

Premiers résultats du suivi radio télémétrique de la Grenouille taureau en Gironde (septembre 2004-juin 2005)

par

Matthieu BERRONEAU ⁽¹⁾, Mathieu DETAINT ⁽¹⁾ & Christophe COÏC ⁽¹⁾

⁽¹⁾ Cistude Nature, Chemin du Moulinat
33185 Le Haillan (France)
matthieu.berroneau@cistude.org

Résumé - Afin de définir une stratégie d'éradication de la Grenouille taureau *Rana catesbeiana* dans le sud-ouest de la France, il faut connaître en particulier l'utilisation de l'habitat et les mécanismes de dispersion de l'espèce. Avec d'autres techniques, le radiopistage a été retenu pour répondre aux questions posées sur les sites d'hivernation, les domaines vitaux, l'utilisation de l'habitat, les milieux favorisant la dispersion ou la sédentarité des individus, l'influence des saisons et de différents facteurs biotiques et abiotiques ou encore la survie. Vingt-cinq individus adultes sont ainsi suivis depuis septembre 2004 à proximité de la commune de Fronsac en Gironde, sur un site d'environ 200 ha. Les premiers résultats mettent en évidence des sites d'hivernation rarement décrits auparavant : la moitié des individus a hiverné sous la vase dans les étangs, et l'autre moitié a hiverné sous les berges (par exemple dans des terriers de ragondins) et surtout, pour six individus, dans la litière d'une zone boisée. Durant l'hivernation, plusieurs individus ont montré des signes d'activité et parfois même effectué des déplacements importants. La taille des domaines vitaux a beaucoup varié entre les saisons, avec des domaines vitaux relativement petits en automne et grands au printemps. Il a été observé plusieurs phases de déplacements synchrones dans une même direction sur une courte période. Ces phénomènes correspondraient à l'association de plusieurs facteurs abiotiques favorisant le déplacement des adultes, en cours de suivi par des data-loggers et une mini station météorologique. La mortalité hivernale a été estimée à 32 %. Les observations obtenues grâce au radiopistage devraient contribuer à l'élaboration de la stratégie d'éradication de la Grenouille taureau en définissant notamment les périodes et les milieux d'intervention.

Mots-clés : Habitat, Déplacement, Télémétrie, *Rana catesbeiana*, Espèce envahissante.

Summary - First results of the telemetry study of Bullfrogs in Gironde (September 2004-June 2005). In order to define a strategy of eradication of the American Bullfrog *Rana catesbeiana* in the southwest of France, information on habitat use and mechanisms of dispersion are needed. With other techniques, we used telemetry to answer questions about wintering place, home range, habitat use, dispersion habitats or sedentariness of individuals, seasonal, biotic and abiotic influences on movements and survival. Twenty-five adults were thus followed since September 2004, near the commune of Fronsac in Gironde, a site of approximately 200 ha. The first results showed wintering places seldom described before: half of the individuals wintered under the mud in the ponds, while other wintered under the banks (for example in coypus' burrows) and, for six individuals, in the litter of a wooded zone. During wintering, several individuals were active and sometimes even carried out important movements. The size of the home ranges varied between seasons, i.e. relatively small in autumn and large in spring. Several phases of synchronous movements in the same direction over a short period were observed, and

can be linked to several abiotic factors, which are currently recorded with data-loggers and a micro-climatic station. Winter mortality was estimated at 32%. Telemetry results should contribute to the definition of the eradication strategy of Bullfrogs, such as defining the periods and the places of intervention.

Key-words: Habitat, Movement, Telemetry, *Rana catesbeiana*, Invasive species.

I. INTRODUCTION

L'introduction d'espèces exotiques envahissantes est un problème préoccupant qui entraîne une baisse dramatique de la biodiversité dans le monde (Lowe *et al.*, 2000). Aujourd'hui, les invasions biologiques sont considérées comme une des deux causes majeures de perte de biodiversité dans le monde, avec la destruction des habitats (Pascal *et al.*, 2003). La Grenouille taureau *Rana catesbeiana* fait partie de ces espèces lorsqu'elle établit, après une introduction, des populations pérennes hors de sa zone de répartition naturelle. L'Union mondiale pour la conservation de la nature (UICN) la cite parmi les cent espèces envahissantes les plus dangereuses, toutes espèces vivantes confondues (Lowe *et al.*, 2000). En France, le phénomène est encore récent et les populations semblent en expansion (Détaint & Coïc, 2001). Il est donc urgent d'agir pour éradiquer l'espèce ou, tout du moins, stopper sa progression compte tenu des enjeux de conservation et du principe de précaution. Ce principe a déjà été retenu lors d'un processus de décision d'éradication (Clergeau *et al.*, 2004).

Les programmes d'éradication sont souvent novateurs et nécessitent la meilleure connaissance possible de l'espèce cible. *R. catesbeiana* est un animal encore méconnu en Aquitaine et il convient d'étudier son écologie pour élaborer des actions à mettre en place. Le radiopistage, jamais utilisé sur cette espèce, permet d'apporter une grande quantité d'informations essentielles sur la biologie des amphibiens, en particulier les comportements de dispersion, d'utilisation de l'habitat et d'hivernation (Millspaugh & Marzluff 2001, Miaud & Sanuy 2005, Husté *et al.* 2006).

Les principaux objectifs de cette étude de radiopistage sont d'étudier l'utilisation des habitats (en particulier la fréquentation de l'eau et des milieux humides), les déplacements saisonniers, la capacité à utiliser les différents éléments du paysage pour se déplacer ou encore les sites d'hivernation. L'étude s'intéresse également aux rôles respectifs des adultes et des juvéniles dans la dispersion et la colonisation de nouveaux sites de reproduction. Les premiers résultats obtenus sur la période septembre 2004-juin 2005 sont présentés.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Zone d'étude

Les individus équipés proviennent d'un site de Gironde (commune de Saint-Germain-la-Rivière, 44°94'N et 2°67'E) situé au centre du noyau principal de colonisation de l'espèce en Aquitaine. D'une superficie globale d'environ 200 ha, il regroupe différentes zones représentatives d'une vallée alluviale en Gironde : cinq plans d'eau, un réseau de fossés, des boisements, un secteur très anthropisé, des cultures (vignes essentiellement) et des friches (fig. 1).



Figure 1 : Situation géographique et zone d'étude (St-Germain-la-Rivière, Gironde).

Figure 1: Geographical location and study area (St-Germain-la-Rivière, Gironde).

B. Radiopistage

Vingt-cinq individus (7 femelles et 18 mâles) ont été équipés d'un émetteur au début du mois de septembre 2004. Les individus ont été capturés aléatoirement en parcourant de nuit

les étangs et les fossés. La masse moyenne à la capture était de 409 ± 107 g pour les femelles et de 419 ± 91 g pour les mâles.

L'attache d'émetteurs est assez problématique chez les Anoures (Bartelt & Peterson 2000). Après une série d'essais de différents types de harnais, la technique de l'implantation a été choisie. Les émetteurs (marque Sirtrack®) de 12 à 15 g, de 9 x 30 x 30 mm, d'une durée de vie minimale estimée à 16 mois et de portée théorique supérieure à 1500 mètres, ont été implantés dans la cavité péritonéale des adultes sous anesthésie générale suivant le protocole décrit dans Miaud *et al.* (2000). En complément, une injection d'antibiotique (Oxytétracycline 5 % Vetoquino®, 5 ml) a été pratiquée dans les cuisses des individus. Il a été conseillé de ne pas dépasser une masse de l'émetteur supérieure à 5 % de la masse de l'animal (Kenward, 2001), ce qui a été le cas puisque les individus suivis faisaient plus 300 g.

La méthode de suivi choisie était la méthode du homing, qui consiste à s'approcher au plus près des individus en fonction de l'évolution du signal capté, afin de déterminer leurs emplacements précis. Les localisations observées sur le terrain ont été reportées sur une vue aérienne du site, avec le numéro de l'individu, l'heure de localisation et une description concise de l'emplacement. Un pointage GPS confirme le bon report du point d'observation sur la carte. Les points ont ensuite été reportés sur un SIG (MapInfo®). Une carte des habitats y est également établie grâce à de nombreuses prospections sur le terrain.

C. Domaines vitaux et utilisation de l'habitat

Les résultats ont été traités à l'aide du logiciel Ranges6®. Le domaine vital est défini comme étant l'aire parcourue par un individu lors de ses activités normales (Burt 1943). La méthode choisie pour l'estimation des domaines vitaux a été la méthode des Polygones Convexes Minimums (MCP, Mohr 1947). Pour l'analyse des domaines vitaux, la période d'étude a été séparée en trois périodes plus courtes : automne, hiver et printemps. La période de l'automne dure de septembre 2004 (début de l'étude) aux premières gelées à la moitié du mois de novembre 2004 (baisse brutale des températures). La période hivernale dure de mi-novembre 2004 à mi-mars 2005 (réchauffement très net). La période du printemps dure de mi-mars 2005 à mi-juin 2005 qui coïncide avec la fin des premiers résultats présentés ici.

Le mouvement d'un animal détermine une trajectoire à travers l'espace et le temps. L'habitat utilisé est la proportion de cette trajectoire contenue dans chaque type de milieu. Le radiopistage donne une représentation approximative de cette trajectoire par une suite de

relevés sur le terrain (Aebischer *et al.* 1993). L'analyse de l'utilisation de l'habitat a été réalisée en utilisant l'indice de sélection de Jacobs (1974) et par un calcul de χ^2 (Neu *et al.* 1974). Le calcul du χ^2 permet de déterminer si l'habitat est utilisé aléatoirement ou préférentiellement. L'indice de Jacobs est calculé comme $I = (U - D)/(U + D - 2UD)$ avec U la proportion d'habitat utilisé et D la proportion d'habitat disponible pour l'animal. Il indique le degré de sélection/rejet et varie entre -1 (évitement) et +1 (préférence).

III. RÉSULTATS

Le radiopistage est maintenant une technique assez couramment employée chez les amphibiens (revue dans Miaud *et al.* 2000) et les émetteurs employés sont soit externes, fixés par exemple avec des sortes de harnais, soit implantés dans le corps. L'émetteur externe permet de porter une antenne plus longue, favorable à une meilleure localisation des individus (Bartelt & Peterson 2000), mais il peut être mal adapté au suivi des amphibiens en procurant une gêne pour le déplacement de l'animal ou pour entrer dans un refuge (végétation, galerie, etc.) (Eggert *et al.* 1999). Après plusieurs tentatives de fixation avec des harnais, nous avons choisi la méthode des émetteurs implantés (fig. 2). Les comportements observés et le contrôle de la cicatrisation au cours du suivi des individus nous incitent à considérer que cette technique est bien adaptée au suivi de la Grenouille taureau et n'interagit pas sur le comportement des individus suivis.

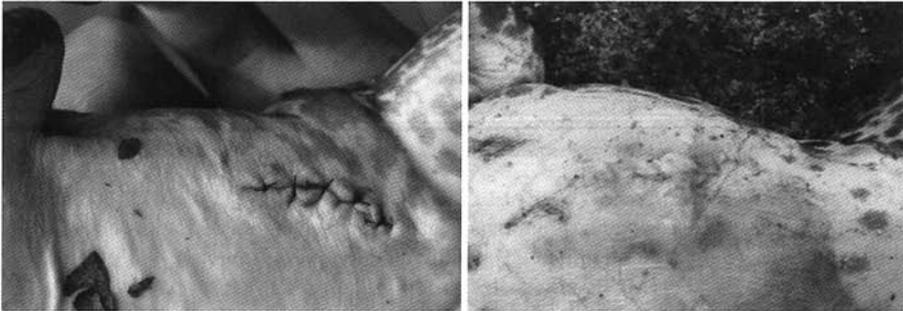


Figure 2 : (A) Implantation d'un émetteur dans la cavité générale d'une Grenouille taureau. Vue ventrale montrant les points de suture après l'opération. (B) Vue ventrale d'un individu capturé 6 mois après l'opération, et montrant l'avancement de la cicatrisation.

Figure 2: (A) Implantation of the transmitter in the Bullfrog body. Ventral view with stitches (B) Ventral view of a Bullfrog caught 6 months later, showing scarring progressing.

A. Les domaines vitaux

Les domaines vitaux présentent une forte hétérogénéité entre individus (fig. 3). Leur taille moyenne pour l'automne est de $1447 \pm 1537 \text{ m}^2$, de $0,03 \pm 0,06 \text{ m}^2$ pour la période hivernale et de $15668 \pm 11669 \text{ m}^2$ pour le printemps (MCP à 95 % pour ces trois périodes).

La taille des domaines vitaux n'est pas corrélée à la taille des plans d'eau qui s'y trouvent (coefficient de corrélation de Spearman, $r_s = 0,27$, $p > 0,05$), ni à la taille des individus ($r_s = -0,11$, $p > 0,05$). La taille des domaines vitaux n'est pas significativement différente entre les deux sexes (test de Mann-Whitney, $U = 30$, $p > 0,05$).

La taille moyenne des domaines vitaux (deux sexes confondus) est significativement plus grande au printemps qu'à l'automne (test t de Student, $t = -5,4$, $p < 0,001$).



© BD ORTHO, IGN

Figure 3 : Taille des domaines vitaux à l'automne (à gauche, 1^{er} septembre au 15 novembre 2004) et au printemps (à droite, 15 mars au 15 juin 2005) pour deux Grenouilles taureaux de l'étang Moget (St Germain-la-Rivière, Gironde) (MCP à 50, 75 et 95 %).

Figure 3: Home range in autumn (left, 1st September-15 November 2004) and in spring (right, 15 March June 2005) of two Bullfrogs in "l'étang Moget" (St Germain-la-Rivière, Gironde) (MCP at 50, 75 and 95 %).

B. Déplacements

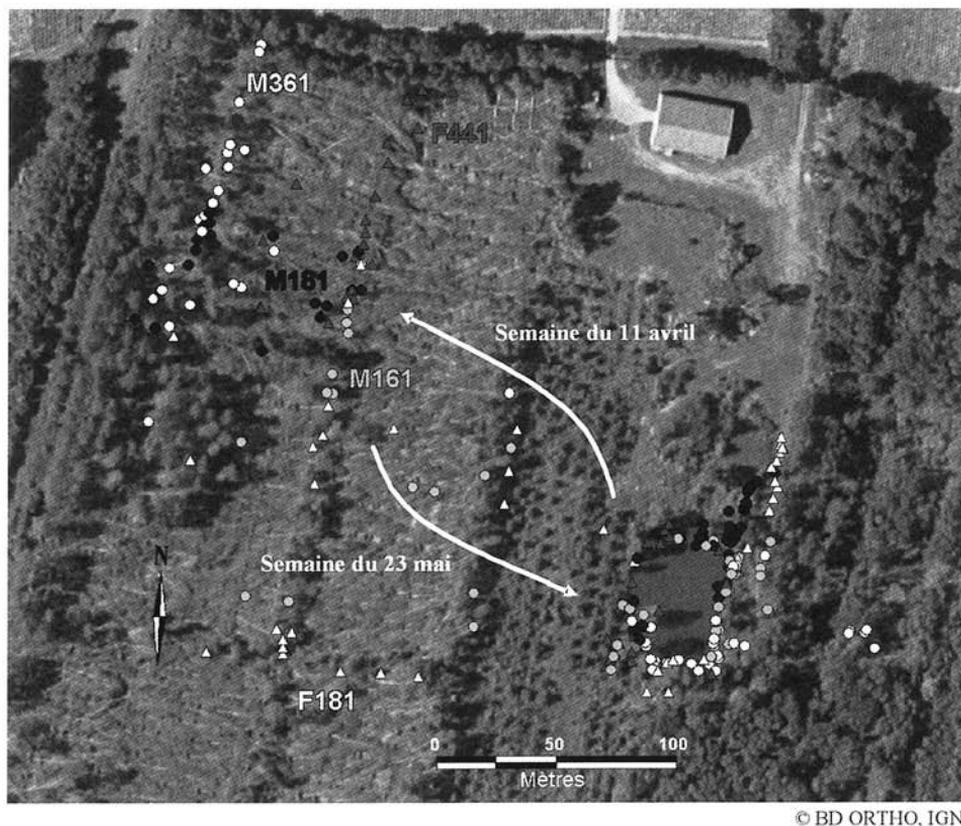


Figure 4 : Déplacements observés pour l'étang boisé au printemps (15 mars au 15 juin 2004) (St Germain-la-Rivière, Gironde).

Figure 4: Observed movements in "l'étang boisé" in spring (15 March-15 June 2004) (St Germain-la-Rivière, Gironde).

A la sortie de l'hivernation, les individus ont dispersé de manière synchrone. Dans l'étang du Fronsadais, tous les individus se sont dispersés dans un fossé annexe en l'espace de quelques jours (semaine du 18 avril). Ils sont tous retournés à l'étang un mois plus tard (semaine du 16 mai) où les mâles ont commencé à chanter. Le phénomène est observé de manière plus notable encore dans l'étang boisé (fig. 4), où tous les individus ont migré dans une zone de peupleraie inondée en quelques jours (semaine du 11 avril) puis sont retournés à l'étang un mois et quelques jours plus tard (semaine du 23 mai). Les deux autres étangs sui-

vis sont situés près de la rivière Dordogne. Au moins trois individus ont utilisé le fleuve comme voie de dispersion. Un individu a été retrouvé mort 600 mètres en aval de l'étang, et un autre est resté un mois en bordure du fleuve avant la perte de son signal.

C. Sites d'hivernation

Les sites d'hivernation semblent fortement dépendants de la zone étudiée. Sur les zones très entretenues (tontes régulières, peu de couvert végétal), les grenouilles ont hiverné dans la vase, dans la végétation aquatique (notamment la jussie, *Ludwigia* sp.), et dans les galeries sous les berges. A l'inverse, tous les individus situés sur le site fortement boisé (l'étang boisé, dans une aulnaie humide) ont hiverné sur terre. Les individus se sont placés sous quelques centimètres de feuilles mortes dans la litière, sous des tourradons de carex (*Carex* sp.) ou sous des ronciers épais.

D. Habitat

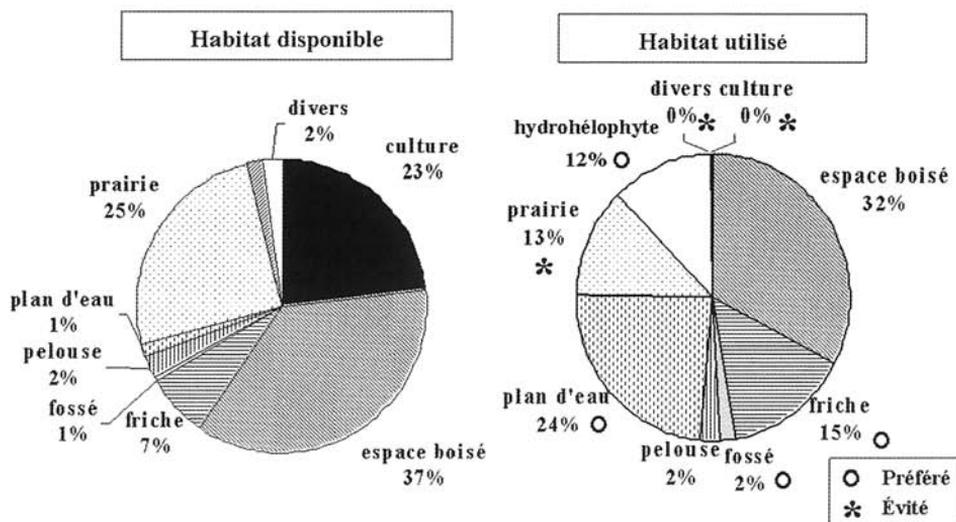


Figure 5 : Habitats disponibles et habitats utilisés par *R. catesbeiana* sur le site de St-Germain-la-Rivière, Gironde (de septembre 2004 à mi-juin 2005).

Figure 5: Habitat available and used by *R. catesbeiana* in St-Germain-la-Rivière, Gironde (from September 2004 to mid-June 2005).

L'analyse de l'utilisation de l'habitat est basée sur 458 localisations des 25 individus suivis (fig. 5). L'habitat n'est pas utilisé de manière aléatoire ($\chi^2 = 2322,63$, $p < 0,001$). *R. catesbeiana* préfère les zones de plans d'eau ($\chi^2 = 1840,10$, $p < 0,001$; $I = 0,92$), les zones d'hydrohélrophytes ($\chi^2 = 283,73$, $p < 0,001$; $I = 0,77$), les fossés ($\chi^2 = 14,27$, $p < 0,001$; $I = 0,54$) et les zones de friches ($\chi^2 = 38,48$, $p < 0,001$; $I = 0,38$). A l'inverse, elle évite les prairies ($\chi^2 = 29,49$, $p < 0,0001$; $I = -0,41$), les zones construites (habitations, routes, chemins ; $\chi^2 = 8,27$, $p < 0,01$; $I = -0,83$) et les cultures ($\chi^2 = 106,56$, $p < 0,001$; $I = -1$).

E. Survie

Parmi les 25 individus, 8 ont été retrouvés morts entre décembre et avril 2005, dont 6 individus de cause indéterminée (cadavre en état de décomposition avancée ou émetteur retrouvé seul) et 2 par prédation (rapace et mammifère, la consommation *post mortem* est possible). Le taux de mortalité hivernale ou post-hivernale a donc été de 32 %.

IV. DISCUSSION

Le radiopistage n'ayant jamais été réalisé auparavant chez cette espèce, de nombreuses questions se posaient sur la méthode à utiliser, notamment sur le choix des émetteurs. Le choix d'émetteurs internes apparaît judicieux, ils ont été bien acceptés par les individus et aucune mortalité n'a été observée durant les 3 mois qui ont suivi le relâcher. La cicatrisation s'est parfaitement déroulée sur tous les individus qui ont été recapturés pour vérification.

La méthode choisie, les relevés – le homing –, ne semble pas avoir dérangé les grenouilles. Elle apparaît comme la meilleure méthode pour suivre cette espèce car les relevés sont plus précis qu'avec la méthode de la triangulation. La fréquence des relevés a été adaptée en fonction de l'activité des individus : en période de forte sécheresse ou de grand froid, un à deux relevés par semaine suffisent, alors qu'en période de forte activité, les individus ont été suivis tous les jours.

La taille et la forme des domaines vitaux sont très hétérogènes, ce que Raney (1940) avait déjà rapporté chez la Grenouille taureau, sans avoir pu mettre en relation ce phénomène avec le sexe ou l'âge des individus.

Les mouvements ont été très importants à la sortie de l'hivernation. Les *R. catesbeiana* ont ainsi gagné des zones humides et des fossés avec fortes concentrations de Rainette méridionale.

dionale (*Hyla meridionalis*) en période de reproduction. Ces déplacements pourraient donc être liés à l'alimentation. Un changement de comportement (regroupement pour la reproduction) et des conditions moins favorables (diminution du niveau de l'eau) ont ensuite entraîné une diminution des mouvements et les individus sont retournés à leur étang d'origine et s'y sont cantonnés.

Dans l'aire d'introduction étudiée, *R. catesbeiana* est bien une espèce inféodée à l'eau, comme indiqué par divers auteurs dans son aire d'origine (e.g. Bruneau & Magnin, 1980), et qui utilise les fossés comme voie de déplacements. Mais des individus ont aussi utilisé de grandes zones de friches et de boisements : si cet habitat n'apparaît pas significativement préféré, il représente quand même 32 % des localisations des 25 individus. Au printemps, les individus ont dispersé en utilisant les diverses zones à fort couvert végétal. Ils ont pu s'éloigner à plus de 200 mètres de l'étang d'origine avant d'y retourner (distances similaires à celles décrites par Raney (1940)). Le suivi par radiopistage a permis de mettre en évidence l'utilisation du fleuve Dordogne. Ces premières observations – qui restent à être confirmées avec d'autres individus – indiquent que les individus qui se retrouvent dans le fleuve, volontairement ou non, dispersent vers l'aval puis remontent ensuite sur terre. Au cours des dix premiers mois d'étude (de septembre 2004 à juin 2005), seule la présence du fleuve Dordogne a permis des déplacements importants et sans retour d'individus. Dans tous les autres cas de déplacements (22 individus sur 25), les grenouilles sont revenues à proximité de leur lieu de capture, il n'y a eu aucun échange d'individus entre les étangs contrôlés. Le rôle d'une voie majeure de circulation comme un fleuve sur la dispersion de la Grenouille taureau (et la sédentarité relative des individus dans la zone d'étangs) est évidemment une observation primordiale pour la compréhension du phénomène de l'invasion biologique. Cependant, l'étude à ce stade (un seul site en Gironde et sur une année) n'est que préliminaire, et devra être poursuivie dans le temps et dans des environnements différents. D'autre part, le radiopistage ne concerne actuellement que des individus adultes, alors que les juvéniles sont souvent considérés comme jouant le rôle de phase dispersive chez de nombreuses espèces d'amphibiens. Le suivi de la dispersion des juvéniles est réalisé sur un autre site de Gironde dans le cadre du même programme.

En plus des individus retrouvés morts durant la phase d'hivernation ou à sa sortie, des individus très affaiblis ont été observés lors de cette période, qui semble être une étape difficile à passer, comme cela a été observé chez d'autres amphibiens (e.g. Sinsch & Siedel 1995,

Husté *et al.* 2006). Les conditions climatiques de cet hiver ont pu aggraver ce phénomène car une arrivée tardive et progressive du froid n'est peut être pas une condition optimale pour déclencher l'entrée et le maintien en hibernation (de nombreux petits mouvements ont été observés pendant l'hiver).

Les sites d'hibernation de la Grenouille taureau le plus souvent décrits sont aquatiques, comme la vase dans les étangs (Cook 1984, Banks *et al.* 2000). Sur le site étudié en Gironde, les individus ont utilisé préférentiellement (lorsqu'elle était disponible) la litière, milieu que Nollert & Nollert (2003) avaient déjà indiqué comme pouvant être utilisé.

Ces premiers résultats du radiopistage de la Grenouille taureau nous donnent déjà quelques pistes à suivre pour la définition d'un protocole de contrôle de l'espèce. La sortie d'hibernation est une période de dispersion et donc peut ne pas être la plus opportune pour localiser les individus. Par contre, la dispersion apparaît limitée pendant les périodes de faible pluviométrie et les individus adultes se regroupent dans les points d'eau (période estivale).

La connaissance de l'utilisation de l'habitat doit d'autre part permettre d'établir une carte des zones potentiellement fréquentées pour par exemple installer les dispositifs de piégeage. Les sites d'hibernation terrestres observés montrent que certaines techniques envisagées comme la vidange d'un étang ne permettra pas forcément la récupération de tous les individus.

Cette étude doit être complétée par l'analyse des relations entre les comportements observés et les facteurs environnementaux (température, pression atmosphérique, luminosité, etc.) enregistrés sur le site d'étude, et devant permettre de mieux comprendre la phénologie des mouvements des individus. Le radiopistage sera poursuivi jusqu'à fin 2006, avec de nouveaux animaux équipés à partir de mars 2006, et des méthodes complémentaires telles que des suivis sur 24 heures.

Remerciements - Un grand merci à tous les stagiaires qui ont participé aux relevés de radiopistage et aux relevés d'habitat, et plus encore à ceux qui ont participé aux fastidieuses campagnes nocturnes de captures. Nous tenons également à remercier Claude Miaud et Olivier Lorvelec pour leurs relectures et leurs conseils techniques, ainsi que l'Université de Savoie pour le prêt des récepteurs de radiopistage.

V. BIBLIOGRAPHIE

- Aebischer N.J., Robertson P.A. & Kenward R.E. 1993 - Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74(5) : 1313-1325.
- Banks B., Foster J., Langton T. & Morgan K. 2000 - British bullfrogs? *Br. Wildlife*, 11 : 327-330.
- Bartelt P.E. & Peterson C.R. 2000 - A description and evaluation of a plastic belt for attaching radio transmitters to western toads (*Bufo boreas*). *Northw. Natur.*, 81 : 122-128.
- Bruneau M. & Magnin E. 1980 - Croissance, nutrition et reproduction des ouaouarons *Rana catesbeiana* Shaw (Amphibia Anura) des Laurentides au Nord de Montréal. *Can. J. Zool.*, 58 : 175-183.
- Burt W.H. 1943 - Territoriality and home range as applied to mammals. *J. Mammal.*, 24 : 346-352.
- Clergeau P., Levesque A. & Lorvelec O. 2004 - The precautionary principle and biological invasion: the case of the House Sparrow on the Lesser Antilles. *Int. J. Pest Manag.*, 50(2) : 83-89.
- Cook F.R. 1984 - Introduction aux amphibiens et Reptiles du Canada. Musées nationaux du Canada. 211 p.
- Détaint M. & Coïc C. 2001 - Invasion de la Grenouille taureau (*Rana catesbeiana* Shaw) en France : synthèse bibliographique - Suivi 2000-2001- Perspectives. Association Cistude Nature. Le Haillan (France) : www.grenouilletaureau.net. 30 p.
- Eggert C. 2002 - Use of fluorescent pigments and implantable transmitters to track a fossorial toad (*Pelobates fuscus*). *Herp. J.*, 12 : 69-74.
- Eggert C., Peyret P.-H. & Guyétant R. 1999 - Two complementary methods for studying amphibian terrestrial movements. pp : 95-97. In : Miaud C. & Guyétant R. (eds), Current Studies in Herpetology. SEH, Le Bourget-du-Lac, France, 478 p.
- Husté A., Clobert J. & Miaud C. 2006 - The movements and fidelity to breeding sites of the Natterjack toad (*Bufo calamita*) in an urban park near Paris (France) and management recommendations. *Amphibia-Reptilia*, 27 : 561-568.
- Jacobs J. 1974 - Quantitative measurements of food selection. *Oecologia*, 14: 413-417.
- Kenward G. 2001 - A Manual for Wildlife Radio Tagging. Academic Press. 311p.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S. & De Poorter M. 2000 - 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of The World Conservation Union (IUCN), 12 p.
- Miaud C., Sanuy D. & Avrillier J.-D. 2000 - Terrestrial movements in an agricultural semi-arid landscape: the case of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia: Anura) in northeast Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia*, 21: 357-369.
- Miaud C. & Sanuy D. 2005 - Terrestrial habitat preferences of the natterjack toad during and after the breeding season in a landscape of intensive agricultural activity. *Amphibia-Reptilia*, 26: 1-8.
- Millspaugh J.J. & Marzluff J.M. 2000 - Radio Tracking and Animal Populations. Academic Press. 467 p.
- Mohr C.O. 1947 - Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midland Natur.*, 37 : 223-249.

- Neu C.W., Byers C.R. & Peek J.M. 1974 - A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildlife Manag.*, 38: 541-545.
- Nöllert A. & Nöllert C. 2003 - Guide des Amphibiens d'Europe. Delachaux et Niestlé. 383 p.
- Pascal M., Clergeau P. & Lorvelec O. 2000 - Invasions biologiques et biologie de la conservation : essai de synthèse. *Courr. Environ. INRA*, 40, 36 p.
- Raney E.C. 1940 - Summer movements of the bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, as determined by the jaw-tag method. *Am. Midland Natur.*, 23(3) : 733-745.
- Sinsch U. & Seidel D. 1995 - Dynamics of local and temporal breeding assemblages in a *Bufo calamita* metapopulation. *Aust. J. Ecol.*, 20 : 351-361.

Manuscrit accepté le 30 mars 2006