fois ont réellement quitté le cours d'eau, et que les captures uniques ne sont pas le résultat d'erreurs de prospections (i.e. individus manqués) ou de mortalité, une option serait dans un premier retirer ces individus des modèles de population pour pouvoir estimer la taille de la population résidente d'un cours d'eau. Dans un second temps, l'inclusion dans les modèles de population d'un état spécifique pour les transients pourrait aider à estimer les densités de manière plus robuste (Oro & Doak, 2020).

V.1.2.5 De petits domaines vitaux pour une espèce attachée à son site de reproduction en période estivale

Grâce à l'utilisation de modèles spatiaux de CMR, prenant en compte l'organisation spatiale des individus dans la population (Royle et al., 2014), nous avons pu estimer la taille du domaine vital en période de reproduction du Calotriton des Pyrénées. Elle varie de 10 à 45 m linéaire en fonction du site et de l'année. La taille maximale coïncide avec la plus forte densité de population estimée au cours d'une année (i.e. Fougax en 2020), ce qui serait en faveur de l'hypothèse d'un recrutement supérieur cette année-là. En effet, les individus adultes récemment matures sexuellement peuvent parcourir de plus longues distances afin d'établir leur territoire ou retourner sur leur site de naissance (Koenig et al., 1992), biaisant alors les estimations de taille de domaines vitaux. Excluant cette année certainement atypique, la taille

moyenne estimée du domaine vital du Calotriton des Pyrénées est plutôt de 15 m linéaire, tous sites confondus. Le fait que nous ayons étudié les déplacements des individus sur des sections de 12.5 m de long conditionne probablement ce résultat, car des déplacements de plus faible amplitude n'étaient pas détectables avec notre jeu de données. Ainsi, une taille de domaine vital estimée aussi proche de la résolution spatiale des échantillonnages suggère que la taille réelle du domaine vital du Calotriton des Pyrénées pendant la période de reproduction pourrait être certainement encore plus réduite. Quoi qu'il en soit, un domaine vital en période de reproduction de l'ordre de quelques mètres suggère un fort attachement des individus à leur site de reproduction en intra-annuel et un style de vie plutôt sédentaire (Ousterhout & Liebgold, 2010).

Nous avons par ailleurs mis en évidence que les déplacements à l'échelle de la population sont biaisés vers l'amont en période de reproduction et que la probabilité de déplacement est plus forte pour des individus capturés en aval des tronçons de rivière étudiés qu'en amont. Ce résultat suggère que ce type de déplacement pourrait être saisonnier et s'apparenter à de la migration de reproduction, les zones les plus favorables à la reproduction étant situées plutôt à l'amont des deux tronçons de cours d'eau étudiés. Bien que très bien connu chez les espèces d'amphibiens se reproduisant en milieu lentique (Cayuela et al., 2018 ; Trochet et al., 2017), la migration de reproduction chez les amphibiens se reproduisant dans les rivières reste à ce jour très peu documentée (Taguchi, 2009).

V.1.3 Quel devenir pour le Calotriton des Pyrénées face aux multiples pressions ?

V.1.3.1 Face au changement climatique

Plusieurs résultats de ce travail de thèse ont mis en évidence que le Calotriton des Pyrénées préfère des environnements stables d'un point de vue hydrologique et thermique, et peu perturbés. Ces préférences d'habitat soulèvent la question de sa vulnérabilité face aux changements globaux. En effet, en Europe, le changement climatique modifie les débits des rivières, avec une tendance à la diminution des débits dans le sud depuis les années 1960 (environ -5 % par décennie), du fait d'une réduction des précipitations et d'une augmentation de l'évaporation liée au réchauffement (Blöschl et al., 2019 ; Fig. V.6). Depuis 1949, la température moyenne de l'air dans les Pyrénées se serait réchauffée de 1.2 °C, principalement durant la période estivale, selon le rapport de l'Observatoire Pyrénéen du Changement Climatique (OPCC) de 2018. Le nombre de jours d'enneigement à moyenne altitude aurait quant à lui diminué de 10 à 15 jours par an. En résulterait alors une fonte du manteau neigeux

précoce, qui, combinée à une forte pluviométrie en période printanière conduirait à une augmentation des débits à cette saison.

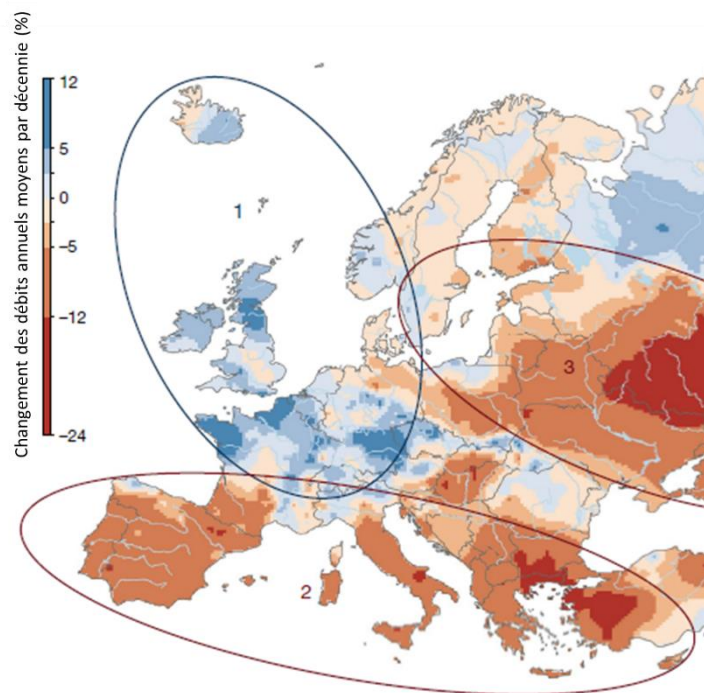


Figure V.6 : Tendances régionales observées des débits dans les rivières d'Europe (1960-2010). Le bleu indique des débits en augmentation tandis que le rouge indique des débits en diminution (en pourcentage de changement des débit annuels moyens par décennie). Les chiffres 1 à 3 indiquent les régions avec des facteurs distincts. 1, Europe du Nord-Ouest : augmentation des précipitations et de l'humidité du sol. 2, Europe du Sud : diminution des précipitations et augmentation de l'évaporation. 3, Europe de l'Est : diminution des précipitations et fonte des neiges plus précoce (d'après Blöschl et al., 2019).

Dans les Pyrénées françaises, nous avons par ailleurs estimé que les cours d'eau intermittents représentent 60 % du réseau hydrographique (III.1). Au regard des tendances actuelles (Blöschl et al., 2019), il est probable que certains cours d'eau avec un écoulement de l'eau aujourd'hui permanent, mais dont les débits sont déjà faibles à certaines périodes de l'année, deviennent intermittents si les précipitations continuent à se réduire et la température à se réchauffer (Reynolds et al., 2015), comme cela a déjà été montré dans d'autres régions montagneuses comme les Alpes (Horton et al., 2006). Par ailleurs, la fréquence et la durée d'assec des cours d'eau déjà intermittents pourraient augmenter dans certaines régions, en particulier dans le secteur méditerranéen (Tramblay et al., 2021). Les étiages estivaux pourraient y être également plus précoces, plus sévères et plus longs (Boé et al., 2009 ; Caballero et al., 2007).

Aux effets des changements climatiques s'additionnent les effets des pratiques de gestion des ressources en eau, notamment l'été via les soutiens d'étiage, qui modifient également profondément les régimes d'écoulement des rivières (Belletti et al., 2020 ; de Graaf et al.,

2014 ; Lehner et al., 2011). Les altérations des régimes d'écoulement naturels, résultant du captage des eaux et des aménagements hydrauliques (e.g. seuils, barrages) pour les besoins de l'Homme, impliquent des changements dans l'intensité, la fréquence et la prévisibilité saisonnière des inondations et des sécheresses. Ces changements peuvent ensuite altérer le transport de la matière organique et des sédiments (Dewson et al., 2007), ce qui conduit à une simplification des réseaux hydrographiques (Tonkin et al., 2018), une réduction de la diversité des habitats riverains et aquatiques (Belmar et al., 2013) et de la diversité spécifique (e.g. chez les macro-invertébrés benthiques ; Lobera et al., 2017), et une modification de la composition des communautés (Guareschi et al., 2014). En général, les effets de la régulation du débit sur les organismes aquatiques sont plus forts dans les cours d'eau permanents que dans les cours d'eau intermittents, car l'intermittence naturelle impose une pression éco-évolutive sur les espèces aquatiques et semi-aquatiques en sélectionnant des traits de résistance qui confèrent une résilience des individus, des populations et finalement des espèces face aux altérations des débits d'origine anthropique (Belmar et al., 2019). Dans les cours d'eau intermittents, la présence d'une phase exondée oblige en effet les organismes à éviter cette période en migrant vers d'autres secteurs restant inondés ou en produisant des stades de repos et de protection (Datry et al., 2016 ; Sheldon et al., 2010). Bien que les ouvrages hydrauliques soient rarement localisés sur des cours d'eau susceptibles de s'assécher, ces derniers sont tout de même sous la pression du captage de l'eau. Nous avons pu le constater sur le site d'Ossoue, où le tronçon de rivière étudié correspond à un tronçon en eau situé entre une prise d'eau en amont et une perte en aval du lit mineur.

Face à de telles pressions, les gestionnaires des milieux aquatiques (e.g. exploitants d'ouvrages hydroélectriques, irrigants) ont une grande responsabilité en matière de maintien d'une quantité d'eau suffisante dans les tronçons amont. En milieu intermittent par exemple, garantir la disponibilité en points d'eau en aval des ouvrages ou dans le milieu souterrain, durant toute la période d'assèchement, est primordial pour assurer leur rôle de refuge pour les organismes cherchant à éviter cette phase (Sheldon et al., 2010), comme le Calotriton des Pyrénées. Si de telles zones venaient à disparaître, ou du moins être altérées, les populations se retrouveraient contraintes sur des surfaces plus petites, augmentant les phénomènes de compétition intra et inter-spécifiques, et pouvant dévier la sélection de l'habitat local vers des habitats sous-optimaux. Ces hypothèses sont également plausibles pour les cours d'eau intermittents non-régulés, car l'augmentation projetée de la fréquence et de la longueur des périodes d'assec dans les années à venir, pourrait compromettre la persistance de certaines de ces zones refuges, verticalement ou latéralement, entre deux phases d'écoulement des eaux.

Bien que nous n'ayons pas étudié le devenir du Calotriton des Pyrénées dans un contexte de changement climatique, le fait que la probabilité de présence du Calotriton des Pyrénées diminue quand la fréquence d'assèchement des cours d'eau augmente pose sérieusement la question de son maintien dans les milieux intermittents pyrénéens à l'avenir. Du fait de ses

faibles capacités de déplacement mises en évidence dans cette thèse, ses possibilités pour rejoindre d'autres points d'eau en période d'assèchement sont compromises et des populations pourraient être amenées à disparaître si la connectivité entre les zones refuges n'est pas assurée (Sheldon et al., 2010).

V.1.3.2 Face au changement d'utilisation des terres

D'importants changements dans l'utilisation des terres par l'Homme sont intervenus au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle, notamment en raison de l'exode rural et de la modernisation de l'agriculture. En Europe, l'intensification de l'agriculture et de la sylviculture, ainsi que le développement urbain, sont les principaux facteurs directs de perte de biodiversité (IPBES, 2018). Les cours d'eau localisés dans des secteurs d'agriculture intensive (culture et pâturage) possèdent ainsi une biodiversité plus faible que dans les secteurs forestiers (Bayramoglu et al., 2020). Dans les écosystèmes de montagne comme les Pyrénées, bien que l'utilisation des terres ait pu localement s'intensifier au cours des dernières décennies, une tendance générale en faveur d'un abandon ou de l'extensification de l'agriculture semble se profiler depuis les années 1950 (Mottet et al., 2006; Roura-Pascual et al., 2005). La diminution du nombre d'exploitations et l'abandon des pratiques agricoles traditionnelles ont ainsi entraîné la désertion de certaines terres agricoles (e.g. estives), le reboisement, la diminution de la pression exercée par le bétail et le remplacement des cultures céréalières par des prairies (García-Ruiz et al., 1996; Roura-Pascual et al., 2005). L'étendue des zones cultivées s'en retrouve donc diminuée et celles-ci se concentrent dans les vallées, proches des villages (Roura-Pascual et al., 2005). D'un point de vue biologique, le remplacement des habitats ouverts (cultures, prairies et zones arbustives) par des milieux forestiers favorise l'établissement d'espèces adaptées à ce type de milieu, au détriment des espèces adaptées aux milieux ouverts. Avoir identifié que le Calotriton des Pyrénées semble privilégier des habitats dans des zones faiblement perturbées par les activités agricoles (i.e. principalement pâtures et cultures sur petites parcelles) suggère que l'intensité des activités agricoles du début du siècle dernier aurait pu fortement impacter sa présence dans les cours d'eau adjacents aux parcelles exploitées. L'abandon de ces pratiques pourrait aujourd'hui bénéficier à l'espèce, en particulier à basse altitude, où les écosystèmes forestiers qui les remplacent pourraient créer des conditions favorables à sa présence (i.e. température fraîche et humidité).

Cependant, le développement d'autres activités anthropiques utilisant les cours d'eau ou s'exerçant à leur proximité immédiate, telles que le tourisme aquatique (e.g. canyoning, kayak, via ferrata), pourraient de la même manière perturber le Calotriton des Pyrénées et ses habitats (Dalibard et al., 2020). Dans les dernières décennies, le tourisme à destination de lieux offrant un environnement agréable (e.g. rivières et lacs de montagnes) est devenu très populaire à travers le monde, et l'industrie du tourisme s'est développée rapidement en réponse à ce nouvel essor (Referowska-Chodak, 2015). Ce phénomène accroît la demande en ressources naturelles dans les régions proches des villes, et les régions dotées de richesses naturelles comme les chaînes de montagnes (e.g. Pyrénées) sont souvent plus susceptibles de devenir des attractions touristiques populaires. Or, lorsque l'industrie du tourisme n'en est

qu'à ses débuts, elle présente un développement extensif et les dommages environnementaux liés aux attractions touristiques sont importants (e.g. modification du rythme d'activité des espèces du fait de la présence de visiteurs, destruction des forêts pour les infrastructures ; Bessa et al., 2017; Kart Aktaş & Yıldız Donmez, 2019). Le comportement inapproprié des touristes (e.g. prélèvement d'essences locales en « souvenir », rejet de déchets dans l'environnement) génère également des perturbations et des pollutions locales importantes, du fait de l'importante concentration de touristes durant le pic de la saison touristique (Sun & Liu, 2020). Nos observations de terrain sur des cours d'eau proches de la présence humaine (i.e. proches des routes et rapidement accessibles à pied par des sentiers pédestres) nous ont permis de constater que l'affluence était importante en période estivale, qui correspond par ailleurs au pic d'activité de l'espèce. Il est fréquent que les sentiers pédestres traversent les cours d'eau où l'espèce est présente, et que ceux-ci soient donc piétinés plusieurs fois par jour (e.g. Salau, Trois-Seigneurs, Ossoue). Dans les secteurs piétinés, nous avons constaté que les individus de Calotriton des Pyrénées sont très souvent absents (menace d'écrasement), alors que présents autour. Si les activités touristiques s'effectuant essentiellement dans les cours d'eau favorables à l'espèce continuent de se développer fortement dans les Pyrénées dans les années à venir (e.g. canyoning, qui nécessite des lits de cours d'eau accidentés, pentus et étroit de tête de bassin versant), un impact sur la présence de l'espèce dans ces cours d'eau est à craindre. Cette problématique a été clairement identifiée dans le cadre du LIFE+ « Desman des Pyrénées », du fait notamment de son impact important sur les communautés d'invertébrés aquatiques (Hardiman & Burgin, 2011), ressource alimentaire de nombreuses espèces aquatiques dont le Calotriton des Pyrénées fait partie.

V.2 Implications futures pour la conservation et la gestion du Calotriton des Pyrénées

V.2.1 Zones à enjeux de conservation

Très peu d'études avaient jusqu'à présent été réalisées afin de comprendre la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées à différentes échelles spatiales (Clergue-Gazeau & Martínez-Rica, 1978 ; Despax, 1923 ; Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977). Les résultats apportés par cette thèse sont une étape clé dans le processus de prise de décision pour sa conservation (Dalibard et al., 2020). Un des objectifs principaux de ce travail était de pouvoir fournir des éléments de réponse aux nombreuses questions concernant l'écologie du Calotriton des Pyrénées, qui permettront à court, moyen et long terme de mieux prendre en compte l'espèce dans la gestion des milieux aquatiques, notamment face aux enjeux importants que sont, par exemple, les changements climatiques, les changements d'utilisation des terres, le développement des activités de loisir aquatiques ou celui des énergies renouvelables (i.e. hydro-électricité) dans les Pyrénées.

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

La compilation des données de présence du Calotriton des Pyrénées à l'échelle des Pyrénées françaises ont en premier lieu permis de réactualiser sa carte de répartition en France (III.1 ; Pottier et al., 2021). Ces données ont rendu possible la production d'une carte de prédiction de favorabilité des habitats pour l'espèce (Fig. V.7a). Cette carte est un outil essentiel pour identifier les zones à prospecter en priorité (e.g. habitats favorables mais pas de données de présence avérée) et les zones à fort enjeux de conservation (e.g. habitats favorables abritant des populations connues) (Bojorquez-Tapia et al., 1995 ; Mateo et al., 2019). Actuellement, les zones les plus favorables au Calotriton des Pyrénées sont situées en tête de bassin versant. Mais des populations sont aussi présentes à plus basse altitude (Fig. V.7a). Le Parc National des Pyrénées est sans conteste le secteur le plus favorable à l'espèce (Fig. V.7b) et a donc une forte responsabilité en matière de sa protection mais aussi de ses habitats. Des secteurs avec de fortes favorabilités d'habitat (i.e. > 0.7 ; Fig. V.7b), mais pour lesquels la présence du Calotriton des Pyrénées est à ce jour inconnue ont aussi été identifiés à l'est des Pyrénées, dans le département des Pyrénées-Orientales (Fig. V.7b). A court terme, ces secteurs devraient être prioritaires en matière de prospection, afin d'identifier d'éventuelles nouvelles populations et ainsi affiner la carte de répartition du Calotriton des Pyrénées. Un large secteur situé à l'est du département de l'Ariège, en tête de bassin, est prédit comme étant actuellement fortement favorable au Calotriton des Pyrénées, mais n'est protégé par aucun cadre (e.g. Natura2000, Réserve Naturelle Régionale, Parc Naturel Régional). Il n'est donc soumis qu'à peu de contrainte réglementaire vis-à-vis de la protection des habitats naturels. Ce secteur avait déjà été identifié comme prioritaire pour la conservation d'une autre espèce pyrénéenne semi-aquatique fortement en déclin, le Desman des Pyrénées (Charbonnel, 2015). Il devient donc important de considérer cette zone dans le réseau des espaces protégés.

Par ailleurs, certaines zones ont été prédites défavorables au Calotriton des Pyrénées alors que des données de présence de l'espèce y existent. C'est le cas notamment du secteur aval de la zone d'étude, de la Haute-Garonne aux Pyrénées-Orientales (Fig. V.7b). Plusieurs explications sont possibles. Premièrement dans les secteurs aval, à basse altitude, seul quelques petits cours d'eau pourraient être favorables à la présence de l'espèce, et ce sont dans ces cours d'eau que se superposent les données de présence avérées. Ensuite, les données de présence peuvent être trop anciennes et le Calotriton des Pyrénées n'est peut-être plus présent du fait d'une modification de l'habitat (e.g. dégradation de la qualité de l'eau, assèchement). Ces sites devraient être prospectés pour confirmer/infirmier la présence de l'espèce mais aussi leur état écologique. Enfin, les prédictions étant issues d'un modèle, elles peuvent être fausses pour certaines zones, notamment si c'est l'effet de variables environnementales non prises en compte dans la modélisation qui favorise la présence de l'espèce dans ces zones (e.g. connexion au milieu souterrain). Des cours d'eau peuvent y être en fait très favorables, qu'il convient alors de protéger. Là encore, des prospections sont nécessaires afin de confirmer ou non la présence du Calotriton des Pyrénées dans ces

secteurs. A titre d'exemple, le site de Cass-Rats suivi durant cette thèse est notamment situé dans un secteur prédit défavorable. Un futur Arrêté Préfectoral de Protection de Biotope (APPB ; périmètre protégée où est promulgué l'interdiction ou un encadrement stricte de certaines activités susceptibles de porter atteinte à l'équilibre biologique des milieux et/ou à la survie des espèces protégées y vivant) est prévu sur ce ruisseau.

D'une manière générale pour ces zones aval avec des données de présence dans des secteurs prédits défavorables, la question se pose de la connectivité des zones protégées et de l'échelle spatiale à considérer pour mettre en œuvre des mesures de protection (Lehikoinen et al., 2021; Tjørve, 2010). Selon la théorie de la métapopulation (i.e. ensemble de populations d'individus d'une même espèce séparées spatialement ou temporellement, et interconnectées par la dispersion), une population est plus susceptible de persister dans une vaste parcelle où les habitats sont tous connectés entre eux que dans de petites parcelles fragmentées (Harrison, 1991). En théorie, un réseau d'aires protégées bien connecté devrait favoriser la persistance des populations face au changement climatique et à la dégradation des habitats (Hannah, 2008), en permettant la dispersion des individus (Ronce, 2007). Chez le Calotriton des Pyrénées, des phénomènes de dispersions apparaissent principalement entre des populations relativement proches (i.e. 0-4 km), la plupart du temps au sein d'une même vallée (Lucati et al., 2020). Tenir compte de cette distance de dispersion dans la délimitation des aires protégées, ainsi que de l'habitat terrestre est crucial pour que celles-ci protègent efficacement l'espèce dans un secteur donné, notamment dans les bassins versants très anthropisés, où l'habitat du Calotriton des Pyrénées est fragmenté. A titre d'exemple, pour une espèce de salamandre de cours d'eau endémique du centre-Est des Etats-Unis aux capacités de migration et de dispersion similaires à celle du Calotriton des Pyrénées (*Ambystoma barbouri*, Storfer, 1999), Drayer et al. (2020) recommandent la préservation d'une zone tampon de 450 m à proximité des cours d'eau favorables à l'espèce. Cette distance permet de protéger les habitats riverains, a une fonction de filtre vis-à-vis des contaminations environnementales (Mander et al., 2005) et améliore la rétention de l'eau au sein du bassin versant, réduisant ainsi l'intensité des épisodes de crues (Wang et al., 2006).

A court terme, l'objectif est d'évaluer si les moyens légaux et réglementaires, les schémas d'aménagement, les guides normatifs ainsi que les fiches techniques relatifs à la protection du milieu hydrique ou riverain conservent adéquatement l'espèce et son habitat. Il est par exemple nécessaire de réactualiser les formulaires de données des sites Natura 2000, qui est l'outil gestionnaire à visée conservatoire couvrant la plus grande étendue géographique de l'aire de répartition du Calotriton des Pyrénées en France (Pottier et al., 2021). En effet, même si les Pyrénées françaises recensent 68 sites Natura 2000, seulement 27 sont indiqués comme abritant le Calotriton des Pyrénées, alors qu'au moins 16 de plus devraient le mentionner (Pottier et al., 2021), sans compter les zones favorables identifiées dans cette thèse, où la présence de l'espèce n'est à ce jour pas décrite.

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

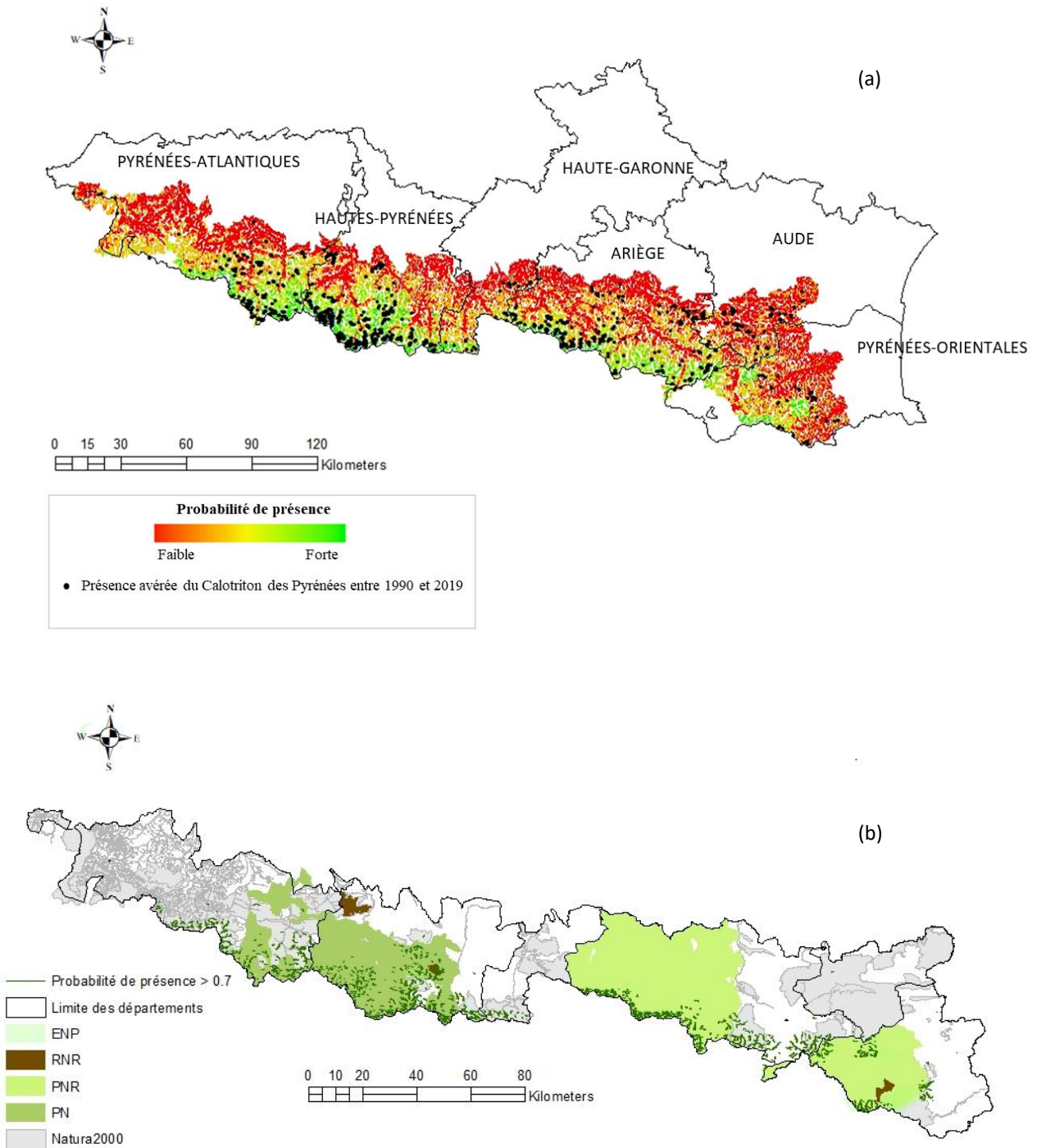


Figure V.7 : (a) Favorabilité d’habitat (i.e. probabilité de présence) prédite par le modèle de distribution d’espèce MaxEnt pour le Calotriton des Pyrénées (Chapitre 6) et données de présence avérée entre 1990 et 2019 (points noirs). Les zones en rouge correspondent à des secteurs où l’habitat est considéré comme plutôt défavorable pour l’espèce tandis que les zones en vert constituent les secteurs les plus favorables. (b) Localisation des différentes aires protégées ou labellisées dans les Pyrénées françaises, et des tronçons de rivière les plus favorables (i.e. favorabilité d’habitat > 0.7, vert foncé) pour le Calotriton des Pyrénées. ENP : Espace naturel protégé ; RNR : Réserve naturelle régionale ; PNR : Parc naturel régional ; PN : Parc national.

V.2.2 Perspectives de gestion

Bien que de nombreuses questions demeurent encore concernant l'écologie du Calotriton des Pyrénées (e.g. dispersion, taux de survie entre les différents stades et de reproduction, phase terrestre), les éléments rassemblés durant cette thèse nous permettent de proposer quelques mesures pouvant aider à la gestion de cette espèce et de ses habitats.

L'importante contribution de l'hydrologie à la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées nécessite une prise en compte de l'espèce dans la gestion des ouvrages hydrauliques. Dans l'étude menée à l'échelle de son aire de répartition, nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la densité d'obstacles à l'écoulement au sein d'un tronçon de cours d'eau sur la favorabilité de l'habitat pour l'espèce (III.1). Cependant, la base de données utilisée (ROE © OFB) n'est pas totalement exhaustive pour le recensement des ouvrages hydrauliques dans les Pyrénées, notamment concernant les plus petits ouvrages, qui sont pourtant ceux qui sont les plus susceptibles d'entraver la circulation de l'eau dans des cours d'eau occupés par le Calotriton des Pyrénées (i.e. cours d'eau de tête de bassin). Par ailleurs, sa seule présence dans un cours d'eau ne renseigne pas sur l'état de la population (e.g. persistance, en déclin). Chez les espèces longévives comme le Calotriton des Pyrénées, au cycle de vie complexe et aux taux de reproduction probablement variables, l'effet d'une perturbation sur une population peut ne devenir visible que longtemps après que celle-ci ait eu lieu dans le milieu (Holmes & York, 2003; Spencer & Janzen, 2010). Au regard des tendances actuelles vers une diminution des débits dans les cours d'eau de tête de bassin, le maintien d'un débit minimum (débit réservé ou débit biologique) est primordial pour la persistance des populations de cette espèce se situant en aval des ouvrages hydrauliques, particulièrement ceux localisés sur des cours d'eau déjà intermittents. Le débit réservé est le débit minimal d'eau imposé par l'autorité administrative aux propriétaires ou gestionnaires d'un ouvrage hydraulique (e.g. barrage, seuil) pour assurer un écoulement minimum de l'eau dans le cours d'eau et ainsi assurer le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (dans le lit mineur et le lit majeur). D'un point de vue réglementaire ce débit minimal doit respecter une valeur seuil de 5 ou 10 % du débit moyen interannuel du cours d'eau en aval immédiat selon la situation (art L 214-18 du code de l'environnement). Le débit biologique est le débit minimum à conserver dans le lit d'un cours d'eau afin de garantir en permanence la vie, la reproduction et la circulation des espèces aquatiques, et sert à la définition d'un débit réservé. De nombreuses études s'accordent sur les effets écologiques négatifs (diminution de l'abondance et de la diversité en espèces de poissons) de la réduction des débits d'étiage (Poff & Zimmerman, 2010 ; Carlisle et al., 2011).

Durant cette thèse, bien que nous n'ayons pas identifié de valeur de préférence de débits pour le Calotriton des Pyrénées, nous avons tout de même souligné son importance pour son activité dans le lit mineur (i.e. de faibles débits ou de fortes variations de débits limitent l'activité ; chapitre IV.1). Par ailleurs, les données de présence de l'espèce se situent dans 90

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

% des cas dans des cours d'eau où le débit d'étiage modélisé (i.e. débit moyen interannuel au mois d'août, sur la période 1990-2011) est inférieur à $1\text{m}^3/\text{s}$. Une première étape consisterait donc à vérifier l'adéquation entre les débits réservés des tronçons court-circuités en aval des ouvrages où la présence de l'espèce est connue ou favorable et la valeur de débit d'étiage citée ci-dessus. Si nécessaire (e.g. si le tronçon court-circuité est intermittent), une valeur de débit réservé plus élevée pourra être proposée afin de répondre aux besoins du Calotriton des Pyrénées. Par ailleurs, l'espèce semblant être sensible aux fortes variations de débits, il est nécessaire de limiter au maximum les opérations consistant à relâcher l'eau d'un barrage (e.g. opération de transparence, soutien d'étiage) durant la période de reproduction de l'espèce (i.e. été), quand les œufs et les larves, sensibles à la dérive, sont présents dans le lit du cours d'eau. Dans tous les cas, une gestion concertée entre gestionnaires des ouvrages et scientifiques est nécessaire afin d'adapter les mesures à mettre en œuvre, qui sont susceptibles de varier en fonction du contexte local.

Afin d'identifier les secteurs à enjeux en termes de gestion de la régulation des débits, la carte de favorabilité de présence du Calotriton des Pyrénées en France (Fig. V.7a) est un premier outil mobilisable. Afin de définir une valeur précise de débit minimum biologique pour le Calotriton des Pyrénées, des méthodes d'aide à la détermination existent (Baran, 2011; Lamouroux et al., 2018), se basant notamment sur la comparaison de scénarios de gestion et la combinaison de modèles hydrologiques et de modèles d'habitats. Ce type d'approche a été utilisé pour la définition du débit minimum biologique du Desman des Pyrénées (Baran et al., 2019). Charbonnel (2015) a montré que le Desman des Pyrénées favorise des débits avoisinant les $3\text{ m}^3/\text{s}$, ce qui a permis par la suite de définir un débit minimum biologique proche du débit d'étiage naturel, qui est nécessaire pour maintenir les habitats de chasse notamment.

D'autre part, la préférence du Calotriton des Pyrénées pour des habitats possédant une quantité moyenne de substrat grossier nécessite de veiller au transfert naturel de sédiments de l'amont vers l'aval sur les cours d'eau fragmentés, ou bien de devoir les repositionner dans les tronçons favorables à l'espèce. En effet, la présence d'ouvrages hydrauliques dans un cours d'eau provoque une accumulation des sédiments fins dans la retenue et piège les sédiments grossiers, conduisant à une érosion progressive du lit à l'aval et à une perte de la diversité des habitats (Graf, 2006 ; Poff et al., 1997). Cette problématique est connue pour de nombreuses espèces, car la granulométrie du substrat détermine les habitats de reproduction, de chasse et/ou de repos pour la plupart des espèces aquatiques ou semi-aquatiques (Biffi et al., 2017; Keith et al., 2020). Le déficit d'apport de substrat favorable au Calotriton des Pyrénées pourrait être compensé par la réalisation d'opérations de transparence, qui consiste à faire passer l'intégralité du débit entrant par le barrage (i.e. vanne de fond). Ces opérations réalisées lors des périodes de forte hydraulité, permettent de rétablir le régime torrentiel de la rivière et le transit sédimentaire. Cependant, ce type de manœuvre engendre des variations de débits importantes sur les tronçons court-circuités, et doivent alors être réalisées en dehors des périodes de reproduction des espèces qui y résident. Par exemple, le protocole

précisant les modalités d'exploitations des ouvrages hydrauliques de la Haute Tarentaine (Dordogne) indique que les opérations de transparence peuvent être réalisées de Janvier à Février et d'Avril à Octobre pour tenir compte des périodes de fraie des populations piscicoles (EDF - GEH Dordogne, n.d.). Compte tenu de la période de reproduction du Calotriton des Pyrénées, des opérations de transparence hivernales seraient à favoriser. Une autre solution possible serait d'améliorer l'hétérogénéité de substrats minéraux dans les tronçons de cours d'eau court-circuités, avec l'apport d'éléments physiques (e.g. cailloux, blocs) (Adam et al., 2007). Des mesures permettant une renaturation de plusieurs tronçons de rivière pour la restauration des habitats propices au Desman des Pyrénées (i.e. caches, faciès d'écoulement diversifiés) ont déjà été réalisés dans cette optique, en plaçant des blocs et des épis dans le lit mineur (Action C5 LIFE+ Desman).

V.3 Perspectives de recherche

V.3.1 Vers la prise en compte d'autres facteurs déterminants pour la sélection de l'habitat par le Calotriton des Pyrénées

Si certains des facteurs abiotiques identifiés dans cette étude peuvent exercer individuellement une influence significative sur la sélection de l'habitat du Calotriton des Pyrénées depuis son aire de répartition jusqu'à une échelle locale, des effets synergiques avec des facteurs biotiques peuvent empêcher les populations de persister dans certains tronçons de cours d'eau pourtant favorables du point de vue de l'habitat physique. On peut notamment citer la disponibilité en ressources trophiques, ou l'intensité de la pression de prédation. Par exemple, il est maintenant reconnu que la présence de truites dans les lacs et cours d'eau des Pyrénées aurait tendance à limiter celle du Calotriton des Pyrénées en raison d'un risque de prédation par ces poissons mais aussi d'une compétition accrue pour les ressources trophiques (i.e. macro-invertébrés) (Montori, 1997). Pour prendre en compte cette interaction biotique, un modèle de distribution d'espèces similaire à celui développé dans cette thèse pour le Calotriton des Pyrénées pourrait être construit pour quelques espèces de poissons. Puis, les prédictions de probabilité de présence de ces espèces pourraient être intégrées dans le modèle Maxent développé pour le Calotriton des Pyrénées comme une nouvelle variable explicative (Hof et al., 2012; Leach et al., 2016). Ainsi, la carte de favorabilité d'habitat produite (Fig. 5a) serait pondérée par la prise en compte des espèces de poisson. Des secteurs simultanément très favorables à ces espèces et au Calotriton des Pyrénées pourraient devenir moins favorables pour ce dernier s'il s'avérait réellement éviter les cours d'eau où les poissons sont présents. Dans cette thèse, nous avons par ailleurs plusieurs fois proposé que la densité en individus pouvait dévier la sélection de l'habitat à l'échelle de la population, rendant ainsi difficile l'identification des facteurs déterminant l'organisation spatiale des individus dans les cours d'eau. Il est en effet connu que les patrons de sélection de l'habitat varient en fonction de la densité en individus (Fretwell & Lucas, 1969; D. W.

Morris, 2003; D. W. Morris & MacEachern, 2010). A faible densité (i.e. en l'absence de compétition), les individus sélectionnent les habitats en fonction de leur adéquation, mais à mesure que la densité de population augmente, la compétition pour les ressources préférées (e.g. nourriture, espace) s'intensifie (théorie 'Ideal Free Distribution' ; Fretwell & Lucas 1969), entraînant une diminution de la disponibilité des ressources par individu dans les habitats préférentiels. Cela oblige certains individus, au sein d'une population, à exploiter des habitats sous-optimaux, où les densités de compétiteurs sont plus faibles mais où la fitness individuelle est également plus faible (Fretwell & Lucas 1969 ; Milinski et Parker 1991). Les effets de la densité sur la sélection de l'habitat ont reçu beaucoup d'attention sur le plan théorique (e.g. Avgar et al., 2020; Boyce et al., 2016; Matthiopoulos et al., 2020; Morris, 2003). Ils ont été relativement bien exploré chez les populations de grands herbivores (e.g. Mobaek et al., 2009; Pérez-Barbería et al., 2013; Ramp & Coulson, 2002; van Beest et al., 2014, 2016) et de poissons (e.g. Falcy, 2015; Lindberg et al., 2006; Polivka, 2020; Pulg et al., 2019). Ils restent cependant peu pris en compte dans l'étude de la sélection de l'habitat chez les amphibiens (Patrick et al., 2008) alors que la densité en individus peu influencer à la fois la survie (taux de survie plus faible à de faibles densités de population) et la dispersion (probabilité de départ négativement corrélée à la densité de population) chez certaines espèces (i.e. triton crêté (*Triturus cristatus*) ; Cayuela et al., 2019). Explorer la sélection de l'habitat à l'échelle locale en incluant un effet de densité-dépendance devrait permettre de mieux comprendre les patrons de sélection de l'habitat chez le Calotriton des Pyrénées. Cependant, tester expérimentalement les hypothèses concernant l'effet de la densité sur la sélection de l'habitat est souvent quelque chose de difficile à réaliser car cela nécessite généralement de manipuler l'habitat et/ou les densités (Lindberg et al., 2006; Matthysen, 2005). Des méthodes alternatives existent comme par exemple l'utilisation de protocoles qui permettent de comparer les caractéristiques de l'habitat utilisé aux caractéristiques de l'habitat disponible pour un individu (voir Thomas & Taylor, 2006). Ce type de protocole permet ensuite l'utilisation de méthodes d'analyses comme les fonctions de sélection des ressources ('Resource selection functions', RCFs) qui modélisent la disproportion entre l'utilisation et la disponibilité d'une unité de ressource (e.g. végétation, faciès d'écoulement) (Boyce & McDonald, 1999; Manly et al., 2002). Ce type d'analyse est particulièrement adapté à l'étude de l'utilisation de l'habitat à une échelle spatiale (i.e. grain) fine, car il se base souvent sur des données récoltées à fine résolution spatiale (e.g. données GPS) (Fortin et al., 2008; Mobaek et al., 2009). Les RCFs permettent d'étudier les processus écologiques liés à la sélection de l'habitat, notamment les interactions entre espèces (Johnson et al., 2000), la ségrégation sexuelle (Loe et al., 2006) et les stratégies de recherche de nourriture (Bastille-Rousseau et al., 2010). Depuis quelques années, il est possible d'inclure dans les RCFs l'influence de la densité en individus (i.e. en variable explicative) (Mobaek et al., 2009; van Beest et al., 2014). Pour l'étude de la sélection de l'habitat chez le Calotriton des Pyrénées, il pourrait être pertinent d'appliquer cette méthode pour modéliser l'utilisation des faciès d'écoulement par exemple, qui n'ont pas été identifiés comme déterminants dans cette thèse, mais qui sont pourtant d'importants facteurs de

qualité d'habitat pour de nombreuses espèces aquatiques (e.g. Gosselin et al., 2012; Lowe, 2005).

V.3.2 Vers la sélection de l'habitat à l'échelle individuelle

Il est maintenant évident que la sélection de l'habitat est un processus hiérarchique composé de décisions prises à différentes échelles spatio-temporelles (voir Partie 1). L'aire de distribution géographique ou la population (niveau 1 ; Johnson, 1980) sont les deux échelles auxquelles la sélection de l'habitat a été la plus fréquemment étudiée. Dès lors que l'on considère une échelle spatio-temporelle inférieure, faisant intervenir l'individu (niveaux 2, 3 et 4 ; Johnson, 1980) et non plus la population ou l'espèce, définir l'habitat disponible et utilisé pour un individu est plus complexe techniquement, car cela nécessite de suivre la sélection de l'habitat à des échelles spatiales et temporelles courtes (Thomas & Taylor, 2006). Dans cette thèse, nous avons étudié la sélection de l'habitat du Calotriton des Pyrénées depuis son aire de distribution géographique jusqu'à la délimitation de manière assez grossière de son domaine vital en période de reproduction. La prochaine étape consisterait à étudier la sélection des parcelles à l'intérieur de cette zone (niveaux 2 et 3 ; Johnson, 1980), afin de comprendre comment les individus répondent à l'hétérogénéité de leur environnement immédiat.

A ce jour, l'étude de la sélection du micro-habitat au sein du domaine vital, et donc des déplacements à très fine échelle (i.e. 15 m linéaire), chez le Calotriton des Pyrénées, est un challenge du fait des contraintes et limites techniques imposées par le suivi d'animaux de cette taille (i.e. 10 à 15 cm). L'amélioration des techniques de suivi actives comme la télémétrie ou la radiométrie harmonique (adaptée aux animaux de très petite taille comme les insectes et les petits amphibiens ; (Leskovar & Sinsch, 2005; Mascanzoni & Wallin, 1986) et la réduction de la taille des implants (Swanson et al., 2018 ; Trochet et al., 2017), devraient peut-être permettre dans un futur proche de suivre les déplacements de ces individus, au moins durant leurs activités dans le cours d'eau ou à proximité immédiate. Cependant, bien que ces méthodes aient déjà prouvé leur efficacité pour le suivi de plusieurs espèces d'amphibiens (e.g. triton marbré (*Triturus marmoratus*), grenouille léopard (*Lithobates pipiens*), grenouille arboricole de Lesueur (*Litoria lesueuri*) ; (Leskovar & Sinsch, 2005; Rowley & Alford, 2007; Swanson et al., 2018; Trochet et al., 2017), elles restent invasives pour l'animal. Une méthode alternative serait d'étudier la sélection du micro-habitat au sein de mésocosmes reconstituant les habitats préférentiels du Calotriton des Pyrénées. Le Métatron Aquatique de la Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis (SETE, CNRS) est une plateforme expérimentale comprenant une plateforme lotique dans laquelle le débit est modulable, les berges peuvent être végétalisées et où il est possible de créer une alternance d'habitats de type vasques-radiers (Clobert et al., 2018). Ce type de dispositif, aussi appelé « écotron », est de plus en plus développé en complément des expérimentations de terrain pour améliorer la compréhension de certains processus écologiques, car il permet notamment

de répliquer les unités expérimentales, tout en contrôlant certains paramètres comme l'oxygène ou le pH (Clobert et al., 2018; Roy et al., 2021; Stewart et al., 2013). L'utilisation d'un écotron pour l'étude de la sélection du micro-habitat du Calotriton des Pyrénées serait une méthodologie adaptée, mais nécessite le respect d'une réglementation lourde concernant l'expérimentation animale sur une espèce protégée, établie par un comité d'éthique.

V.3.3 Vers une meilleure prise en compte des mécanismes de déplacement individuels

Le dernier chapitre de cette thèse avait pour objectif d'étudier les déplacements individuels du Calotriton des Pyrénées au sein de deux populations réparties sur deux tronçons de cours d'eau de 200 mètres de long. Si cette échelle spatiale a permis de mettre en évidence des déplacements locaux, liés probablement à la recherche de sites de reproduction ou à de la relocalisation locale, des déplacements de dispersion opérant à plus large échelle (e.g. changement de site de reproduction, dispersion des jeunes) n'ont pas pu être explorés. La génétique moléculaire est un outil très performant pour l'étude de la dispersion individuelle, et a déjà fait ses preuves pour l'analyse des capacités de dispersion du Calotriton des Pyrénées (Lucati et al., 2020), en concluant notamment qu'une grande partie des individus dispersent sur des distances inférieures à 1 km. Pour comprendre ce qui motive les individus à se déplacer sur ces distances, un suivi par capture-marquage-recapture sur des tronçons de rivière plus longs que ceux étudiés dans cette thèse (voir Lowe, 2003; Montori et al., 2008), estimant les taux de survie et de reproduction sur différents secteurs de ces tronçons, devrait permettre de mieux comprendre ce qui motive les individus à se déplacer. Lowe et al. (2003) ont ainsi pu montrer que la dispersion chez la salamandre pourpre était liée à dynamique locale des populations le long des cours d'eau. Par exemple, les taux de reproduction et la condition corporelle des individus sont faibles dans le secteur amont, mais la dispersion des individus depuis l'aval vers l'amont contribue à équilibrer les taux de croissance entre les deux secteurs. Ainsi, le secteur aval est source d'individus dispersants tandis que le secteur amont fonctionne plutôt comme un secteur puits. L'utilisation de modèles fonctionnant en population ouverte (i.e. où les naissances, immigrations, décès et émigrations sont possibles) décrivant la dynamique de la population dans le temps (à l'inverse des modèles en population fermée, décrivant un état de la population à un instant t) permettrait d'estimer ces taux de survie et de reproduction entre secteurs (Seber, 2002; Williams et al., 2002). Il faudrait également étendre la longueur des tronçons étudiés ou ajouter des tronçons d'étude en amont de ceux étudiés durant cette thèse (quand il y a présence de barrières difficilement franchissables par exemple, comme à Salau), ce qui permettrait de confirmer les tendances observées de déplacement vers l'amont chez le Calotriton des Pyrénées en période d'activité, déjà documentées chez d'autres espèces d'amphibiens de cours d'eau (e.g. Lowe, 2003, 2006). Cette information contribuerait à une meilleure compréhension du fonctionnement des

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

populations d'amphibiens inféodées aux cours d'eau, et de leur sélection de l'habitat en milieu courant.

La généralisation des résultats obtenus au cours de cette thèse à d'autres populations d'amphibiens torrenticoles nécessite de poursuivre les recherches menées, afin de confirmer les tendances dégagées. Même si toutes les questions posées par l'ensemble des gestionnaires de l'environnement n'ont pas trouvé de réponses, ce travail a tout de même amélioré et/ou confirmé les connaissances déjà acquises sur le Calotriton des Pyrénées en terme de sélection d'habitat et de déplacements. A l'issue de ce travail, une méthode non-invasive et facile à mettre en œuvre est également disponible pour identifier individuellement le Calotriton des Pyrénées. La photo-identification comme méthode de suivi est une opportunité pour des études futures sur la dynamique des populations de Calotriton des Pyrénées, qui seront nécessaires pour affiner les connaissances apportées durant cette thèse. Les résultats apportés par ces travaux sont par ailleurs des éléments essentiels permettant de prendre en compte le Calotriton des Pyrénées dans de futurs travaux d'aménagement, mais des efforts importants doivent encore être mobilisés afin que ces connaissances « fondamentales » soient transposables « opérationnellement ». Un exemple de belle réussite à suivre sur ce sujet est sans conteste le travail réalisé pour la conservation du Desman des Pyrénées.

Tous ces résultats n'auraient par ailleurs pas pu voir le jour sans une collaboration étroite entre un réseau de partenaires et scientifiques. Les avis d'experts de terrain ont permis d'améliorer les études menées en fournissant des informations essentielles (e.g. connaissances sur le Calotriton des Pyrénées et connaissances sur l'hydrologie) et en apportant une vision complémentaire, notamment sur la mise en place des protocoles scientifiques. Il reste encore des zones d'ombre (e.g. transients, lieux d'hivernation, interactions biotiques) mais il faut espérer que tout le travail déjà réalisé dynamisera la recherche et les échanges avec les partenaires, sur cette espèce qu'il devient urgent de protéger.

BIBLIOGRAPHIE

ADAM, P., DEBIAIS, N., & MALAVOI, J. R. (2007). MANUEL DE RESTAURATION HYDROMORPHOLOGIQUE DES COURS D'EAU. AGENCE DE L'EAU SEINE-NORMANDIE.

ADAMS, M. J., & BURY, R. B. (2002). THE ENDEMIC HEADWATER STREAM AMPHIBIANS OF THE AMERICAN NORTHWEST: ASSOCIATIONS WITH ENVIRONMENTAL GRADIENTS IN A LARGE FORESTED PRESERVE: AMPHIBIAN DISTRIBUTION PATTERNS. GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY, 11(2), 169–178. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1466-822X.2002.00272.X](https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2002.00272.x)

ALFORD, R. A., & RICHARDS, S. J. (1999). GLOBAL AMPHIBIAN DECLINES: A PROBLEM IN APPLIED ECOLOGY. ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS, 30(1), 133–165. [HTTPS://DOI.ORG/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.30.1.133](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.133)

ALLAN, D., ERICKSON, D., & FAY, J. (1997). THE INFLUENCE OF CATCHMENT LAND USE ON STREAM INTEGRITY ACROSS MULTIPLE SPATIAL SCALES. FRESHWATER BIOLOGY, 37(1), 149–161. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1365-2427.1997.D01-546.X](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.d01-546.x)

AMAT, F., SANUY, D., & PALAU, A. (2011). BIOLOGIA DEL TRITON PIRENAICO EN EL IBON ACHERITO. ENDESA: PIRINEOS CENTRALES.

AMSTRUP, S. C., McDONALD, T. L., & MANLY, B. F. J. (Eds.). (2005). HANDBOOK OF CAPTURE-RECAPTURE ANALYSIS. PRINCETON UNIVERSITY PRESS.

ANGERMEIER, P. L., & WINSTON, M. R. (1998). LOCAL VS. REGIONAL INFLUENCES ON LOCAL DIVERSITY IN STREAM FISH COMMUNITIES OF VIRGINIA. ECOLOGY, 79(3), 911–927. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0911:LVRIOI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0911:LVRIOI]2.0.CO;2)

ANTON-PARDO, M., ORTEGA, J. C. G., MELO, A. S., & BINI, L. M. (2019). GLOBAL META-ANALYSIS REVEALS THAT INVERTEBRATE DIVERSITY IS HIGHER IN PERMANENT THAN IN TEMPORARY LENTIC WATER BODIES. FRESHWATER BIOLOGY. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/FWB.13409](https://doi.org/10.1111/fwb.13409)

ARNTZEN, J. W., & TEUNIS, S. F. M. (1993). A SIX YEAR STUDY ON THE POPULATION DYNAMICS OF THE CRESTED NEWT (*TRITURUS CRISTATUS*) FOLLOWING THE COLONIZATION OF A NEWLY CREATED POND. HERPETOLOGICAL JOURNAL, 3, 99–110.

ARRAYAGO, M. J., OLANO, I., & RUIZ DE AZUA, N. (2005). CENSO Y CARACTERIZACION DE LAS POBLACIONES DE TRITON PIRENAICO Y SAPO DE ESPUELAS EN LA CAPV. (P. 70 P). MEMORIA INEDITA. EKOS ESTUDIOS AMBIENTALES S.L-GOBIERNO VASCO.

ASTRE, G. (1950). LA STATION LA PLUS BASSE D'EUPROCTE DES PYRENEES AU PAYS DE LUCHON. REVUE DE COMMINGES, 63, 123–128.

AUDOUBERT, L. (1996). LACS DES PYRENEES T.03. MILAN.

AUDOUBERT, L., & ODIER, H. (1991). LACS DE PYRENEES. MILAN.

AUDOUBERT, L., & ODIER, H. (1994). LACS DES PYRENEES T.02. ÉD. MILAN.

AUER, I., BÖHM, R., JURKOVIC, A., LIPA, W., ORLIK, A., POTZMANN, R., SCHÖNER, W., UNGERSBÖCK, M., MATULLA, C., BRIFFA, K., JONES, P., EFTHYMIADIS, D., BRUNETTI, M., NANNI, T., MAUGERI, M., MERCALLI, L., MESTRE, O., MOISSELIN, J.-M., BEGERT, M., ... NIEPLOVA, E. (2007). HISTALP—HISTORICAL INSTRUMENTAL CLIMATOLOGICAL SURFACE TIME SERIES OF THE GREATER ALPINE REGION. *INTERNATIONAL JOURNAL OF CLIMATOLOGY*, 27(1), 17–46. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/JOC.1377](https://doi.org/10.1002/joc.1377)

AVGAR, T., BETINI, G. S., & FRYXELL, J. M. (2020). HABITAT SELECTION PATTERNS ARE DENSITY DEPENDENT UNDER THE IDEAL FREE DISTRIBUTION. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 89(12), 2777–2787. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2656.13352](https://doi.org/10.1111/1365-2656.13352)

BAHLS, P. F. (1992). THE STATUS OF FISH POPULATIONS AND MANAGEMENT OF HIGH MOUNTAIN LAKES IN THE WESTERN UNITED STATES. *NORTHWEST SCIENCE*, 66, 183–193.

BALDAN, D., KIESEL, J., HAUER, C., JÄHNIG, S. C., & HEIN, T. (2021). INCREASED SEDIMENT DEPOSITION TRIGGERED BY CLIMATE CHANGE IMPACTS FRESHWATER PEARL MUSSEL HABITATS AND METAPOPOPULATIONS. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2664.13940](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13940)

BARAN, P. (2011). LES METHODES D'AIDE A LA DETERMINATION DES DEBIT MINIMUM BIOLOGIQUE. ANNEXE 2 - CIRCULAIRE DU 5 JUILLET 2011 RELATIVE A L'APPLICATION DE L'ARTICLE L. 214-18 DU CODE DE L'ENVIRONNEMENT SUR LES DEBITS RESERVES A MAINTENIR EN COURS D'EAU.

BARAN, P., HEUDE, M., CHEFSON, M., NEMOZ, M., & LIM, M. (2019). DEBIT MINIMUM BIOLOGIQUE POUR LE DESMAN DES PYRENEES : PREMIERE APPROCHE POUR LA CARACTERISATION DE PREFERENCES HYDRAULIQUES ET DE SENSIBILITE DES HABITATS DE L'ESPECE AUX DEBITS. COLLOQUE DE CLOTURE DU PROJET LIFE+ DESMAN, TOULOUSE.

BASTILLE-ROUSSEAU, G., FORTIN, D., & DUSSAULT, C. (2010). INFERENCE FROM HABITAT-SELECTION ANALYSIS DEPENDS ON FORAGING STRATEGIES: INFERENCES FROM HABITAT-SELECTION ANALYSES. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 79(6), 1157–1163. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2656.2010.01737.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01737.x)

BAYRAMOGLU, B., CHAKIR, R., & LUNGARSKA, A. (2020). IMPACTS OF LAND USE AND CLIMATE CHANGE ON FRESHWATER ECOSYSTEMS IN FRANCE. *ENVIRONMENTAL MODELING & ASSESSMENT*, 25(2), 147–172. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10666-019-09673-X](https://doi.org/10.1007/s10666-019-09673-x)

BEDOYA, D., MANOLAKOS, E. S., & NOVOTNY, V. (2011). CHARACTERIZATION OF BIOLOGICAL RESPONSES UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS: A HIERARCHICAL MODELING APPROACH. *ECOLOGICAL MODELLING*, 222(3), 532–545. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2010.10.007](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.10.007)

BELLETTI, B., GARCIA DE LEANIZ, C., JONES, J., BIZZI, S., BÖRGER, L., SEGURA, G., CASTELLETTI, A., VAN DE BUND, W., AARESTRUP, K., BARRY, J., BELKA, K., BERKHUYSEN, A., BIRNIE-GAUVIN, K., BUSSETTINI, M., CAROLLI, M., CONSUEGRA, S., DOPICO, E., FEIERFEIL, T., FERNANDEZ, S., ... ZALEWSKI, M. (2020). MORE THAN ONE MILLION BARRIERS FRAGMENT EUROPE'S RIVERS. *NATURE*, 588(7838), 436–441. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41586-020-3005-2](https://doi.org/10.1038/s41586-020-3005-2)

BELLOWS, A. S., PAGELS, J. F., & MITCHELL, J. C. (2001). MACROHABITAT AND MICROHABITAT AFFINITIES OF SMALL MAMMALS IN A FRAGMENTED LANDSCAPE ON THE UPPER COASTAL PLAIN OF VIRGINIA. *THE AMERICAN MIDLAND NATURALIST*, 146(2), 345–360. [HTTPS://DOI.ORG/10.1674/0003-0031\(2001\)146\[0345:MAMAOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2001)146[0345:MAMAOS]2.0.CO;2)

BELMAR, O., BRUNO, D., GUARESCHI, S., MELLADO-DIAZ, A., MILLAN, A., & VELASCO, J. (2019). FUNCTIONAL RESPONSES OF AQUATIC MACROINVERTEBRATES TO FLOW REGULATION ARE SHAPED BY NATURAL FLOW INTERMITTENCE IN MEDITERRANEAN STREAMS. *FRESHWATER BIOLOGY*, 64(5), 1064–1077. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/FWB.13289](https://doi.org/10.1111/fwb.13289)

BELMAR, O., VELASCO, J., GUTIERREZ-CANOVAS, C., MELLADO-DIAZ, A., MILLAN, A., & WOOD, P. J. (2013). THE INFLUENCE OF NATURAL FLOW REGIMES ON MACROINVERTEBRATE ASSEMBLAGES IN A SEMIARID MEDITERRANEAN BASIN: INFLUENCE OF NATURAL FLOW REGIMES ON MACROINVERTEBRATES IN A MEDITERRANEAN BASIN. *ECOHYDROLOGY*, 6(3), 363–379. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECO.1274](https://doi.org/10.1002/eco.1274)

BESSA, E., GEFFROY, B., & GONÇALVES-DE-FREITAS, E. (2017). TOURISM IMPACT ON STREAM FISH MEASURED WITH AN ECOLOGICAL AND A BEHAVIOURAL INDICATOR. *AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS*, 27(6), 1281–1289. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/AQC.2804](https://doi.org/10.1002/aqc.2804)

BIFFI, M. (2017). INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ET DES INTERACTIONS BIOTIQUES SUR LA SÉLECTION DE L'HABITAT ET LE RÉGIME ALIMENTAIRE DU DESMAN DES PYRÉNÉES, *GALEMYS PYRENAICUS* [THESE DE DOCTORAT].

BIFFI, M., CHARBONNEL, A., BUISSON, L., BLANC, F., NEMOZ, M., & LAFFAILLE, P. (2016). SPATIAL DIFFERENCES ACROSS THE FRENCH PYRÉNÉES IN THE USE OF LOCAL HABITAT BY THE ENDANGERED SEMI-AQUATIC PYRÉNÉAN DESMAN (*GALEMYS PYRENAICUS*): SPATIAL DIFFERENCES IN THE LOCAL HABITAT USE OF THE PYRÉNÉAN DESMAN. *AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS*, 26(4), 761–774. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/AQC.2612](https://doi.org/10.1002/aqc.2612)

BLAND, L. M., BIELBY, J., KEARNEY, S., ORME, C. D. L., WATSON, J. E. M., & COLLEN, B. (2017). TOWARD REASSESSING DATA-DEFICIENT SPECIES: DATA-DEFICIENT SPECIES. *CONSERVATION BIOLOGY*, 31(3), 531–539. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/COBI.12850](https://doi.org/10.1111/cobi.12850)

BLAUSTEIN, A. R., & WAKE, D. B. (1990). DECLINING AMPHIBIAN POPULATIONS: A GLOBAL PHENOMENON? *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 5(7), 203–204. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0169-5347\(90\)90129-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90129-2)

BLAUSTEIN, A. R., WAKE, D. B., & SOUSA, W. P. (1994). AMPHIBIAN DECLINES: JUDGING STABILITY, PERSISTENCE, AND SUSCEPTIBILITY OF POPULATIONS TO LOCAL AND GLOBAL EXTINCTIONS. *CONSERVATION BIOLOGY*, 8(1), 60–71. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1523-1739.1994.08010060.X](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010060.x)

BLÖSCHL, G., HALL, J., VIGLIONE, A., PERDIGÃO, R. A. P., PARAJKA, J., MERZ, B., LUN, D., ARHEIMER, B., ARONICA, G. T., BILIBASHI, A., BOHAC, M., BONACCI, O., BORGA, M., ČANJEVAC, I., CASTELLARIN, A., CHIRICO, G. B., CLAPS, P., FROLOVA, N., GANORA, D., ... ŽIVKOVIC, N. (2019). CHANGING CLIMATE BOTH INCREASES AND DECREASES EUROPEAN RIVER FLOODS. *NATURE*, 573(7772), 108–111. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41586-019-1495-6](https://doi.org/10.1038/s41586-019-1495-6)

- BOE, J., TERRAY, L., MARTIN, E., & HABETS, F. (2009). PROJECTED CHANGES IN COMPONENTS OF THE HYDROLOGICAL CYCLE IN FRENCH RIVER BASINS DURING THE 21ST CENTURY: CLIMATE CHANGE AND HYDROLOGICAL CYCLE IN FRANCE. *WATER RESOURCES RESEARCH*, 45(8). [HTTPS://DOI.ORG/10.1029/2008WR007437](https://doi.org/10.1029/2008WR007437)
- BOJORQUEZ-TAPIA, L. A., AZUARA, I., EZCURRA, E., & FLORES-VILLELA, O. (1995). IDENTIFYING CONSERVATION PRIORITIES IN MEXICO THROUGH GEOGRAPHIC INFORMATION SYSTEMS AND MODELING. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, 5(1), 215–231. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1942065](https://doi.org/10.2307/1942065)
- BOLGER, D. T., MORRISON, T. A., VANCE, B., LEE, D., & FARID, H. (2012). A COMPUTER-ASSISTED SYSTEM FOR PHOTOGRAPHIC MARK-RECAPTURE ANALYSIS: SOFTWARE FOR PHOTOGRAPHIC MARK-RECAPTURE. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 3(5), 813–822. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.2041-210X.2012.00212.X](https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00212.x)
- BOLOCHIO, B. E., LESCANO, J. N., CORDIER, J. M., LOYOLA, R., & NORI, J. (2020). A FUNCTIONAL PERSPECTIVE FOR GLOBAL AMPHIBIAN CONSERVATION. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 245, 108572. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2020.108572](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108572)
- BOYCE, M. S., JOHNSON, C. J., MERRILL, E. H., NIELSEN, S. E., SOLBERG, E. J., & VAN MOORTER, B. (2016). REVIEW: CAN HABITAT SELECTION PREDICT ABUNDANCE? *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 85(1), 11–20. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2656.12359](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12359)
- BOYCE, M. S., & McDONALD, L. L. (1999). RELATING POPULATIONS TO HABITATS USING RESOURCE SELECTION FUNCTIONS. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 14(7), 268–272. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0169-5347\(99\)01593-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01593-1)
- BRAUNISCH, V., BOLLMANN, K., GRAF, R. F., & HIRZEL, A. H. (2008). LIVING ON THE EDGE—MODELLING HABITAT SUITABILITY FOR SPECIES AT THE EDGE OF THEIR FUNDAMENTAL NICHE. *ECOLOGICAL MODELLING*, 214(2–4), 153–167. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2008.02.001](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.02.001)
- BRAZNER, J. C., TANNER, D. K., DETENBECK, N. E., BATTERMAN, S. L., STARK, S. L., JAGGER, L. A., & SNARSKI, V. M. (2004). LANDSCAPE CHARACTER AND FISH ASSEMBLAGE STRUCTURE AND FUNCTION IN WESTERN LAKE SUPERIOR STREAMS: GENERAL RELATIONSHIPS AND IDENTIFICATION OF THRESHOLDS. *ENVIRONMENTAL MANAGEMENT*, 33(6). [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00267-004-3031-0](https://doi.org/10.1007/s00267-004-3031-0)
- BROOKS, T. M., MITTERMEIER, R. A., DA FONSECA, G. A. B., GERLACH, J., HOFFMANN, M., LAMOREUX, J. F., MITTERMEIER, C. G., PILGRIM, J. D., & RODRIGUES, A. S. L. (2006). GLOBAL BIODIVERSITY CONSERVATION PRIORITIES. *SCIENCE*, 313(5783), 58–61. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1127609](https://doi.org/10.1126/science.1127609)
- BULL, J. J., & SHINE, R. (1979). ITEROPAROUS ANIMALS THAT SKIP OPPORTUNITIES FOR REPRODUCTION. *THE AMERICAN NATURALIST*, 114(2), 296–303. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/283476](https://doi.org/10.1086/283476)
- BUNN, S. E., & ARTHINGTON, A. H. (2002). BASIC PRINCIPLES AND ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF ALTERED FLOW REGIMES FOR AQUATIC BIODIVERSITY. *ENVIRONMENTAL MANAGEMENT*, 30(4), 492–507. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00267-002-2737-0](https://doi.org/10.1007/s00267-002-2737-0)

- BURGMEIER, N. G., UNGER, S. D., SUTTON, T. M., & WILLIAMS, R. N. (2011). POPULATION STATUS OF THE EASTERN HELLBENDER (*CRYPTOBRANCHUS ALLEGANIENSIS ALLEGANIENSIS*) IN INDIANA. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 45(2), 195–201. [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/10-094.1](https://doi.org/10.1670/10-094.1)
- CABALLERO, Y., VOIRIN-MOREL, S., HABETS, F., NOILHAN, J., LEMOIGNE, P., LEHENAFF, A., & BOONE, A. (2007). HYDROLOGICAL SENSITIVITY OF THE ADOUR-GARONNE RIVER BASIN TO CLIMATE CHANGE: HYDROLOGICAL SENSITIVITY OF THE AG BASIN. *WATER RESOURCES RESEARCH*, 43(7). [HTTPS://DOI.ORG/10.1029/2005WR004192](https://doi.org/10.1029/2005WR004192)
- CARLISLE, D. M., WOLOCK, D. M., & MEADOR, M. R. (2011). ALTERATION OF STREAMFLOW MAGNITUDES AND POTENTIAL ECOLOGICAL CONSEQUENCES: A MULTIREGIONAL ASSESSMENT. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND THE ENVIRONMENT*, 9(5), 264–270. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/100053](https://doi.org/10.1890/100053)
- CARRANZA, S., & AMAT, F. (2005). TAXONOMY, BIOGEOGRAPHY AND EVOLUTION OF *EUPROCTUS* (AMPHIBIA: SALAMANDRIDAE), WITH THE RESURRECTION OF THE GENUS *CALOTRITON* AND THE DESCRIPTION OF A NEW ENDEMIC SPECIES FROM THE IBERIAN PENINSULA. *ZOOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY*, 145(4), 555–582. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1096-3642.2005.00197.X](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00197.x)
- CAYUELA, H., BESNARD, A., BONNAIRE, E., PERRET, H., RIVOALEN, J., MIAUD, C., & JOLY, P. (2014). TO BREED OR NOT TO BREED: PAST REPRODUCTIVE STATUS AND ENVIRONMENTAL CUES DRIVE CURRENT BREEDING DECISIONS IN A LONG-LIVED AMPHIBIAN. *OECOLOGIA*, 176(1), 107–116. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00442-014-3003-X](https://doi.org/10.1007/s00442-014-3003-x)
- CAYUELA, H., BESNARD, A., QUAY, L., HELDER, R., LENA, J.-P., JOLY, P., & PICHENOT, J. (2018). DEMOGRAPHIC RESPONSE TO PATCH DESTRUCTION IN A SPATIALLY STRUCTURED AMPHIBIAN POPULATION. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 55(5), 2204–2215. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2664.13198](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13198)
- CAYUELA, H., SCHMIDT, B. R., WEINBACH, A., BESNARD, A., & JOLY, P. (2019). MULTIPLE DENSITY-DEPENDENT PROCESSES SHAPE THE DYNAMICS OF A SPATIALLY STRUCTURED AMPHIBIAN POPULATION. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 88(1), 164–177. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2656.12906](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12906)
- CHALFOUN, A. D., & MARTIN, T. E. (2007). ASSESSMENTS OF HABITAT PREFERENCES AND QUALITY DEPEND ON SPATIAL SCALE AND METRICS OF FITNESS. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 44(5), 983–992. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2664.2007.01352.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01352.x)
- CHARBONNEL, A. (2015). INFLUENCE MULTI-EHELLE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DANS LA REPARTITION DU DESMAN DES PYRENEES (*GALEMYS PYRENAICUS*) EN FRANCE [THESE DE DOCTORAT].
- CHARBONNEL, A., BUISSON, L., BIFFI, M., D'AMICO, F., BESNARD, A., AULAGNIER, S., BLANC, F., GILLET, F., LACAZE, V., MICHAUX, J. R., NEMOZ, M., PAGE, C., SANCHEZ-PEREZ, J. M., SAUVAGE, S., & LAFFAILLE, P. (2015). INTEGRATING HYDROLOGICAL FEATURES AND GENETICALLY VALIDATED OCCURRENCE DATA IN OCCUPANCY MODELLING OF AN ENDEMIC AND ENDANGERED SEMI-AQUATIC MAMMAL, *GALEMYS PYRENAICUS*, IN A PYRENEAN CATCHMENT. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 184, 182–192. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2015.01.019](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.019)

- CHARBONNEL, A., LAFFAILLE, P., BIFFI, M., BLANC, F., MAIRE, A., NEMOZ, M., SANCHEZ-PEREZ, J. M., SAUVAGE, S., & BUISSON, L. (2016). CAN RECENT GLOBAL CHANGES EXPLAIN THE DRAMATIC RANGE CONTRACTION OF AN ENDANGERED SEMI-AQUATIC MAMMAL SPECIES IN THE FRENCH PYRENEES? PLOS ONE, 11(7), e0159941. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0159941](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159941)
- CHARPIN, A. (2016). INVENTAIRE DES ZONES DE PRESENCE DE L'EUPROCTE DES PYRENEES (CALOTRITON ASPER) SUR LA RESERVE NATURELLE REGIONALE DU MASSIF DU PIBESTE-AOULHET. CARACTERISATION DE SES HABITATS ET PROPOSITION D'UN PROTOCOLE DE SUIVI DE L'ESPECE. [MEMOIRE DE MASTER 2].
- CHIMITS, P. (1952). LES LACS DE MONTAGNE DES HAUTES ET BASSES PYRENEES. REVUE FORESTIERE FRANÇAISE.
- CIMMARUTA, R., FORTI, G., NASCETTI, G., & BULLINI, L. (1999). SPATIAL DISTRIBUTION AND COMPETITION IN TWO PARAPATRIC SIBLING SPECIES OF EUROPEAN PLETHODONTID SALAMANDERS. ETHOLOGY ECOLOGY & EVOLUTION, 11(4), 383–398. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/08927014.1999.9522821](https://doi.org/10.1080/08927014.1999.9522821)
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1968). EUPROCTUS ASPER, LIMITE OCCIDENTALE DE L'ESPECE DANS LES PYRENEES FRANÇAISES (BATRACIEN, URODELE). ANNALES DE LIMNOLOGIE, 4(2), 265–269.
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1971). L'EUPROCTE PYRENEEN. CONSEQUENCE DE LA VIE CAVERNICOLE SUR SON DEVELOPPEMENT ET SA REPRODUCTION. ANNALES DE SPELEOLOGIE, 25(4), 825–960.
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1981). CYCLE SEXUEL DES URODELES PYRENEENS A TENDANCE AQUATIQUE. ROLE DE LA TEMPERATURE. I. LES MALES. (EUPROCTUS ASPER DUGES, TRITURUS HELVETICUS RAZOUMOWSKY). BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE, 17, 16–40.
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1982). VARIATIONS DU CYCLE SEXUEL DES URODELES PYRENEENS A TENDANCE AQUATIQUE. ROLE DE LA TEMPERATURE. II. LES FEMELLES. (EUPROCTUS ASPER DUGES, TRITURUS HELVETICUS RAZOUMOWSKY). BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE, 118, 153–159.
- CLERGUE-GAZEAU, M., & MARTINEZ-RICA, J. P. (1978). LES DIFFERENTS BIOTOPES DE L'URODELE PYRENEEN, EUPROCTUS ASPER. BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE, 3–4(114), 461–471.
- CLOBERT, J., CHANZY, A., LE GALLIARD, J.-F., CHABBI, A., GREIVELDINGER, L., CAQUET, T., LOREAU, M., MOUGIN, C., PICHOT, C., ROY, J., & SAINT-ANDRE, L. (2018). HOW TO INTEGRATE EXPERIMENTAL RESEARCH APPROACHES IN ECOLOGICAL AND ENVIRONMENTAL STUDIES: ANAEE FRANCE AS AN EXAMPLE. FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION, 6. [HTTPS://DOI.ORG/10.3389/FEVO.2018.00043](https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00043)
- COLLEN, B., WHITTON, F., DYER, E. E., BAILLIE, J. E. M., CUMBERLIDGE, N., DARWALL, W. R. T., POLLOCK, C., RICHMAN, N. I., SOULSBY, A., & BÖHM, M. (2014). GLOBAL PATTERNS OF FRESHWATER SPECIES DIVERSITY, THREAT AND ENDEMISM. GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY, 23(1), 40–51. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GEB.12096](https://doi.org/10.1111/gcb.12096)
- COLLIN, P. H. (1992). DICTIONARY OF ECOLOGY & THE ENVIRONMENT. P. COLLIN PUB.

CRABOT, J., HEINO, J., LAUNAY, B., & DATRY, T. (2020). DRYING DETERMINES THE TEMPORAL DYNAMICS OF STREAM INVERTEBRATE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL BETA DIVERSITY. *ECOGRAPHY*, 43(4), 620–635. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/ECOG.04835](https://doi.org/10.1111/ecog.04835)

CUCHEROUSSET, J., MARTY, P., PELOZUELO, L., & ROUSSEL, J.-M. (2008). PORTABLE PIT DETECTOR AS A NEW TOOL FOR NON-DISRUPTIVELY LOCATING INDIVIDUALLY TAGGED AMPHIBIANS IN THE FIELD: A CASE STUDY WITH PYRENEAN BROOK SALAMANDERS (*CALOTRITON ASPER*). *WILDLIFE RESEARCH*, 35(8), 780. <https://doi.org/10.1071/WR08074>

DALIBARD M., BUISSON L. AND LAFFAILLE P. (2017). LE CALOTRITON DES PYRENEES - MONOGRAPHIE. UNIVERSITE DE TOULOUSE, CNRS, TOULOUSE INP - EDF.

DALIBARD, M., BUISSON, L., RIBERON, A., & LAFFAILLE, P. (2020). IDENTIFYING THREATS TO PYRENEAN BROOK NEWT (*CALOTRITON ASPER*) TO IMPROVE DECISION MAKING IN CONSERVATION MANAGEMENT: A LITERATURE REVIEW COMPLEMENTED BY EXPERT-DRIVEN KNOWLEDGE. *JOURNAL FOR NATURE CONSERVATION*, 54, 125801. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JNC.2020.125801](https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125801)

DATRY, T., FRITZ, K., & LEIGH, C. (2016). CHALLENGES, DEVELOPMENTS AND PERSPECTIVES IN INTERMITTENT RIVER ECOLOGY. *FRESHWATER BIOLOGY*, 61(8), 1171–1180. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/FWB.12789](https://doi.org/10.1111/fwb.12789)

DAVIC, R. D., & WELSH, H. H. (2004). ON THE ECOLOGICAL ROLES OF SALAMANDERS. *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY, EVOLUTION, AND SYSTEMATICS*, 35, 405–434.

DE GRAAF, I. E. M., VAN BEEK, L. P. H., WADA, Y., & BIERKENS, M. F. P. (2014). DYNAMIC ATTRIBUTION OF GLOBAL WATER DEMAND TO SURFACE WATER AND GROUNDWATER RESOURCES: EFFECTS OF ABSTRACTIONS AND RETURN FLOWS ON RIVER DISCHARGES. *ADVANCES IN WATER RESOURCES*, 64, 21–33. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ADVWATRES.2013.12.002](https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2013.12.002)

DESPAX, R. (1923). CONTRIBUTION A L'ETUDE ANATOMIQUE ET BIOLOGIQUE DES BATRACIENS URODELES DU GROUPE DES EUPROCTES ET SPECIALEMENT DE L'EUPROCTE DES PYRENEES. FACULTE DES SCIENCES DE PARIS.

DEWSON, Z. S., JAMES, A. B. W., & DEATH, R. G. (2007). A REVIEW OF THE CONSEQUENCES OF DECREASED FLOW FOR INSTREAM HABITAT AND MACROINVERTEBRATES. *JOURNAL OF THE NORTH AMERICAN BENTHOLOGICAL SOCIETY*, 26(3), 401–415. [HTTPS://DOI.ORG/10.1899/06-110.1](https://doi.org/10.1899/06-110.1)

DOERR, V. A. J., BARRETT, T., & DOERR, E. D. (2011). CONNECTIVITY, DISPERSAL BEHAVIOUR AND CONSERVATION UNDER CLIMATE CHANGE: A RESPONSE TO HODGSON ET AL.: CONNECTIVITY AND DISPERSAL BEHAVIOUR. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 48(1), 143–147. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2664.2010.01899.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01899.x)

DOMISCH, S., KUEMMERLEN, M., JÄHNIG, S. C., & HAASE, P. (2013). CHOICE OF STUDY AREA AND PREDICTORS AFFECT HABITAT SUITABILITY PROJECTIONS, BUT NOT THE PERFORMANCE OF SPECIES DISTRIBUTION MODELS OF STREAM BIOTA. *ECOLOGICAL MODELLING*, 257, 1–10. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2013.02.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.02.019)

DRAYER, A. N., GUZY, J. C., & PRICE, S. J. (2020). FACTORS INFLUENCING THE OCCUPANCY AND ABUNDANCE OF STREAMSIDE SALAMANDER (*AMBYSTOMA BARBOURI*) IN KENTUCKY STREAMS. *JOURNAL OF HERPETOLOGY*, 54(3). [HTTPS://DOI.ORG/10.1670/19-015](https://doi.org/10.1670/19-015)

DRECHSLER, A., HELLING, T., & STEINFARTZ, S. (2015). GENETIC FINGERPRINTING PROVES CROSS-CORRELATED AUTOMATIC PHOTO-IDENTIFICATION OF INDIVIDUALS AS HIGHLY EFFICIENT IN LARGE CAPTURE-MARK-RECAPTURE STUDIES. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 5(1), 141–151. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECE3.1340](https://doi.org/10.1002/ece3.1340)

DUDGEON, D., ARTHINGTON, A. H., GESSNER, M. O., KAWABATA, Z.-I., KNOWLER, D. J., LEVEQUE, C., NAIMAN, R. J., PRIEUR-RICHARD, A.-H., SOTO, D., STIASSNY, M. L. J., & SULLIVAN, C. A. (2006). FRESHWATER BIODIVERSITY: IMPORTANCE, THREATS, STATUS AND CONSERVATION CHALLENGES. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 81(02), 163. [HTTPS://DOI.ORG/10.1017/S1464793105006950](https://doi.org/10.1017/S1464793105006950)

DUTTA, S. K., VASUDEVAN, K., CHAITRA, M. S., SHANKER, K., & AGGARWAL, R. K. (2004). JURASSIC FROGS AND THE EVOLUTION OF AMPHIBIAN ENDEMISM IN THE WESTERN GHATS. *CURRENT SCIENCE*, 86(1).

EDF - GEH DORDOGNE. (N.D.). PROTOCOLE PRECISANT LES MODALITES D'EXPLOITATION DES OUVRAGES HYDRAULIQUES DE LA HAUTE TARENTAINE. EDF U. P. CENTRE GEH DORDOGNE GPT DE BORT LES ORGUES.

EFFORD, M. (2017). SECLINEAR: SPATIALLY EXPLICIT CAPTURE–RECAPTURE FOR LINEAR HABITATS. R PACKAGE VERSION 1.1.1. [HTTPS://CRAN.R-PROJECT.ORG/PACKAGE=SECLINEAR](https://CRAN.R-PROJECT.ORG/PACKAGE=SECLINEAR)

ENRIQUEZ-URZELAI, U., KEARNEY, M. R., NICIEZA, A. G., & TINGLEY, R. (2019). INTEGRATING MECHANISTIC AND CORRELATIVE NICHE MODELS TO UNRAVEL RANGE-LIMITING PROCESSES IN A TEMPERATE AMPHIBIAN. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 25(8), 2633–2647. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GCB.14673](https://doi.org/10.1111/gcb.14673)

ESCARPINATI, S. C., SIQUEIRA, T., MEDINA-JR, P. B., & DE OLIVEIRA ROQUE, F. (2014). SHORT-TERM EFFECTS OF VISITOR TRAMPLING ON MACROINVERTEBRATES IN KARST STREAMS IN AN ECOTOURISM REGION. *ENVIRONMENTAL MONITORING AND ASSESSMENT*, 186(3), 1655–1663. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10661-013-3483-X](https://doi.org/10.1007/s10661-013-3483-x)

FALCUCCI, A., CIUCCI, P., MAIORANO, L., GENTILE, L., & BOITANI, L. (2009). ASSESSING HABITAT QUALITY FOR CONSERVATION USING AN INTEGRATED OCCURRENCE-MORTALITY MODEL. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 46(3), 600–609. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2664.2009.01634.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01634.x)

FALCY, M. R. (2015). DENSITY-DEPENDENT HABITAT SELECTION OF SPAWNING CHINOOK SALMON: BROAD-SCALE EVIDENCE AND IMPLICATIONS. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 84(2), 545–553. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2656.12297](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12297)

FEDER, M. E., & BURGGREN, W. W. (EDS.). (1992). ENVIRONMENTAL PHYSIOLOGY OF THE AMPHIBIANS. UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS.

FICETOLA, G. F., PENNATI, R., & MANENTI, R. (2012). DO CAVE SALAMANDERS OCCUR RANDOMLY IN CAVITIES? AN ANALYSIS WITH *HYDROMANTES STRINATII*. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 33(2), 251–259. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853812X638536](https://doi.org/10.1163/156853812X638536)

- FLEMING, C. H., FAGAN, W. F., MUELLER, T., OLSON, K. A., LEIMGRUBER, P., & CALABRESE, J. M. (2015). RIGOROUS HOME RANGE ESTIMATION WITH MOVEMENT DATA: A NEW AUTOCORRELATED KERNEL DENSITY ESTIMATOR. *ECOLOGY*, 96(5), 1182–1188. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/14-2010.1](https://doi.org/10.1890/14-2010.1)
- FORMAN, R. (1983). CORRIDORS IN A LANDSCAPE: THEIR ECOLOGICAL STRUCTURE AND FUNCTION. *EKOLOGIYA*, 2, 375–387.
- FORTIN, D., MORRIS, D. W., & MCLOUGHLIN, P. D. (2008). HABITAT SELECTION AND THE EVOLUTION OF SPECIALISTS IN HETEROGENEOUS ENVIRONMENTS. *ISRAEL JOURNAL OF ECOLOGY & EVOLUTION*, 54(3–4), 311–328. [HTTPS://DOI.ORG/10.1560/IJEE.54.3-4.311](https://doi.org/10.1560/IJEE.54.3-4.311)
- FRANKLIN, J. (2010). MAPPING SPECIES DISTRIBUTIONS: SPATIAL INFERENCE AND PREDICTION. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS. [HTTPS://DOI.ORG/10.1017/CBO9780511810602](https://doi.org/10.1017/CBO9780511810602)
- FRETWELL, S. D., & LUCAS, H. L. (1969). ON TERRITORIAL BEHAVIOR AND OTHER FACTORS INFLUENCING HABITAT DISTRIBUTION IN BIRDS: III. BREEDING SUCCESS IN A LOCAL POPULATION OF FIELD SPARROWS (*SPIZA AMERICANA* GMEL). *ACTA BIOTHEORETICA*, 19(1), 45–52. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF01601955](https://doi.org/10.1007/BF01601955)
- FU, V. W. K., KARRAKER, N. E., & DUDGEON, D. (2013). BREEDING DYNAMICS, DIET, AND BODY CONDITION OF THE HONG KONG NEWT (*PARAMESOTRITON HONGKONGENSIS*). *HERPETOLOGICAL MONOGRAPHS*, 27(1), 1–22. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-11-00010](https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-11-00010)
- GALLE, R., GALLE-SZPISJAK, N., ZSIGMOND, A.-R., KÖNCZEY, B., & URAK, I. (2021). TREE SPECIES AND MICROHABITAT AFFECT FOREST BOG SPIDER FAUNA. *EUROPEAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH*. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s10342-021-01359-y](https://doi.org/10.1007/s10342-021-01359-y)
- GARCIA-RUIZ, J. M., LASANTA, T., RUIZ-FLANO, P., ORTIGOSA, L., WHITE, S., GONZALEZ, C., & MARTI, C. (1996). LAND-USE CHANGES AND SUSTAINABLE DEVELOPMENT IN MOUNTAIN AREAS: A CASE STUDY IN THE SPANISH PYRENEES. *LANDSCAPE ECOLOGY*, 11(5), 267–277. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF02059854](https://doi.org/10.1007/BF02059854)
- GENOVRT, M., & PRADEL, R. (2019). TRANSIENCE EFFECT IN CAPTURE-RECAPTURE STUDIES: THE IMPORTANCE OF ITS BIOLOGICAL MEANING. *PLOS ONE*, 14(9), e0222241. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0222241](https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0222241)
- GETZ, W. M., & WILMERS, C. C. (2004). A LOCAL NEAREST-NEIGHBOR CONVEX-HULL CONSTRUCTION OF HOME RANGES AND UTILIZATION DISTRIBUTIONS. *ECOGRAPHY*, 27(4), 489–505. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.0906-7590.2004.03835.X](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03835.x)
- Gobiet, A., Kotlarski, S., Beniston, M., Heinrich, G., Rajczak, J., & Stoffel, M. (2014). 21st century climate change in the European Alps—A review. *Science of The Total Environment*, 493, 1138–1151. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2013.07.050](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.050)
- GOEDBLOED, D., SEGEV, O., KÜPFER, E., PIETZSCH, N., MATTHE, M., & STEINFARTZ, S. (2017). EVALUATION OF A NEW AMPHIDENT MODULE AND SOURCES OF AUTOMATED PHOTO IDENTIFICATION ERRORS USING DATA FROM *SALAMANDRA INFRAIMMACULATA*. *SALAMANDRA*, 53, 314–318.

- GOSA, A., & BERGERANDI, A. (1994). ATLAS DE DISTRIBUCION DE LOS ANFIBIOS Y REPTILES DE NAVARRA. MUNIBE (CIENCIAS NATURALES-NATUR ZIENTZIAK), 46, 109–189.
- GOSSELIN, M.-P., MADDOCK, I., & PETTS, G. (2012). MESOHABITAT USE BY BROWN TROUT (SALMO TRUTTA) IN A SMALL GROUNDWATER-DOMINATED STREAM: MESOHABITAT USE BY BROWN TROUT. RIVER RESEARCH AND APPLICATIONS, 28(3), 390–401. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/rra.1464](https://doi.org/10.1002/rra.1464)
- GRAF, W. L. (2006). DOWNSTREAM HYDROLOGIC AND GEOMORPHIC EFFECTS OF LARGE DAMS ON AMERICAN RIVERS. GEOMORPHOLOGY, 79(3–4), 336–360. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.GEOMORPH.2006.06.022](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.06.022)
- GRANT, E. H. C., GREEN, L. E., & LOWE, W. H. (2009). SALAMANDER OCCUPANCY IN HEADWATER STREAM NETWORKS. FRESHWATER BIOLOGY, 54(6), 1370–1378. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2009.02166.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02166.x)
- GRIFFITHS, R. A., SEWELL, D., & MCCREA, R. S. (2010). DYNAMICS OF A DECLINING AMPHIBIAN METAPOPOPULATION: SURVIVAL, DISPERSAL AND THE IMPACT OF CLIMATE. BIOLOGICAL CONSERVATION, 143(2), 485–491. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2009.11.017](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.017)
- GROSSMAN, G. D., & FREEMAN, M. C. (1987). MICROHABITAT USE IN A STREAM FISH ASSEMBLAGE. JOURNAL OF ZOOLOGY, 212(1), 151–176. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1469-7998.1987.TB05121.X](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb05121.x)
- GUARESCHI, S., LAINI, A., RACCHETTI, E., BO, T., FENOGLIO, S., & BARTOLI, M. (2014). HOW DO HYDROMORPHOLOGICAL CONSTRAINTS AND REGULATED FLOWS GOVERN MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES ALONG AN ENTIRE LOWLAND RIVER?: HYDROMORPHOLOGICAL CONSTRAINTS ON MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES. ECOHYDROLOGY, 7(2), 366–377. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECO.1354](https://doi.org/10.1002/eco.1354)
- GUILLAUME, O., & CAVAGNARA, F. (1998). SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF EUPROCTUS ASPER FROM HYPOGEAN AND EPIGEAN POPULATIONS: EXPERIMENTAL AND FIELDWORK STUDIES. MEMOIRES DE BIOSPEOLOGIE, 25, 145–156.
- HAACK, S. K., DURIS, J. W., KOLPIN, D. W., FOCAZIO, M. J., MEYER, M. T., JOHNSON, H. E., OSTER, R. J., & FOREMAN, W. T. (2016). CONTAMINATION WITH BACTERIAL ZOOLOGIC PATHOGEN GENES IN U.S. STREAMS INFLUENCED BY VARYING TYPES OF ANIMAL AGRICULTURE. SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT, 563–564, 340–350. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2016.04.087](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.04.087)
- HALL, L. S., KRAUSMAN, P. R., & MORRISON, M. L. (1997). THE HABITAT CONCEPT AND A PLEA FOR STANDARD TERMINOLOGY. WILDLIFE SOCIETY BULLETIN, 1(25), 173–182.
- HAMBLER, C., HENDERSON, P. A., & SPEIGHT, M. R. (2011). EXTINCTION RATES, EXTINCTION-PRONE HABITATS, AND INDICATOR GROUPS IN BRITAIN AND AT LARGER SCALES. BIOLOGICAL CONSERVATION, 144(2), 713–721. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2010.09.004](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.004)
- HANNAH, L. (2008). PROTECTED AREAS AND CLIMATE CHANGE. ANNALS OF THE NEW YORK ACADEMY OF SCIENCES, 1134(1), 201–212. [HTTPS://DOI.ORG/10.1196/ANNALS.1439.009](https://doi.org/10.1196/annals.1439.009)

HARDIMAN, N., & BURGIN, S. (2011). EFFECTS OF TRAMPLING ON IN-STREAM MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES FROM CANYONING ACTIVITY IN THE GREATER BLUE MOUNTAINS WORLD HERITAGE AREA. *WETLANDS ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 19(1), 61–71. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S11273-010-9200-4](https://doi.org/10.1007/s11273-010-9200-4)

HARRISON, S. (1991). LOCAL EXTINCTION IN A METAPOPULATION CONTEXT: AN EMPIRICAL EVALUATION. *BIOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY*, 42(1–2), 73–88. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1095-8312.1991.TB00552.X](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00552.x)

HASTINGS, A. (2013). POPULATION DYNAMICS. IN *ENCYCLOPEDIA OF BIODIVERSITY* (PP. 175–181). ELSEVIER. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/B978-0-12-384719-5.00115-5](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00115-5)

HEYER, W. R., DONNELLY, M. A., FOSTER, M., & MCDIARMID, R. (1994). MEASURING AND MONITORING BIOLOGICAL DIVERSITY: STANDARD METHODS FOR AMPHIBIANS. SMITHSONIAN INSTITUTION PRESS.

HODGSON, J. A., MOILANEN, A., WINTLE, B. A., & THOMAS, C. D. (2011). HABITAT AREA, QUALITY AND CONNECTIVITY: STRIKING THE BALANCE FOR EFFICIENT CONSERVATION: AREA, QUALITY AND CONNECTIVITY. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, 48(1), 148–152. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2664.2010.01919.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01919.x)

HOF, A. R., JANSSON, R., & NILSSON, C. (2012). HOW BIOTIC INTERACTIONS MAY ALTER FUTURE PREDICTIONS OF SPECIES DISTRIBUTIONS: FUTURE THREATS TO THE PERSISTENCE OF THE ARCTIC FOX IN FENNOSCANDIA: BIOTIC INTERACTIONS AND SPECIES DISTRIBUTIONS. *DIVERSITY AND DISTRIBUTIONS*, 18(6), 554–562. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1472-4642.2011.00876.X](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00876.x)

HOFFMANN, M., HILTON-TAYLOR, C., ANGULO, A., BÖHM, M., BROOKS, T. M., BUTCHART, S. H. M., CARPENTER, K. E., CHANSON, J., COLLEN, B., COX, N. A., DARWALL, W. R. T., DULVY, N. K., HARRISON, L. R., KATARIYA, V., POLLOCK, C. M., QUADER, S., RICHMAN, N. I., RODRIGUES, A. S. L., TOGNETTI, M. F., ... STUART, S. N. (2010). THE IMPACT OF CONSERVATION ON THE STATUS OF THE WORLD'S VERTEBRATES. *SCIENCE*, 330(6010), 1503–1509. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1194442](https://doi.org/10.1126/science.1194442)

HOLMES, E. E., & YORK, A. E. (2003). USING AGE STRUCTURE TO DETECT IMPACTS ON THREATENED POPULATIONS: A CASE STUDY WITH STELLER SEA LIONS. *CONSERVATION BIOLOGY*, 17(6), 1794–1806.

HOPKINS, R. L. (2009). USE OF LANDSCAPE PATTERN METRICS AND MULTISCALE DATA IN AQUATIC SPECIES DISTRIBUTION MODELS: A CASE STUDY OF A FRESHWATER MUSSEL. *LANDSCAPE ECOLOGY*, 24(7), 943–955. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10980-009-9373-5](https://doi.org/10.1007/s10980-009-9373-5)

HORTON, R. E. (1945). EROSIONAL DEVELOPMENT OF STREAMS AND THEIR DRAINAGE BASINS; HYDROPHYSICAL APPROACH TO QUANTITATIVE MORPHOLOGY. *GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA BULLETIN*, 56(3), 275–370.

HORTON, P., SCHAEFLI, B., MEZGHANI, A., HINGRAY, B., & MUSY, A. (2006). ASSESSMENT OF CLIMATE-CHANGE IMPACTS ON ALPINE DISCHARGE REGIMES WITH CLIMATE MODEL UNCERTAINTY. *HYDROLOGICAL PROCESSES*, 20(10), 2091–2109. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/HYP.6197](https://doi.org/10.1002/hyp.6197)

HUTTO, R. (1985). HABITAT SELECTION BY NONBREEDING, MIGRATORY LAND BIRDS. IN HABITAT SELECTION IN BIRDS.

IPBES. (2018). SUMMARY FOR POLICYMAKERS OF THE REGIONAL ASSESSMENT REPORT ON BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES FOR EUROPE AND CENTRAL ASIA OF THE INTERGOVERNMENTAL SCIENCE-POLICY PLATFORM ON BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES. 48 P.

JÄHNIG, S. C., KUEMMERLEN, M., KIESEL, J., DOMISCH, S., CAI, Q., SCHMALZ, B., & FOHRER, N. (2012). MODELLING OF RIVERINE ECOSYSTEMS BY INTEGRATING MODELS: CONCEPTUAL APPROACH, A CASE STUDY AND RESEARCH AGENDA. JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY, 39(12), 2253–2263. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/JBI.12009](https://doi.org/10.1111/jbi.12009)

JOHNSON, B. K., KERN, J. W., WISDOM, M. J., FINDHOLT, S. L., & KIE, J. G. (2000). RESOURCE SELECTION AND SPATIAL SEPARATION OF MULE DEER AND ELK DURING SPRING. THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT, 64(3), 685. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/3802738](https://doi.org/10.2307/3802738)

JOHNSON, D. H. (1980). THE COMPARISON OF USAGE AND AVAILABILITY MEASUREMENTS FOR EVALUATING RESOURCE PREFERENCE. ECOLOGY, 61(1), 65–71. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1937156](https://doi.org/10.2307/1937156)

JOLY, P. (2019). BEHAVIOR IN A CHANGING LANDSCAPE: USING MOVEMENT ECOLOGY TO INFORM THE CONSERVATION OF POND-BREEDING AMPHIBIANS. FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION, 7. [HTTPS://DOI.ORG/10.3389/FEVO.2019.00155](https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00155)

JOSEPHSON, D. C., ROBINSON, J. M., WEIDEL, B. C., & KRAFT, C. E. (2008). LONG-TERM RETENTION AND VISIBILITY OF VISIBLE IMPLANT ELASTOMER TAGS IN BROOK TROUT. NORTH AMERICAN JOURNAL OF FISHERIES MANAGEMENT, 28(6), 1758–1761. [HTTPS://DOI.ORG/10.1577/M08-019.1](https://doi.org/10.1577/M08-019.1)

KART AKTAS, N., & YILDIZ DONMEZ, N. (2019). EFFECTS OF URBANISATION AND HUMAN ACTIVITIES ON BASIN ECOSYSTEM: SAPANCA LAKE BASIN. JOURNAL OF ENVIRONMENTAL PROTECTION AND ECOLOGY, 20(1), 102–112.

KEITH, P., POULET, N., DENYS, G., CHANGEUX, T., FEUNTEUN, E., & PERSAT, H. (2020). LES POISSONS D’EAU DOUCE DE FRANCE.

KERN, W. H. (1984). THE HELLBENDER, *C. ALLEGANIENSIS* IN INDIANA [UNPUBLISHED MASTER’S THESIS].

KLEMETSEN, A., AMUNDSEN, P.-A., DEMPSON, J. B., JONSSON, B., JONSSON, N., O’CONNELL, M. F., & MORTENSEN, E. (2003). ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L., BROWN TROUT *SALMO TRUTTA* L. AND ARCTIC CHARR *SALVELINUS ALPINUS* (L.): A REVIEW OF ASPECTS OF THEIR LIFE HISTORIES: SALMONID LIFE HISTORIES. ECOLOGY OF FRESHWATER FISH, 12(1), 1–59. [HTTPS://DOI.ORG/10.1034/J.1600-0633.2003.00010.X](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x)

KOENIG, W. D., PITELKA, F. A., CARMEN, W. J., MUMME, R. L., & STANBACK, M. T. (1992). THE EVOLUTION OF DELAYED DISPERSAL IN COOPERATIVE BREEDERS. THE QUARTERLY REVIEW OF BIOLOGY, 67(2), 111–150. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/417552](https://doi.org/10.1086/417552)

- KRAUSMAN, P. R., & MORRISON, M. L. (2016). ANOTHER PLEA FOR STANDARD TERMINOLOGY: EDITOR'S MESSAGE. *THE JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT*, 80(7), 1143–1144. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/JWMG.21121](https://doi.org/10.1002/JWMG.21121)
- KUEMMERLEN, M., SCHMALZ, B., GUSE, B., CAI, Q., FOHRER, N., & JÄHNIG, S. C. (2014). INTEGRATING CATCHMENT PROPERTIES IN SMALL SCALE SPECIES DISTRIBUTION MODELS OF STREAM MACROINVERTEBRATES. *ECOLOGICAL MODELLING*, 277, 77–86. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2014.01.020](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.020)
- LAFFAILLE, P., BROSE, S., OMBREDANE, D., & FEUNTEUN, E. (2020). RICHESSE ET ORGANISATION SPATIALE DES COMMUNAUTES DE POISSONS D'EAU DOUCE. IN *LES POISSONS D'EAU DOUCE DE FRANCE* (BIOTOPE Eds, Vol. 1–703, pp. 128–159).
- LAFFAILLE, P., FEUNTEUN, E., BAISEZ, A., ROBINET, T., ACOU, A., LEGAULT, A., & LEK, S. (2003). SPATIAL ORGANISATION OF EUROPEAN EEL (*ANGUILLA ANGUILLA* L.) IN A SMALL CATCHMENT. *ECOLOGY OF FRESHWATER FISH*, 12(4), 254–264. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1600-0633.2003.00021.X](https://doi.org/10.1046/j.1600-0633.2003.00021.x)
- LAMOUREUX, N., AUGEARD, B., BARAN, P., CAPRA, H., LE COARER, Y., GIRARD, V., GOURAUD, V., NAVARRO, L., PROST, O., SAGNES, P., SAUQUET, E., & TISSOT, L. (2018). DEBITS ECOLOGIQUES : LA PLACE DES MODELES D'HABITAT HYDRAULIQUE DANS UNE DEMARCHE INTEGREE. *HYDROECOL. APPL.*
- LAWTON, J. H., & MAY, R. M. (Eds.). (1995). *EXTINCTION RATES*. OXFORD UNIVERSITY PRESS.
- LE ROUX, B. (2007). STATUT DE L'EUPROCTE DES PYRENEES, *CALOTRITON ASPER* (DUGES 1852, AMPHIBIA, SALAMANDRIDAE) DANS LE DEPARTEMENT DE L'AUDE. *BULLETIN DE LA SOCIETE D'ÉTUDES SCIENTIFIQUES DE L'AUDE*, 107, 9–13.
- LEACH, K., MONTGOMERY, W. I., & REID, N. (2016). MODELLING THE INFLUENCE OF BIOTIC FACTORS ON SPECIES DISTRIBUTION PATTERNS. *ECOLOGICAL MODELLING*, 337, 96–106. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2016.06.008](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.008)
- LEHIKONEN, P., TIUSANEN, M., SANTANGELI, A., RAJASÄRKÄ, A., JAATINEN, K., VALKAMA, J., VIRKKALA, R., & LEHIKONEN, A. (2021). INCREASING PROTECTED AREA COVERAGE MITIGATES CLIMATE-DRIVEN COMMUNITY CHANGES. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 253, 108892. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2020.108892](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108892)
- LEHNER, B., LIERMANN, C. R., REVENGA, C., VÖRÖSMARTY, C., FEKETE, B., CROUZET, P., DÖLL, P., ENDEJAN, M., FRENKEN, K., MAGOME, J., NILSSON, C., ROBERTSON, J. C., RÖDEL, R., SINDORF, N., & WISSER, D. (2011). HIGH-RESOLUTION MAPPING OF THE WORLD'S RESERVOIRS AND DAMS FOR SUSTAINABLE RIVER-FLOW MANAGEMENT. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND THE ENVIRONMENT*, 9(9), 494–502. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/100125](https://doi.org/10.1890/100125)
- LESCURE, J., & DE MASSARY, J.-C. (2012). *ATLAS DES AMPHIBIENS ET REPTILES DE FRANCE*. COEDITION BIOTOPE.
- LESKOVAR, C., & SINSCH, U. (2005). HARMONIC DIRECTION FINDING: A NOVEL TOOL TO MONITOR THE DISPERSAL OF SMALL-SIZED ANURANS. *THE HERPETOLOGICAL JOURNAL*, 15(3), 173–180.

- LILLYWHITE, H. B. (1970). BEHAVIORAL TEMPERATURE REGULATION IN THE BULLFROG, *RANA CATESBEIANA*. *COPEIA*, 1970(1), 158. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1441983](https://doi.org/10.2307/1441983)
- LINDBERG, W. J., FRAZER, T. K., PORTIER, K. M., VOSE, F., LOFTIN, J., MURIE, D. J., MASON, D. M., NAGY, B., & HART, M. K. (2006). DENSITY-DEPENDENT HABITAT SELECTION AND PERFORMANCE BY A LARGE MOBILE REEF FISH. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, 16(2), 731–746. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[0731:DHSAPB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[0731:DHSAPB]2.0.CO;2)
- LOBERA, G., MUÑOZ, I., LOPEZ-TARAZON, J. A., VERICAT, D., & BATALLA, R. J. (2017). EFFECTS OF FLOW REGULATION ON RIVER BED DYNAMICS AND INVERTEBRATE COMMUNITIES IN A MEDITERRANEAN RIVER. *HYDROBIOLOGIA*, 784(1), 283–304. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s10750-016-2884-6](https://doi.org/10.1007/s10750-016-2884-6)
- LOE, L. E., IRVINE, R. J., BONENFANT, C., STIEN, A., LANGVATN, R., ALBON, S. D., MYSTERUD, A., & STENSETH, N. C. (2006). TESTING FIVE HYPOTHESES OF SEXUAL SEGREGATION IN AN ARCTIC UNGULATE: SEXUAL SEGREGATION IN SVALBARD REINDEER. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 75(2), 485–496. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2656.2006.01069.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01069.x)
- LOWE, W. H. (2003). LINKING DISPERSAL TO LOCAL POPULATION DYNAMICS: A CASE STUDY USING A HEADWATER SALAMANDER SYSTEM. *ECOLOGY*, 84(8), 2145–2154. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[2145:LDTLPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[2145:LDTLPD]2.0.CO;2)
- LOWE, W. H. (2005). FACTORS AFFECTING STAGE-SPECIFIC DISTRIBUTION IN THE STREAM SALAMANDER *GYRINOPHILUS PORPHYRITICUS*. *HERPETOLOGICA*, 61(2), 135–144. <https://doi.org/10.1655/04-57>
- LOWE, W. H., LIKENS, G. E., & COSENTINO, B. J. (2006). SELF-ORGANISATION IN STREAMS: THE RELATIONSHIP BETWEEN MOVEMENT BEHAVIOUR AND BODY CONDITION IN A HEADWATER SALAMANDER. *FRESHWATER BIOLOGY*, 51(11), 2052–2062. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2006.01635.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01635.x)
- LOWE, W. H., SWARTZ, L. K., ADDIS, B. R., & LIKENS, G. E. (2019). HYDROLOGIC VARIABILITY CONTRIBUTES TO REDUCED SURVIVAL THROUGH METAMORPHOSIS IN A STREAM SALAMANDER. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES*, 116(39), 19563–19570. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.1908057116](https://doi.org/10.1073/pnas.1908057116)
- LUCATI, F., POIGNET, M., MIRO, A., TROCHET, A., AUBRET, F., BARTHE, L., BERTRAND, R., BUCHACA, T., CALVEZ, O., CANER, J., DARNET, E., DENOËL, M., GUILLAUME, O., LE CHEVALIER, H., MARTINEZ-SILVESTRE, A., MOSSOLL-TORRES, M., O'BRIEN, D., OSORIO, V., POTTIER, G., ... VENTURA, M. (2020). MULTIPLE GLACIAL REFUGIA AND CONTEMPORARY DISPERSAL SHAPE THE GENETIC STRUCTURE OF AN ENDEMIC AMPHIBIAN FROM THE PYRENEES. *MOLECULAR ECOLOGY*, 29(15), 2904–2921. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/MEC.15521](https://doi.org/10.1111/mec.15521)
- MAC NALLY, R., BENNETT, A. F., THOMSON, J. R., RADFORD, J. Q., UNMACK, G., HORROCKS, G., & VESK, P. A. (2009). COLLAPSE OF AN AVIFAUNA: CLIMATE CHANGE APPEARS TO EXACERBATE HABITAT LOSS AND DEGRADATION. *DIVERSITY AND DISTRIBUTIONS*, 15(4), 720–730. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1472-4642.2009.00578.X](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00578.x)

MACARTHUR, R. H., & WILSON, E. O. (1967). THE THEORY OF ISLAND BIOGEOGRAPHY. PRINCETON UNIVERSITY PRESS.

MADON, B., GARRIGUE, C., PRADEL, R., & GIMENEZ, O. (2012). TRANSIENCE IN THE HUMPBACK WHALE POPULATION OF NEW CALEDONIA AND IMPLICATIONS FOR ABUNDANCE ESTIMATION. *MARINE MAMMAL SCIENCE*, N/A-N/A. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1748-7692.2012.00610.X](https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2012.00610.x)

MALMQVIST, B. (2002). AQUATIC INVERTEBRATES IN RIVERINE LANDSCAPES: RIVERINE INVERTEBRATES. *FRESHWATER BIOLOGY*, 47(4), 679–694. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1365-2427.2002.00895.X](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00895.x)

MANDER, Ü., HAYAKAWA, Y., & KUUSEMETS, V. (2005). PURIFICATION PROCESSES, ECOLOGICAL FUNCTIONS, PLANNING AND DESIGN OF RIPARIAN BUFFER ZONES IN AGRICULTURAL WATERSHEDS. *ECOLOGICAL ENGINEERING*, 24(5), 421–432. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLENG.2005.01.015](https://doi.org/10.1016/j.ecoeng.2005.01.015)

MANLY, B. F. J., McDONALD, L., THOMAS, D., McDONALD, T. L., & ERICKSON, W. P. (2002). RESOURCE SELECTION BY ANIMALS: STATISTICAL DESIGN AND ANALYSIS FOR FIELD STUDIES (2ND ED). KLUWER ACADEMIC PUBLISHERS.

MARSHALL, A. D., & PIERCE, S. J. (2012). THE USE AND ABUSE OF PHOTOGRAPHIC IDENTIFICATION IN SHARKS AND RAYS. *JOURNAL OF FISH BIOLOGY*, 80(5), 1361–1379. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1095-8649.2012.03244.X](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03244.x)

MARTEL, A., SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., BLOOI, M., BERT, W., DUCATELLE, R., FISHER, M. C., WOELTJES, A., BOSMAN, W., CHIERS, K., BOSSUYT, F., & PASMANS, F. (2013). BATRACHOCHYTRIUM SALAMANDRIVORANS SP. NOV. CAUSES LETHAL CHYTRIDIOMYCOSIS IN AMPHIBIANS. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES*, 110(38), 15325–15329. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.1307356110](https://doi.org/10.1073/pnas.1307356110)

MARTINEZ-RICA, J. P., & CLERGUE-GAZEAU, M. (1977). DONNEES NOUVELLES SUR LA REPARTITION GEOGRAPHIQUE DE L'ESPECE EUPROCTUS ASPER (DUGES) URODELE SALAMANDRIDAE. *BULLETIN DE LA SOCIETE D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE*, 113(3–4), 318–330.

MARZIN, A., VERDONSCHOT, P. F. M., & PONT, D. (2013). THE RELATIVE INFLUENCE OF CATCHMENT, RIPARIAN CORRIDOR, AND REACH-SCALE ANTHROPOGENIC PRESSURES ON FISH AND MACROINVERTEBRATE ASSEMBLAGES IN FRENCH RIVERS. *HYDROBIOLOGIA*, 704(1), 375–388. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10750-012-1254-2](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1254-2)

MASCANZONI, D., & WALLIN, H. (1986). THE HARMONIC RADAR: A NEW METHOD OF TRACING INSECTS IN THE FIELD. *ECOLOGICAL ENTOMOLOGY*, 11(4), 387–390. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2311.1986.TB00317.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1986.tb00317.x)

MASSOT, M., CLOBERT, J., & FERRIERE, R. (2008). CLIMATE WARMING, DISPERSAL INHIBITION AND EXTINCTION RISK: CLIMATE WARMING AND DISPERSAL INHIBITION. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 14(3), 461–469. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2486.2007.01514.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01514.x)

MATEO, R. G., GASTON, A., AROCA-FERNANDEZ, M. J., BROENNIMANN, O., GUISAN, A., SAURA, S., & GARCIA-VIÑAS, J. I. (2019). HIERARCHICAL SPECIES DISTRIBUTION MODELS IN SUPPORT OF VEGETATION CONSERVATION

AT THE LANDSCAPE SCALE. JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE, 30(2), 386–396.
[HTTPS://DOI.ORG/10.1111/JVS.12726](https://doi.org/10.1111/jvs.12726)

MATTHE, M., SANNOLO, M., WINIARSKI, K., SPITZEN - VAN DER SLUIJS, A., GOEDBLOED, D., STEINFARTZ, S., & STACHOW, U. (2017). COMPARISON OF PHOTO-MATCHING ALGORITHMS COMMONLY USED FOR PHOTOGRAPHIC CAPTURE-RECAPTURE STUDIES. ECOLOGY AND EVOLUTION, 7(15), 5861–5872.
[HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECE3.3140](https://doi.org/10.1002/ece3.3140)

MATTHE, M., SCHÖNBRODT, T., & BERGER, G. (2008). COMPUTERGESTÜTZTE BILDANALYSE VON BAUCHFLECKENMUSTERN DES KAMMMOLCHS (TRITURUS CRISTATUS). ZEITSCHRIFT FÜR FELDHERPETOLOGIE, 15(1), 89–94.

MATTHIOPOULOS, J., FIEBERG, J., AARTS, G., BARRAQUAND, F., & KENDALL, B. E. (2020). WITHIN REACH? HABITAT AVAILABILITY AS A FUNCTION OF INDIVIDUAL MOBILITY AND SPATIAL STRUCTURING. THE AMERICAN NATURALIST, 195(6), 1009–1026. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/708519](https://doi.org/10.1086/708519)

MATTHYSEN, E. (2005). DENSITY-DEPENDENT DISPERSAL IN BIRDS AND MAMMALS. ECOGRAPHY, 28(3), 403–416. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.0906-7590.2005.04073.X](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x)

MCDONALD, R. A., O'HARA, K., & MORRISH, D. J. (2007). DECLINE OF INVASIVE ALIEN MINK (MUSTELA VISON) IS CONCURRENT WITH RECOVERY OF NATIVE OTTERS (LUTRA LUTRA): RISING OTTER, FALLEN MINK. DIVERSITY AND DISTRIBUTIONS, 13(1), 92–98. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1366-9516.2006.00303.X](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00303.x)

MCHUGH, P. A., THOMPSON, R. M., GREIG, H. S., WARBURTON, H. J., & MCINTOSH, A. R. (2015). HABITAT SIZE INFLUENCES FOOD WEB STRUCTURE IN DRYING STREAMS. ECOGRAPHY, 38(7), 700–712. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/ECOG.01193](https://doi.org/10.1111/ecog.01193)

MERKLE, J. A., & FORTIN, D. (2014). LIKELIHOOD-BASED PHOTOGRAPH IDENTIFICATION: APPLICATION WITH PHOTOGRAPHS OF FREE-RANGING BISON: LIKELIHOOD-BASED MATCHING OF PHOTOGRAPHS. WILDLIFE SOCIETY BULLETIN, 38(1), 196–204. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/WSB.382](https://doi.org/10.1002/wsb.382)

MESA, L. M., LINDT, I., NEGRO, L., GUTIERREZ, M. F., MAYORA, G., MONTALTO, L., BALLENT, M., & LIFSCHITZ, A. (2017). AQUATIC TOXICITY OF IVERMECTIN IN CATTLE DUNG ASSESSED USING MICROCOSMS. ECOTOXICOLOGY AND ENVIRONMENTAL SAFETY, 144, 422–429. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOENV.2017.06.016](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.06.016)

MIAUD, C. (1990). LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS SUBDIVISEES: ETUDE COMPARATIVE CHEZ TROIS AMPHIBIENS URODILES (TRITURUS ALPESTRIS, T. HELVETICUS ET T. CRISTATUS) [THESE DE DOCTORAT]. UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1.

MIAUD, C., & GUILLAUME, O. (2005). VARIATION IN AGE, BODY SIZE AND GROWTH AMONG SURFACE AND CAVE-DWELLING POPULATIONS OF THE PYRENEAN NEWT, EUPROCTUS ASPER (AMPHIBIA; URODELA). HERPETOLOGICA, 61(3), 241–249. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/04-29.1](https://doi.org/10.1655/04-29.1)

MIAUD, C., JOLY, P., & CASTANET, J. (1993). VARIATION IN AGE STRUCTURES IN A SUBDIVIDED POPULATION OF TRITURUS CRISTATUS. CANADIAN JOURNAL OF ZOOLOGY, 71(9), 1874–1879. [HTTPS://DOI.ORG/10.1139/Z93-267](https://doi.org/10.1139/z93-267)

- MILA, B., CARRANZA, S., GUILLAUME, O., & CLOBERT, J. (2010). MARKED GENETIC STRUCTURING AND EXTREME DISPERSAL LIMITATION IN THE PYRENEAN BROOK NEWT *CALOTRITON ASPER* (AMPHIBIA: SALAMANDRIDAE) REVEALED BY GENOME-WIDE AFLP BUT NOT MTDNA. *MOLECULAR ECOLOGY*, 19(1), 108–120. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-294X.2009.04441.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04441.x)
- MILINSKI, M., & PARKER, G. A. (1991). COMPETITION FOR RESOURCES. IN *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 3RD EDN (OXFORD, PP. 137–168). J.R. KREBS AND N.B. DAVIES.
- MOBAEK, R., MYSTERUD, A., EGIL LOE, L., HOLAND, Ø., & AUSTRHEIM, G. (2009). DENSITY DEPENDENT AND TEMPORAL VARIABILITY IN HABITAT SELECTION BY A LARGE HERBIVORE; AN EXPERIMENTAL APPROACH. *OIKOS*, 118(2), 209–218. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1600-0706.2008.16935.X](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16935.x)
- MONTORI, A. (1988). ESTUDIO SOBRE LA BIOLOGIA Y ECOLOGIA DEL TRITON PIRENAICO *EUPROCTUS ASPER* (DUGES, 1852) EN LA Cerdanya [TESIS DOCTORAL]. UNIVERSITAT DE BARCELONA.
- MONTORI, A. (1991). ALIMENTACION DE LOS ADULTOS DE *EUPROCTUS ASPER* (DUGES, 1852) EN LA MONTAÑA MEDIA DEL PREPIRINEO CATALAN (ESPAÑA). *REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGIA*, 5, 23–26.
- MONTORI, A. (1997). TROPHIC SEGREGATION BETWEEN THE PYRENEAN NEWT (*EUPROCTUS ASPER*) AND THE BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* [ARIO]). *HERPETOLOGIA BONNENSIS*, 273–278.
- MONTORI, A., LLORENTE, G. A., & RICHTER-BOIX, À. (2008A). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF *CALOTRITON ASPER* IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)
- MONTORI, A., LLORENTE, G., & RICHTER-BOIX, À. (2008B). HABITAT FEATURES AFFECTING THE SMALL-SCALE DISTRIBUTION AND LONGITUDINAL MIGRATION PATTERNS OF *CALOTRITON ASPER* IN A PRE-PYRENEAN POPULATION. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 29(3), 371–381. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853808785112048](https://doi.org/10.1163/156853808785112048)
- MONTORI, A., RICHTER-BOIX, À., FRANCH, M., SANTOS, X., GARRIGA, N., & LLORENTE, G. A. (2012A). NATURAL FLUCTUATIONS IN A STREAM DWELLING NEWT AS A RESULT OF EXTREME RAINFALL: A 21-YEAR SURVEY OF A *CALOTRITON ASPER* POPULATION. *BASIC AND APPLIED HERPETOLOGY*, 26, 43–56. [HTTPS://DOI.ORG/10.11160/BAH.12001](https://doi.org/10.11160/BAH.12001)
- MONTORI, A., RICHTER-BOIX, À., FRANCH, M., SANTOS, X., GARRIGA, N., & LLORENTE, G. A. (2012B). NATURAL FLUCTUATIONS IN A STREAM DWELLING NEWT AS A RESULT OF EXTREME RAINFALL: A 21-YEAR SURVEY OF A *CALOTRITON ASPER* POPULATION. *BASIC AND APPLIED HERPETOLOGY*, 26, 43–56. [HTTPS://DOI.ORG/10.11160/BAH.12001](https://doi.org/10.11160/BAH.12001)
- MORRIS, D. (2013). HABITAT SELECTION. IN D. MORRIS, *ECOLOGY*. OXFORD UNIVERSITY PRESS. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/OBO/9780199830060-0082](https://doi.org/10.1093/OBO/9780199830060-0082)
- MORRIS, D. W. (2003). TOWARD AN ECOLOGICAL SYNTHESIS: A CASE FOR HABITAT SELECTION. *OECOLOGIA*, 136(1), 1–13. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00442-003-1241-4](https://doi.org/10.1007/s00442-003-1241-4)

- MORRIS, D. W., & MACEachern, J. T. (2010). ACTIVE DENSITY-DEPENDENT HABITAT SELECTION IN A CONTROLLED POPULATION OF SMALL MAMMALS. *ECOLOGY*, 91(11), 3131–3137. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/10-0479.1](https://doi.org/10.1890/10-0479.1)
- MOTTET, A., LADET, S., COQUE, N., & GIBON, A. (2006). AGRICULTURAL LAND-USE CHANGE AND ITS DRIVERS IN MOUNTAIN LANDSCAPES: A CASE STUDY IN THE PYRENEES. *AGRICULTURE, ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT*, 114(2–4), 296–310. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.AGEE.2005.11.017](https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.017)
- MUÑOZ-SARAVIA, A., CALLAPA, G., & JANSSENS, G. (2018). TEMPERATURE EXPOSURE AND POSSIBLE THERMOREGULATION STRATEGIES IN THE TITICACA WATER FROG *TELMATOBIUS CULEUS*, A FULLY AQUATIC FROG OF THE HIGH ANDES. *ENDANGERED SPECIES RESEARCH*, 37, 91–103. [HTTPS://DOI.ORG/10.3354/ESR00904](https://doi.org/10.3354/esr00904)
- MURATET, J. (2008). IDENTIFIER LES AMPHIBIENS DE FRANCE METROPOLITAINE (ASSOCIATION ECODIV).
- MUTHS, E., SCHERER, R. D., AMBURGEY, S. M., & CORN, P. S. (2018). TWENTY-NINE YEARS OF POPULATION DYNAMICS IN A SMALL-BODIED MONTANE AMPHIBIAN. *ECOSPHERE*, 9(12), e02522. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECS2.2522](https://doi.org/10.1002/ecs2.2522)
- MUTHS, E., SCHERER, R. D., & LAMBERT, B. A. (2010). UNBIASED SURVIVAL ESTIMATES AND EVIDENCE FOR SKIPPED BREEDING OPPORTUNITIES IN FEMALES: EVIDENCE FOR SKIPPED BREEDING OPPORTUNITIES. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 1(2), 123–130. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.2041-210X.2010.00019.X](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00019.x)
- NARAYAN, E. J., MOLINIA, F. C., KINDERMANN, C., COCKREM, J. F., & HERO, J.-M. (2011). URINARY CORTICOSTERONE RESPONSES TO CAPTURE AND TOE-CLIPPING IN THE CANE TOAD (*RHINELLA MARINA*) INDICATE THAT TOE-CLIPPING IS A STRESSOR FOR AMPHIBIANS. *GENERAL AND COMPARATIVE ENDOCRINOLOGY*, 174(2), 238–245. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.YGCEN.2011.09.004](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.09.004)
- NEMOZ, M., & BERTRAND, A. (2009). PLAN NATIONAL D' ACTIONS EN FAVEUR DU DESMAN DES PYRENEES (*GALEMYS PYRENAICUS*), 2010-2015. SOCIETE FRANÇAISE POUR L'ÉTUDE ET LA PROTECTION DES MAMMIFERES/MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE, DE L'ÉNERGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE.
- NICOL, A. (1990). L'EUPROCTE DES PYRENEES. A. NICOL.
- NORI, J., VILLALOBOS, F., & LOYOLA, R. (2018). GLOBAL PRIORITY AREAS FOR AMPHIBIAN RESEARCH. *JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY*, 45(11), 2588–2594. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/JBI.13435](https://doi.org/10.1111/jbi.13435)
- NOSS, R., NIELSEN, S., & VANCE-BORLAND, K. (2009). PRIORITIZING ECOSYSTEMS, SPECIES, AND SITES FOR RESTORATION. IN *SPATIAL CONSERVATION PRIORITIZATION: QUANTITATIVE METHODS AND COMPUTATIONAL TOOLS* (PP. 158–170).
- OBIOS. (2011). INVENTAIRE DES AMPHIBIENS ET REPTILES DU PARC NATIONAL DES PYRENEES PARTIE BERN - SUIVI D'UNE POPULATION D'EUPROCTES DES PYRENEES.
- OCE. (2018). LES AMPHIBIENS ET LEUR PROTECTION EN FRANCE: UN ENJEU POUR LES MOULINS ET LES ETANGS. OBSERVATOIRE DE LA CONTINUITE ECOLOGIQUE ET DES USAGES DE L'EAU.

- ODUM, E. P. (1963). *ECOLOGY*. NEW YORK : HOLT, RINEHART AND WINSTON.
- ORO, D., & DOAK, D. F. (2020). BREEDING TRANSIENTS IN CAPTURE–RECAPTURE MODELING AND THEIR CONSEQUENCES FOR LOCAL POPULATION DYNAMICS. *SCIENTIFIC REPORTS*, 10(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/s41598-020-72778-x](https://doi.org/10.1038/s41598-020-72778-x)
- OROMI, N., AMAT, F., SANUY, D., & CARRANZA, S. (2014). LIFE HISTORY TRAIT DIFFERENCES BETWEEN A LAKE AND A STREAM-DWELLING POPULATION OF THE PYRENEAN BROOK NEWT (*CALOTRITON ASPER*). *AMPHIBIA-REPTILIA*, 35, 53–62.
- OUSTERHOUT, B. H., & LIEBGOLD, E. B. (2010). DISPERSAL VERSUS SITE TENACITY OF ADULT AND JUVENILE RED-BACKED SALAMANDERS (*PLETHODON CINEREUS*). *HERPETOLOGICA*, 66(3), 269–275. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/09-023.1](https://doi.org/10.1655/09-023.1)
- PARASIEWICZ, P. (2001). MESOHABSIM: A CONCEPT FOR APPLICATION OF INSTREAM FLOW MODELS IN RIVER RESTORATION PLANNING. *FISHERIES*, 26(9), 6–13. [HTTPS://DOI.ORG/10.1577/1548-8446\(2001\)026<0006:M>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2001)026<0006:M>2.0.CO;2)
- PARASIEWICZ, P. (2007). THE MESOHABSIM MODEL REVISITED. *RIVER RESEARCH AND APPLICATIONS*, 23(8), 893–903. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/rra.1045](https://doi.org/10.1002/rra.1045)
- PATRICK, D. A., HARPER, E. B., HUNTER, M. L., & CALHOUN, A. J. K. (2008). TERRESTRIAL HABITAT SELECTION AND STRONG DENSITY-DEPENDENT MORTALITY IN RECENTLY METAMORPHOSED AMPHIBIANS. *ECOLOGY*, 89(9), 2563–2574. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/07-0906.1](https://doi.org/10.1890/07-0906.1)
- PEARSON, R. G., & DAWSON, T. P. (2003). PREDICTING THE IMPACTS OF CLIMATE CHANGE ON THE DISTRIBUTION OF SPECIES: ARE BIOCLIMATE ENVELOPE MODELS USEFUL?: EVALUATING BIOCLIMATE ENVELOPE MODELS. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 12(5), 361–371. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/j.1466-822x.2003.00042.x](https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2003.00042.x)
- PECKARSKY, B. L., MCINTOSH, A. R., HORN, S. C., MCHUGH, K., BOOKER, D. J., WILCOX, A. C., BROWN, W., & ALVAREZ, M. (2014). CHARACTERIZING DISTURBANCE REGIMES OF MOUNTAIN STREAMS. *FRESHWATER SCIENCE*, 33(3), 716–730. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/677215](https://doi.org/10.1086/677215)
- PEREZ-BARBERIA, F. J., HOOPER, R. J., & GORDON, I. J. (2013). LONG-TERM DENSITY-DEPENDENT CHANGES IN HABITAT SELECTION IN RED DEER (*CERVUS ELAPHUS*). *OECOLOGIA*, 173(3), 837–847. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s00442-013-2686-8](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2686-8)
- PERRET, N., PRADEL, R., MIAUD, C., GROLET, O., & JOLY, P. (2003). TRANSIENCE, DISPERSAL AND SURVIVAL RATES IN NEWT PATCHY POPULATIONS: TRANSIENCE AND DISPERSAL IN NEWTS. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 72(4), 567–575. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/j.1365-2656.2003.00726.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00726.x)
- PERSAT, H., & KEITH, P. (2002). LA RECONQUETE DU RESEAU HYDROGRAPHIQUE FRANÇAIS PAR LES POISSONS D'EAU DOUCE A L'Holocène : A LA NAGE OU A PIED ? IN HISTOIRE DES RIVIERES ET DES LACS DE LASCAUX A NOS JOURS (EDITIONS ERRANCE, PP. 295–301).

PHILLOT, A. D., SKERRATT, L. F., McDONALD, K. R., LEMCKERT, F., HINES, H. B., CLARK, J. M., & SPEARE, R. (2007). TOE-CLIPPING AS AN ACCEPTABLE METHOD OF IDENTIFYING INDIVIDUAL ANURANS IN MARK RECAPTURE STUDIES. *HERPETOLOGICAL REVIEW*, 38, 305–308.

PIMM, S. L., JENKINS, C. N., ABELL, R., BROOKS, T. M., GITTLEMAN, J. L., JOPPA, L. N., RAVEN, P. H., ROBERTS, C. M., & SEXTON, J. O. (2014). THE BIODIVERSITY OF SPECIES AND THEIR RATES OF EXTINCTION, DISTRIBUTION, AND PROTECTION. *SCIENCE*, 344(6187), 1246752–1246752. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1246752](https://doi.org/10.1126/science.1246752)

PITTMAN, S. E., OSBOURN, M. S., & SEMLITSCH, R. D. (2014). MOVEMENT ECOLOGY OF AMPHIBIANS: A MISSING COMPONENT FOR UNDERSTANDING POPULATION DECLINES. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 169, 44–53. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2013.10.020](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.020)

POFF, N. L., ALLAN, J. D., BAIN, M. B., KARR, J. R., PRESTEGAARD, K. L., RICHTER, B. D., SPARKS, R. E., & STROMBERG, J. C. (1997). THE NATURAL FLOW REGIME. *BIOSCIENCE*, 47(11), 769–784. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1313099](https://doi.org/10.2307/1313099)

POFF, N. L., & ZIMMERMAN, J. K. H. (2010). ECOLOGICAL RESPONSES TO ALTERED FLOW REGIMES: A LITERATURE REVIEW TO INFORM THE SCIENCE AND MANAGEMENT OF ENVIRONMENTAL FLOWS: REVIEW OF ALTERED FLOW REGIMES. *FRESHWATER BIOLOGY*, 55(1), 194–205. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2009.02272.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02272.x)

POLIVKA, C. M. (2020). HABITAT AFFINITY AND DENSITY-DEPENDENT MOVEMENT AS INDICATORS OF FISH HABITAT RESTORATION EFFICACY. *ECOSPHERE*, 11(6). [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ECS2.3166](https://doi.org/10.1002/ecs2.3166)

POTTIER, G., TROCHET, A., DALIBARD, M., LAFFAILLE, P., GUILLAUME, O., BAILLAT, B., BARBE, F., BERRONEAU, M., BERTRAND, R., CALVEZ, O., CAMPREDON, F., DELMAS, C., DE MASSARY, J.-C., GOUEDRANCHE, K., LACAZE, V., LAPIERRE, D., LE ROUX, B., MARTIN, M., MURATET, J., ... BARTHE, L. (2021). SYSTEMATIQUE, BIOLOGIE, ECOLOGIE, REPARTITION ET STATUT DE CONSERVATION DU CALOTRITON DES PYRENEES CALOTRITON ASPER (DUGES, 1852) (AMPHIBIA, URODELA, SALAMANDRIDAE) EN FRANCE : VERS UN PLAN NATIONAL D’ACTIONS. *HERP ME !*, 3, 1–124.

PRADEL, R., HINES, J. E., LEBRETON, J.-D., & NICHOLS, J. D. (1997). CAPTURE-RECAPTURE SURVIVAL MODELS TAKING ACCOUNT OF TRANSIENTS. *BIOMETRICS*, 53(1), 60. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/2533097](https://doi.org/10.2307/2533097)

PULG, U., VOLLSET, K. W., & LENNOX, R. J. (2019). LINKING HABITAT TO DENSITY-DEPENDENT POPULATION REGULATION: HOW SPAWNING GRAVEL AVAILABILITY AFFECTS ABUNDANCE OF JUVENILE SALMONIDS (SALMO TRUTTA AND SALMO SALAR) IN SMALL STREAMS. *HYDROBIOLOGIA*, 841(1), 13–29. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S10750-019-03997-1](https://doi.org/10.1007/s10750-019-03997-1)

PULLIAM, H. R. (1988). SOURCES, SINKS, AND POPULATION REGULATION. *THE AMERICAN NATURALIST*, 132(5), 652–661. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/284880](https://doi.org/10.1086/284880)

- RAABE, J. K., GARDNER, B., & HIGHTOWER, J. E. (2014). A SPATIAL CAPTURE–RECAPTURE MODEL TO ESTIMATE FISH SURVIVAL AND LOCATION FROM LINEAR CONTINUOUS MONITORING ARRAYS. *CANADIAN JOURNAL OF FISHERIES AND AQUATIC SCIENCES*, 71(1), 120–130. [HTTPS://DOI.ORG/10.1139/CJFAS-2013-0198](https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0198)
- RAMP, D., & COULSON, G. (2002). DENSITY DEPENDENCE IN FORAGING HABITAT PREFERENCE OF EASTERN GREY KANGAROOS. *OIKOS*, 98(3), 393–402. [HTTPS://DOI.ORG/10.1034/J.1600-0706.2002.980304.X](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980304.x)
- REFEROWSKA-CHODAK, E. (2015). PLANS FOR THE DEVELOPMENT OF INFRASTRUCTURE AND TOURISM ACTIVITIES IN LANDSCAPE PARKS UNDER THE STATE FORESTS' ADMINISTRATION. *FOREST RESEARCH PAPERS*, 76(4), 377–387. [HTTPS://DOI.ORG/10.1515/FRP-2015-0037](https://doi.org/10.1515/FRP-2015-0037)
- REID, A. J., CARLSON, A. K., CREED, I. F., ELIASON, E. J., GELL, P. A., JOHNSON, P. T. J., KIDD, K. A., MACCORMACK, T. J., OLDEN, J. D., ORMEROD, S. J., SMOL, J. P., TAYLOR, W. W., TOCKNER, K., VERMAIRE, J. C., DUDGEON, D., & COOKE, S. J. (2019). EMERGING THREATS AND PERSISTENT CONSERVATION CHALLENGES FOR FRESHWATER BIODIVERSITY. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 94(3), 849–873. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/BRV.12480](https://doi.org/10.1111/BRV.12480)
- REID, I. S. (2005). AMPHIBIAN, FISH STOCKING, AND HABITAT RELATIONSHIPS IN SISKIYOU MOUNTAIN WILDERNESS LAKES, CALIFORNIA AND OREGON. *NORTHWESTERN NATURALIST*, 86(1), 25–33. [HTTPS://DOI.ORG/10.1898/1051-1733\(2005\)086\[0025:AFSAHR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1898/1051-1733(2005)086[0025:AFSAHR]2.0.CO;2)
- REMPEL, L. L., RICHARDSON, J. S., & HEALEY, M. C. (2000). MACROINVERTEBRATE COMMUNITY STRUCTURE ALONG GRADIENTS OF HYDRAULIC AND SEDIMENTARY CONDITIONS IN A LARGE GRAVEL-BED RIVER: HYDRAULIC AND SEDIMENT CONDITIONS RELATED TO INVERTEBRATES. *FRESHWATER BIOLOGY*, 45(1), 57–73. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1365-2427.2000.00617.X](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00617.x)
- REYNOLDS, L. V., SHAFROTH, P. B., & LEROY POFF, N. (2015). MODELED INTERMITTENCY RISK FOR SMALL STREAMS IN THE UPPER COLORADO RIVER BASIN UNDER CLIMATE CHANGE. *JOURNAL OF HYDROLOGY*, 523, 768–780. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JHYDROL.2015.02.025](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.02.025)
- RONCE, O. (2007). HOW DOES IT FEEL TO BE LIKE A ROLLING STONE? TEN QUESTIONS ABOUT DISPERSAL EVOLUTION. *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY, EVOLUTION, AND SYSTEMATICS*, 38(1), 231–253. [HTTPS://DOI.ORG/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.38.091206.095611](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611)
- ROSA, G., & PENADO, A. (2013). RANA IBERICA (BOULENGER, 1879) GOES UNDERGROUND: SUBTERRANEAN HABITAT USAGE AND NEW INSIGHTS ON NATURAL HISTORY. *SUBTERRANEAN BIOLOGY*, 11, 15–29. [HTTPS://DOI.ORG/10.3897/SUBTBIOL.11.5170](https://doi.org/10.3897/subtbiol.11.5170)
- ROSENBERG, D. K., NOON, B. R., & MESLOW, E. C. (1997). BIOLOGICAL CORRIDORS: FORM, FUNCTION, AND EFFICACY. *BIOSCIENCE*, 47(10), 677–687. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1313208](https://doi.org/10.2307/1313208)
- ROURA-PASCUAL, N., PONS, P., ETIENNE, M., & LAMBERT, B. (2005). TRANSFORMATION OF A RURAL LANDSCAPE IN THE EASTERN PYRENEES BETWEEN 1953 AND 2000. *MOUNTAIN RESEARCH AND DEVELOPMENT*, 25(3), 252–261. [HTTPS://DOI.ORG/10.1659/0276-4741\(2005\)025\[0252:TOARLI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2005)025[0252:TOARLI]2.0.CO;2)

- ROWLEY, J. J. L., & ALFORD, R. A. (2007). TECHNIQUES FOR TRACKING AMPHIBIANS: THE EFFECTS OF TAG ATTACHMENT, AND HARMONIC DIRECTION FINDING VERSUS RADIO TELEMTRY. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 28(3), 367–376. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853807781374755](https://doi.org/10.1163/156853807781374755)
- ROY, J., RINEAU, F., DE BOECK, H. J., NIJS, I., PÜTZ, T., ABIVEN, S., ARNONE, J. A., BARTON, C. V. M., BEENAERTS, N., BRÜGGEMANN, N., DAINESE, M., DOMISCH, T., EISENHAUER, N., GARRE, S., GEBLER, A., GHIRARDO, A., JASONI, R. L., KOWALCHUK, G., LANDAIS, D., ... MILCU, A. (2021). ECOTRONS: POWERFUL AND VERSATILE ECOSYSTEM ANALYSERS FOR ECOLOGY, AGRONOMY AND ENVIRONMENTAL SCIENCE. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 27(7), 1387–1407. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/GCB.15471](https://doi.org/10.1111/gcb.15471)
- ROYLE, J. A., CHANDLER, R. B., SOLLMANN, R., & GARDNER, B. (EDS.). (2014). SPATIAL CAPTURE-RECAPTURE. ELSEVIER.
- SCHULTE, U., KÜSTERS, D., & STEINFARTZ, S. (2007). A PIT TAG BASED ANALYSIS OF ANNUAL MOVEMENT PATTERNS OF ADULT FIRE SALAMANDERS (*SALAMANDRA SALAMANDRA*) IN A MIDDLE EUROPEAN HABITAT. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 28(4), 531–536. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/156853807782152543](https://doi.org/10.1163/156853807782152543)
- SCOTT, N. J., & SEIGEL, R. A. (1992). THE MANAGEMENT OF AMPHIBIAN AND REPTILE POPULATIONS: SPECIES PRIORITIES AND METHODOLOGICAL AND THEORETICAL CONSTRAINTS. IN D. R. McCULLOUGH & R. H. BARRETT (EDS.), *WILDLIFE 2001: POPULATIONS* (PP. 343–368). SPRINGER NETHERLANDS. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/978-94-011-2868-1_29](https://doi.org/10.1007/978-94-011-2868-1_29)
- SEAMAN, D. E., & POWELL, R. A. (1996). ACCURACY OF KERNEL ESTIMATORS FOR ANIMAL HOME RANGE ANALYSIS. *ECOLOGY*, 77, 2075–2085.
- SEBER, G. A. F. (2002). ESTIMATION OF ANIMAL ABUNDANCE AND RELATED PARAMETERS (2ND ED). BLACKBURN PRESS.
- SELIGER, C., & ZEIRINGER, B. (2018). RIVER CONNECTIVITY, HABITAT FRAGMENTATION AND RELATED RESTORATION MEASURES. IN S. SCHMUTZ & J. SENDZIMIR (EDS.), *RIVERINE ECOSYSTEM MANAGEMENT* (PP. 171–186). SPRINGER INTERNATIONAL PUBLISHING. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/978-3-319-73250-3_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73250-3_9)
- SEMLITSCH, R. D., & ROTHERMEL, B. B. (2003). A FOUNDATION FOR CONSERVATION AND MANAGEMENT OF AMPHIBIANS. IN *AMPHIBIAN CONSERVATION* (SMITHSONIAN BOOKS, PP. 242–259). R.D. SEMLITSCH.
- SHELDON, F., BUNN, S. E., HUGHES, J. M., ARTHINGTON, A. H., BALCOMBE, S. R., & FELLOWS, C. S. (2010). ECOLOGICAL ROLES AND THREATS TO AQUATIC REFUGIA IN ARID LANDSCAPES: DRYLAND RIVER WATERHOLES. *MARINE AND FRESHWATER RESEARCH*, 61(8), 885. [HTTPS://DOI.ORG/10.1071/MF09239](https://doi.org/10.1071/MF09239)
- SOULE, M. E. (1985). WHAT IS CONSERVATION BIOLOGY? *BIOSCIENCE*, 35(11), 727–734. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1310054](https://doi.org/10.2307/1310054)
- SPENCER, R.-J., & JANZEN, F. J. (2010). DEMOGRAPHIC CONSEQUENCES OF ADAPTIVE GROWTH AND THE RAMIFICATIONS FOR CONSERVATION OF LONG-LIVED ORGANISMS. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 143(9), 1951–1959. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.BIOCON.2010.04.034](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.034)

SPEYBROECK, J., BEUKEMA, W., BOK, B., VAN DER VOORT, J., SAINT-GIRONS, A., & VELIKOV, I. (2018). GUIDE DELACHAUX DES AMPHIBIENS & REPTILES DE FRANCE ET D'EUROPE.

SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., SPIKMANS, F., SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., SPIKMANS, F., BOSMAN, W., SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., SPIKMANS, F., BOSMAN, W., DE ZEEUW, M., SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., SPIKMANS, F., BOSMAN, W., DE ZEEUW, M., VAN DER MEIJ, T., SPITZEN-VAN DER SLUIJS, A., SPIKMANS, F., BOSMAN, W., DE ZEEUW, M., ... MARTEL, A. (2013). RAPID ENIGMATIC DECLINE DRIVES THE FIRE SALAMANDER (*SALAMANDRA SALAMANDRA*) TO THE EDGE OF EXTINCTION IN THE NETHERLANDS. *AMPHIBIA-REPTILIA*, 34(2), 233–239. [HTTPS://DOI.ORG/10.1163/15685381-00002891](https://doi.org/10.1163/15685381-00002891)

STEWART, R. I. A., DOSSENA, M., BOHAN, D. A., JEPPESEN, E., KORDAS, R. L., LEDGER, M. E., MEERHOFF, M., MOSS, B., MULDER, C., SHURIN, J. B., SUTTLE, B., THOMPSON, R., TRIMMER, M., & WOODWARD, G. (2013). MESOCOSM EXPERIMENTS AS A TOOL FOR ECOLOGICAL CLIMATE-CHANGE RESEARCH. IN *ADVANCES IN ECOLOGICAL RESEARCH* (VOL. 48, PP. 71–181). ELSEVIER. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/B978-0-12-417199-2.00002-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417199-2.00002-1)

STORFER, A. (1999). GENE FLOW AND POPULATION SUBDIVISION IN THE STREAMSIDE SALAMANDER, *AMBYSTOMA BARBOURI*. *COPEIA*, 1999(1), 174. <https://doi.org/10.2307/1447398>

STRAHLER, A. N. (1957). QUANTITATIVE ANALYSIS OF WATERSHED GEOMORPHOLOGY. *TRANSACTIONS, AMERICAN GEOPHYSICAL UNION*, 38(6), 913. [HTTPS://DOI.ORG/10.1029/TR038I006P00913](https://doi.org/10.1029/TR038I006P00913)

STRAYER, D. L., & DUDGEON, D. (2010). FRESHWATER BIODIVERSITY CONSERVATION: RECENT PROGRESS AND FUTURE CHALLENGES. *JOURNAL OF THE NORTH AMERICAN BENTHOLOGICAL SOCIETY*, 29(1), 344–358. [HTTPS://DOI.ORG/10.1899/08-171.1](https://doi.org/10.1899/08-171.1)

STUART, S. N., CHANSON, J. S., COX, N. A., YOUNG, B. E., RODRIGUES, A. S. L., FISCHMAN, D. L., & WALLER, R. W. (2004). STATUS AND TRENDS OF AMPHIBIAN DECLINES AND EXTINCTIONS WORLDWIDE. *SCIENCE*, 306(5702), 1783–1786. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1103538](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1103538)

ŠUKALO, G., ĐORĐEVIĆ, S., GOLUB, D., DMITROVIĆ, D., & TOMOVIĆ, L. (2013). NOVEL, NON-INVASIVE METHOD FOR DISTINGUISHING THE INDIVIDUALS OF THE FIRE SALAMANDER (*SALAMANDRA SALAMANDRA*) IN CAPTURE-MARK-RECAPTURE STUDIES. *ACTA HERPETOLOGICA*, 41-45 PAGES. [HTTPS://DOI.ORG/10.13128/ACTA_HERPETOL-12065](https://doi.org/10.13128/ACTA_HERPETOL-12065)

SUN, Q., & LIU, Z. (2020). IMPACT OF TOURISM ACTIVITIES ON WATER POLLUTION IN THE WEST LAKE BASIN (HANGZHOU, CHINA). *OPEN GEOSCIENCES*, 12(1), 1302–1308. [HTTPS://DOI.ORG/10.1515/GEO-2020-0119](https://doi.org/10.1515/GEO-2020-0119)

SWANSON, J. E., MUTHS, E., PIERCE, C. L., DINSMORE, S. J., VANDEVER, M. W., HLADIK, M. L., & SMALLING, K. L. (2018). EXPLORING THE AMPHIBIAN EXPOSOME IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE USING TELEMETRY AND PASSIVE SAMPLING. *SCIENTIFIC REPORTS*, 8(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/s41598-018-28132-3](https://doi.org/10.1038/s41598-018-28132-3)

- TAGUCHI, Y. (2009). SEASONAL MOVEMENTS OF THE JAPANESE GIANT SALAMANDER (*ANDRIAS JAPONICUS*) : EVIDENCE FOR POSSIBLE BREEDING MIGRATION BY THIS STREAM-DWELLING AMPHIBIAN. *JAPANESE JOURNAL OF ECOLOGY*, 59(2), 117–128.
- TAYLOR, B., SKELLY, D., DEMARCHIS, L. K., SLADE, M. D., GALUSHA, D., & RABINOWITZ, P. M. (2005). PROXIMITY TO POLLUTION SOURCES AND RISK OF AMPHIBIAN LIMB MALFORMATION. *ENVIRONMENTAL HEALTH PERSPECTIVES*, 113(11), 1497–1501. [HTTPS://DOI.ORG/10.1289/EHP.7585](https://doi.org/10.1289/EHP.7585)
- TERRADO, M., SABATER, S., CHAPLIN-KRAMER, B., MANDLE, L., ZIV, G., & ACUÑA, V. (2016). MODEL DEVELOPMENT FOR THE ASSESSMENT OF TERRESTRIAL AND AQUATIC HABITAT QUALITY IN CONSERVATION PLANNING. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 540, 63–70. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.SCITOTENV.2015.03.064](https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2015.03.064)
- THOGMARTIN, W. E., GALLAGHER, M., YOUNG, N., ROHWEDER, J. J., DURBIAN, F., & KNUTSON, M. G. (2009). AVIAN ASSEMBLAGES IN THE LOWER MISSOURI RIVER FLOODPLAIN. *WETLANDS*, 29(2), 552–562. [HTTPS://DOI.ORG/10.1672/08-65.1](https://doi.org/10.1672/08-65.1)
- THOMAS, D. L., & TAYLOR, E. J. (2006). STUDY DESIGNS AND TESTS FOR COMPARING RESOURCE USE AND AVAILABILITY II. *JOURNAL OF WILDLIFE MANAGEMENT*, 70(2), 324–336. [HTTPS://DOI.ORG/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[324:SDATFC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[324:SDATFC]2.0.CO;2)
- TJØRVE, E. (2010). HOW TO RESOLVE THE SLOSS DEBATE: LESSONS FROM SPECIES-DIVERSITY MODELS. *JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY*, 264(2), 604–612. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.JTBI.2010.02.009](https://doi.org/10.1016/J.JTBI.2010.02.009)
- TOCKNER, K., KLAUS, I., BAUMGARTNER, C., & WARD, J. V. (2006). AMPHIBIAN DIVERSITY AND NESTEDNESS IN A DYNAMIC FLOODPLAIN RIVER (TAGLIAMENTO, NE-ITALY). *HYDROBIOLOGIA*, 565(1), 121–133. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s10750-005-1909-3](https://doi.org/10.1007/s10750-005-1909-3)
- TONKIN, J. D., MERRITT, D. M., OLDEN, J. D., REYNOLDS, L. V., & LYTLE, D. A. (2018). FLOW REGIME ALTERATION DEGRADES ECOLOGICAL NETWORKS IN RIPARIAN ECOSYSTEMS. *NATURE ECOLOGY & EVOLUTION*, 2(1), 86–93. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/s41559-017-0379-0](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0379-0)
- TOWNSEND, C. R., SCARBROOK, M. R., & DOLEDEC, S. (1997). THE INTERMEDIATE DISTURBANCE HYPOTHESIS, REFUGIA, AND BIODIVERSITY IN STREAMS. *LIMNOLOGY AND OCEANOGRAPHY*, 42(5), 938–949. [HTTPS://DOI.ORG/10.4319/LO.1997.42.5.0938](https://doi.org/10.4319/LO.1997.42.5.0938)
- TRAMBLAY, Y., RUTKOWSKA, A., SAUQUET, E., SEFTON, C., LAAHA, G., OSUCH, M., ALBUQUERQUE, T., ALVES, M. H., BANASIK, K., BEAUFORT, A., BROCCA, L., CAMICI, S., CSABAI, Z., DAKHLAOU, H., DEGIROLAMO, A. M., DÖRFLINGER, G., GALLART, F., GAUSTER, T., HANICH, L., ... DATRY, T. (2021). TRENDS IN FLOW INTERMITTENCE FOR EUROPEAN RIVERS. *HYDROLOGICAL SCIENCES JOURNAL*, 66(1), 37–49. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/02626667.2020.1849708](https://doi.org/10.1080/02626667.2020.1849708)
- TROCHET, A., LE CHEVALIER, H., CALVEZ, O., BARTHE, L., ISSELIN-NONDEDEU, F., PICARD, D., DEBELGARRIC, M., PEGOURIE, N., ROCHER, R., & RIBERON, A. (2017). POSTBREEDING MOVEMENTS IN MARBLED NEWTS

(CAUDATA, SALAMANDRIDAE): A COMPARATIVE RADIOTRACKING STUDY IN TWO HABITAT TYPES. *HERPETOLOGICA*, 73(1), 1–9. [HTTPS://DOI.ORG/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00072](https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-15-00072)

UICN. (2007). SPECIES EXTINCTION – THE FACTS.

[HTTPS://WWW.IUCN.ORG/SITES/DEV/FILES/IMPORT/DOWNLOADS/SPECIES_EXTINCTION_05_2007.PDF](https://www.iucn.org/sites/dev/files/import/downloads/species_extinction_05_2007.pdf)

UICN FRANCE, MNHN, & SHF. (2015). REPTILES ET AMPHIBIENS DE FRANCE METROPOLITAINE. IN LA LISTE ROUGE DES ESPECES MENACEES EN FRANCE.

VALBUENA-UREÑA, E., OROMI, N., SOLER-MEMBRIVES, A., CARRANZA, S., AMAT, F., CAMARASA, S., DENOËL, M., GUILLAUME, O., SANUY, D., LOYAU, A., SCHMELLER, D. S., & STEINFARTZ, S. (2018). JAILED IN THE MOUNTAINS: GENETIC DIVERSITY AND STRUCTURE OF AN ENDEMIC NEWT SPECIES ACROSS THE PYRENEES. *PLOS ONE*, 13(8), e0200214. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0200214](https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0200214)

VAN BEEST, F. M., MCLOUGHLIN, P. D., MYSTERUD, A., & BROOK, R. K. (2016). FUNCTIONAL RESPONSES IN HABITAT SELECTION ARE DENSITY DEPENDENT IN A LARGE HERBIVORE. *ECOGRAPHY*, 39(6), 515–523. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/ECOG.01339](https://doi.org/10.1111/ECOG.01339)

VAN BEEST, F. M., UZAL, A., VANDER WAL, E., LAFORGE, M. P., CONTASTI, A. L., COLVILLE, D., & MCLOUGHLIN, P. D. (2014). INCREASING DENSITY LEADS TO GENERALIZATION IN BOTH COARSE-GRAINED HABITAT SELECTION AND FINE-GRAINED RESOURCE SELECTION IN A LARGE MAMMAL. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 83(1), 147–156. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1365-2656.12115](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12115)

VANNOTE, R. L., MINSHALL, G. W., CUMMINS, K. W., SEDELL, J. R., & CUSHING, C. E. (1980). THE RIVER CONTINUUM CONCEPT. *CANADIAN JOURNAL OF FISHERIES AND AQUATIC SCIENCES*, 37(1), 130–137. [HTTPS://DOI.ORG/10.1139/F80-017](https://doi.org/10.1139/F80-017)

VASCONCELOS, R. P., EGGLESTON, D. B., LE PAPE, O., & TULP, I. (2014). PATTERNS AND PROCESSES OF HABITAT-SPECIFIC DEMOGRAPHIC VARIABILITY IN EXPLOITED MARINE SPECIES. *ICES JOURNAL OF MARINE SCIENCE*, 71(3), 638–647. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/ICESJMS/FST136](https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FST136)

VENTURA, M., TIBERTI, R., BUCHACA, T., BUÑAY, D., SABAS, I., & MIRO, A. (2017). WHY SHOULD WE PRESERVE FISHLESS HIGH MOUNTAIN LAKES? IN J. CATALAN, J. M. NINOT, & M. M. ANIZ (EDS.), *HIGH MOUNTAIN CONSERVATION IN A CHANGING WORLD* (VOL. 62, PP. 181–205). SPRINGER INTERNATIONAL PUBLISHING. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/978-3-319-55982-7_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-55982-7_8)

WANG, L., SEELBACH, P. W., & HUGHES, R. M. (2006). INTRODUCTION TO LANDSCAPE INFLUENCES ON STREAM HABITATS AND BIOLOGICAL ASSEMBLAGES (VOL. 48, PP. 1–23).

WARD, J. V. (1989). THE FOUR-DIMENSIONAL NATURE OF LOTIC ECOSYSTEMS. *JOURNAL OF THE NORTH AMERICAN BENTHOLOGICAL SOCIETY*, 8(1), 2–8. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1467397](https://doi.org/10.2307/1467397)

WARD, J. V., & STANFORD, J. A. (1995). ECOLOGICAL CONNECTIVITY IN ALLUVIAL RIVER ECOSYSTEMS AND ITS DISRUPTION BY FLOW REGULATION. *REGULATED RIVERS: RESEARCH & MANAGEMENT*, 11(1), 105–119. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/RRR.3450110109](https://doi.org/10.1002/RRR.3450110109)

WEDDELL, B. J. (2002). CONSERVING LIVING NATURAL RESOURCES: IN THE CONTEXT OF A CHANGING WORLD. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS.

WELLBORN, G. A., SKELLY, D. K., & WERNER, E. E. (1996). MECHANISMS CREATING COMMUNITY STRUCTURE ACROSS A FRESHWATER HABITAT GRADIENT. *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS*, 27(1), 337–363. [HTTPS://DOI.ORG/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.27.1.337](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337)

WELSH, H. H., & OLLIVIER, L. M. (1998). STREAM AMPHIBIANS AS INDICATORS OF ECOSYSTEM STRESS: A CASE STUDY FROM CALIFORNIA'S REDWOODS. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, 8(4), 1118–1132. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[1118:SAIOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[1118:SAIOE]2.0.CO;2)

WELSH JR, H. H., & HODGSON, G. R. (2008). AMPHIBIANS AS METRICS OF CRITICAL BIOLOGICAL THRESHOLDS IN FORESTED HEADWATER STREAMS OF THE PACIFIC NORTHWEST, U.S.A. *FRESHWATER BIOLOGY*, 53(7), 1470–1488. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1365-2427.2008.01963.X](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01963.x)

WHILES, M. R., LIPS, K. R., PRINGLE, C. M., KILHAM, S. S., BIXBY, R. J., BRENES, R., CONNELLY, S., COLONGAUD, J. C., HUNTE-BROWN, M., HURYN, A. D., MONTGOMERY, C., & PETERSON, S. (2006). THE EFFECTS OF AMPHIBIAN POPULATION DECLINES ON THE STRUCTURE AND FUNCTION OF NEOTROPICAL STREAM ECOSYSTEMS. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND THE ENVIRONMENT*, 4(1), 27–34. [HTTPS://DOI.ORG/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0027:TEOAPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0027:TEOAPD]2.0.CO;2)

WIENS, J. A. (1989). SPATIAL SCALING IN ECOLOGY. *FUNCTIONAL ECOLOGY*, 3(4), 385. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/2389612](https://doi.org/10.2307/2389612)

WILLIAMS, B. K., NICHOLS, J. D., & CONROY, M. J. (2002). ANALYSIS AND MANAGEMENT OF ANIMAL POPULATIONS: MODELING, ESTIMATION, AND DECISION MAKING. ACADEMIC PRESS.

WILLSON, J. D., & DORCAS, M. E. (2003). EFFECTS OF HABITAT DISTURBANCE ON STREAM SALAMANDERS: IMPLICATIONS FOR BUFFER ZONES AND WATERSHED MANAGEMENT. *CONSERVATION BIOLOGY*, 17(3), 763–771. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1523-1739.2003.02069.X](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02069.x)

WWF. (2016). LIVING PLANET REPORT 2016: RISK AND RESILIENCE IN A NEW ERA. WWF INTERNATIONAL, GLAND, SWITZERLAND.

ZYDLEWSKI, G. B., HORTON, G., DUBREUIL, T., LETCHER, B., CASEY, S., & ZYDLEWSKI, J. (2006). REMOTE MONITORING OF FISH IN SMALL STREAMS: A UNIFIED APPROACH USING PIT TAGS. *FISHERIES*, 31(10), 492–502. [HTTPS://DOI.ORG/10.1577/1548-8446\(2006\)31\[492:RMOFIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2006)31[492:RMOFIS]2.0.CO;2)

RÉSUMÉ

Le Calotriton des Pyrénées (*Calotriton asper*) est un amphibien endémique du massif pyrénéen (Andorre, Espagne et France) aux préférences écologiques encore mal connues. Cette espèce, classée vulnérable sur la liste rouge des amphibiens de France métropolitaine, est localement soumise à un risque élevé d'extinction. Améliorer les connaissances concernant son écologie est nécessaire pour améliorer le processus de prise de décision concernant la conservation de cette espèce. Les objectifs de cette thèse de doctorat étaient donc de mieux comprendre les facteurs déterminant sa présence dans les cours d'eau à différentes échelles spatiales, d'estimer certains paramètres de base de population et d'appréhender l'utilisation de l'espace du Calotriton des Pyrénées.

A l'échelle de l'aire de répartition dans les Pyrénées françaises, un modèle de distribution d'espèce permettant de coupler des données d'occurrence à des facteurs environnementaux a été utilisé afin de prédire la qualité des habitats et fournir une carte de prédiction de présence de l'espèce. Afin d'évaluer plus finement les préférences écologiques du Calotriton des Pyrénées, nous nous sommes intéressés à l'influence de variables environnementales locales (e.g. substrat minéral, faciès d'écoulement) sur son abondance dans 6 tronçons de cours d'eau pyrénéens. A cette échelle spatiale nous avons également étudié les densités de population, évalué la taille des domaines vitaux et exploré les probabilités de déplacements des individus. Pour cela une méthode de reconnaissance individuelle basée sur les patrons de coloration ventraux a été testée et validée, puis utilisée pour le suivi 3 populations de Calotriton sur 3 années.

Les principaux résultats montrent qu'à l'échelle de l'aire de répartition du Calotriton des Pyrénées, la distribution de l'espèce est principalement déterminée par les températures maximales, le pourcentage d'agriculture dans le lit majeur, ainsi que par l'intensité des périodes d'assec dans les rivières. A l'échelle du tronçon de cours d'eau, nous avons pu mettre en évidence des tailles de domaines vitaux réduites, et une préférence pour des habitats avec une quantité intermédiaire de substrat minéral grossier. Les populations de Calotriton des Pyrénées semblent par ailleurs être de taille relativement importantes dans les cours d'eau qui leurs sont favorables. Dans un contexte de changement climatique et de pressions anthropiques grandissantes, les connaissances apportées par cette thèse devraient permettre de mieux considérer cette espèce endémique, d'intérêt patrimonial, dans les plans de gestion des milieux aquatiques pyrénéens.

Mots clés : *Calotriton asper*, Pyrénées françaises, sélection de l'habitat, hydrologie, modèles de distribution d'espèce, modèles spatiaux de capture-recapture, déplacements, habitat linéaire, conservation

ABSTRACT

The Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*) is an amphibian endemic to the Pyrenees (Andorra, Spain and France), with ecological preferences that are still poorly understood. This species, classified as vulnerable in the national Red List of amphibians of metropolitan France, is locally exposed to high extinction risk. Fill gaps in knowledge concerning its ecology is necessary to improve the conservation decision making process of this species. The objectives of this PhD thesis were thus to better understand the factors driving its presence in streams at different spatial scales and to estimate basic parameters of population and space-use of the Pyrenean brook newt.

At the scale of its distribution range in the French Pyrenees, we used species distribution modelling to couple occurrence data with environmental factors to predict habitat quality and provide presence prediction map for this species. In order to further assess the ecological preferences of the Pyrenean brook newt, we studied the influence of local environmental variables (e.g. mineral substrate, flow facies) on its abundance in six Pyrenean streams reaches. At this spatial scale, we also assessed population densities and home range sizes, and we explored the probability of movements of individuals. As part of the present research, development and validation of individual recognition methodology based on ventral coloration patterns was tested and used for monitoring 3 populations over 3 years.

Main results show that at the scale of the Pyrenean brook newt range, the species distribution is mainly determined by maximum temperatures, percentage of agriculture around the stream, and frequency of zero-flow events. At the stream reach scale, we found small home range sizes and a preference for habitats with an intermediate amount of coarse mineral substrate. The Pyrenean brook newt populations also appear to be relatively large in favourable streams. In a context of climate change and increasing anthropic pressures, the understanding of ecological parameters of Pyrenean brook newt provided by this PhD thesis should enable to better consider this endemic species with heritage interest, in management plans of Pyrenean aquatic environments.

Keywords : *Calotriton asper*, french Pyrenees, habitat selection, hydrology, species distribution models, spatially explicit capture-recapture models, movements, linear habitat, conservation