
Rapport de stage individuel

5^{ème} année

Identifications des facteurs modulant les
impacts écologiques du Xénope lisse.

Université d'Angers

2 Boulevard de Lavoisier -
49045 - ANGERS CEDEX 01



Tuteur entreprise :
Jean Secondi
Maître de conférences

Tuteur académique :
Sabine Greulich

Alice Grell
IMA

2020-2021

Ce rapport s'intègre dans les actions du projet LIFE CROAA (Control stRategies Of Alien invasive Amphibians).

L'équipe du projet se compose d'un bénéficiaire coordinateur, la Société Herpétologique de France et de sept bénéficiaires associés. Le bénéficiaire coordinateur est la structure porteuse du projet, en relation directe avec la Commission Européenne. Les bénéficiaires associés comme l'Université d'Angers, participent techniquement au projet, en contribuant à la mise en œuvre des actions [...] (<https://www.life-croaa.eu/>).



Remerciements

Dans un premier temps, je souhaiterais remercier mon maître de stage Jean Secondi, pour son encadrement et ses précieux conseils ainsi que ma tutrice académique, Sabine Greulich pour avoir répondu à toutes mes questions me permettant de mener à bien ce stage.

Ensuite, un grand merci à ma collègue stagiaire Clara Bettoni pour son soutien, son professionnalisme et tous ses bons moments passés sur le terrain.

Merci aux propriétaires des terrains qui nous ont permis d'accéder aux mares pour effectuer nos relevés et nos captures.

Merci également à Maud Lardon et à Axel Martin de la Communauté de Commune de Thouars (CCT), pour le prêt de matériel et leur aide sur le terrain.

Aussi, je tiens sincèrement à remercier Léa Lorrain-Soligon, étudiante en thèse, pour tout le travail en amont qui m'a fait gagner énormément de temps, pour m'avoir donné goût aux statistiques sur R, et pris le temps de relire et corriger ce rapport.

Enfin, ma gratitude va envers ma famille et mes amis pour leur soutien et toutes les personnes ayant contribué de près ou de loin, à l'aboutissement de ce rapport de stage de fin d'étude.

Table des matières

Remerciements	
Liste des figures	
Liste des tableaux	
Préambule	
Introduction.....	1
Contexte	1
Le cas particulier du Xénope lisse	2
Objectifs et problématiques de l'étude	3
Matériel et méthodes.....	5
Présentation et caractérisation des mares	5
Techniques d'inventaire	7
Capture des Xénopes lisses	7
Capture des invertébrés aquatiques et des amphibiens natifs.....	7
Inventaire de la végétation aquatique	9
Analyses Statistiques.....	11
Résultats.....	14
Bilan de la campagne de collecte	14
Effet des variables environnementales sur les invertébrés et les Xénopes.....	17
Discussion	21
Conclusion et perspectives de gestion	24
Bibliographie.....	25
Annexes	30

Liste des figures

Figure 1 Couple de Xénopes lisses capturés dans les Deux-Sèvres en mai 2021 (femelle à gauche plus grande et possédant un cloaque enflé comparé au mâle à droite).	2
Figure 2 Répartition du Xénope lisse en France (« le Grand noyau »). Carte issue du Comité de suivi n°11 LIFE CROAA le 16 mars 2021.	3
Figure 3 Exemples de mares de la zone d'étude de typologies différentes : (a) Mare de jardin ; (b) Mare prairiale ; (c) Ancienne carrière ; (d) Mare forestière.....	5
Figure 4 Répartition des 43 mares sélectionnées pour l'échantillonnage autour du point d'introduction (étoile rouge). Les traits bleus représentent le réseau hydrographique et les traits gris les limites des départements.	6
Figure 5 Pose des pièges à activités ou activity trap (AT). Certains sont munis d'un pied bétonné dans le cas où le substrat est rocheux ou trop dur. A. Grell.....	8
Figure 6 Zonage d'une mare lors de l'échantillonnage de la végétation au grappin (ici au râteau) ; EM : zone émergée ; IM : zone immergée flottante ; NV : zone de végétation non visible ; HE : zone hors d'eau.....	10
Figure 7 Représentation des 4 indices de diversité fonctionnelle issue de Villégier 2008 et Laliberté et Legendre 2010. (a) Richesse fonctionnelle (volume de l'espace fonctionnelle de la communauté) ; (b) Régularité fonctionnelle (régularité des dispersions et d'abondance des traits dans l'espace) ; (c) Divergence fonctionnelle (écart à la valeur moyenne des traits représentée par le cercle à partir du centroïde c) ; (d) Dispersion fonctionnelle (distance moyenne au centroïde c pondérée par l'abondance).....	12
Figure 8 Taille et densité de Xénopes capturés sur les 43 mares. La ligne noire représente la médiane, le bord inférieur le 1er quartile, le bord supérieur le 3ème quartile et les points noirs les valeurs extrêmes.....	14
Figure 9 Occurrences totales des amphibiens (larves et adultes) à la session 1 et la session 2.....	15
Figure 10 Différences d'abondance des invertébrés aquatiques entre les deux méthodes. Amph=Amphipode ; Biva = Bivalve ; Cole = Coléoptère ; Dipt = Diptère ; Ephe =Ephéméroptère ; Gast = Gastéropode ; Hete = Hétéroptère ; Hydr = Hydracarien ; Odon = Odonate ; Olig = Oligochète ;Tric = Trichoptère.....	16
Figure 11 Effets partiels de la richesse taxonomique de la végétation aquatique sur (a) la richesse taxonomique en invertébrés, (b) l'indice de Berger Parker, (c) la dispersion fonctionnelle (d) la richesse fonctionnelle, (e) la régularité fonctionnelle et (f) la divergence fonctionnelle. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.	18
Figure 12 Influence de l'interaction substrat dominant et richesse de la végétation aquatique sur la richesse taxonomique des communautés d'invertébrés. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.....	18
Figure 13 Influence de la taille des individus de xénopes sur la richesse taxonomique des communautés d'invertébrés. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.	19
Figure 14 Influence de la complexité végétale et de la dispersion fonctionnelle (FDis) sur la densité de Xénopes. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les	

prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.....	20
Figure 15 Bilan des influences générales sur les invertébrés aquatiques et les Xénopes lisses au sein des mares. A GRELL	24

Liste des tableaux

Tableau 1 Modalités de piégeage selon la méthode de capture.	7
Tableau 2 Mise en place du coefficient PP à partir de la présence et des caractéristiques morphologiques des plantes.	9
Tableau 3 Points d'échantillonnage au grappin selon la surface des zones en eau.	10
Tableau 4 Comparatif du nombre de taxons capturés à la session selon les méthodes	15
Tableau 5 Abondance totale des invertébrés aquatiques en pourcentage par ordre.	16
Tableau 6 Influence des variables biotiques et abiotiques sur le nombre de familles d'invertébrés, l'indice de Berger Parker, la richesse fonctionnelle (FRic), la régularité fonctionnelle (FEve), la divergence fonctionnelle (FDiv) et la dispersion fonctionnelle (FDis).	17
Tableau 7 Influence des variables environnementales des mares sur la densité maximale, la taille moyenne et la proportion de femelles Xénopes.....	19

Préambule

« Personne ne sait encore si les espèces envahissantes peuvent aider à reconstruire des écosystèmes capables de fournir les services écologiques dont nous dépendons tous au quotidien ou si elles vont transformer le monde en une 'soupe toxique'. Tout ce que nous savons, c'est que notre destin leur est de plus en plus lié. Ces espèces sont aujourd'hui les grandes gagnantes face au processus impitoyable de la sélection naturelle.

Si la vie s'apparente effectivement à la survie des plus forts, alors les plus forts sont arrivés. Il est temps pour nous de faire connaissance avec toutes ces super-espèces qui nous entourent. Pour le meilleur ou pour le pire, elles représentent le nouveau visage de la biosphère. »

Super Species : the creatures that will dominate the planet, G. Hamilton.



Les « Super-espèces des milieux aquatiques ». A. GRELL

Introduction

Contexte

Les changements globaux actuels sont la cause majeure de la récente érosion de la biodiversité, entraînant une hausse de l'extinction des espèces, de leurs populations et de leurs habitats (Vitousek et al., 1997). L'influence humaine est majeure dans cette érosion, en raison des activités anthropiques qui, en plus de détruire, fragmenter et surexploiter les écosystèmes, introduisent de nouvelles espèces fragilisant encore plus la biodiversité et les milieux (Vitousek et al., 1997). En effet, considérées comme « troisième cause de l'érosion de la biodiversité mondiale » les espèces exotiques envahissantes (EEE) ont un impact fort sur les espèces autochtones et les écosystèmes avec des répercussions à la fois écologiques, sanitaires et économiques (Simberloff et al., 2013; Early et al., 2016). Une EEE est une « espèce introduite volontairement ou accidentellement par l'Homme, dans un nouveau territoire hors de son aire de distribution naturelle » (UICN France, 2015). Leur introduction est généralement le résultat des activités humaines (élevage, agriculture, horticulture, zoo...), mais peut aussi être liée à des transferts involontaires lors de transports, facilités par la mondialisation (Hulme, 2009; Early et al., 2016). Pourtant, une espèce exotique ne devient invasive qu'à condition d'être importée, introduite, de parvenir à s'acclimater et à s'établir, à se reproduire et enfin à se disperser (UICN France, 2015; Havel et al., 2015). De ce fait, seulement 1 espèce introduite sur 1 000 devient envahissante (Williamson & Fitter, 1996). Toutes ces espèces possèdent des caractéristiques communes qui leur confèrent un avantage compétitif sur les autres espèces, puisqu'elles ont généralement « une capacité de reproduction importante », un cycle de développement plus rapide que les espèces locales, une meilleure « capacité d'adaptation et de résistance » face aux perturbations du milieu et une quasi-absence de prédateurs (UICN France, 2015).

Les invasions biologiques sont particulièrement nombreuses au sein des zones humides qui peuvent devenir de véritables corridors de dispersion pour les EEE (Muirhead & Macisaac, 2005). Ces types de milieux incluant tous les habitats d'eau douce permanents ou temporaires permettent le maintien de processus hydrologiques, biogéochimiques et biologiques, fournissant ainsi de nombreux services écosystémiques (Ramsar Convention on Wetlands, 2018). Malgré la richesse de ces écosystèmes, les invasions biologiques sont souvent facilitées si les habitats sont simplifiés et dégradés (Havel et al., 2015; Alexander et al., 2015), donnant l'opportunité aux EEE d'exploiter des « niches » rendues vacantes par différentes perturbations (Elton, 1958; Catford et al., 2009; Dlugosch et al., 2015; Strecker & Brittain, 2017). Une fois introduites, les EEE ont des conséquences importantes notamment sur la biodiversité des milieux aquatiques (prédation, compétition, hybridation, transmission de pathogènes) et sur le fonctionnement écologique des écosystèmes, entraînant une modification de la chaîne trophique et des paramètres abiotiques tels que le pH, la sédimentation ou la température (ONEMA, 2015a; Strayer, 2010; Havel et al., 2015). Pour contrer cela, il est nécessaire de mettre en place des méthodes de gestion afin de supprimer ou d'atténuer l'impact de ces espèces. Mais les méthodes actuelles demandent souvent des moyens humains, techniques et financiers importants. Par exemple, le piégeage des écrevisses de Louisiane (*Procambarus clarkii*) dans les petits plans d'eau du parc naturel régional de Brière (44), a demandé, entre 2009 et 2012, plus de 10 000 pièges demandant 3 408h de pose sur le terrain pour un résultat mitigé et difficilement applicable dans des systèmes de grande taille (ONEMA, 2015b). Pour pallier ce manque de gestion efficace, les scientifiques et gestionnaires misent aujourd'hui sur des actions en amont de l'invasion par de la prévention et de la

surveillance (UICN France, 2015). En effet, les exemples d'éradication réussies d'EEE existent mais demandent souvent une détection précoce de l'invasion, une connaissance suffisante de l'espèce et une coopération renforcée entre les gestionnaires (Simberloff, 2009). Malheureusement, ces actions de gestion deviennent extrêmement difficiles lorsque l'espèce est très dispersée, comme c'est le cas du Xénope lisse.

Le cas particulier du Xénope lisse

Le Xénope lisse (*Xenopus laevis*), est un amphibien originaire d'Afrique du Sud qui possède un fort dimorphisme sexuel entre les mâles et les femelles (Figure 1), et qui a été exporté dans le monde entier à partir des années 30 pour répondre aux besoins de modèles « animaux » dans les cliniques, mais également comme animal de compagnie (Van Sittert & Measey, 2016). Cette espèce a été largement utilisée pour les tests de grossesse et la recherche en embryologie, biologie cellulaire, biochimie et en génétique (Van Sittert & Measey, 2016). De ce fait, de nombreux centres d'élevage de l'espèce ont été créés à travers le monde, et notamment un en France dans la commune de Bouillé-St-Paul dans le Nord des Deux-Sèvres. C'est à partir de là que cette espèce a été introduite à partir des années 1980 en France (Grossolet et al., 2005). L'aire de répartition du Xénope lisse atteignait 207 km² en 2012 (Measey et al., 2012), et s'étend aujourd'hui jusqu'au Lac de Grand Lieu en Pays de Loire (à plus de 100 km du point d'introduction) couvrant aujourd'hui une vaste zone colonisée appelée « le grand noyau » (Figure 2). L'espèce se propage encore en raison de la présence importante de points d'eau dans la région (3,5/km²) connectées aux réseaux hydrographiques (Measey, 2016; Vimercati et al., 2020), et de sa capacité à parcourir jusqu'à 2 km/an (Measey, 2016). La présence du Xénope lisse impacte négativement les populations locales, et notamment les populations locales d'amphibiens et les communautés de macroinvertébrés aquatiques par prédation directe et compétition (Courant et al., 2017b, 2018a). En présence de cet invasif, les mares voient la richesse spécifique de leurs amphibiens et la proportion des macroinvertébrés aquatiques diminuer significativement (Lillo et al., 2011; Courant et al., 2018a, 2018b).



Figure 1 Couple de Xénopes lisses capturés dans les Deux-Sèvres en mai 2021 (femelle à gauche plus grande et possédant un cloaque enflé comparé au mâle à droite).

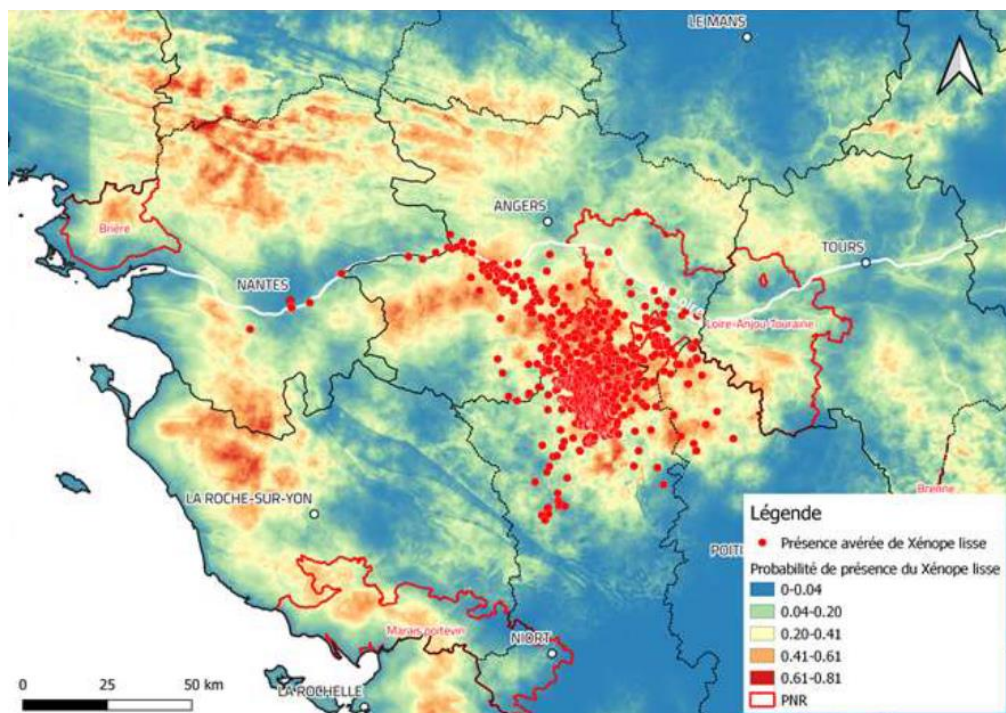


Figure 2 Répartition du Xénope lisse en France (« le Grand noyau »). Carte issue du Comité de suivi n°11 LIFE CROAA le 16 mars 2021.

En France, le projet LIFE CROAA (Control strategies Of Alien invasive Amphibians), financé en partie par la Commission Européenne, permet la mise en place de politiques et de législations Européennes sur le plan environnemental. Spécifiquement le volet « Nature et Biodiversité » a pour objectif de restaurer et protéger la nature en Europe et lutter contre la perte de biodiversité dans le cas d'une invasion biologique par exemple. Le LIFE CROAA est porté par la Société Herpétologique de France (SHF), et cible depuis 2016 deux EEE d'amphibiens : le Xénope lisse présent principalement dans les Deux-Sèvres (79), le Maine-et-Loire (49) et la Vienne (86) ; et la Grenouille taureau (*Lithobates catesbeianus*) présente en Dordogne (24), en Gironde (33) et en Loir-et-Cher (41). L'expertise scientifique du projet concernant le Xénope lisse, est coordonnée par l'Université d'Angers. Depuis 2016, les acteurs du LIFE CROAA ont pour objectif de réduire les impacts du Xénope lisse. Pour cela, des méthodes d'éradication comme l'installation de nasses, de bourriches ou l'utilisation de filets de pêche, ainsi que des méthodes de confinement des stations d'épurations ont été mises en place pour contenir l'espèce. Cependant, les derniers bilans montrent que ces méthodes n'ont qu'une portée locale et partielle en raison du nombre limité de points d'eau visité et du nombre de personnel insuffisant sur le terrain. À large échelle, les méthodes actuelles ne sont pas suffisamment efficaces pour diminuer la propagation de cet invasif.

Objectifs et problématiques de l'étude

L'éradication du Xénope lisse semble aujourd'hui compromise malgré les actions locales au sein du « grand noyau », l'espèce étant vraisemblablement à un stade trop avancé de son invasion (Mora et al., 2019). Les populations autochtones sont donc amenées à vivre à côté de cette espèce. Certains auteurs suggèrent de s'intéresser à de nouvelles stratégies plus globales comme la mise en place de conditions modulant les impacts de l'amphibien invasif et favoriser la coexistence avec les espèces natives (Hartel et al., 2007; Bucciarelli et al., 2014). La coexistence est à l'origine du maintien de la diversité et celle-ci dépend des interactions comme la prédation et la compétition entre espèces mais aussi des facteurs environnementaux (Chesson, 2000). Une des hypothèses sur la coexistence repose

sur l'importance de l'augmentation de la complexité de l'environnement permettant une évolution stable de la coexistence des espèces (Mathias & Chesson, 2013). Ainsi, trouver les éléments qui favorisent la coexistence pourrait permettre l'émergence de nouvelles orientations de gestion en prenant mieux en compte la complexité de l'habitat et les peuplements faunistiques et floristiques. Pour faciliter les actions de gestion et mieux comprendre les conditions écologiques favorisant la coexistence entre le Xénope et les espèces locales, **il est essentiel de s'interroger sur les impacts de la présence du Xénope sur les populations locales d'invertébrés aquatiques et d'amphibiens, ainsi que les conditions environnementales favorisant la présence de l'ensemble de ces espèces.** A terme, cela pourrait permettre de mieux évaluer les moyens de gestion à mettre en place des méthodes pour **encourager la coexistence et diminuer la pression de cette espèce invasive.**

Pour répondre à ces problématiques, un suivi de terrain a été réalisé autour de Bouillé-St-Paul où l'espèce a été initialement introduite. Sur 43 sites, les facteurs écologiques des mares pouvant potentiellement favoriser la coexistence entre le Xénope lisse et la faune locale sont identifiés à l'aide d'une caractérisation biotique et abiotique des sites. Dans cette étude, la diversité n'est pas définie uniquement par des listes d'espèces (diversité taxonomique) mais elle est également définie selon les caractéristiques fonctionnelles des espèces (diversité fonctionnelle). Cette étude portée par l'Université d'Angers, a pour objectif de comprendre quels paramètres favorisent les populations natives au sein des mares et lesquels favorisent la présence du Xénope, afin de repérer le ou les facteurs où il pourrait être intéressant d'agir. L'hypothèse prédominante est que la couverture et la complexité de la végétation aquatique pourrait atténuer les impacts du Xénope. En effet, il a été démontré que la complexité des habitats est une composante importante pour la survie de certaines espèces lors d'une invasion, en servant notamment de refuges, de sources de nourriture, et de zones de pontes (Hartel et al., 2007; Babbitt & Jordan, 1996; Baber & Babbitt, 2004; Alexander et al., 2015). Une complexité suffisante créant une hétérogénéité des habitats pourrait ainsi être en faveur de l'ensemble des espèces présentes, et limiter les impacts de la compétition et de la prédation.

Matériel et méthodes

Présentation et caractérisation des mares

La zone d'étude se situe dans l'Ouest de la France, principalement sur 3 départements : les Deux-Sèvres (79), le Maine-et-Loire (49) et la Vienne (86). Pour prospecter les zones colonisées par le Xénope, 60 points d'eau ont été présélectionnés de 1,5 km à 27 km autour du point d'introduction de Bouillé-St-Paul où l'espèce a été introduite (Grossolet et al., 2005). Les plans d'eau sélectionnés doivent répondre à différents critères afin de réaliser des comparaisons robustes : ils doivent héberger des Xénopes, mesurer moins de 1 000 m² et ne pas contenir de poissons, connus pour être des prédateurs des amphibiens (Sanders et al., 2015) et dont la présence peut entraîner des biais dans notre étude en combinant avec l'effet de la présence du Xénope lisse (Shulze et al., 2012). Afin d'identifier des facteurs environnementaux pouvant affecter la présence des espèces, des mares de typologies le plus divers possible ont été sélectionnées (Figure 3). Ainsi, 43 mares ont été retenues (Figure 4) situées en moyenne à 11 km autour du point d'introduction, dont l'accord de prospection a été accordé par les propriétaires. Elles sont regroupées par groupe de 4 mares de taille hétérogène et suffisamment proches pour être échantillonnées dans la même journée. Les mares ont été visitées au cours de deux sessions réalisées du 20 avril au 8 mai 2021 et du 7 juin au 24 juin 2021.



Figure 3 Exemples de mares de la zone d'étude de typologies différentes : (a) Mare de jardin ; (b) Mare prairiale ; (c) Ancienne carrière ; (d) Mare forestière.

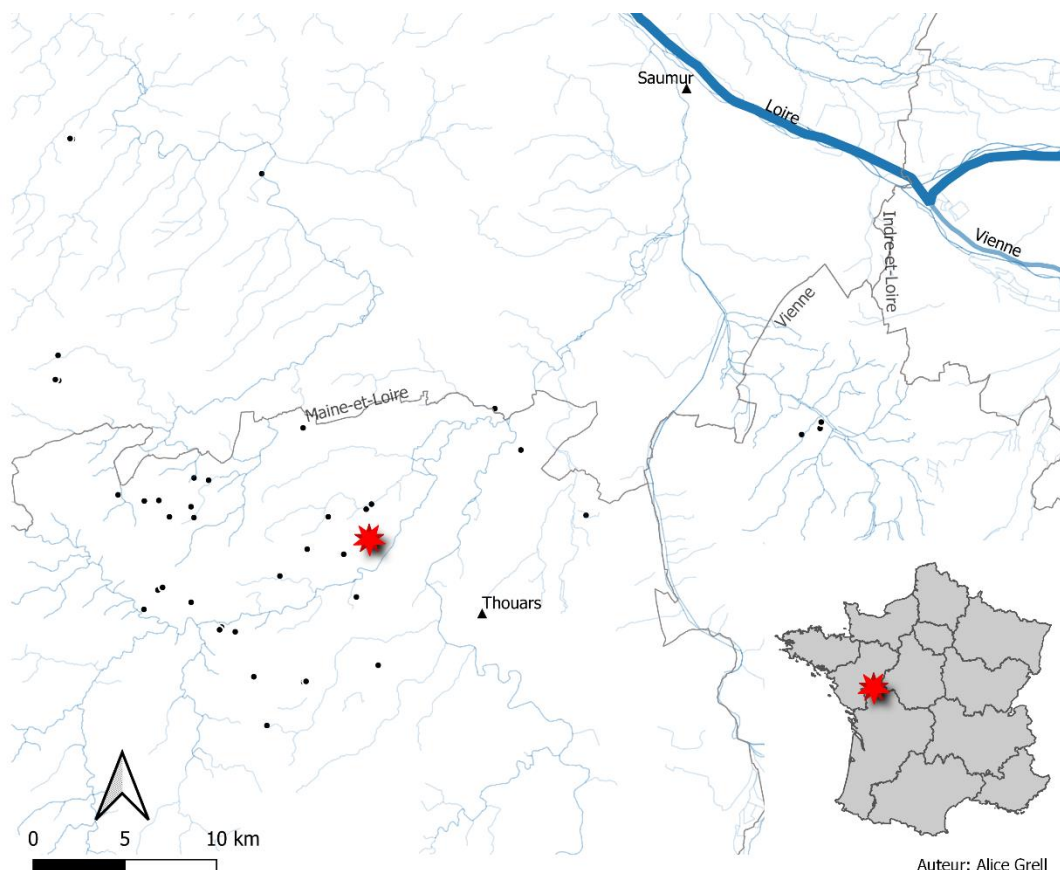


Figure 4 Répartition des 43 mares sélectionnées pour l'échantillonnage autour du point d'introduction (étoile rouge). Les traits bleus représentent le réseau hydrographique et les traits gris les limites des départements. .

Les caractéristiques abiotiques des mares sont relevées sur le terrain. Ces mesures descriptives ont pour objectif de caractériser l'état de la mare au moment de l'échantillonnage. Les données sont reportées sur une fiche terrain (Annexe 1) et renseignent les informations suivantes :

- La surface en eau de la mare mesurée par l'intermédiaire de deux applications de mesure de surface par signal GPS (Measure Area et GPS Fields area measure).
- Le pourcentage des pentes de plus de 70° (estimé visuellement par l'observateur).
- La turbidité de l'eau, évaluée lors des deux sessions, à l'aide d'un turbidimètre (WTW Turb 430 IR/T). La valeur maximale entre les deux sessions est retenue pour les analyses.
- Le taux de nitrate mesuré à l'aide de bandelettes à nitrate JBL proaquatest easy, lors des deux sessions. Uniquement la valeur maximale est retenue pour les analyses.
- La nature du substrat évaluée en pourcentage par l'observateur qui sont par la suite transformés en trois catégories : Substrat minéral dur (de la dalle de pierre aux cailloux), substrat minéral meuble (des graviers au sables et argiles), substrats organiques (litières et vase) (Tachet et al., 2010). Pour les analyses, seul le type de substrat dominant dans la mare est retenu.
- Le pourcentage de végétation terrestre, permettant d'estimer la couverture de végétation arborescente au-dessus de la mare.
- Le type d'alimentation hydrique de la mare.
- Enfin les données de contexte en termes d'occupation du sol, de gestion et d'utilisation éventuelle de la mare par l'homme ou le bétail.

La description des sites s'accompagne d'un inventaire faunistique et floristique, afin de relever la présence des amphibiens et des invertébrés aquatiques, et de caractériser la végétation aquatique et de berge.

Techniques d'inventaire

Capture des Xénopes lisses

Pour attester de la présence des Xénopes dans les mares d'étude, ceux-ci sont capturés à l'aide de pièges selon la méthode utilisée par Courant et al., (2018b). Cette méthode consiste en la pose de nasses de 60 cm de longueur et 30 cm de hauteur pour des mailles de 6 mm (Annexe 2). Afin de capturer un nombre conséquent d'adultes, les nasses sont appâtées à l'aide de croquettes pour chien. Le nombre de nasses à poser par mares est calculé en fonction de la surface des mares (Tableau 1) comme c'est le cas dans l'article de Hamer et Parris (2011). Pour éviter la mort par noyade des individus capturés (Xénopes ou autres amphibiens), des bouteilles en plastique en guise de flotteur sont placées dans les nasses, permettant de garder constamment une partie du piège à l'air libre. Les pièges sont laissés durant un cycle complet de 24h. À l'issue de ces 24h, lors de la première session les individus capturés ont été comptés, sexés et enfin relâchés afin de ne pas créer de biais de capture lors de la deuxième session. Pendant la deuxième session, les individus ont également été comptés, sexés mais aussi mesurés à l'aide d'une règle (précision ± 1 mm). Durant cette session, les individus capturés sont cette fois-ci conservés puis euthanasiés par congélation.

Tableau 1 Modalités de piégeage selon la méthode de capture.

Superficie	AT	Nasses	Troubleau (nombre de coups de 30 secondes)
0-100	2	1	4
100-200	2	2	4
200-300	4	3	5
300-400	4	4	5
400-500	6	5	6
500-600	6	6	6
600-700	8	7	7
700-800	8	8	7
800-900	10	9	8
900-1000	10	10	8

Capture des invertébrés aquatiques et des amphibiens natifs

Pour avoir une vue d'ensemble de la communauté d'invertébrés épibenthiques et nectoniques, c'est-à-dire les populations d'invertébrés vivants à la surface du substrat et dans la colonne d'eau, on échantillonne au sein des mares l'ensemble des invertébrés aquatiques mobiles et immobiles. Dans le même temps, on inventorie la présence des amphibiens locaux, au stade larvaire ou ponte.

Les amphibiens et les invertébrés sont capturés à l'aide de deux méthodes d'échantillonnage :

Les Activity trap

Les « activity trap » (AT) ou « piège à activité » sont des pièges passifs issus d'une méthode de capture développées par Henry Murkin (1983). Les AT sont construits à partir de bouteilles en plastique de Coca de 1,75L avec une ouverture de 23 mm (Kloskowski et al., 2020) (Annexe 2). Ces pièges possèdent de nombreux avantages notamment dans leur facilité d'usage et de mise en place (Murkin et al., 1983),

et la possibilité de capture d'un large panel d'invertébrés aquatiques et de larves d'amphibiens (Kloskowski et al., 2020). Le nombre d'AT à poser par mare est calculé en fonction de la surface de celle-ci (Tableau 1), et les pièges sont repartis entre les zones végétalisées et les zones à l'interface entre la végétation et l'eau libre pour capturer les individus vivant dans des milieux différents et pour diminuer les biais de capture. En effet l'efficacité de capture est plus importante si la végétation est dense puisqu'elle évite aux proies d'être exposés aux prédateurs, il est donc important de varier les milieux de capture (Sanders et al., 2015). Dans le cas où aucune végétation n'est observée, les pièges sont tous disposés à 1 m de la berge. Les pièges sont placés à mi-hauteur de la colonne d'eau et orientés à 45° (Figure 5) pour capter les invertébrés nectoniques mobiles qui pourraient remonter vers la surface (Hilsenhoff, 1987; Elmberg et al., 1992; Hyvönen & Nummi, 2000) (Murkin et al., 1983). Afin que les larves d'amphibiens et les invertébrés qui ont une respiration aérienne puissent respirer dans le dispositif, la bouteille est placée dans l'eau de manière à conserver de l'air pour éviter toute mortalité.

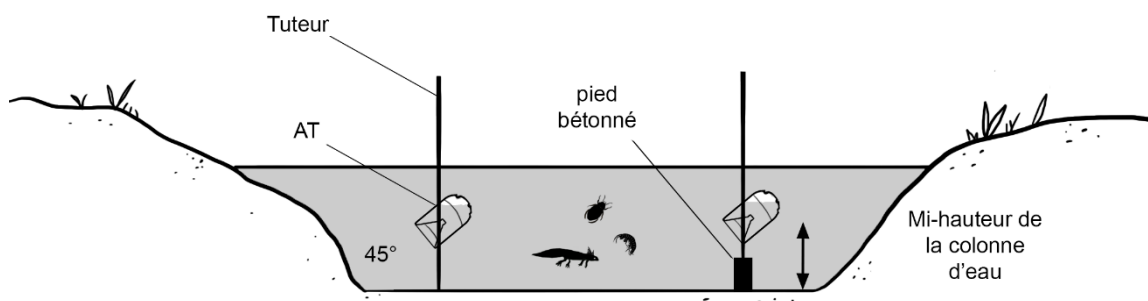


Figure 5 Pose des pièges à activités ou activity trap (AT) dans la mare. Certains sont munis d'un pied bétonné dans le cas où le substrat est rocheux ou trop dur. A. Grell

Malgré ces qualités, les AT ne permettent pas d'échantillonner les invertébrés immobiles tels que les gastéropodes aquatiques (Murkin et al., 1983; Hyvönen & Nummi, 2000). Pour remédier à cela, plusieurs auteurs préconisent d'associer à cette méthode d'autres méthodes actives telles que l'utilisation d'une épuisette ou d'un filet troubleau (Murkin et al., 1983; Hyvönen & Nummi, 2000).

Le « Dip netting » ou pêche à l'épuisette

La pêche à l'épuisette a été décrite comme étant complémentaire aux AT (Hilsenhoff, 1987), en permettant d'augmenter le nombre d'espèces capturées. La méthode d'échantillonnage a donc été complétée par une pêche à l'aide d'un troubleau de maille standard (0.5 mm) (Annexe 2). La pêche s'effectue par des balayages de 30 secondes comme pratiqué pour l'Indice de biodiversité des étangs et des mare ou IBEM (Indermühle et al., 2008), permettant la capture des invertébrés ainsi que d'autres larves d'amphibiens. Le nombre de coups est calculé en fonction de la surface des mares (Tableau 1) et les échantillonnages sont réalisés dans les mêmes zones que les AT (interface, végétation ou pleines eaux).

Durant cette phase, tous les invertébrés capturés sont passés au tamis pour ne conserver que les invertébrés de plus de 0,5 mm et retirer les larves d'amphibiens, puis sont stockés dans de l'alcool à 70°, annotés et rangés selon leur provenance (pièges AT ou capture au troubleau, en eau libre, en interface ou dans la végétation aquatique). La détermination s'effectue jusqu'au genre ou jusqu'à la famille si une identification plus poussée n'est pas possible. L'identification se réalise sous loupe binoculaire à l'aide de l'ouvrage de Henri Tachet (2010) et du site PERLA

(<http://www.perla.developpement-durable.gouv.fr/>). Si un taxon possède de nombreux individus, les 50 premiers sont déterminés au genre ou à la famille, les suivants sont simplement comptés et déterminés à l'ordre. Ce procédé concerne surtout les taxons difficiles à différencier comme *Baetidae baetis* et *Baetidae cloeon*, et qui sont présents en grande quantité dans certains des échantillons. Concernant les larves d'amphibiens capturées, leur détermination est effectuée directement sur le terrain à l'aide du livre des *Amphibiens de France, Guide d'identification des œufs et des larves* de Miaud et Muratet (2018). Ils sont ensuite immédiatement relâchés sur site.

En raison du risque de la présence de pathogènes nuisibles pour les amphibiens (chytridiomycose et ranavirus) qui pourraient se propager en passant les pièges d'une mare à l'autre, les nasses, les activity trap et le troubleau sont désinfectés au Virkon après chaque utilisation.

Inventaire de la végétation aquatique

La caractérisation de la végétation des mares est réalisée selon le recouvrement en surface et le recouvrement dans la colonne d'eau des espèces. Pour cela, la mare est divisée en plusieurs zones (Figure 6) selon les recouvrements constatés en surface, et chaque espèce est caractérisée par des « traits éco-morphologiques » qui renseignent sur leur emprise au sein de la colonne d'eau. Ces « traits éco-morphologiques » correspondent à la présence et aux caractéristiques morphologiques des tiges et des feuilles. Pour cela, on définit à l'aide de la *Morphologie comparée des genres d'hydrophytes vasculaires (non marins) du Massif Armoricaïn et régions voisines* de Daniel Chicouène (2015), un coefficient de positionnement de la plante (PP) allant de 1 à 3 pour chaque espèce identifiée, qui dépend de l'attachement de la tige au substrat et de la position de ses feuilles dans l'eau (Tableau 2). Le tableau des coefficients de chaque espèce végétale relevée est disponible en annexe 4.

Tableau 2 Mise en place du coefficient PP à partir de la présence et des caractéristiques morphologiques des plantes.

Tige	Feuille dans la colonne d'eau		Positionnement
Tige attachée	Nageante	Flottante	Coefficient PP
0	1	0	1
0	0	1	1
0	1	1	2
1	0	0	1
1	1	0	2
1	0	1	2
1	1	1	3

Quatre zones végétales sont définies :

- La zone hors d'eau (HE) de 3 m d'épaisseur autour de la zone en eau regroupant différentes strates végétales : strate herbacée (<1m), strate arbustive inférieure (1 à 3m), strate arbustive supérieure (3 à 7m), strate arborée (>7m).
- La zone en eau regroupant les plantes émergées (EM) de type héliophyte.
- La zone en eau regroupant les herbiers immergées et/ou flottantes (IM).
- La zone en eau où la végétation est difficile à observer (zone non visible NV) en raison de la profondeur ou de la turbidité.

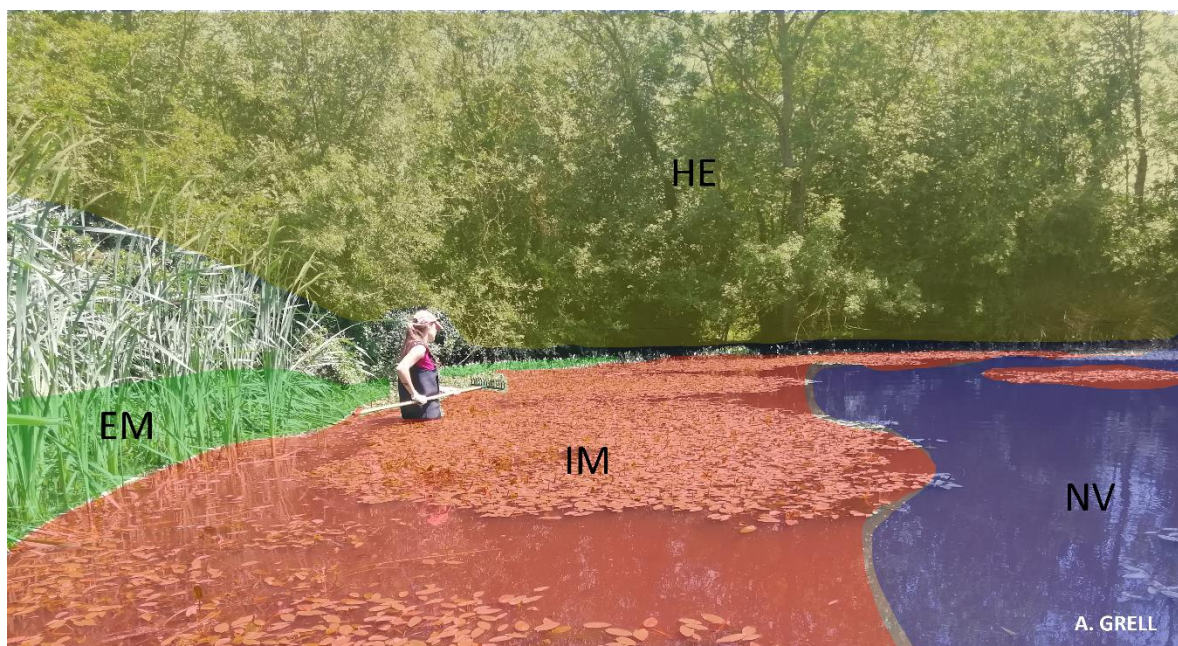


Figure 6 Zonage d'une mare lors de l'échantillonnage de la végétation au grappin (ici au râteau) ; EM : zone émergée ; IM : zone immergée flottante ; NV : zone de végétation non visible ; HE : zone hors d'eau.

Les zones sont reportées sur un papier millimétré associé à un fond de carte (Annexe 3), permettant d'estimer la couverture de chaque zone. La proportion des strates végétales hors de l'eau sont estimées visuellement et la végétation en eau est échantillonnée à l'aide d'un grappin. Le nombre de coups de grappin ou « points d'échantillonnage » est déterminé suivant la surface des zones (Tableau 3) et sont réparties entre celles-ci. Les mares « zonées » sur papier millimétré sont ensuite numérisées puis géoréférencées à l'aide d'un logiciel SIG (QGIS version 3.10.11) afin d'obtenir les surfaces exactes des zones.

Tableau 3 Points d'échantillonnage au grappin selon la surface des zones en eau.

Surface (m ²)	Nombre de point d'échantillonnage
<3	0
3 – 5	3
5 - 10	5
10-30	10
>30	15

La fréquence d'occurrence (*fsp*), est relevée à chaque fois qu'une espèce est remontée par le grappin au sein d'une zone en eau. L'identification se fait directement sur le terrain ou en laboratoire à l'aide du *Guide pratique de détermination des plantes aquatiques à l'état végétatif du bassin Artois-Picardie* (Agence de l'eau Artois Picardie, 2003) ou de *La flore aquatique du Massif armoricain (espèces vasculaires)* de Robert Corillion (1994).

Les données récupérées à partir des observations lors de la première session d'échantillonnage ainsi que celles du zonage réalisé lors de la session d'inventaire de la végétation, permettent le décompte de quatre catégories de strate autour de la mare : la proportion de zone nue comprenant les zones sans végétation terrestre (zones piétinées, route ou chemin), la proportion de strate herbacée, de strate arbustive et de strate arborescente. Pour les analyses futures, seule la strate dominante est retenue.

Analyses Statistiques

Un « indice xénope d_{tot} » est établi selon la densité de Xénopes retrouvée et le nombre de pièges installés en fonction de la surface de la mare.

$$d_{tot} = \frac{\text{Nombre de Xénopes}}{\text{Nombre de nasses dans la mare}}$$

Il est à noter que pour deux des mares étudiées, le nombre de nasses total n'a pas pu être installé en raison de la configuration des mares (mares trop profondes, et/ou difficiles d'accès).

On calcule aussi la proportion de femelles permettant une analyse en fonction du sexe des individus :

$$\text{Proportion de femelles} = \frac{\text{Nombre de femelles}}{\text{Nombre d'individus total}}$$

L'association de la surface de chaque zone en eau, de la fréquence d'occurrence (fsp) et le coefficient de positionnement de la plante (PP) permet de calculer l'emprise de chaque espèce au sein de la mare : $Emp_{sp} = (S_{EM} \times fsp_{EM} + S_{IM} \times fsp_{IM} + S_{NV} \times fsp_{NV}) \times PP$, avec Emp_{sp} l'emprise de l'espèce sp ; S la surface; fsp la fréquence d'occurrence de l'espèce; PP le coefficient de positionnement de la tige et des feuilles dans la colonne d'eau; EM la zone émergée; IM la zone immergée flottante; NV la zone de végétation non visible.

Ainsi, la complexité structurale de la végétation dans la colonne d'eau équivaut à l'emprise totale de l'ensemble de la végétation :

$$\text{Complexité} = \sum_{i=1}^n Emp_{spi}$$

La richesse taxonomique des invertébrés (nombre total de groupes taxonomiques) ainsi que l'indice de Berger-Parker (Berger & Parker, 1970) ont également été calculés. Ils sont employés pour caractériser la diversité taxonomique des invertébrés. Tandis que la richesse permet de constater le nombre de taxons présents par site, l'indice de Berger-Parker permet de se rendre compte de l'importance du taxon dominant dans un échantillon :

$\text{Berger} - \text{Parker} = \frac{N_{max}}{N}$, avec N_{max} l'abondance maximale et N l'abondance total de l'échantillon.

En plus de caractériser les données du peuplement des invertébrés par sa diversité taxonomique (richesse taxonomique et indice de Berger Parker), les invertébrés sont caractérisés selon leurs « traits écologiques » appelés aussi « traits fonctionnels ». Les traits fonctionnels traduisent la façon dont les espèces répondent à l'environnement (Tilman, 2001). On peut citer comme traits la durée du cycle de vie, le type de locomotion ou encore le type d'alimentation. Ces caractéristiques renseignent de manière plus précise la capacité des individus à utiliser leur environnement et à répondre aux facteurs qui les entourent et donc à être de meilleurs compétiteurs dans leur milieu (Tilman, 1999). Étant donné le lien fort entre diversité taxonomique et processus environnementaux (Díaz & Cabido, 2001), né la nécessité d'étudier la diversité fonctionnelle. Plusieurs indices de diversité fonctionnelle (Figure 7) qui se basent sur un ou plusieurs traits sont donc calculés, permettant ainsi d'expliquer différents phénomènes écologiques :

- **la richesse fonctionnelle** (FRic ou Functional richness) est le volume dans lequel se situe l'espace fonctionnel occupé par une communauté (Villéger et al., 2008). Une richesse faible indique que certaines parties de l'espace ne sont pas utilisées par la communauté (Mason et al., 2005).
- **la régularité fonctionnelle** (FEve ou Functional evenness) est la régularité de distribution des traits dans l'espace fonctionnel (Villéger et al., 2008). Cela signifie que pour une régularité faible, certains traits sont surreprésentés car l'espace est utilisé de manière non efficace alors que pour une régularité forte, les traits sont distribués dans tout l'espace (Mason et al., 2005).
- **la divergence fonctionnelle** (FDiv ou functional divergence) est l'écart aux valeurs moyennes des traits dans l'espace fonctionnel (Villéger et al., 2008). Les espèces les plus abondantes possédant des caractères plutôt homogènes traduisent une divergence faible, alors que les espèces les plus abondantes avec des traits hétérogènes, différenciés (donc peu compétitif entre eux) traduisent une divergence forte (Mason et al., 2005).
- **La dispersion fonctionnelle** (FDis ou functional dispersion) est la distance moyenne par rapport au centroïde de la communauté au sein de l'espace prenant en compte l'abondance des espèces (Laliberté & Legendre, 2010). Cet indice permet de mettre en évidence si les espèces sont dispersés de manière équilibrée en fonction de leur abondance. Une valeur faible signifie que les groupes fonctionnels sont proches du centroïde et donc peu dispersés.

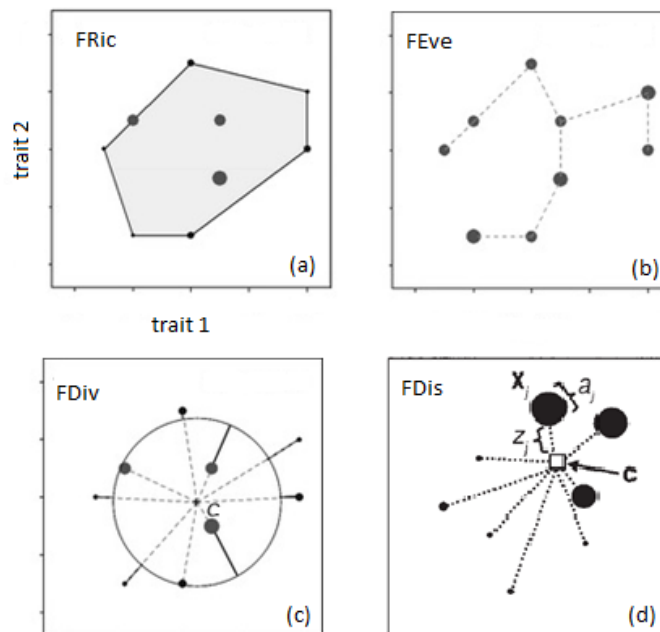


Figure 7 Représentation des 4 indices de diversité fonctionnelle issue de Villégier et al., (2008) et Laliberté et Legendre (2010). (a) Richesse fonctionnelle (volume de l'espace fonctionnel de la communauté) ; (b) Régularité fonctionnelle (régularité des dispersions et d'abondance des traits dans l'espace) ; (c) Divergence fonctionnelle (écart à la valeur moyenne des traits représentée par le cercle à partir du centroïde c) ; (d) Dispersion fonctionnelle (distance moyenne au centroïde c pondérée par l'abondance).

Les traits fonctionnels des invertébrés sont issus de l'ouvrage de Tachet et al (2010) et sont regroupés par famille par compilation des traits associés à chaque genre. Les indices de diversités sont ensuite calculés à l'aide du package FD sur RStudio.

Des modèles linéaires (LM) ainsi que des modèles linéaires généralisés (GLM) sont réalisés afin de mettre en évidence les prédicteurs influençant la diversité taxonomique et fonctionnelle des invertébrés, mais aussi la densité, la taille et la proportion de femelles des Xénopes (variables

réponses). Comparés aux modèles LM, les modèles GLM ont l'avantage de pouvoir traiter les variables réponses ne suivant pas une distribution normale (Poisson, Binomiale, Gaussienne). Parmi les 15 variables environnementales ou explicatives de départ, les variables présentant une grande significativité de corrélation sont enlevées du modèle, ainsi que celles présentant des coefficients de corrélation supérieurs à 0,7 ou inférieurs à -0,7 (tests de corrélation de Pearson) (Quinn & Keough, 2002)(Annexe 8). Ainsi, 8 variables explicatives sont retenues pour les modèles concernant la diversité taxonomique et fonctionnelle des invertébrés (la complexité végétale ; la taille moyenne (en mm) et la densité des Xénopes ; la turbidité max ; le taux nitrate max ; le substrat dominant; la strate dominante ; la richesse taxonomique végétale) avec une interaction entre le substrat dominant et la richesse taxonomique végétale. Et 8 variables explicatives sont retenues pour les modèles traitant des données Xénope (la complexité végétale; le FDis ; la pente ; le FDiv ; Le substrat dominant ; la turbidité max ; le taux de nitrate max ; l'abondance en invertébrés) ainsi que l'interaction entre la complexité végétale et la dispersion fonctionnelle (FDis).). Les modèles finaux contenant uniquement les variables explicatives et significatives sont déterminés par sélection descendante (« drop »), et les effets sont représentés graphiquement à l'aide du package ggeffect. Lorsque plusieurs variables explicatives sont sélectionnées par le modèle, la représentation graphique est réalisée individuellement pour chaque variable, l'effet étant additif. Dans le cas où il existe une interaction entre deux variables explicatives, on représente de manière continue une des variables explicatives, et la seconde est catégorisée.

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisée sous R et Rstudio (v1.3.1056).

Résultats

Bilan de la campagne de collecte

Les Xénopes

Le piégeage par nasse a permis la capture de 2 857 Xénopes sur les deux sessions. La taille des individus est souvent plus importante chez les femelles due au dimorphisme sexuel avec des tailles maximales pouvant atteindre 110 mm chez les femelles et 78,25 mm chez les mâles (Figure 8). Ce dimorphisme est visible aussi quantitativement avec des abondances très différentes entre les sexes : 2 003 mâles et 854 femelles capturés au total avec une moyenne de 47 mâles et 19 femelles par site, soit un indice Xénope moyen (donc une densité) de 9,8 pour les mâles et de 4,3 pour les femelles (Figure 8).

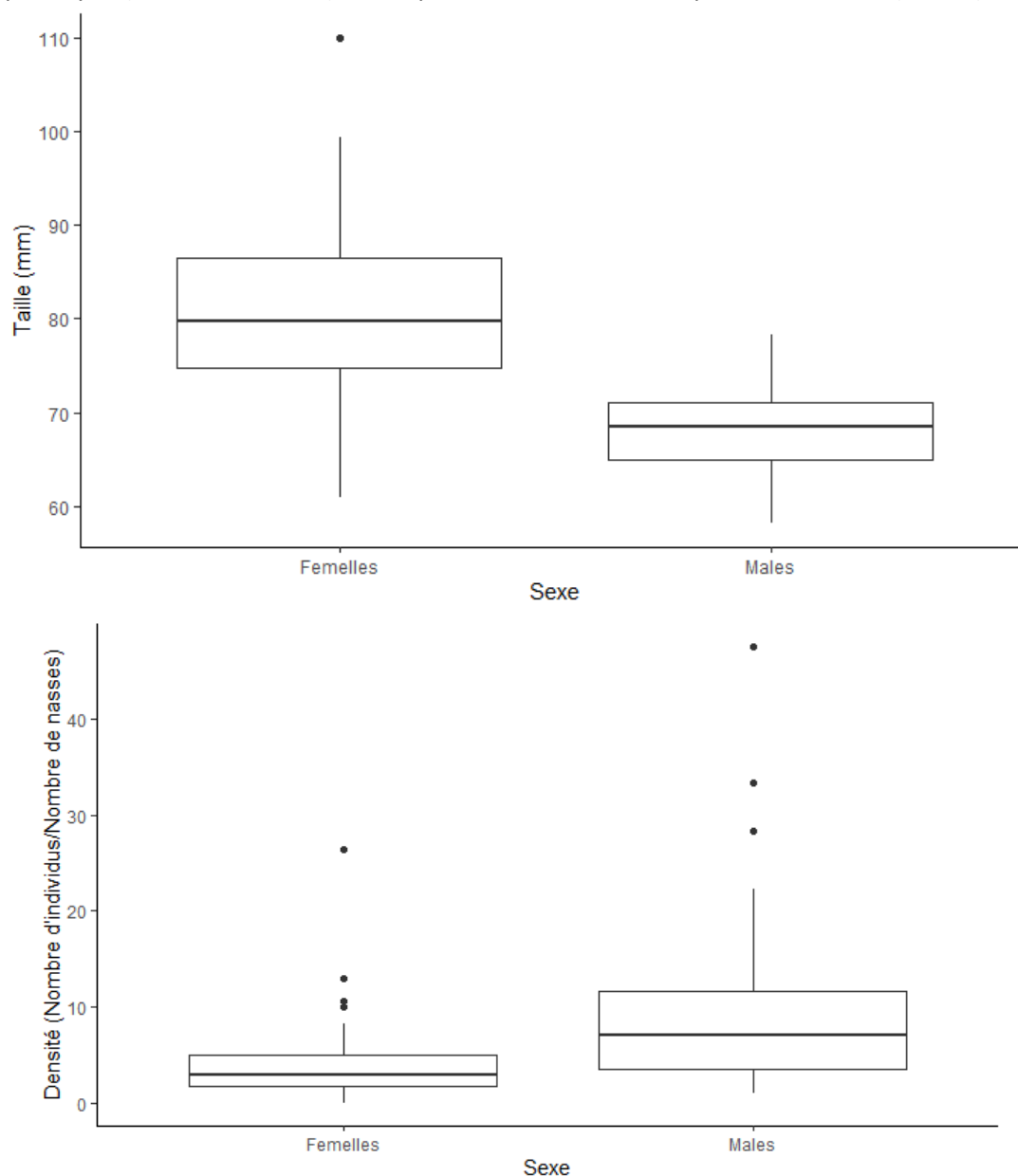


Figure 8 Taille et densité de Xénopes capturés sur les 43 mares. La ligne noire représente la médiane, le bord inférieur le 1er quartile, le bord supérieur le 3ème quartile et les points noirs les valeurs extrêmes.

Les amphibiens natifs

Aucune larve d'amphibien n'a été observées dans les AT, mais la capture par filet troubleau a permis de relever la présence de 183 larves d'amphibiens appartenant à 5 espèces : 117 larves de tritons palmés (*Lissotriton helveticus*), 3 larves du genre *Triturus* (*Triturus marmoratus* et *Triturus cristatus*), 57 têtards de crapauds communs (*Bufo bufo*), 5 têtards du complexe des grenouilles vertes (*Pelophylax spp*) et 1 têtard de rainette verte (*Hyla arborea*). Si on regarde uniquement les données d'occurrence des espèces en ajoutant les adultes piégés dans les AT, observés ou entendus sur les sites (Figure 9), on remarque la présence importante des tritons palmés (*Lissotriton helveticus*) et des grenouilles vertes (*Pelophylax spp*) ainsi que l'absence de crapaud commun (*Bufo bufo*) au deuxième passage et de rainette verte (*Hyla arborea*) au premier passage.

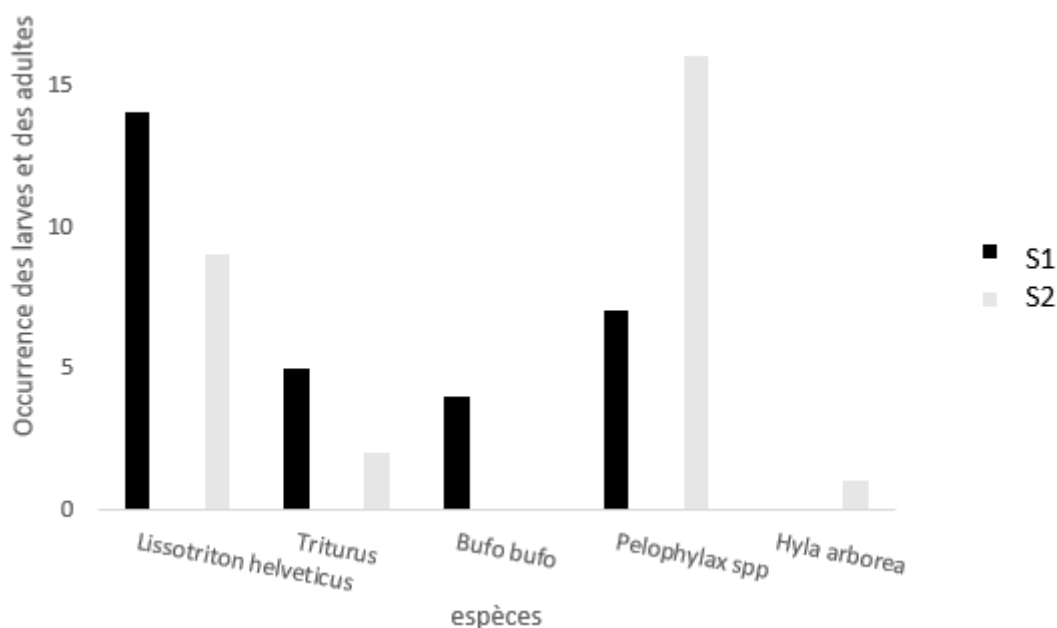


Figure 9 Occurrences totales des amphibiens (larves et adultes) à la session 1 et la session 2.

Les invertébrés

L'utilisation de pièges « passifs » et « actifs » lors de la première session démontre une différence d'efficacité de capture des invertébrés. On constate lors du premier passage sur site, une différence d'abondance et de richesse taxonomique des invertébrés capturés selon les deux méthodes. Au total, 13 466 invertébrés appartenant à 117 taxons sont identifiés en laboratoire au premier passage. Mais si on observe le nombre de taxons capturés uniquement avec les AT, on constate que ceux-ci n'apportent que 7% de taxons supplémentaires alors que le troubleau seul apporte 49% de nouveaux taxons (Tableau 4)(Annexe 5). De plus, il apparait une forte différence entre les abondances relevées selon les méthodes avec 12 363 invertébrés capturés avec le troubleau contre seulement 1 005 invertébrés capturés avec les AT (Annexe 6). Lorsque l'on observe les différences d'abondance d'invertébrés aquatiques capturés quel que soit l'ordre, celles-ci se révèlent très importantes (de l'ordre de 1 000) notamment chez les diptères, éphéméroptères ou encore les hétéroptères (Figure 10).

Tableau 4 Comparatif du nombre de taxons capturés à la session selon les méthodes

Méthode	Troubleau seul	AT seul	Combinaison des deux méthodes	Total
Nombre de taxons	57	8	52	117
% de contribution	49	7	44	100

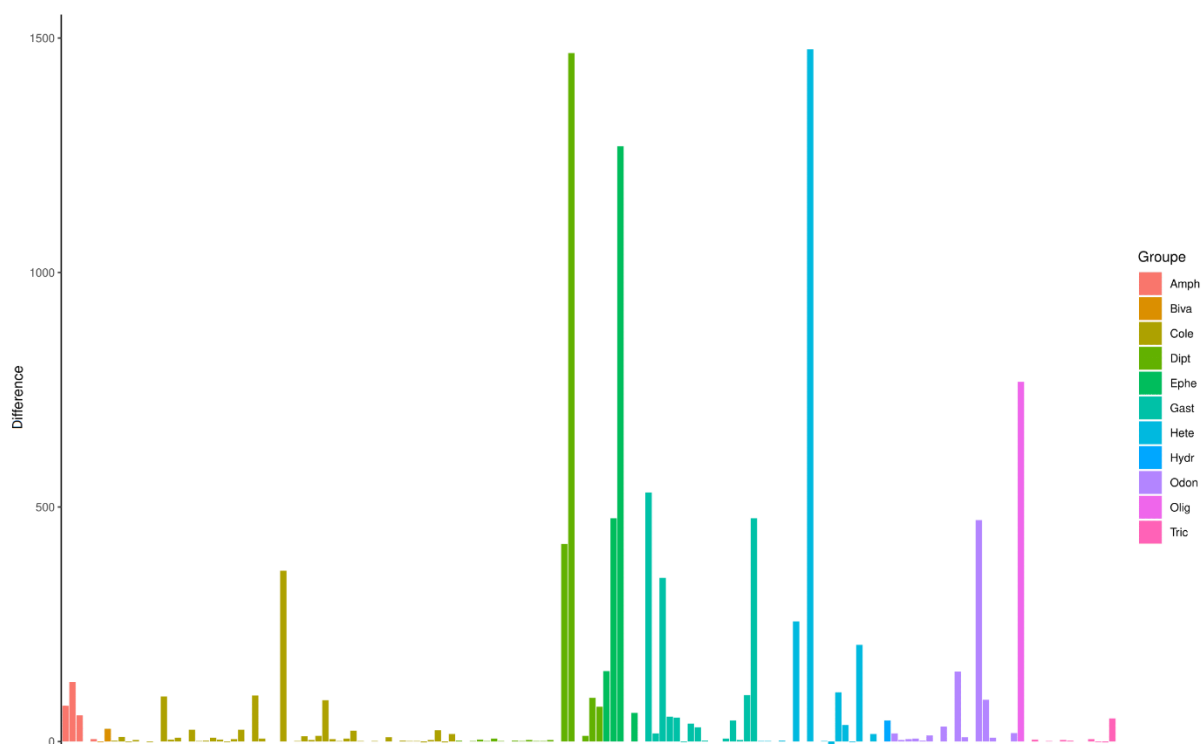


Figure 10 Différences d'abondance des invertébrés aquatiques entre les deux méthodes. Amph=Amphipode ; Biva = Bivalve ; Cole = Coléoptère ; Dipt = Diptère ; Ephe =Ephéméroptère ; Gast = Gastéropode ; Hete = Hétéroptère ; Hydr = Hydracarien ; Odon = Odonate ; Olig = Oligochète ;Tric = Trichoptère.

Tableau 5 Abondance totale des invertébrés aquatiques en pourcentage par ordre.

Ordre	%
TRICHOPTERES	0,07
PHEMEROPTERES	15,61
HETEROPTERES	26,21
COLEOPTERES	7,84
DIPTERES	18,53
ODONATES	4,33
CRUSTACES	3,25
MOLLUSQUES	18,04
TRICLADES	0,84
LEPIDOPTERES	0,01
MEGALOPTERES	<0,01
OLIGOCHETES	4,73
ARACHNIDES	0,55

La méthode des AT, pouvant se révéler finalement longue dans sa mise en place et donnant des abondances très inférieures à la méthode troubleau, les AT sont abandonnés lors de la seconde session de capture.

Ainsi, les deux sessions ont permis de collecter un total de 37 869 individus répartis dans 146 taxons. Les ordres les plus prédominants en termes d'abondance, étant les Hétéroptères (26%), les Diptères (18,5%), les Mollusques (18%) et les Ephéméroptères (15,6%) (Tableau 5). La liste complète des taxons est disponible en annexe 7.

La végétation

Au total ce sont 37 taxons qui ont été identifiés au sein des mares. En termes d'occurrence, les taxons retrouvés le plus couramment sur site sont les lentilles d'eau (*Lemna sp*) et les algues (13 et 14% des occurrences) puis les potamots (*P. crispus* à 5%, *P. natans* à 6% et *P. pectinatus* à 6%) et enfin les rorippes (*Rorripa amphibia* à 6%). La liste des taxons est disponible en annexe 4.

Effet des variables environnementales sur les invertébrés et les Xénopes

La diversité taxonomique et fonctionnelle des macroinvertébrés aquatiques est influencée principalement par la richesse taxonomique végétale qui ressort significative dans tous les modèles (Tableau 6). Ce facteur a un effet positif sur la plupart des variables excepté l'indice de Berger Parker et l'indice de divergence fonctionnelle (FDiv)(Figure 11). Comparé à la richesse, la complexité végétale révèle une influence négative sur le nombre de famille d'invertébrés. Le substrat dominant, notamment le substrat minéral meuble est le second facteur qui revient à plusieurs reprises soit seul (Berger Parker et FEve) soit en interaction avec la richesse végétale (FRic, FEve). Cette interaction révèle que la valeur des indices augmente avec la richesse végétale, mais avec un effet plus fort quand le substrat dominant est un substrat minéral dur (Figure 12). Concernant les variables liées à la présence de Xénopes, la taille des Xénopes exerce une influence négative sur la richesse taxonomique des invertébrés (nombre de familles)(Figure 13) et la densité maximale en Xénope a un effet négatif sur FRic et positif sur FDiv. De même, on observe une influence positive de la turbidité et une influence négative de la strate arbustive sur les indices Fric et FDiv.

Tableau 6 Influence des variables biotiques et abiotiques sur le nombre de familles d'invertébrés, l'indice de Berger Parker, la richesse fonctionnelle (FRic), la régularité fonctionnelle (FEve), la divergence fonctionnelle (FDiv) et la dispersion fonctionnelle (FDis).

Variables réponses	Variables explicatives	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
Nombre de familles invertébrés	Complexité végétale	-1.851e-04	8.979e-05	-2.062	0.046*
	Richesse taxonomique végétale	8.143e-02	1.959e-02	4.156	<0.001***
	Taille moyenne des xénopes	-1.357e-02	6.684e-03	-2.031	0.049*
Berger Parker	Richesse taxonomique végétale	-0.024	0.009	-2.829	0.007**
	Substrat dominant (minéral meuble)	-0.179	0.082	-2.183	0.035*
FRic	Richesse taxonomique végétale	7.168e-03	1.967e-03	3.645	<0.001***
	Densité max de Xénopes	-4.141e-04	1.616e-04	-2.562	0.015*
	Richesse taxonomique végétale*Substrat dominant	-4.241e-03	2.051e-03	-2.068	0.046*
	Turbidité	1.587e-04	6.874e-05	2.308	0.027*
FEve	Richesse taxonomique végétale	0.037	0.014	2.523	0.016*
	Richesse taxonomique végétale *Substrat dominant	-0.034	0.015	-2.267	0.029*
	Substrat dominant (minéral meuble)	0.315	0.060	5.248	<0.001***
FDiv	Richesse taxonomique végétale	-0.011	0.005	-2.422	0.021*
	Strate dominante (arbustive)	-0.124	0.046	-2.688	0.011*
	Densité max totale Xénopes	0.004	0.002	2.505	0.017*
FDis	Richesse taxonomique végétale	0.008	0.002	3.052	0.004**

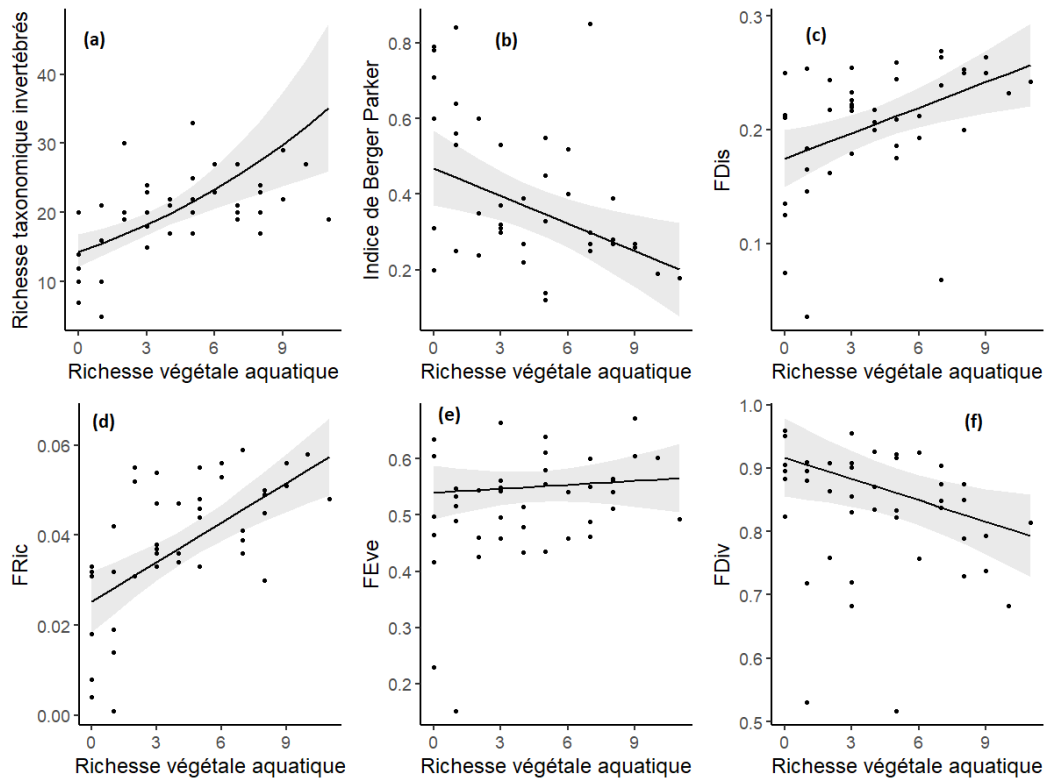


Figure 11 Effets partiels de la richesse taxonomique de la végétation aquatique sur (a) la richesse taxonomique en invertébrés, (b) l'indice de Berger Parker, (c) la dispersion fonctionnelle (d) la richesse fonctionnelle, (e) la régularité fonctionnelle et (f) la divergence fonctionnelle. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.

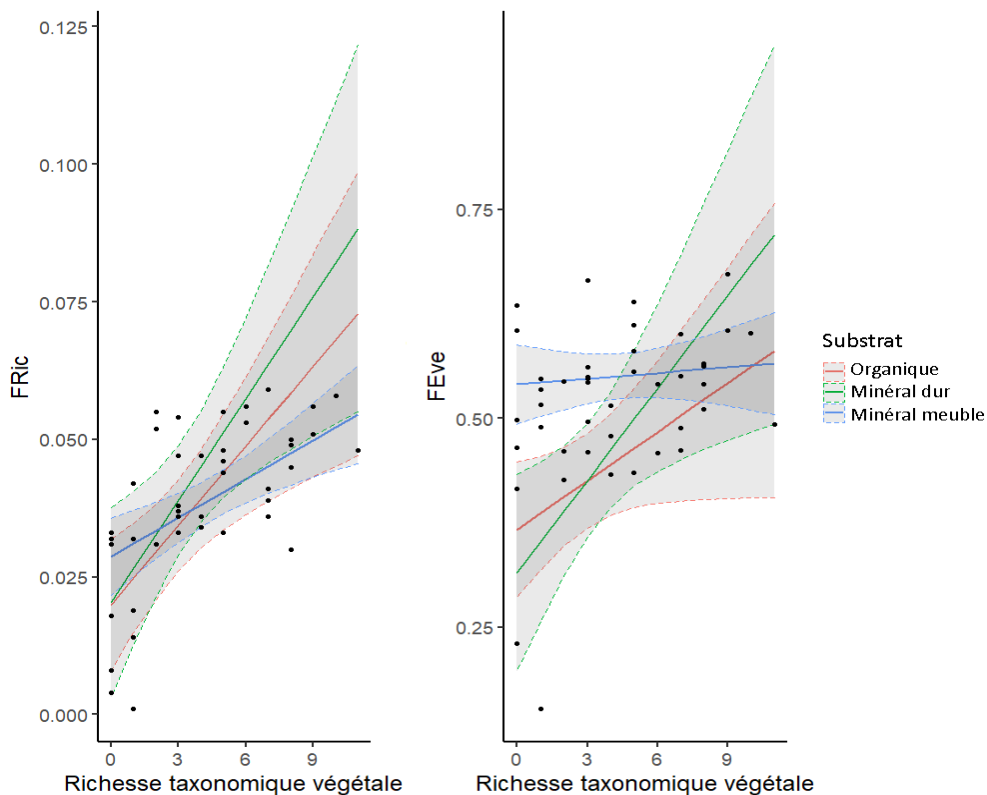


Figure 12 Influence de l'interaction substrat dominant et richesse de la végétation aquatique sur la richesse taxonomique des communautés d'invertébrés. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.

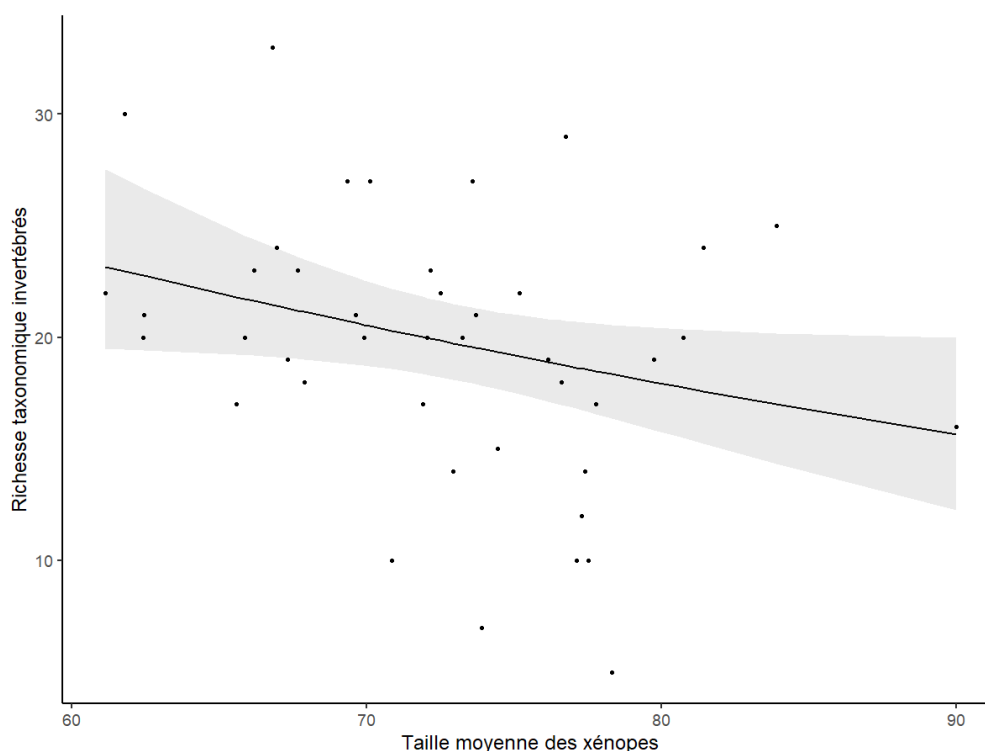


Figure 13 Influence de la taille des individus de xénopes sur la richesse taxonomique des communautés d'invertébrés. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.

La présence, la taille et le sexe ratio des Xénopes sont fortement influencés par la présence et la structure de la communauté d'invertébrés (Tableau 7). La densité maximale est influencée positivement par l'interaction entre la complexité végétale et la dispersion de la communauté d'invertébrés (FDis). En effet, la densité maximale augmente avec la complexité végétale quand FDis augmente (Figure 14). La taille des Xénopes est influencée négativement par l'abondance des invertébrés ainsi que le taux de nitrate, et la proportion de femelle est influencée négativement par la divergence fonctionnelle (FDiv) (Tableau 7).

Tableau 7 Influence des variables environnementales des mares sur la densité maximale, la taille moyenne et la proportion de femelles Xénopes.

Variables réponses	Variables explicatives	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
Densité max	Complexité*FDis	0.096	0.043	2.208	0.033*
totale	FDis	-97.876	40.648	-2.408	0.021*
Xénopes	Complexité	-0.018	0.01	-1.813	0.078 .
Taille	Abondance invertébrés	-0.004	0.001	-3.096	0.004**
moyenne	Nitrate	-0.108	0.047	-2.289	0.027*
Xénopes					
Proportion de Femelles	FDiv	-2.577	0.609	-4.233	<0.001***

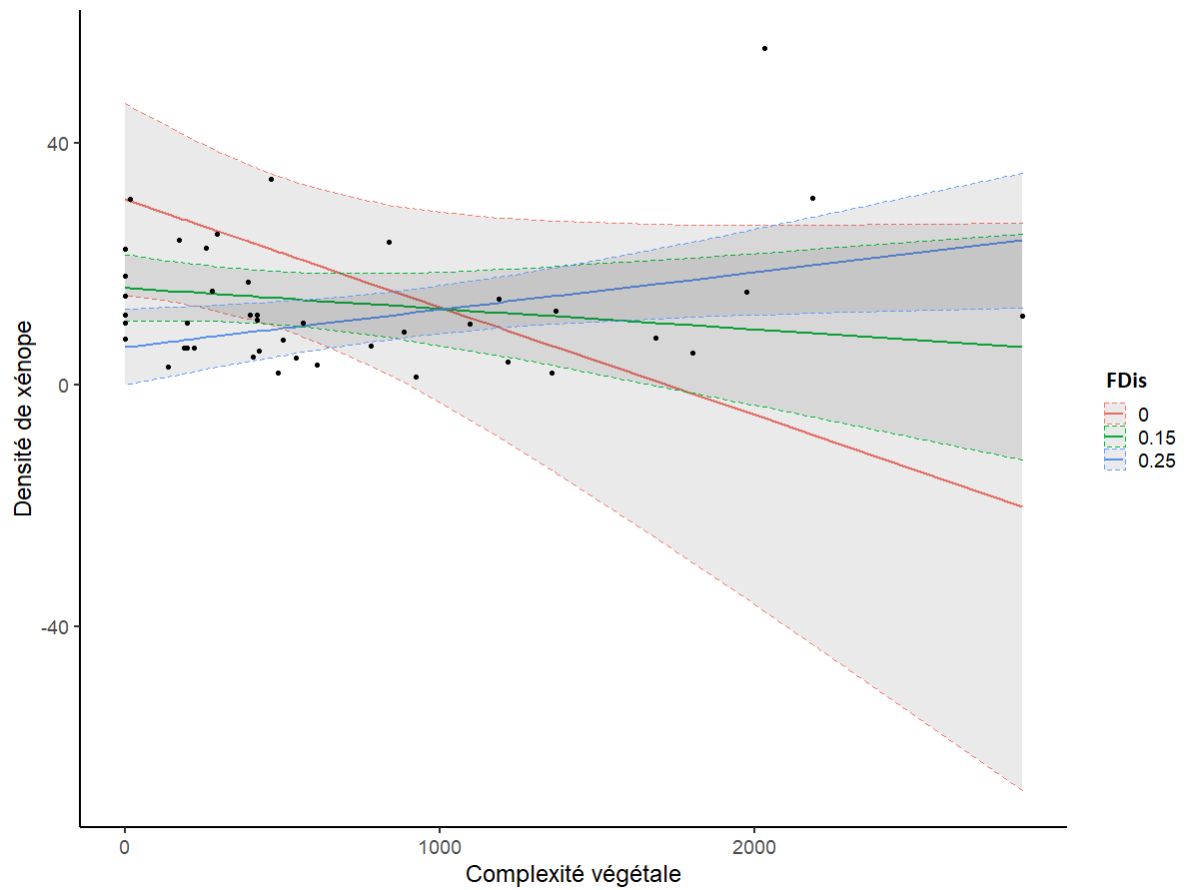


Figure 14 Influence de la complexité végétale et de la dispersion fonctionnelle (FDis) sur la densité de Xénopes. Les points noirs sont les valeurs réelles observées, la droite de régression représente les prédictions faites par le modèle plus ou moins l'erreur standard (bande grise), réalisés grâce au package ggeffects.

Discussion

Cette étude a permis de percevoir les facteurs qui impactent majoritairement les populations d'invertébrés aquatiques et de Xénopes. Tout d'abord les résultats révèlent l'influence notable de la végétation aquatique sur les invertébrés. On aurait pu penser que la complexité exerce la même influence que la richesse végétale, pourtant malgré la forte corrélation entre ces deux variables (0,79), la complexité a un effet négatif sur la richesse en invertébrés, alors que la richesse végétale a un effet positif sur la plupart des indices de diversité, souvent impacté également par le type de substrat dominant. On relève aussi un effet positif de la turbidité de l'eau sur l'occupation de l'espace fonctionnel des invertébrés (FRic). Étonnement, il semble que la présence du Xénope affecte peu les populations d'invertébrés aquatiques en comparaison d'autres facteurs. Cependant cette influence n'est pas totalement minime, et on constate des effets négatifs de la présence du Xénope dans les mares mais avec des intensités relativement faibles sur la structure des communautés. La présence du Xénope est elle aussi influencée par la présence des invertébrés, et la complexité de la végétation. L'étude tend donc à confirmer l'importance de l'hétérogénéité du milieu pour garantir une coexistence entre les espèces.

Cette étude montre clairement l'importance d'une flore aquatique riche pour la diversité taxonomique et fonctionnelle des invertébrés aquatiques. Cependant, la différence d'influence entre la richesse végétale et la complexité végétale va à l'encontre de notre prédiction. On pourrait remettre en question la mise en place de cet indice qui n'est peut-être pas suffisamment précis dans la description de la structure des traits morphologiques des plantes (coefficient de positionnement trop englobant ?) et qui se base uniquement sur un recouvrement en surface et pas en volume. Le substrat dominant dur se présente comme le substrat favorisant un habitat plus riche pour les invertébrés. On peut faire l'hypothèse que la présence de substrat plus dur avantage les herbiers et hydrophytes non enracinés mais l'interprétation du rôle du type de substrat reste compliquée en raison des importants écart-types des résultats pouvant s'expliquer par un trop faible nombre d'observations. Par ailleurs, la turbidité du milieu semble augmenter l'occupation de l'espace fonctionnel des invertébrés. Il a été observé que ce facteur perturbe certains amphibiens (Secondi et al., 2007), ce qui pourrait provoquer dans ce cas précis un effet « protecteur » des invertébrés face à leurs prédateurs. La présence de Xénopes a aussi un effet sur la présence et la structure des communautés d'invertébrés. On dénote en premier lieu un effet de la taille des Xénopes, qui augmente quand la diversité en invertébrés diminue, et qui peut s'expliquer par un effet de compétition pour l'accès à la ressource alimentaire, conditionnant les prédateurs à avoir une taille plus importante pour être plus compétitif lorsque la ressource est faible (Werner & Gilliam, 1984; Kreutzer & Lampert, 1999). L'effet positif de la densité en Xénopes sur la divergence fonctionnelle paraît contraire aux prédictions, mais peut traduire le fait que l'augmentation des Xénopes pousserait les communautés d'invertébrés à se différencier fonctionnellement pour survivre et résister à la pression de prédation (Leps et al., 1982; Hooper et al., 2005; Duffy et al., 2007). Enfin, même si l'idée d'une coexistence semble possible puisque les mares montrent un fonctionnement qui ne dépend pas du Xénope, il n'est pas évident d'affirmer que ces mares possèdent pour autant un fonctionnement « normal » du fait qu'elles se situent dans la zone de colonisation ancienne et qu'on ne possède aucun état initial ou sites « contrôles » (Courant et al., 2018b).

Concernant les Xénopes, si leur présence influence certains paramètres démographiques chez les invertébrés, il est également intéressant de noter que des prédicteurs environnementaux peuvent influencer la densité, la taille et la proportion de femelle de cet invasif. La densité en Xénope semble être favorisée par la présence de la végétation et des invertébrés, les différences de taille semblent être dues au taux de nitrate et à l'abondance en ressource alimentaire, alors que l'effet négatif de la divergence fonctionnelle (FDiv) sur la proportion des individus femelles semble décaler le sexe ratio vers les mâles.

La densité des Xénopes est influencée par la dispersion de la ressource alimentaire (FDis) en lien avec la structure de la végétation. L'augmentation de la dispersion des groupes fonctionnels les plus abondants semble inverser l'effet de la complexité végétale sur la densité de Xénopes. On peut supposer que malgré une végétation aquatique qui pourrait gêner les individus pour se déplacer et chasser (des tapis denses de potamots et myriophylles par exemple), cela serait « compensé » par une ressource alimentaire suffisante et dispersée qui dépend directement de cette végétation. La taille influencée par l'abondance en invertébré semble être une variable importante. En effet, comme expliqué plus tôt, les mares disposants d'une abondance élevée d'invertébrés présentent des individus de Xénopes généralement plus petits qui peut s'expliquer par la baisse de compétition entre individus face à une ressource importante (Werner & Gilliam, 1984; Kreutzer & Lampert, 1999). On constate également qu'en présence de nitrate, la taille des Xénopes baisse. Cela peut s'expliquer par l'influence généralement néfaste à forte dose pour les amphibiens (Rouse et al., 1999) et pour la reproduction des Xénopes (Barbeau & Gullette, 2007). On peut suggérer une influence négative du nitrate sur la métamorphose et la croissance des individus comme dans l'étude de Krishnamurthy (2008) qui étudie l'impact de différentes concentrations de nitrate sur deux espèces d'anoures asiatiques. Cependant, la méthode des bandelettes de nitrate utilisée ici ne permet pas une très grande précision de la concentration de nitrate. L'interprétation est donc difficile avec les données actuelles. Enfin, l'effet négatif de la divergence fonctionnelle (FDiv) sur la proportion de femelles semble surprenant de la part d'une variable biotique puisque ce genre de biais a plutôt été mis en évidence de la part de facteurs environnementaux liés à la pollution du milieu (Shi et al., 2014). Cela pourrait être un biais ou bien signifier que le type de ressource des mares crée une ségrégation entre mâles et femelles du fait du fort dimorphisme sexuel existant chez cette espèce, et donc qu'il existerait une pression différente en fonction du sexe des individus.

D'un point de vue méthodologique, la faible efficacité des AT (activity trap) est étonnante en comparaison de ce qui est décrit dans la littérature scientifique sur leur grande efficacité de capture (en termes de diversité) des invertébrés et des larves d'amphibiens (Murkin et al., 1983; Aiken & Roughley, 1985; Hilsenhoff, 1987; Fronzuto & Verrell, 2000; Ghioca & Smith, 2007). On peut par exemple remettre en cause le temps de pose de 24h qui n'était peut-être pas suffisant pour capturer un nombre assez important d'invertébrés malgré l'efficacité constatée dans les études de Murkin (1983) et Kloskowski et al., (2020) utilisant le même temps de pose. Jurado et al., (2010) par exemple, ont testé un temps de pose plus long, de 48h (deux nuits consécutives) et ils ont pu observer un pourcentage de taxons capturés similaire à la méthode de pêche active. De plus, cette méthode ne permet pas d'avoir des données de densité fiables au sein de la mare (Murkin et al., 1983). Enfin, les AT ont aussi le désavantage d'attirer les prédateurs dans les pièges pouvant créer des biais (sur le terrain, des Xénopes de petite taille ont été observés de manière anecdotique dans certains pièges).

Malgré l'efficacité observée du troubleau pour les invertébrés dans cette étude, cette méthode montre tout de même aussi des inconvénients pour la capture des larves d'amphibiens avec parfois quelques mortalités observées des individus les plus fragiles. Cette étude montre donc que l'efficacité de ces moyens de capture reste difficile à évaluer et semble varier suivant les modalités d'application et les sites que devront prendre en compte les futures études.

Cette étude met en lumière le fait que la coexistence est possible avec les espèces natives . Ainsi, en matière de gestion durable améliorant la biodiversité des mares et favorisant la coexistence, il pourrait être intéressant de se tourner vers les solutions basées sur la nature (« Nature-based solutions »). Elles ont été définies comme étant des « *actions visant à protéger, gérer de manière durable et restaurer des écosystèmes naturels ou modifiés pour relever directement les défis de société de manière efficace et adaptative, tout en assurant le bien-être humain et en produisant des bénéfices pour la biodiversité* » (Cohen-Shacham et al., 2016). Certaines études basées sur ces méthodes ont permis l'amélioration de la richesse spécifique à l'échelle d'un bassin versant via la création de nouvelles mares permettant une augmentation de la richesse spécifique de 26% sur le bassin et une hausse de 181 % d'espèces végétales rares (Williams et al., 2020). De plus, il suffit de deux hydropériodes (deux périodes d'inondations) pour qu'une communauté d'invertébrés aquatiques stable se mette en place au sein d'une nouvelle mare, avec souvent une richesse et des abondances supérieures aux anciennes mares (Coccia et al., 2016).

Conclusion et perspectives de gestion

Les espèces exotiques envahissantes impactent négativement les milieux qu'elles colonisent, ce qui rend compliquée la coexistence entre une espèce invasive et la faune locale. Super prédateur, compétiteur et vecteur de pathogènes, le Xénope a un impact particulièrement dévastateur lorsqu'il est introduit hors de son aire de répartition naturelle. Pourtant, l'étude actuelle semble montrer que les invertébrés aquatiques sont majoritairement influencés par la richesse taxonomique de la végétation aquatique et le substrat, plus que par la présence du Xénope lisse (Figure 15). La faible contribution de cet amphibien invasif comme facteur influençant les communautés d'invertébrés et la dépendance importante de la ressource alimentaire des Xénopes semblent donc indiquer qu'une cohabitation serait possible avec une végétation favorisant l'hétérogénéité en termes d'habitat. Il pourrait être intéressant par la suite d'approfondir certains effets des facteurs abordés dans cette étude comme l'effet négatif de la complexité de la végétation ou encore les variations de sexe ratio parmi les populations de Xénopes en fonction des caractéristiques des mares.

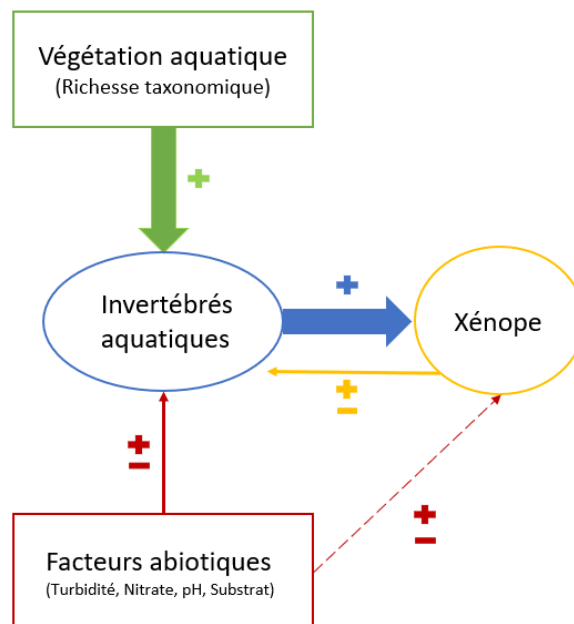


Figure 15 Bilan des influences générales sur les invertébrés aquatiques et les Xénopes lisses au sein des mares. A GRELL

Ces résultats encourageants permettent d'envisager la gestion de la végétation comme une méthode facile à intégrer dans les programmes de conservation et de restauration, permettant de maintenir la diversité dans les mares face à l'invasion du Xénope. Cependant, le manque de « sites contrôles » avant colonisation et l'expansion très importante du Xénope lisse (Courant et al., 2017a, 2019; Louppe et al., 2017), doivent être considérés pour maintenir une surveillance des impacts de cette espèce et envisager de manière ponctuelle un effort d'éradication afin de ralentir sa propagation, tout en favorisant la coexistence dans les mares au sein de l'aire de répartition.

Bibliographie

Agence de l'eau Artois Picardie, 2003. Guide pratique de détermination des plantes aquatiques à l'état végétatif du bassin Artois-Picardie. , [https://consultation.eau-artois-picardie.fr/OAI_Docs/aegis/2268/D_18309_\(21.96Mo\).pdf](https://consultation.eau-artois-picardie.fr/OAI_Docs/aegis/2268/D_18309_(21.96Mo).pdf).

Aiken, R. B., & R. E. Roughley, 1985. An Effective Trapping and Marking Method for Aquatic Beetles. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia Academy of Natural Sciences* 137: 5–7.

Alexander, M. E., H. Kaiser, O. L. F. Weyl, & J. T. A. Dick, 2015. Habitat simplification increases the impact of a freshwater invasive fish. *Environmental Biology of Fishes* 98: 477–486.

Babbitt, K., & F. Jordan, 1996. Predation on *Bufo terrestris* Tadpoles: Effects of Cover and Predator Identity. *Copeia* 1996: 485.

Baber, M. J., & K. J. Babbitt, 2004. Influence of Habitat Complexity on Predator-Prey Interactions between the Fish (*Gambusia holbrooki*) and Tadpoles of *Hyla squirella* and *Gastrophryne carolinensis*. *Copeia* [American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH), Allen Press] 2004: 173–177.

Barbeau, T. R., & L. J. Gullette, 2007. Altered ovarian steroids in *Xenopus laevis* exposed to environmentally relevant concentrations of nitrate. *Journal of Herpetology Soc Study Amphibians Reptiles*, St Louis 41: 590–596.

Becerra-Jurado, G., M. Masterson, R. Harrington, & M. Kelly-Quinn, 2010. Evaluation of sampling methods for macroinvertebrate biodiversity estimation in heavily vegetated ponds. *Hydrobiologia* 597: 97–107.

Berger, W. H., & F. L. Parker, 1970. Diversity of Planktonic Foraminifera in Deep-Sea Sediments. *Science* 168: 1345–1347.

Bucciarelli, G. M., A. R. Blaustein, T. S. Garcia, & L. B. Kats, 2014. Invasion Complexities: The Diverse Impacts of Nonnative Species on Amphibians. *Copeia Amer Soc Ichthyologists & Herpetologists*, Miami 611–632.

Catford, J. A., R. Jansson, & C. Nilsson, 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15: 22–40.

Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics Annual Reviews*, Palo Alto 31: 343–366.

Chicouène, D., 2015. Morphologie comparée des genres d'hydrophytes vasculaires (non marins) du Massif Armoricaïn et régions voisines. , <http://dc.plantouz.chez-alice.fr/hydrmorp.pdf>.

Coccia, C., B. Vanschoenwinkel, L. Brendonck, L. Boyero, & A. J. Green, 2016. Newly created ponds complement natural waterbodies for restoration of macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 61: 1640–1654.

Cohen-Shacham, E., G. Walters, C. Janzen, & S. Maginnis (eds), 2016. Nature-based solutions to address global societal challenges. IUCN International Union for Conservation of Nature, <https://portals.iucn.org/library/node/46191>.

Corillion, R., 1994. La flore aquatique du massif armoricain (espèces vasculaires) - Description et caractères généraux. , http://www.cbnbrest.fr/site/pdf/erica/erica_5_1994_23053.pdf.

Courant, J., L. Adil, B. Kegel, D. Adriaens, & A. Herrel, 2019. Conserved growth rate and age structure of *Xenopus laevis* in the edge and core of an expanding population. *Biological Journal of the Linnean Society* 1–8.

Courant, J., J. Secondi, V. Bereiziat, & A. Herrel, 2017a. Resources allocated to reproduction decrease at the range edge of an expanding population of an invasive amphibian. *Biological Journal of the Linnean Society* *Linnean Society of London* 122: 157–165.

Courant, J., J. Secondi, J. Vollette, A. Herrel, & J.-M. Thirion, 2018a. Assessing the impacts of the invasive frog, *Xenopus laevis*, on amphibians in western France. *Amphibia-Reptilia* 39: 219–227.

Courant, J., S. Vogt, R. Marques, J. Measey, J. Secondi, R. Rebelo, A. D. Villiers, F. Ihlow, C. D. Busschere, T. Backeljau, D. Rödder, & A. Herrel, 2017b. Are invasive populations characterized by a broader diet than native populations?. *PeerJ* *PeerJ Inc.* 5: e3250.

Courant, J., E. Vollette, J. Secondi, & A. Herrel, 2018b. Changes in the aquatic macroinvertebrate communities throughout the expanding range of an invasive anuran. *Food Webs* 17: e00098.

Díaz, S., & M. Cabido, 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.

Dlugosch, K. M., F. A. Cang, B. S. Barker, K. Andonian, S. M. Swope, & L. H. Rieseberg, 2015. Evolution of invasiveness through increased resource use in a vacant niche. *Nature Plants* *Nature Publishing Group*, London 1: 15066.

Duffy, J. E., B. J. Cardinale, K. E. France, P. B. McIntyre, E. Thébault, & M. Loreau, 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10: 522–538.

Early, R., B. A. Bradley, J. S. Dukes, J. J. Lawler, J. D. Olden, D. M. Blumenthal, P. Gonzalez, E. D. Grosholz, I. Ibanez, L. P. Miller, C. J. B. Sorte, & A. J. Tatem, 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications* *Nature Publishing Group*, London 7: 12485.

Elmberg, J., P. Nummi, H. Pöysä, & K. Sjöberg, 1992. Do intruding predators and trap position affect the reliability of catches in activity traps?. *Hydrobiologia* 239: 187–193.

Elton, C. S., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman and Hall, London.

Fronzuto, J., & P. Verrell, 2000. Sampling Aquatic Salamanders: Tests of the Efficiency of Two Funnel Traps. *Journal of Herpetology Society for the Study of Amphibians and Reptiles* 34: 146–147.

Ghioca, D. M., & L. M. Smith, 2007. Biases in Trapping Larval Amphibians in Playa Wetlands. *Journal of Wildlife Management* 71: 991–995.

Grossolet, O., J.-M. Thirion, P. Grillet, & A. Fouquet, 2005. Etude sur les invasions biologiques : cas du Xénope commun ou Xénope du Cap, *Xenopus laevis* (Daudin, 1802). 58.

Hamer, A. J., & K. M. Parris, 2011. Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America* 21: 378–390.

Hartel, T., S. Nemes, D. Cogalniceanu, K. Ollerer, O. Schweiger, C.-I. Moga, & L. Demeter, 2007. The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia* Springer, Dordrecht 583: 173–182.

Havel, J. E., K. E. Kovalenko, S. M. Thomaz, S. Amalfitano, & L. B. Kats, 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* 750: 147–170.

Hilsenhoff, W. L., 1987. Effectiveness of Bottle Traps for Collecting Dytiscidae (Coleoptera). *The Coleopterists Bulletin The Coleopterists Society* 41: 377–380.

Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, & D. A. Wardle, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* Wiley, Hoboken 75: 3–35.

Hulme, P. E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46: 10–18.

Hyvönen, T., & P. Nummi, 2000. Activity traps and the corer: complementary methods for sampling aquatic invertebrates. *Hydrobiologia* 432: 121–125.

Indermühle, N., S. Angélibert, & B. Oertli, 2008. IBEM: Indice de Biodiversité des Etangs et Mares. Manuel d'utilisation. Ecole d'Ingénieurs HES de Lullier, Genève: 33.

Kloskowski, J., M. Nieoczym, & R. Stryjecki, 2020. Between-habitat distributions of pond tadpoles and their insect predators in response to fish presence. *Hydrobiologia* 847: 1343–1356.

Kreutzer, C., & W. Lampert, 1999. Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: A mechanistic explanation. *Ecology* Wiley, Hoboken 80: 2348–2357.

Krishnamurthy, S. V., D. Meenakumari, H. P. Gurushankara, & V. Vasudev, 2008. Nitrate-induced morphological anomalies in the tadpoles of *Nyctibatrachus major* and *Fejervarya limnocharis* (Anura : Ranidae). *Turkish Journal of Zoology* Tubitak Scientific & Technical Research Council Turkey, Ankara 32: 239–244.

Laliberté, E., & P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.

Leps, J., J. Osbornovakosinova, & M. Rejmanek, 1982. Community Stability, Complexity and Species Life-History Strategies. *Vegetatio* Springer, Dordrecht 50: 53–63.

Lillo, F., F. P. Faraone, & M. Lo Valvo, 2011. Can the introduction of *Xenopus laevis* affect native amphibian populations? Reduction of reproductive occurrence in presence of the invasive species. *Biological Invasions* 13: 1533–1541.

Louppe, V., J. Courant, & A. Herrel, 2017. Differences in mobility at the range edge of an expanding invasive population of *Xenopus laevis* in the west of France. *Journal of Experimental Biology* Company of Biologists Ltd, Cambridge 220: 278–283.

Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, & J. B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.

Mathias, A., & P. Chesson, 2013. Coexistence and evolutionary dynamics mediated by seasonal environmental variation in annual plant communities. Theoretical Population Biology Academic Press Inc Elsevier Science, San Diego 84: 56–71.

Measey, G. J., D. Rödder, S. L. Green, R. Kobayashi, F. Lillo, G. Lobos, R. Rebelo, & J.-M. Thirion, 2012. Ongoing invasions of the African clawed frog, *Xenopus laevis*: a global review. Biological Invasions 14: 2255–2270.

Measey, J., 2016. Overland movement in African clawed frogs (*Xenopus laevis*): a systematic review. PeerJ PeerJ Inc. 4: e2474.

Mora, M., D. J. Pons, A. Peñafiel-Ricaurte, M. Alvarado-Rybak, S. Lebuy, & C. Soto-Azat, 2019. High abundance of invasive African clawed frog *Xenopus laevis* in Chile: Challenges for their control and updated invasive distribution. .

Muirhead, J. R., & H. J. Macisaac, 2005. Development of inland lakes as hubs in an invasion network. Journal of Applied Ecology Wiley, Hoboken 42: 80–90.

Muratet, J., & C. Miaud, 2018. Les amphibiens de France: Guide d'identification des oeufs et des Larves. Editions QUAE GIE, Versailles.

Murkin, H. R., P. G. Abbott, & J. A. Kadlec, 1983. A Comparison of Activity Traps and Sweep Nets for Sampling Nektonic Invertebrates in Wetlands. Freshwater Invertebrate Biology [University of Chicago Press, Society for Freshwater Science] 2: 99–106.

ONEMA, 2015a. Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques. Connaissances pratiques et expériences de gestion. Vol. 1 Connaissances pratiques. , <https://www.documentation.eauetbiodiversite.fr/notice/00000000015dd1e81adfb963a9f4b8cb>.

ONEMA, 2015b. Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques. Connaissances pratiques et expériences de gestion. Vol. 2 Expériences de gestion. , <https://www.documentation.eauetbiodiversite.fr/notice/00000000015dd1e81edcc52ac1ceb941>.

Quinn, G. P., & M. J. Keough, 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. 557.

Ramsar Convention on Wetlands, 2018. Global Wetland Outlook: State of the World's Wetlands and their Services to People. Ramsar Convention on Wetlands., Switzerland: Ramsar Convention Secretariat.

Rouse, J. D., C. A. Bishop, & J. Struger, 1999. Nitrogen pollution: An assessment of its threat to amphibian survival. Environmental Health Perspectives Us Dept Health Human Sciences Public Health Science, Res Triangle Pk 107: 799–803.

Sanders, M. R., S. Clulow, D. S. Bower, J. Clulow, & M. J. Mahony, 2015. Predator Presence and Vegetation Density Affect Capture Rates and Detectability of *Litoria aurea* Tadpoles: Wide-Ranging Implications for a Common Survey Technique. PLOS ONE Public Library of Science 10: e0143733.

Secondi, J., A. Aumjaud, O. Pays, S. Boyer, D. Montembault, & D. Violleau, 2007. Water Turbidity Affects the Development of Sexual Morphology in the Palmate Newt. Ethology 113: 711–720.

Shi, H., P. Zhu, & S. Guo, 2014. Effects of tributyltin on metamorphosis and gonadal differentiation of *Xenopus laevis* at environmentally relevant concentrations. Toxicology and Industrial Health Sage Publications Inc, Thousand Oaks 30: 297–303.

Shulse, C. D., R. D. Semlitsch, K. M. Trauth, & J. E. Gardner, 2012. Testing wetland features to increase amphibian reproductive success and species richness for mitigation and restoration. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America* 22: 1675–1688.

Simberloff, D., 2009. We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects. *Biological Invasions* 11: 149–157.

Simberloff, D., J.-L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. Garcia-Berthou, M. Pascal, P. Pysek, R. Sousa, E. Tabacchi, & M. Vila, 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution Elsevier Science London, London* 28: 58–66.

Strayer, D. L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152–174.

Strecker, A. L., & J. T. Brittain, 2017. Increased habitat connectivity homogenizes freshwater communities: historical and landscape perspectives. *Journal of Applied Ecology* 54: 1343–1352.

Tachet, H., P. Richoux, M. Bournaud, & P. Usseglio-Polatera, 2010. *Invertébrés d'eau douce - systématique, biologie, écologie* - CNRS Editions. , <https://www.cnrseditions.fr/catalogue/ecologie-environnement-sciences-de-la-terre/invertebres-d-eau-douce-henri-tachet/>.

Tilman, D., 1999. THE ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF CHANGES IN BIODIVERSITY: A SEARCH FOR GENERAL PRINCIPLES. 80: 20.

Tilman, D., 2001. Functional Diversity Encyclopedia of Biodiversity. : 109–120.

UICN France, 2015. Les espèces exotiques envahissantes sur les sites d'entreprises - Livret 1 : Connaissances et recommandations générales. UICN France, Paris, France: 40.

Van Sittert, L., & G. J. Measey, 2016. Historical perspectives on global exports and research of African clawed frogs (*Xenopus laevis*). *Transactions of the Royal Society of South Africa* 71: 157–166.

Villegger, S., N. W. H. Mason, & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology Wiley-Blackwell, Hoboken* 89: 2290–2301.

Vimercati, G., M. Labadesse, T. Dejean, & J. Secondi, 2020. Assessing the effect of landscape features on pond colonisation by an elusive amphibian invader using environmental DNA. *Freshwater Biology* 65: 502–513.

Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, & J. M. Melillo, 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science American Association for the Advancement of Science* 277: 494–499.

Werner, E. E., & J. F. Gilliam, 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393–425.

Williams, P., J. Biggs, C. Stoate, J. Szczur, C. Brown, & S. Bonney, 2020. Nature based measures increase freshwater biodiversity in agricultural catchments. *Biological Conservation* 244: 108515.

Williamson, M. H., & A. Fitter, 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163–170.

Annexes

Annexe 1 : Fiche terrain de caractérisation des sites et inventaire batrachologique

Fiche inventaire coexistence Xénope 2021

Informations générales									
Observateur :					Session/Date :				
Commune :					ID mare/photo n° :				
Lieu-dit :					Coordonnées :				
Description de la mare									
Taille m² :			Pentes des berges % :			Turbidité :			
Nature du substrat % :					Nitrate (mg/L) :				
Bâche	Béton	Roche	Pierre	Gravier	Argile	Vase	ND	Autre (à préciser)	
Couverture de la végétation terrestre sur la mare % :									
Gestion des abords (20m) : ☐ pas de gestion ☐ Débroussaillage/bucheronnage ☐ tonte ☐ fauchage									
☐ pâturage (bétail ayant accès à la mare ? OUI/NON)									
Alimentation : ☐ connectée à un drain/ruisseau ☐ connectée à d'autres mares									
Contexte : ☐ lande humide ou tourbeuse			☐ lande sèche ou mésophile			☐ tourbière			
☐ bois et forêt de résineux			☐ bois et forêt de feuillus			☐ carrières			
☐ pelouses sèches et ourlets			☐ prairie mésophile			☐ prairie humide			
☐ cultures			☐ jonchaie/cariçaie/magnocariçaie			☐ route (annexe)			
☐ habitations/milieu urbain			☐ je ne sais pas						
Fonction :		Abreuvoir		Type d'élevage :					
		Pompage		Pêche		Autre.....			
Inventaire batrachologique									

	Larves	Pontes	Adultes (M/F)
Xénope lisse			
Grenouille type verte :			
Grenouille rousse :			
Grenouille agile :			
Crapaud type commun :			
Crapaud calamite :			
Alyte accoucheur :			
Rainette verte :			
Salamandre tachetée :			
« Grand triton » : (préciser si connu)			
« Petit triton » : (préciser si connu)			
Autre (éventuellement couleuvres):			

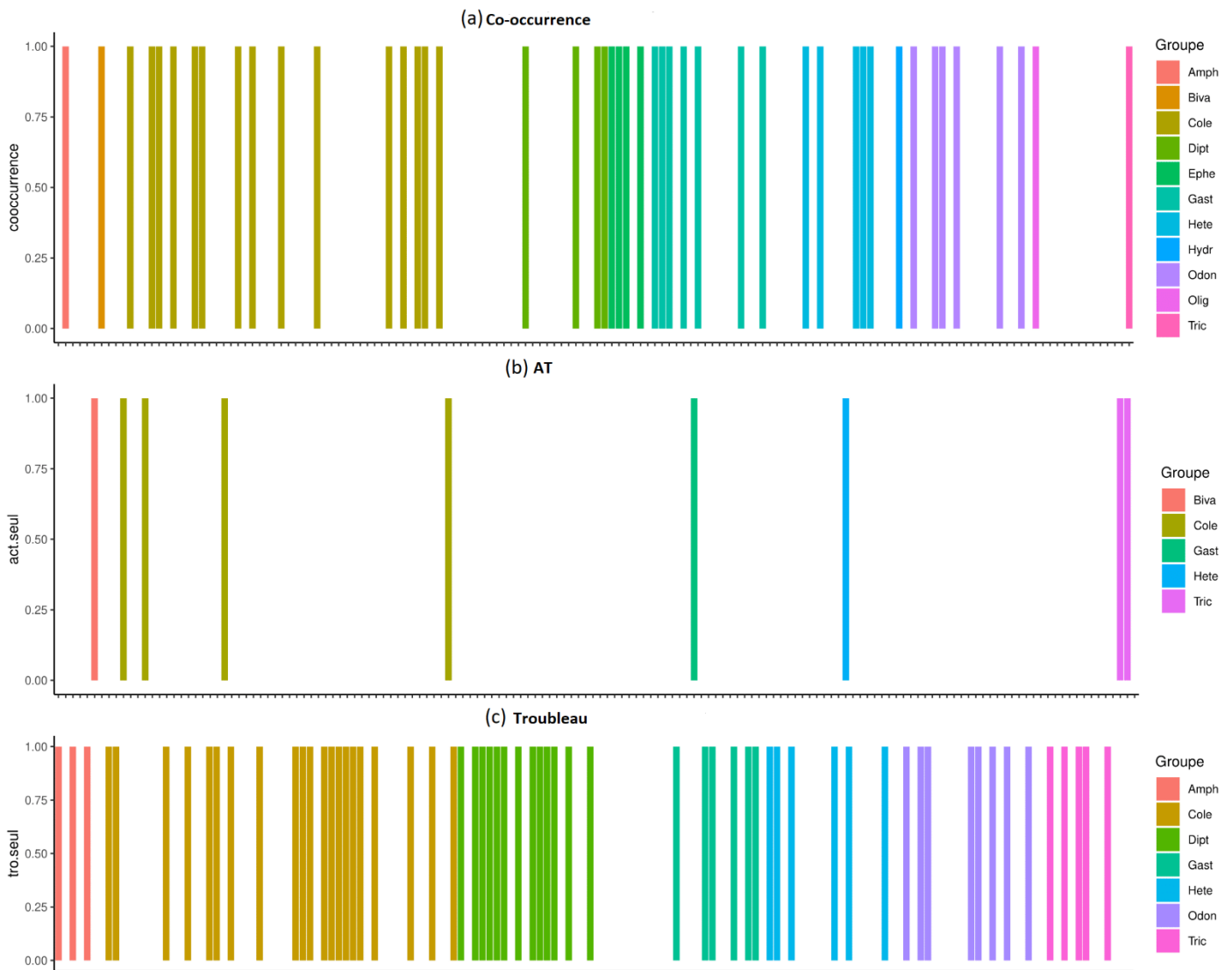
(c)

C. Bettoni

Annexe 4 : Listes taxonomique des plantes aquatiques et leur coefficient de positionnement.

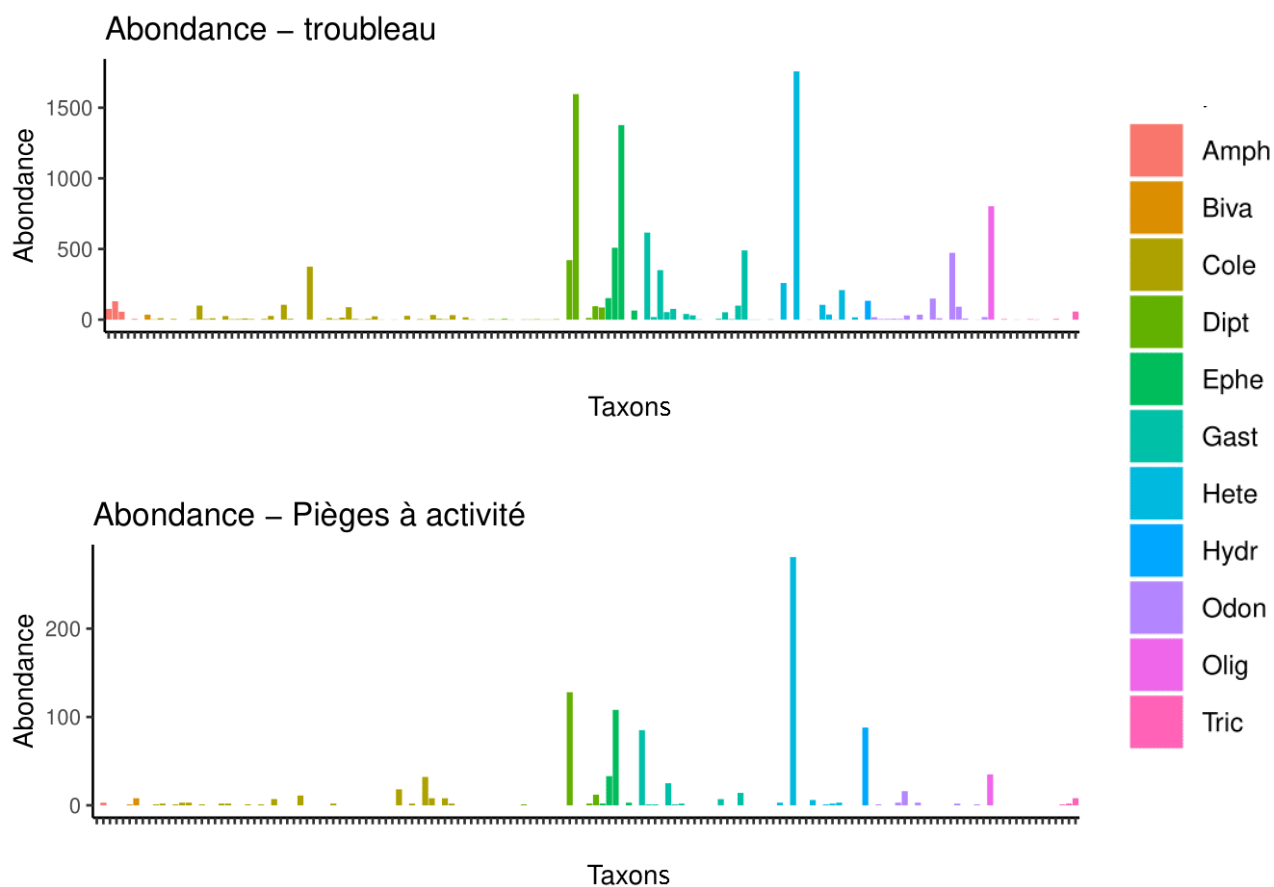
Algue	2
Alisma plantago aquatica	3
Apium inundatum	3
Bryophyte	2
Callitriche palustris	3
Carex	1
Ceratophyllum demersum	1
Ceratophyllum submersum	1
Characeae	1
Cyperaceae	1
Eleocharis palustris	1
Glyceria	2
Juncus articulatus	1
Juncus effusus	1
Lemna sp	1
Lycopus Europeus	1
Lysimachia nummularia	2
Mentha aquatica	1
Myriophyllum alterniflorum	1
Myriophyllum spicatum	1
Nymphaea alba	3
Phragmites australis	1
Polygonum amphibium	2
Potamogeton coloratus	3
Potamogeton crispus	3
Potamogeton natans	3
Potamogeton obtusifolius	3
Potamogeton pectinatus	2
Ranunculus aquatilis	3
Ranunculus baudotii	3
Ranunculus flammula	3
Rorippa Amphibia	2
Scirpus lacustris	1
Spirodela polyrhiza	1
Typha angustipholia	1
Typha latifolia	1
Zannichellia palustris	2

Annexe 5: Occurrence des taxons d'invertébrés aquatiques collectés lors de la première session avec les deux méthodes (a), avec la méthode des activity trap seulement (b), avec le troubleau seulement (c).



Amph=Amphipode ; Biva = Bivalve ; Cole = Coléoptère ; Dipt = Diptère ; Ephe =Ephéméroptère ; Gast = Gastéropode ; Hete = Hétéroptère ; Hydr = Hydracarien ; Odon = Odonate ; Olig = Oligochète ;Tric = Trichoptère.

Annexe 6 : Abondance des invertébrés aquatiques lors de la première session selon la méthode de capture .



Amph=Amphipode ; Biva = Bivalve ; Cole = Coléoptère ; Dipt = Diptère ; Ephe =Ephéméroptère ; Gast = Gastéropode ; Hete = Hétéroptère ; Hydr = Hydracarien ; Odon = Odonate ; Olig = Oligochète ;Tric = Trichoptère.

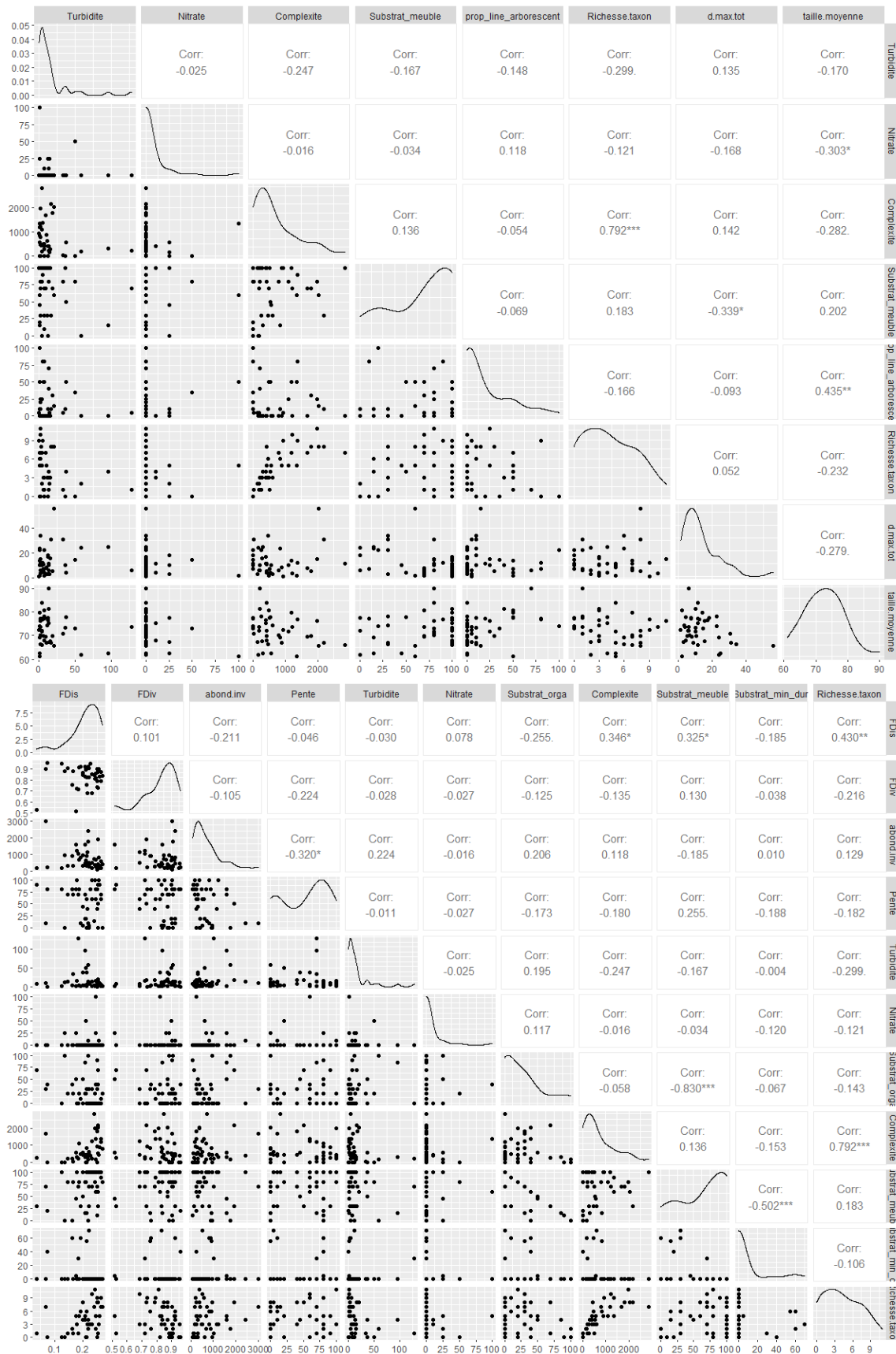
Annexe 7 : Liste taxonomique des macroinvertébrés aquatiques.

Embranchement	Ordre	Famille	Taxon
Insectes	Trichoptère	Ecnomidae	<i>Ecnomus</i>
Insectes	Trichoptère	Hydroptilidae	<i>Agrayela</i>
Insectes	Trichoptère	Leptoceridae	<i>Leptocerus</i>
Insectes	Trichoptère	Leptoceridae	<i>Oecetis</i>
Insectes	Trichoptère	Limnephilidae	Limnephilini
Insectes	Trichoptère	Polycentropodidae	Polycentropodidae
Insectes	Ephéméroptères	Baetidae	Baetidae
Insectes	Ephéméroptères	Baetidae	<i>Baetis</i>
Insectes	Ephéméroptères	Baetidae	<i>Cloeon</i>
Insectes	Ephéméroptères	Caenidae	<i>Caenis</i>
Insectes	Hétéroptères	Corixidae	Corixidae
Insectes	Hétéroptères	Corixidae	<i>Micronecta</i>
Insectes	Hétéroptères	Corixidae	Corixinae
Insectes	Hétéroptères	Corixidae	<i>Hesperocorixa</i>
Insectes	Hétéroptères	Corixidae	<i>Sigara</i>
Insectes	Hétéroptères	Gerridae	<i>Gerris</i>
Insectes	Hétéroptères	Hydrometidae	<i>Hydrometra</i>
Insectes	Hétéroptères	Mesovellidae	<i>Mesovelia</i>
Insectes	Hétéroptères	Naucoridae	<i>Naucoris</i>
Insectes	Hétéroptères	Nepidae	<i>Nepa</i>
Insectes	Hétéroptères	Nepidae	<i>Ranatra</i>
Insectes	Hétéroptères	Notonectidae	Notonectidae
Insectes	Hétéroptères	Notonectidae	<i>Notonecta</i>
Insectes	Hétéroptères	Pleidae	<i>Plea</i>
Insectes	Hétéroptères	Vellidae	<i>Microvelia</i>
Insectes	Coléoptères	Chrysomelidae	Chrysomelidae
Insectes	Coléoptères	Curculionidae	Curculionidae
Insectes	Coléoptères	Dryopidae	<i>Dryops</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	Dytiscidae
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	Colymbetinae
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Agabus</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Colymbetes</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Ilybius</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Meladema</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Rhantus</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	Dytiscinae
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Acilius</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Cybister</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Dytiscus</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Laccophilus</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	Hydroporinae
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Hydrovatus</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Suphrodytes</i>
Insectes	Coléoptères	Dytiscidae	<i>Yola</i>

Embranchement	Ordre	Famille	Taxon
Insectes	Coléoptères	Elmidae	Elmidae
Insectes	Coléoptères	Elmidae	<i>Riolus</i>
Insectes	Coléoptères	Elmidae	<i>Limnius</i>
Insectes	Coléoptères	Elmidae	<i>Stenelmis</i>
Insectes	Coléoptères	Gyrinidae	Gyrinidae
Insectes	Coléoptères	Gyrinidae	<i>Gyrinus</i>
Insectes	Coléoptères	Haliplidae	<i>Halipus</i>
Insectes	Coléoptères	Haliplidae	<i>Peltodytes</i>
Insectes	Coléoptères	Helophoridae	Helophoridae
Insectes	Coléoptères	Helophoridae	<i>Helophorus</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrochidae	<i>Hydrochus</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	Hydrophilidae
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Enochrus</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	Hydrophilinae
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Berosus</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Cercyon</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Helochaeres</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Hydrobius</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Hydrochara</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Laccobius</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Paracymus</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Hydrophilus</i>
Insectes	Coléoptères	Hydrophilidae	<i>Coelostoma</i>
Insectes	Coléoptères	Hygrobiidae	<i>Hygrobia</i>
Insectes	Coléoptères	Noteridae	Noteridae
Insectes	Coléoptères	Noteridae	<i>Noterus</i>
Insectes	Diptères	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae
Insectes	Diptères	Ceratopogonidae	Ceratopogoninae
Insectes	Diptères	Chaoboridae	<i>Chaoborus</i>
Insectes	Diptères	Chironomidae	Chironomidae
Insectes	Diptères	Culicidae	Culicidae
Insectes	Diptères	Culicidae	Anophelinae
Insectes	Diptères	Culicidae	<i>Anopheles</i>
Insectes	Diptères	Culicidae	Culicinae
Insectes	Diptères	Dixidae	<i>Dixa</i>
Insectes	Diptères	Dixidae	<i>Dixella</i>
Insectes	Diptères	Dolichopodidae	Dolichopodidae
Insectes	Diptères	Ephydriidae	Ephydriidae
Insectes	Diptères	Ephydriidae	<i>Setacera micans</i>
Insectes	Diptères	Scatophagidae	<i>Acanthocnema</i>
Insectes	Diptères	Sciomyzidae	Sciomyzidae
Insectes	Diptères	Sciomyzidae	Stratiomyidae
Insectes	Diptères	Sciomyzidae	<i>Odontomyia</i>
Insectes	Diptères	Sciomyzidae	<i>Oplodontha</i>
Insectes	Diptères	Syrphidae	Syrphidae

Embranchement	Ordre	Famille	Taxon
Insectes	Odonates	Coenagrionidae	Coenagrionidae
Insectes	Odonates	Coenagrionidae	<i>Coenagrion</i>
Insectes	Odonates	Coenagrionidae	<i>Ishnura</i>
Insectes	Odonates	Lestidae	<i>Chalcolestes</i>
Insectes	Odonates	Lestidae	<i>Lestes</i>
Insectes	Odonates	Aeschnidae	Aeschnidae
Insectes	Odonates	Aeschnidae	<i>Boyeria</i>
Insectes	Odonates	Aeschnidae	<i>Aeshna</i>
Insectes	Odonates	Aeschnidae	<i>Brachytron</i>
Insectes	Odonates	Aeschnidae	<i>Irene</i>
Insectes	Odonates	Corduliidae	Corduliidae
Insectes	Odonates	Corduliidae	<i>Cordulia</i>
Insectes	Odonates	Corduliidae	<i>Oxygastra</i>
Insectes	Odonates	Corduliidae	<i>Somatochlora</i>
Insectes	Odonates	Gomphidae	<i>Gomphus</i>
Crustacés	Amphipodes	Asellidae	Asellidae
Crustacés	Amphipodes	Asellidae	<i>Asellus</i>
Crustacés	Amphipodes	Asellidae	<i>Proasellus</i>
Crustacés	Amphipodes	Gammaridae	<i>Gammarus</i>
Mollusques	Bivalves	Sphaeriidae	<i>Pisidium</i>
Mollusques	Bivalves	Sphaeriidae	<i>Sphaerium</i>
Mollusques	Gastéropodes	Ferrissidae	<i>Ferrisia</i>
Mollusques	Gastéropodes	Lymnaeidae	<i>Omphiscola</i>
Mollusques	Gastéropodes	Lymnaeidae	<i>Radix</i>
Mollusques	Gastéropodes	Lymnaeidae	<i>Stagricula</i>
Mollusques	Gastéropodes	Physidae	Physidae
Mollusques	Gastéropodes	Physidae	<i>Physa</i>
Mollusques	Gastéropodes	Physidae	<i>Physella</i>
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	Planorbidae
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	<i>Anisus</i>
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	<i>Armiger</i>
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	<i>Gyraulus</i>
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	<i>Hippeutis</i>
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	<i>Menetus</i>
Mollusques	Gastéropodes	Planorbidae	<i>Planorbarius</i>
Plathelminthes	Triclares	Planariidae	Planariidae
Plathelminthes	Triclares	Erpobdellidae	Erpobdellidae
Plathelminthes	Triclares	Erpobdellidae	<i>Erpobdella</i>
Plathelminthes	Triclares	Glossiphoniidae	Glossiphoniidae
Plathelminthes	Triclares	Glossiphoniidae	<i>Alboglossiphonia</i>
Plathelminthes	Triclares	Glossiphoniidae	<i>Glossiphonia</i>
Plathelminthes	Triclares	Glossiphoniidae	<i>Haementaria</i>
Plathelminthes	Triclares	Glossiphoniidae	<i>Helobdella</i>
Insectes	Lépidoptères	Crambidae	<i>Acentria</i>
Insectes	Lépidoptères	Crambidae	<i>Parapoynx</i>
Insectes	Mégaloptères	Sialidae	<i>Sialis</i>

Annexe 8 : Corrélations entre les variables explicatives utilisées pour les tests GLM et LM.





POLYTECH
TOURS

35 ALLÉE FERDINAND DE LESSEPS
37200 TOURS

IDENTIFICATIONS DES FACTEURS MODULANT LES IMPACTS ECOLOGIQUES DU XENOPE LISSE

Alice Grell

2020-2021

Résumé : L'impact des espèces exotiques envahissantes (EEE) est une des grandes causes de l'érosion de la biodiversité. Le Xénope lisse (*Xenopus laevis*) est un amphibien invasif originaire d'Afrique du Sud qui a été introduit dans le Nord des Deux-Sèvres et qui impacte négativement les populations d'amphibiens et d'invertébrés aquatiques natifs. Son aire de répartition est actuellement trop étendue pour enrayer sa propagation par les méthodes d'éradication, mais des études récentes supposent que la coexistence pourrait être possible entre les espèces natives et cet amphibien invasif. Pour déterminer les conditions qui pourraient favoriser cette coexistence, nous avons relevés sur 43 mares des Deux-Sèvres de la zone colonisée, la présence des différentes espèces natives et du Xénope lisse, ainsi que les facteurs abiotiques des sites, avec l'hypothèse que l'hétérogénéité et la complexité des habitats favorisent l'ensemble des espèces, et modulent les impacts du Xénope. Ces relevés ont permis de montrer que la richesse taxonomique de la végétation aquatique et le substrat sont les facteurs influençant majoritairement les communautés aquatiques des mares. Une gestion basée sur ces facteurs pourrait permettre une cohabitation entre le Xénope et la faune locale. Ainsi, une meilleure compréhension des mécanismes en jeu permettra à l'avenir, la mise en place de méthodes durables basées sur la nature pour encourager la coexistence et diminuer la pression de cette espèce invasive.

Mots Clés : Espèce exotique envahissante, Xénope lisse, Coexistence, Complexité, Habitat, Macroinvertébrés, Végétation aquatique, Mare

Université d'Angers

2 Boulevard de Lavoisier - 49045 - Angers cedex 01

Tuteur entreprise :

Jean Secondi

Maître de conférences

Tuteur académique :

Sabine Greulich



POLYTECH
TOURS

35 ALLÉE FERDINAND DE LESSEPS
37200 TOURS

IDENTIFYING THE FACTORS THAT REDUCES THE ECOLOGICAL IMPACTS OF AFRICAN CLAWED FROG

Alice Grell
2020-2021

Abstract : Impacts of invasive species is one of the origins of biodiversity loss. The African clawed frog (*Xenopus laevis*) is an invasive amphibian from South Africa which is now found in the North of Deux-Sèvres (France) that threatens the population of native amphibian and the aquatic invertebrates. Its invasion area is vast to use “normal” eradication methods to stop its propagation. However, some recent studies shows that there may be a possibility of coexistence between African clawed frog and the native species. We decided to investigate the ecological conditions that could promote the coexistence, by collecting different native species, African clawed frogs, and abiotic factors on from 43 ponds in Deux-Sèvres. We assume that heterogeneous and complex habitats would encourage the species to live together and diminish the impacts of the invasive amphibian. Our results showed the taxonomic richness of aquatic plants and substrate are the main factors that influences most of the aquatic population. Based on these factors, coexistence could be possible between the native fauna and the African clawed frog. In future, a better understanding would promote coexistence and reduce pressure of this invasive species with sustainable methods based on nature.

Keywords : Invasive species, African clawed frog, Coexistence, Complexity, Habitat, Macroinvertebrate, Aquatic vegetation, Pond

University of Angers

2 Boulevard de Lavoisier - 49045 - Angers cedex 01

Training supervisor :

Jean Secondi

Assistant professor

Academic supervisor:

Sabine Greulich