

BÉGUÉ Lauriane



Locomotion et préférences thermiques :
un modèle amphibien avec soins parentaux prénataux,
Alytes obstetricans

Stage effectué du 12 Mars au 04 Mai 2018 au
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé,
Carrefour de la Canauderie 79360 Villiers-en-Bois

Sous la direction scientifique de Mlle Léa LANGE



Remerciements

Je tiens à adresser mes sincères remerciements à la direction ainsi qu'à l'équipe d'enseignants de l'Unité de Formation et de Recherche des Sciences et Techniques de la Côte Basque, qui ont rendu possible la mise en place de ce stage au sein de mon cursus de formation.

Je tiens également à remercier la structure qui m'a reçue, le Centre d'Études Biologiques de Chizé, et son directeur Christophe GUINET, pour leur accueil. Merci à Olivier LOURDAIS et François BRICHOUX directeur et co-directeur de la thèse sur laquelle j'ai travaillée pour la mise en place d'un sujet d'étude aussi fascinant et pour la prise en charge de mon hébergement. Je souhaite remercier tout particulièrement Léa LANGE, pour la confiance qu'elle m'a accordée et ses précieux conseils. Elle a su prendre sur son temps de travail pour répondre à mes interrogations, me former et m'intégrer à ses projets. Travailler à ses côtés a été pour moi une réelle opportunité qui m'a permis d'acquérir et d'approfondir de nombreuses compétences. Grâce à elle, j'ai pu participer à la vie du laboratoire et poursuivre l'affinement de mon projet professionnel.

J'adresse pour finir mes remerciements à l'ensemble de l'équipe de stagiaires qui m'ont permis de découvrir et parfois de m'impliquer dans leurs missions. Merci pour cette intégration au sein de ce groupe soudé où règne joie de vivre et bienveillance. À toutes ces rencontres, ces fous rires, ces prospections, ces recettes, ces soirées et tout ce que nous avons pu partager.

Sommaire

Remerciements	2
Sommaire.....	3
I. Introduction	4
II. Matériels et méthodes.....	7
A. Modèle d'étude	7
B. Echantillonnage et conditions d'élevage	8
C. Collecte de données	9
1. Etude des préférences thermiques.....	9
2. Etude de la locomotion	10
D. Analyses statistiques.....	11
III. Résultats.....	13
A. Etude des préférences thermiques.....	13
B. Etude de la locomotion.....	15
IV. Discussion.....	17
A. Etude des préférences thermiques.....	17
B. Etude de la locomotion.....	19
V. Résumé.....	21
Références	22
Annexes	25

I. Introduction

Apporter des soins à ses œufs ou ses nouveau-nés est une pratique commune à de nombreuses espèces animales afin d'accroître le taux de natalité ou taux de survie des jeunes (Márquez 1990). Ces soins peuvent alors accroître la valeur sélective, *i.e.* la contribution d'un individu aux gènes de la génération suivante. Chez les oiseaux, et notamment chez *Taeniopygia guttata*, des soins biparentaux sont souvent mis en place. Les deux parents sont complémentaires quant à l'apport de soins (Smiley et Adkins-Regan 2018). Chez d'autres taxons, des asymétries ont été observées dans l'investissement des parents quant à l'apport de soins (Ridley 1978). Cette divergence peut s'expliquer par les différences de succès reproducteur entre mâles et femelles. Les gamètes en sont un exemple. En effet, pour les mâles, produire un grand nombre de gamètes représente un faible coût métabolique. À l'inverse, chez les femelles ce coût est accru parallèlement à l'accroissement de la taille des gamètes et de leur succès reproducteur (DeAngelis et al. 2017). Ainsi, chez certains mammifères comme les primates, les soins sont principalement maternels (Curley et Champagne 2016). Par opposition, chez des organismes marins, dont les poissons téléostéens *Amphiprion ocellaris* et le genre *Hippocampus*, ils sont majoritairement paternels (Lin et al. 2016; DeAngelis et al. 2017). Chez les amphibiens, les soins peuvent faire appel à la complémentarité des deux parents ou être mis en place par un seul d'entre eux (K. D. Wells 1977).

En effet, chez les salamandres, par exemple, des cas de territorialité avec protection des pontes à l'emplacement où elles ont été déposées ont été observés. Cette protection est souvent mise en place par les mâles afin de lutter contre les prédateurs ainsi que la voracité des femelles (Ridley 1978). D'autres situations où la descendance est préservée par les mâles, qui ne laissent pas les œufs ou larves dans le milieu de ponte, existent également. Dans ce cas, le transport de la descendance peut s'effectuer sur le dos ou les membres postérieurs paternels. Ce comportement a évolué indépendamment chez au moins quatre familles d'anoures, amphibiens dépourvus de queues aux stades larvaires et juvéniles, dont la famille des Dendrobatidae et celle des Alytidae à laquelle appartient *Alytes obstetricans* (Ridley 1978; Márquez 1990).

Ces familles sont, comme l'ensemble de l'herpétofaune, ectothermes et par conséquent incapables d'utiliser leur métabolisme afin de réguler leur température corporelle (Carey et Zelick 1993). Cette dernière, ainsi que leur comportement, leur hydratation et leur physiologie dépendent par conséquent des facteurs abiotiques de leur habitat. Une température élevée entraîne par exemple chez les amphibiens, un métabolisme élevé et une perte d'eau par évaporation (Köhler et al. 2011).

Ce sont des paramètres qui les contraignent à choisir des habitats correspondant à des compromis entre ces différentes variables. Ils sont donc déterminants pour leur distribution ainsi que leur abondance au sein du biotope (Blain et al. 2010; Köhler et al. 2011). Ainsi, les Alytes vivent préférentiellement dans des biotopes ensoleillés plutôt ouverts avec des sols meubles (Blain et al. 2010).

Chez les anoues, le stade larvaire correspond à un individu nageur exclusivement aquatique. Par opposition, les adultes sont des organismes pouvant évoluer en milieu terrestre (Brown et Cai 2007). Ils sont alors vulnérables aux contraintes de ce milieu, comme la déshydratation. Leur peau, dépourvue de barrière, ne leur permet pas de la limiter. Nous pouvons ainsi souligner l'impact de l'évaporation sur leur physiologie et par conséquent l'importance des températures et du taux d'humidité de leur environnement (Carey et Zelick 1993).

En dépit de leur capacité à évoluer en milieu terrestre, la majorité des anoues restent inféodés aux milieux aquatiques, notamment afin de compléter leur cycle de vie en venant pondre leurs œufs en milieu aquatique (Howard, Baldwin, et Brown 2012). Les soins parentaux sont alors pour eux l'opportunité de s'en affranchir. Cet affranchissement n'est toutefois pas sans conséquence.

La locomotion représente une fonction cruciale pour la survie et la valeur sélective individuelle. En effet, elle permet aux organismes de s'alimenter, d'éviter les prédateurs ou encore d'assurer leur reproduction (Köhler et al. 2011). Cette fonction est toutefois associée à une performance variable en fonction de facteurs externes comme la température (Köhler et al. 2011). Chez les anoues, elle augmente parallèlement à l'augmentation de température puis atteint un plateau avant de décroître pour des températures trop élevées. Une température trop faible induit également une diminution des performances locomotrices (Navas, Gomes, et Carvalho 2008).

Les soins parentaux représentent un comportement apportant des bénéfices ainsi que des coûts énergétiques. Comme expliqué précédemment, ils permettent d'accroître le taux de survie de la descendance (Márquez 1990). Ils entraînent parallèlement une diminution du succès reproducteur (K. D. Wells 1977). Afin de réduire ces coûts, les mâles Alytes peuvent transporter simultanément les œufs de plusieurs pontes. (Bush 1996).

Des fluctuations des paramètres environnementaux affectent les larves d'anoures lors de leur métamorphose (Rose 2005). Ces fluctuations pourraient entraîner des variations de la physiologie et du comportement chez les anoures, à d'autres stades de leur ontogénèse, notamment lors des soins parentaux mis en place par les mâles *Alytes obstetricans*. Bien qu'en déclin, ce modèle est peu étudié au-delà de son écologie (Barrios, Olmeda, et Ruiz 2012). Étudier le comportement qui tend à accroître la protection de leur descendance permettrait de comprendre comment il est apparu et s'est maintenu au cours de l'évolution. Ce modèle permettrait de démontrer que des variations thermiques influencent le comportement paternel des crapauds et que les soins imposent des contraintes locomotrices.

Le statut de reproduction des mâles pourrait influencer leurs préférences thermiques. Dans ce cas, les contraintes thermiques devraient être plus importantes chez les mâles reproducteurs transportant des œufs. Le développement embryonnaire étant plus important pour des températures élevées (Altig et McDiarmid 2007), les mâles porteurs se placeraient préférentiellement sur un substrat à température élevée.

Les soins parentaux pourraient influencer la locomotion. Ils représenteraient un coût engendré par ce comportement. Le transport des œufs pourrait diminuer les performances locomotrices des mâles *Alytes obstetricans*.

Deux protocoles seront mis en place afin d'établir une comparaison entre des mâles *Alytes obstetricans* aux statuts reproducteurs distincts. Pour cela, des mâles porteurs d'œufs sont opposés à des individus dépourvus d'œufs, les statuts reproducteur et hors reproduction sont respectivement attribués à ces groupes. Les performances locomotrices ainsi que les préférences thermiques sont alors les modalités permettant d'établir ces comparaisons.

II. Matériels et méthodes

A. Modèle d'étude



Figure 1 : *Alytes obstetricans*.

Alytes obstetricans (Figure 1), aussi connu sous le nom de crapaud accoucheur, doit son nom au comportement parental des mâles. En effet, suite à l'amplexus et la ponte d'œufs, ces derniers ont pour mœurs de les féconder puis de les accrocher à leurs pattes postérieures. De cette manière, ils leur confèrent durant 3 à 6 semaines une protection face aux prédateurs et les maintiennent humides jusqu'à leur éclosion (Bush 1996; E. Wells et al. 2015).

Ces crapauds de petite taille, en moyenne 48 mm, sont adaptés à la vie en milieu terrestre grâce au développement, en face dorsale, de glandes exocrines muqueuses et granuleuses (Lazarus et Attila 1993). Les glandes muqueuses, d'une part, sont le siège de la production de mucus impliqué dans la respiration cutanée, la reproduction, la défense ou encore la thermorégulation. Les glandes granuleuses, d'autre part, sécrètent des substances toxiques ou repoussantes (Toledo et Jared 1995). Elles ont un large spectre d'actions, notamment antifongiques et antibactériennes, permettant la défense des adultes ainsi que des œufs qu'ils transportent (Conlon et al. 2009; König et al. 2012).

Durant la saison de reproduction, les mâles effectuent des parades chantées à proximité de plans d'eau. Ils induisent, de cette manière, une migration des femelles en direction de ces aires de reproduction (Márquez 1990). En l'absence de dimorphisme sexuel, le sexe des crapauds n'est déterminable que lorsqu'ils sont reproducteurs. Dans ce cas, les mâles sont les individus porteurs d'œufs. Le sexe des femelles peut quant à lui être déterminé si elles sont prêtes à pondre. Chez ses dernières, les œufs présents dans leur cavité sont visibles par transparence de peau en face ventrale (Kordges 2018).

L'ensemble d'œufs transporté par un mâle comprend entre 5 et 171 œufs pondus par une à trois femelles différentes, soit une ponte multiple (E. Wells et al. 2015). Cette technique implique notamment le fait que les crapauds porteurs d'œufs poursuivent leurs parades afin de courtoiser plusieurs femelles au cours de leur saison de reproduction. Elle engendre alors une augmentation de la masse et du volume à déplacer pour les individus apportant des soins à leur descendance (Bush 1996). Ce comportement est observable jusqu'à deux fois au cours de la saison de reproduction (E. Wells et al. 2015).

B. Échantillonnage et conditions d'élevage



Figure 2 : Plaques sous lesquelles se réfugient les crapauds accoucheurs.

L'équipe du CEBC a été sollicitée pour mettre en place des refuges pour Alytes, afin de réduire le taux de mortalité par écrasement accidentel, à la scierie de Villiers-en-Bois (Figure 2). Des prospections sur site ont ensuite permis d'évaluer l'efficacité du dispositif et la taille de la population. Cette dernière est estimée comme suffisante afin de permettre le prélèvement temporaire d'un échantillon d'individus sans la déséquilibrer

Des échantillons hebdomadaires de 10 individus sont aléatoirement prélevés. Chacun est composé de 5 individus porteurs d'œufs et 5 non porteurs afin de permettre une comparaison entre groupes de m. Suite aux expérimentations et à leur marquage, les individus sont relâchés à l'endroit où ils ont été capturés.

Conformément au protocole d'étude, une importance particulière est accordée au prélèvement d'individus pendant la saison propice à leur reproduction. Cette période s'étend de février à août (E. Wells et al. 2015). L'échantillonnage et l'application des protocoles seront alors renouvelés chaque semaine jusqu'à couvrir l'ensemble de cette période.



Figure 3 : Terrarium individuel.

Chaque individu capturé est placé dans un terrarium individuel en attendant d'être soumis aux protocoles d'étude (Figure 3). Ces terrariums, en plastique translucide, sont agencés de façon à être les plus propices possibles au bien-être animal. Le substrat de fond, de la vermiculite humidifiée, correspond à un habitat favorable aux crapauds (E. Wells et al. 2015). Sur le substrat sont placés, deux refuges et un point d'eau. Un gradient thermique ainsi qu'un gradient hydrique sont en place afin que l'individu puisse sélectionner le site de son terrarium où il souhaite s'enfouir. Chaque semaine, deux groupes de cinq individus sont capturés (jour 0) puis mesurés, pesés et soumis au protocole d'étude des préférences thermiques (jour 1). Aux jours 2 et 3, les individus sont pesés et manipulés conformément au protocole d'étude des performances locomotrices. Les mâles porteurs d'œufs sont photographiés. L'ensemble du groupe est, pour finir, marqué puis relâché.

La masse et la taille reflètent des différences entre individus pouvant impacter les études menées. La masse varie entre chaque relevé (± 0 à 2,7g). La « Snout-Vent Length » correspond quant à elle à la longueur museau-cloaque, soit la taille du crapaud. Les individus les plus grands ont un poids moyen plus important. Par opposition, les individus les plus petits sont de masse inférieure (test de Spearman, $\rho = 0.73$, $S = 4928.4$, $p\text{-value} < 0.001$). De plus, la masse des reproducteurs correspond à la somme de la masse individuelle et de la masse de la ponte. Au vu de la corrélation taille-masse, il semble plus pertinent de considérer les variations inter-individus par l'intermédiaire de la taille.

Les œufs sont une variable centrale de l'étude. Leur présence ou absence est dans un premier temps renseignée. En cas de présence, sont précisés une estimation du nombre d'œufs composant la ponte, basée sur un comptage des œufs visibles sur photographies, ainsi que le stade de développement embryonnaire. Pour ce dernier, la couleur des œufs, jaune-crème ou transparents, permet de distinguer s'ils sont respectivement précoces ou tardifs (E. Wells et al. 2015).

C. Collecte de données

1. Etude des préférences thermiques

Les préférences en ce qui concerne la régulation thermique seraient influencées par le statut de reproduction. Chez les mâles transportant des œufs, les contraintes thermiques seraient plus importantes. Dans le cadre des soins parentaux, ils préféreraient des températures plus élevées afin de favoriser le développement embryonnaire.

Alytes obstetricans étant nocturne (Conlon et al. 2009), les individus sont placés dans le dispositif expérimental (Figure 4) au crépuscule précédant les observations.

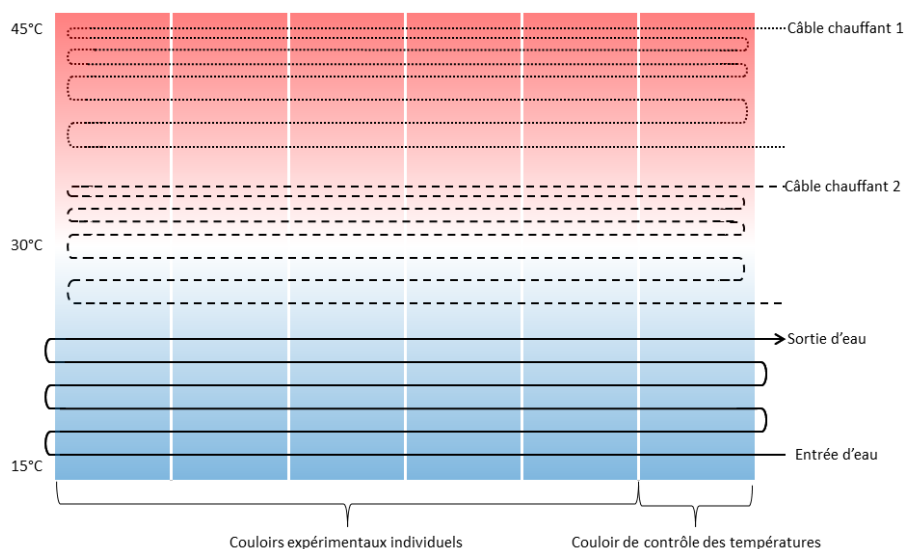


Figure 4 : Schéma du dispositif expérimental.

Ils pourront, de cette manière, s'acclimater à ce milieu durant une nuit avant le début des relevés de températures. Le dispositif expérimental permet d'étudier le comportement d'organismes soumis à un gradient thermique. Il se divise en cinq couloirs où placer des organismes ainsi qu'un couloir alloué au contrôle des températures. Il est composé d'un circuit aquatique dont l'entrée et la sortie d'eau se font dans un bac réfrigérant. De cette manière, la température la plus faible du gradient peut être maintenue à 15°C. Deux câbles chauffant permettent d'autre part d'atteindre des températures intermédiaires et maximales, respectivement de 30°C et 45°C, induisant ainsi un gradient thermique. Des bacs en aluminium, contenant de la vermiculite humidifiée, sont placés sur le gradient pour le conduire au contact des animaux placés sur le substrat.

Pour l'acclimatation, chaque individu est placé au centre du gradient, sous un refuge comparable à celui de son terrarium. Dès le lendemain, un relevé individuel de température corporelle est effectué toutes les heures entre 9 et 18 heures. Ce relevé est effectué en face dorsale grâce à un thermomètre infrarouge. *Alytes obstetricans* étant ectotherme, la température relevée correspond à la température du substrat où est placé l'animal et est par conséquent associée à ses préférences thermiques. L'étude de ces préférences en dispositif expérimental est complétée par des relevés de températures effectués de la même manière sur le terrain. Ces relevés sont réalisés trois fois par semaine sur les crapauds présents sous les refuges mis en place à la scierie.

2. Etude de la locomotion

Le transport d'œufs diminuerait les performances locomotrices des mâles *Alytes obstetricans*. En effet, il aurait un coût énergétique, proportionnellement, pour une même quantité initiale d'énergie, celle allouée à la locomotion serait donc inférieure pour les individus reproducteurs. Ce protocole se compose de quatre manipulations relatives à l'étude de la locomotion. Dans un souci de précision quant à l'étude analysée, le présent rapport ne traitera complètement que deux d'entre elles à savoir les déplacements libres et les performances saltatoires.

La température affecte la physiologie et le comportement des anoues (Márquez, Esteban, et Castanet 1997). Elle affecte par conséquent leur mobilité. Les expérimentations sont donc menées dans un caisson climatique dont la température est constante et fixée à 20°C. Il a été démontré, dans une étude sur le cheminement de cinq espèces d'anoues, que le moment où l'expérimentation est menée influence la locomotion (Sanuy et Bovet 1997). Il est alors pertinent d'observer chaque individu au même moment afin de limiter l'impact du rythme circadien sur nos données (Köhler et al. 2011). L'ensemble des manipulations sont menées entre 13 et 16 heures.

- Afin d'étudier les déplacements autonomes des individus, chacun est placé à une extrémité d'un bac de 12 x 74cm. Le fond du bac est recouvert de 7 morceaux de gazon synthétique humidifié sur lequel est placé, à l'extrémité opposée, un refuge. Les individus sont laissés seuls, dans le bac fermé par un couvercle transparent, durant 10 minutes où ils sont filmés grâce à une caméra. Les vidéos de leur exploration sont analysées pour relever le nombre de compartiments parcourus, le nombre de sauts, le temps passé en mouvement et si l'individu va sous le refuge, le temps de sa traversée, le temps auquel il disparaît dessous et le temps qu'il y passe. Entre chaque individu, le dispositif d'étude est soigneusement nettoyé afin de limiter les éventuelles communications chimiques.
- Les performances saltatoires sont observées individuellement sous stimulation une heure après les manipulations pour l'étude des déplacements libres. L'individu est placé sur un rectangle de gazon synthétique humidifié de 35 x 50 cm proche d'une échelle. Ces sauts sont filmés afin de permettre la mesure de leur distance via le logiciel ImageJ. Ils sont initiés par une pression au niveau des articulations postérieures. Suite à un saut, le crapaud est repositionné sur son point de départ et est de nouveau stimulé. L'expérimentation prend fin lorsque 15 stimulations ne sont plus suffisantes pour induire une réponse saltatoire. Le nombre de stimulations requises pour induire un saut, et la distance des sauts sont les variables relevées afin de permettre l'étude de performances.

D. Analyses statistiques

Les données sont annotées puis saisies dans un tableau de données individuelles pour ensuite être analysées via le logiciel RStudio. Les statuts reproducteur et hors reproduction correspondent aux deux groupes pour lesquels les données sont comparées.

Pour les préférences thermiques, les différences entre moyennes et variances de températures des groupes en dispositif expérimental sont testées par des tests non paramétriques. Le test de Wilcoxon Mann et Whitney et le test Levene sont respectivement utilisés pour comparer les moyennes et variances de chaque groupe après vérification que leur distribution ne permettait pas l'application de tests paramétriques. Les différences entre moyennes de préférences thermiques sur le terrain sont également testées en fonction des statuts. D'autres variables, comme la taille pourraient influencer sur les préférences thermiques. D'éventuelles corrélations sont analysées par l'intermédiaire du coefficient de corrélation de Spearman puis cette influence est testée.

De la même manière que pour le statut, une comparaison de moyennes inter-groupes est réalisée. Deux groupes sont mis en place en comparant la taille individuelle à la taille moyenne de l'échantillon. En fonction de si la taille d'un organisme est inférieure ou supérieure à cette moyenne il appartient au groupe « Petit » ou « Grand ». Chaque groupe est constitué de 15 individus, 8 hors reproduction et 7 reproducteurs pour les grands et inversement dans le groupe des petits. Il n'y a donc pas de lien entre la taille d'un organisme et son statut reproducteur.

En ce qui concerne le protocole relatif aux déplacements libres, l'analyse sera basée sur le temps mis à rejoindre le refuge et le temps nécessaire à la traversée de l'ensemble du couloir. Ainsi, la comparaison reflètera d'une part une différence comportementale et d'autre part une différence de vitesse de déplacement. Le test de Wilcoxon Mann et Witney a également été utilisé afin de tester la significativité des résultats.

Afin d'analyser les capacités saltatoires, une dépendance entre le statut et le fait de sauter ou non a été testée par un test du Chi-deux d'indépendance. Les distances moyennes de saut en fonction du statut sont ensuite comparées grâce au test de Wilcoxon Mann et Witney. Les tests de Spearman et Wilcoxon Mann et Witney permettent pour finir de chercher d'une part une corrélation entre la taille et la distance de saut moyenne et d'autre part un effet des classes de taille sur la distance de saut moyenne.

III. Résultats

A. Etude des préférences thermiques

Pour un échantillon de 30 individus en laboratoire, les moyennes de températures sont de $19.41 \pm 2.88^{\circ}\text{C}$ chez les hors reproduction et de $20.58 \pm 3.32^{\circ}\text{C}$ pour les reproducteurs (Figure 5 a). Ces moyennes sont significativement différentes (test de Wilcoxon, $V = 3950.5$, $p\text{-value} < 0.01$). La température moyenne des reproducteurs relevée en dispositif expérimental est supérieure à celle des hors reproduction.

Sur le terrain, 248 observations ont été effectuées. La température moyenne des hors reproduction est de $19.09 \pm 4.35^{\circ}\text{C}$ et celle des reproducteurs de $19.87 \pm 5.20^{\circ}\text{C}$ (Figure 5 b). Il n'y a dans ce cas, pas de différence significative (test de Wilcoxon, $W = 6448$, $p\text{-value} > 0.05$). Il se pourrait cependant que la même tendance que celle observée en dispositif expérimental puisse exister sur le terrain.

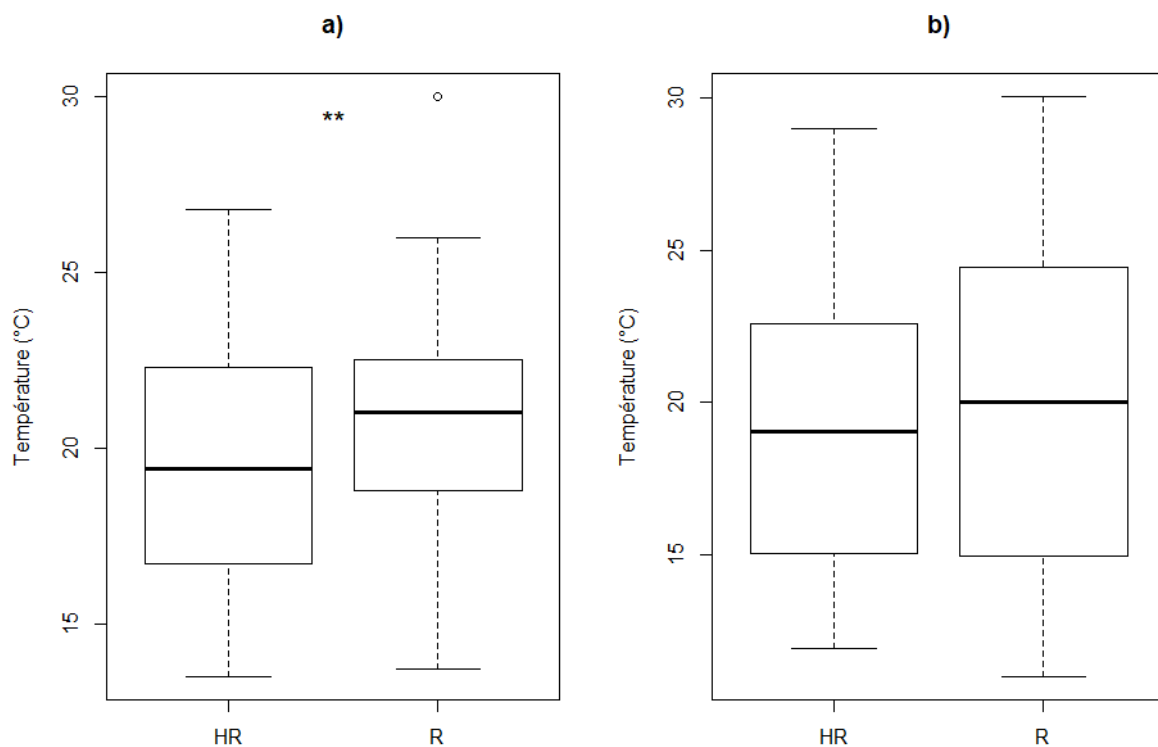


Figure 5 : Températures corporelles a) dans le dispositif expérimental b) sur le terrain en fonction du statut reproducteur (HR : hors reproduction, R : reproducteur).

Les températures ont varié au cours de la journée. Une variance de 10.99 chez les individus hors reproduction se distingue d'une variance de 8.29 chez les reproducteurs. Les individus hors reproduction ont une variance significativement plus élevée que les reproducteurs (test de Levene, $Df = 1$, $F\text{-value} = 5.5095$, $p\text{-value} < 0.05$).

Pour les deux statuts, les températures moyennes croissent à partir de 9 ou 10 heures jusqu'à atteindre un premier pic, à 21.20°C ou 20.22°C en fonction des cas, à 12 heures puis décroître et augmenter de nouveau à partir de 15 et 16 heures (Figure 6).

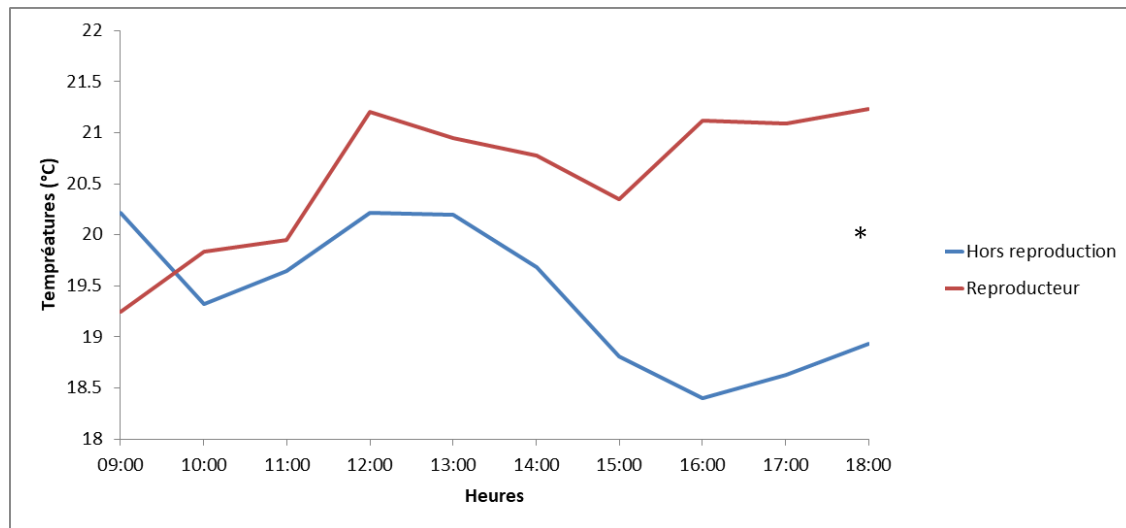


Figure 6 : Températures corporelles moyennes relevées en dispositif expérimental en fonction de l'heure et du statut reproducteur.

En ce qui concerne la SVL, les statuts sont équitablement répartis autour de la moyenne de 36.39 ± 2.94 mm. La taille et la température moyenne sont des variables non corrélées (test de Spearman, $\rho = 0.22$, $S = 3503600$, $p\text{-value} < 0.001$). Les classes de taille sont alors complémentaires afin de tenter de démontrer une liaison entre la taille et la température.

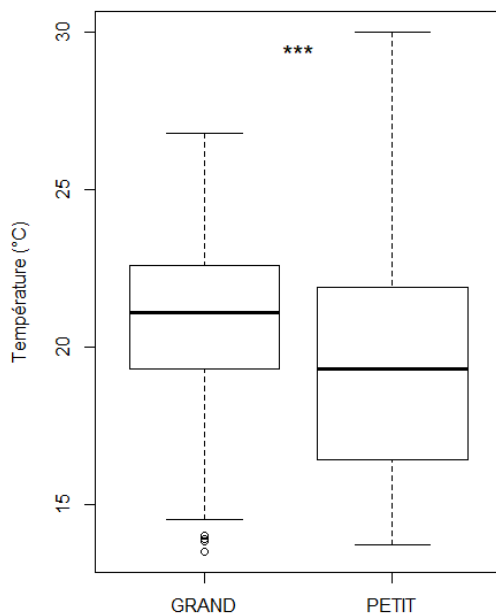


Figure 7 : Températures corporelles en fonction des classes de taille.

Les individus grands choisissent en moyenne une température de 20.80 ± 2.91 °C alors que les petits préfèrent une température moyenne de 19.18 ± 3.19 °C (test de Wilcoxon, $V = 7779.5$, $p\text{-value} < 0.001$, Figure 7).

D'autre part, l'amplitude de températures de la moitié des plus petits s'étend de 16.40°C à 21.90°C. Elle est plus importante que pour les grands, 19.30°C à 21.90°C. Ils ont des températures plus extrêmes pouvant atteindre jusqu'à 30°C.

B. Etude de la locomotion

Pour cette étude, les variables analysées sont le temps mis à rejoindre le refuge, le temps nécessaire afin de traverser l'ensemble du couloir et la distance de saut moyenne. Elles sont étudiées sur deux groupes de 14 individus.

Les individus hors reproduction disparaissent sous refuge en moyenne à $245 \pm 104s$ contre $178 \pm 90s$ pour les reproducteurs (Figure 8). La différence entre temps de disparition sous refuge n'est pas significative (test de Wilcoxon, $W = 135$, $p\text{-value} > 0.05$). Il se pourrait que les individus hors reproduction disparaissent en moyenne plus tard que les mâles transportant des œufs. De plus, l'amplitude du groupe hors reproduction est plus étendue que celle du groupe des reproducteurs.

Le temps moyen nécessaire à la traversée du couloir est de $66 \pm 47s$ pour les hors reproduction et de $50 \pm 14s$ chez les reproducteurs. Aucune différence significative n'est démontrée dans ce cas non plus (test de Wilcoxon, $W = 106$, $p\text{-value} > 0.05$). Concernant le temps de traversée, les individus reproducteurs pourraient avoir tendance à être plus rapides que ceux hors reproduction.

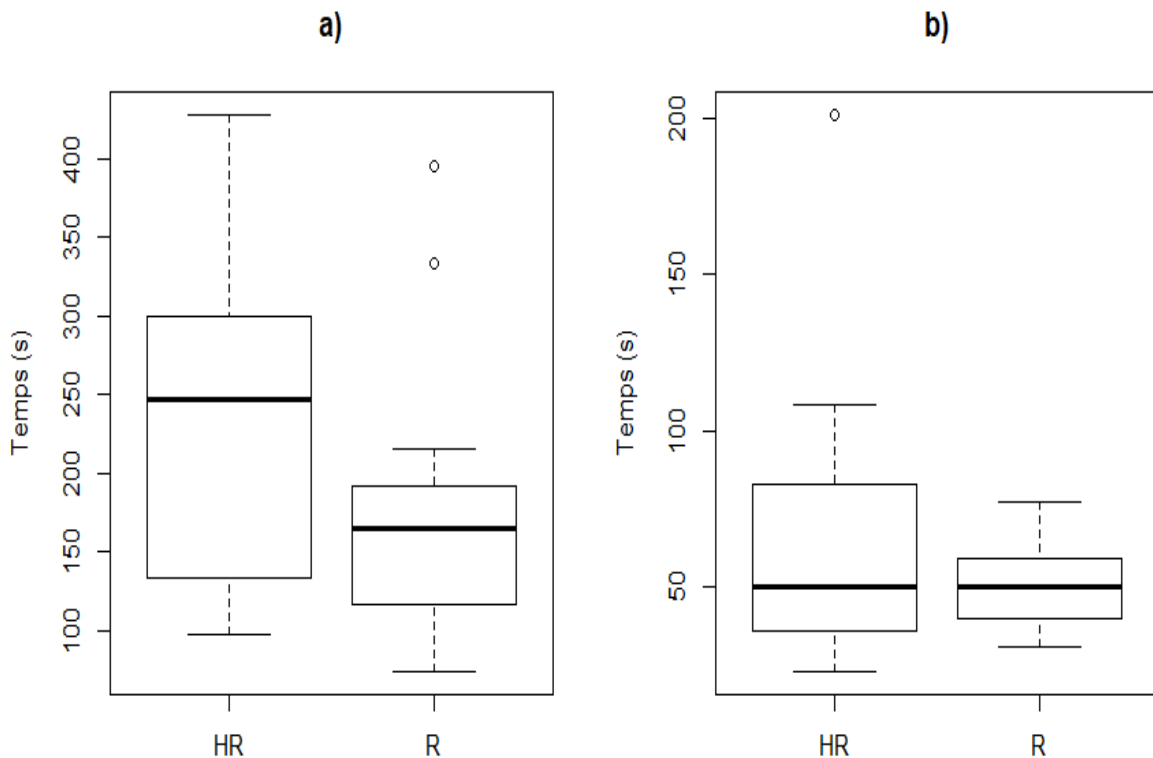
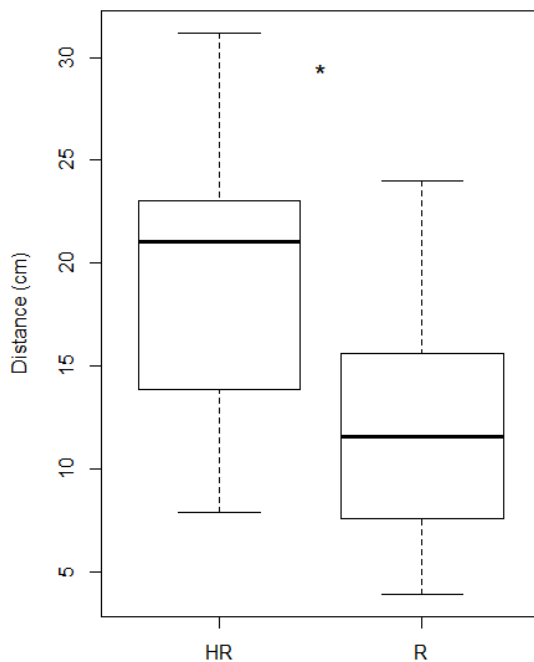


Figure 8 : Temps a) de disparition b) de traversée en fonction du statut reproducteur (HR : hors reproduction, R : reproducteur).

Sur les 30 individus testés, 9 n'ont pas sauté parmi lesquels 2 individus reproducteurs et 7 hors reproduction. Les individus hors reproduction auraient tendance à moins répondre aux stimulations que les individus reproducteurs (test du Chi-deux d'indépendance, X-squared = 3.0867, df = 1, p-value < 0.08). Les reproducteurs répondent plus aux stimulations par une réponse saltatoire que les individus hors reproduction.



Les individus hors reproduction ont une distance de saut moyenne de 19.27 ± 7.37 cm et les reproducteurs ont une distance de saut moyenne de 11.74 ± 5.81 cm. La distance de saut moyenne entre les statuts diffère (test de Wilcoxon, $W = 85$, p-value < 0.05, Figure 9). Les reproducteurs effectuent des sauts plus courts que les individus hors reproduction.

Figure 9 : Distance de saut moyenne en fonction du statut reproducteur (HR : hors reproduction, R : reproducteur).

La taille et la distance de saut moyenne ne sont pas des variables corrélées (test de Spearman, $\rho = -0.07$, $S = 1644$, p-value > 0.05). Les individus grands ont une distance de saut moyenne de 14.66 ± 4.6 cm et les petits une moyenne de 15.23 ± 9.16 cm. Cette différence n'est pas significative (test de Wilcoxon, $W = 55$, p-value > 0.05). Il n'y aurait pas de différence en matière de distance de saut qui serait liée à la taille de l'organisme sauteur.

IV. Discussion

A. Etude des préférences thermiques

Conformément aux résultats attendus, et bien que le résultat ne soit pas significatif sur le terrain, les individus reproducteurs préfèrent des températures en moyenne plus élevées que les individus hors reproduction. Ce choix correspondrait à leur statut notamment par l'intermédiaire des soins parentaux prénataux via le transport des œufs. Ces derniers contiennent des embryons dont la durée de développement est température dépendante. Les températures plus élevées permettent un accroissement du taux de développement (Chipman et al. 2000). Les reproducteurs pourraient donc préférer des températures plus élevées afin de favoriser cet accroissement.

Souvent quantifiée par l'intermédiaire de performances comme le chant ou la locomotion, la physiologie est, elle aussi, température dépendante (Navas, Gomes, et Carvalho 2008). Ces performances sont réduites à de faibles températures puis croissent parallèlement au réchauffement, avant d'être réduites à des températures très élevées (Bartheld, Artacho, et Bacigalupe 2017). Ainsi, afin d'optimiser leurs performances, et plus particulièrement lorsqu'ils sont reproducteurs, les Alytes préféreraient des températures plus élevées. Ils pourraient, de cette manière pallier aux coûts engendrés par les soins parentaux et être plus efficaces afin d'accroître leur taux de survie et celui de leur descendance (Bush 1996).

Les températures moyennes ne sont pas constantes durant la journée de relevés. Des disparités de variances entre statuts ont été mises en évidence. Les individus reproducteurs ont des préférences thermiques qui varient moins, durant le créneau d'observation, que les individus hors reproduction. La réduction de ces variations résulterait d'un compromis entre leur optimum et celui de la ponte qu'ils transportent. Il pourrait être mis en place afin de limiter les répercussions sur le développement embryonnaire.

Par opposition, les individus hors reproduction peuvent changer de température de substrat en fonction de leur état physiologique et de leur comportement, sans prendre en compte la contrainte relative aux soins parentaux. Les variations observées correspondraient alors potentiellement aux fluctuations météorologiques du rythme circadien en milieu naturel. En effet, le pic observé aux alentours de 12 heures lors des expérimentations correspond à l'élévation de température quotidienne *in natura*. En dispositif dépourvu de variations, les organismes pourraient faire varier leur température pour pallier à ce manque et satisfaire leur besoins métaboliques.

Cette hypothèse pourrait être testée grâce à des variations des températures du gradient au cours de la journée. Ainsi, les conditions d'étude se rapprocheraient des variations thermiques de la niche écologique des crapauds.

L'augmentation notable aux alentours de 15 et 16 heures en fonction des statuts se poursuit jusqu'à la fin des relevés. Elle pourrait également se prolonger jusqu'à la tombée de la nuit. Elle permettrait, de cette manière, aux organismes de cumuler les produits métaboliques afin d'assurer le pic activité correspondant à leurs mœurs (Conlon et al. 2009). Il serait alors intéressant d'étendre le créneau des relevés thermiques afin d'inclure la période d'activité de l'espèce. Une augmentation de variabilité de températures entre relevés serait alors potentiellement observable pour les deux groupes. Chacun des groupes serait peut-être plus actif dans son exploration et donc plus mobile entre chacun des relevés. Les observations faites devraient alors être considérées avec précaution. En effet, suite au coucher du soleil dans leur environnement, les individus n'ont plus la possibilité de se placer à des températures aussi élevées que dans le dispositif expérimental.

Les 30 individus de l'échantillon constituent un panel de tailles hétérogènes représentant différents stades de développement et de croissance. Ils permettent d'étudier l'influence de ces variables sur les préférences thermiques et le statut reproducteur d'organismes placés dans les mêmes conditions expérimentales (Köhler et al. 2011). Sur l'échantillon étudié, la taille n'est pas corrélée au statut reproducteur. De plus, l'étude menée est assez longue afin que ce dernier puisse changer. En effet, un statut donné correspond à une date de capture donnée. Quelle que soit sa taille, chaque organisme peut donc correspondre indépendamment aux deux statuts. Un individu pourra par conséquent être recapturé avec le statut reproducteur complémentaire à celui de sa première capture afin de compléter les données qui lui sont relatives.

En matière de classes de tailles, les grands ont des températures significativement plus élevées que les petits. Cette différence serait explicable par la sensibilité à l'évaporation. En effet, les individus de petite taille sont plus sensibles que les grands à l'évaporation. Il leur faut plus de temps pour perdre 70% de leur masse standard (Tracy, Christian, et Tracy 2010). De plus, des températures élevées engendrent un taux d'évaporation supérieur à celui des températures froides. Des petits crapauds qui se placeraient à des températures élevées seraient donc plus vulnérables à la déshydratation. Chez ces crapauds, la préférence pour des températures plus fraîches représenterait alors un bon compromis entre équilibre hydrique et thermique.

Le gradient de températures du dispositif expérimental est doté d'une humidité constante. Les crapauds peuvent choisir un milieu chaud et humide garantissant une embryogénèse optimale (Barrios, Olmeda, et Ruiz 2012). Les conditions abiotiques du milieu ne sont toutefois pas toujours aussi optimales. Les choix auxquels ils sont confrontés dans leur environnement et les compromis qui en découlent évoluent donc en conséquence (Köhler et al. 2011). Il serait alors pertinent de renouveler le protocole avec différents taux d'humidité et notamment des taux inférieurs à celui du protocole afin de se rapprocher des conditions abiotiques en milieu naturel.

Certains petits individus ont des températures corporelles élevées. En milieu naturel, des fluctuations de température entraînent des variations des taux de croissance et de développement à divers stades de l'ontogénèse des anoures (Rose 2005). Elles influent notamment sur leur croissance jusqu'à leur maturité sexuelle (Parry 1983). Ainsi, les individus petits se plaçant à des températures élevées seraient potentiellement de jeunes adultes cherchant à accentuer leur taux de croissance.

B. Etude de la locomotion

Le temps mis à rejoindre le refuge et le temps de traversée sont inférieurs pour les reproducteurs. Ce comportement serait explicable par les mœurs des *Alytes obstetricans*. Cette espèce est connue pour s'enfouir en journée et être active dès la tombée de la nuit (E. Wells et al. 2015). Le fait de placer les individus à découvert peut donc les stimuler à se diriger sous le refuge. Ils pourraient, de cette manière, se réfugier afin de limiter leur exposition à la lumière, la chaleur, la déshydratation et leur vulnérabilité dans ce milieu qui leur est étranger. Les individus reproducteurs auraient alors un double enjeu, leur propre bien-être ainsi que celui de leur ponte (Conlon et al. 2009). Il leur faudrait donc moins de temps pour rejoindre le refuge.

Certains individus hors reproduction ont, quant à eux, un comportement plus exploratoire. La majorité d'entre eux se tournent et regardent l'ensemble de l'espace à leur disposition avant de se diriger vers le refuge (comm. personnel). Ils mettent plus de temps à rejoindre le refuge. Ils pourraient l'avoir perçu et chercher une meilleure échappatoire. Le cas échéant, faute d'échappatoire, ils rejoindraient le refuge pour s'y abriter. Dans ce cas comme dans d'autres études, la réponse individuelle sous forme de comportement exploratoire, face à un nouvel environnement diffère (Kelleher et al. 2017). Le protocole pourrait alors être renouvelé afin de mettre en évidence une éventuelle répétabilité. De cette manière, les observations faites seraient associées à une variation qui correspondrait à une plasticité ou un trait de personnalité (Kelleher et al. 2017).

Concernant la capacité saltatoire, lorsqu'ils sont stimulés, les reproducteurs sauteraient plus que les individus hors reproduction. Les reproducteurs, plus réactifs, protégeraient leurs œufs plus efficacement s'ils réagissent à cette stimulation (Ridley 1978). Un saut serait alors l'initiation d'un comportement de fuite qui permettrait d'aller se réfugier loin du dérangement engendré par la stimulation. La vigilance serait donc accrue chez les reproducteurs par opposition aux individus hors reproduction qui sont moins réactifs à ces stimulations.

Chez les 21 individus sauteurs, les reproducteurs ont une distance de saut inférieure aux individus hors reproduction. La ponte transportée est fixée sur les pattes postérieures de façon à se placer entre les deux membres qui deviennent liés (E. Wells et al. 2015). De cette manière, la ponte est solidement fixée. Elle engendrerait cependant des difficultés quant à la prise d'appui et à l'extension complète des membres. Les crapauds transportant des œufs seraient donc moins performants en saut que ceux hors reproduction.

Le saut et la marche sont les moyens de locomotion des *Alytes obstetricans* (E. Wells et al. 2015). Ils divergent d'une part quant aux besoins énergétiques et d'autre part quant à l'efficacité du déplacement. Le régime alimentaire, le taux de survie et la valeur sélective dépendent de ces divergences (Navas, Gomes, et Carvalho 2008). Un individu capable de sauter loin sans dépenser trop d'énergie pourrait s'alimenter, échapper à ses prédateurs et effectuer l'ensemble des étapes de reproduction plus facilement que s'il saute à de courtes distances. Quel que soit leur statut reproducteur, les crapauds les plus musclés et sautant le plus efficacement ont donc un avantage sur les autres.

La distance de saut moyenne ne dépendrait pas de la taille des organismes. Sur l'échantillon étudié, que ce soit pour la taille ou les classes de taille, il n'y aurait pas d'effet de cette variable sur les performances locomotrices.

La locomotion des anoues s'adapte aux fluctuations environnementales (Sanuy et Bovet 1997). Le saut est plus particulièrement une performance dépendante de la physiologie et par conséquent de la température (Navas, Gomes, et Carvalho 2008). L'impact de facteurs, notamment abiotiques, sur les performances locomotrices pourrait être testé. Pour cela, le protocole permettant l'étude des déplacements libres et des capacités saltatoires serait appliqué à différentes températures. Ces températures pourraient correspondre à celles relevées dans le dispositif des préférences thermiques. Elles pourraient également constituer une échelle de températures permettant alors la construction d'une courbe de performance. Le taux d'humidité et le moment choisi pour mener à bien les expérimentations seraient également modifiés afin d'estimer leur impact sur les données produites.

En définitive, le statut reproducteur influence le comportement et les performances locomotrices des *Alytes obstetricans*. Les soins parentaux prénataux induisent une évolution des comportements des crapauds. Lorsqu'ils transportent des œufs, leurs préférences thermiques et leur locomotion s'adaptent à cette contrainte. Ils préfèrent des températures plus élevées, favorisant ainsi le développement embryonnaire. Leur locomotion est quant à elle limitée. En effet, leur distance de saut est inférieure à celle des individus hors reproduction. Ainsi, il a été mis en évidence que, pour assurer des soins parentaux, les crapauds accoucheurs font des compromis. Ils s'imposent des contraintes qui influent sur leur physiologie et pourraient avoir des impacts sur leur taux de survie *i.e.* exposition à la déshydratation, fuite face à un prédateur moins efficace.

V. Résumé

Chez les amphibiens, quatre familles mettent en place des soins parentaux avec transport de la descendance. Pour *Alytes obstetricans*, la présence de soins parentaux représente un compromis. En effet, ils sont, comme l'ensemble des ectothermes, vulnérables à la température, facteur abiotique clef de leur environnement. Elle influence directement leur physiologie et par conséquent leur métabolisme, croissance, développement, reproduction et fonctions vitales. Lorsqu'ils transportent des œufs, les préférences thermiques des crapauds accoucheurs s'adaptent. Ils préfèrent des températures plus élevées permettant un accroissement du taux de développement embryonnaire. Leur locomotion évolue également. Leur distance de saut est inférieure à celle des individus hors reproduction. Ainsi, pour assurer des soins parentaux, les crapauds accoucheurs font des compromis. Ils s'imposent des contraintes qui influent sur leur physiologie et pourraient avoir des impacts sur leur taux de survie *i.e.* augmentation du taux de déshydratation et fuite face à un prédateur moins efficace.

Mots-clés : *Alytes obstetricans*, comportement, soins parentaux, préférences thermiques, exploration, performances saltatoires.

Références

- Altig, Ronald, et Roy Mcdiarmid. 2007.** « Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians Herpetol ». *Herpetological Monographs - HERPETOL MONOGR* 21 (décembre). <https://doi.org/10.1655/06-005.1>.
- Barrios, Violeta, Concha Olmeda, et Ernesto Ruiz. 2012.** « • List of Contributors (in Alphabetical Order) », 53.
- Bartheld, José L., Paulina Artacho, et Leonardo Bacigalupe. 2017.** « Thermal performance curves under daily thermal fluctuation: A study in helmeted water toad tadpoles ». *Journal of Thermal Biology* 70 (décembre): 80-85. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.09.008>.
- Blain, Hugues-Alexandre, Salvador Bailon, Gloria Cuenca-Bescós, Maria Bennàsar, Juan Rofes, Juan Manuel López-García, Rosa Huguet, Juan Luis Arsuaga, José Maria Bermúdez de Castro, et Eudald Carbonell. 2010.** « Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain ». *Quaternary Science Reviews* 29 (23): 3034-44. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.07.006>.
- Brown, Donald D., et Liquan Cai. 2007.** « Amphibian metamorphosis ». *Developmental Biology* 306 (1): 20-33. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2007.03.021>.
- Bush, SARAH L. 1996.** « Why is double clutching rare in the Majorcan midwife toad? » *Animal Behaviour* 52 (5): 913-22. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0239>.
- Carey, Marc B., et Randy Zelick. 1993.** « The effect of sound level, temperature and dehydration on the brainstem auditory evoked potential in anuran amphibians ». *Hearing Research* 70 (2): 216-28. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(93\)90160-3](https://doi.org/10.1016/0378-5955(93)90160-3).
- Chipman, Ariel D., Alexander Haas, Eitan Tchernov, et Oded Khaner. 2000.** « Variation in Anuran Embryogenesis: Differences in Sequence and Timing of Early Developmental Events ». *Journal of Experimental Zoology* 288 (4): 352-65. [https://doi.org/10.1002/1097-010X\(20001215\)288:4<352::AID-JEZ8>3.0.CO;2-2](https://doi.org/10.1002/1097-010X(20001215)288:4<352::AID-JEZ8>3.0.CO;2-2).
- Conlon, J. Michael, Anni Demandt, Per. F. Nielsen, Jérôme Leprince, Hubert Vaudry, et Douglas C. Woodhams. 2009.** « The alyteserins: Two families of antimicrobial peptides from the skin secretions of the midwife toad *Alytes obstetricans* (Alytidae) ». *Peptides* 30 (6): 1069-73. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2009.03.004>.
- Curley, James P., et Frances A. Champagne. 2016.** « Influence of maternal care on the developing brain: Mechanisms, temporal dynamics and sensitive periods ». *Frontiers in Neuroendocrinology* 40 (janvier): 52-66. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2015.11.001>.

- DeAngelis, Ross, Joseph Gogola, Logan Dodd, et Justin S. Rhodes. 2017.** « Opposite effects of nonapeptide antagonists on paternal behavior in the teleost fish *Amphiprion ocellaris* ». *Hormones and Behavior* 90 (avril): 113-19. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.02.013>.
- Howard, Joanna Hawley, Robert F. Baldwin, et Bryan L. Brown. 2012.** « Exploratory analysis for complex-life-cycle amphibians: Revealing complex forest-reproductive effort relationships using redundancy analysis ». *Forest Ecology and Management* 270 (avril): 175-82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.021>.
- Kelleher, Shannon R., Aimee J. Silla, Niels J. Dingemanse, et Phillip G. Byrne. 2017.** « Body size predicts between-individual differences in exploration behaviour in the southern corroboree frog ». *Animal Behaviour* 129 (juillet): 161-70. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.013>.
- Köhler, Angela, Julita Sadowska, Justyna Maliszewska, Paulina Trzeciak, Oded Berger-Tal, et Christopher Tracy. 2011.** « Staying warm or moist? Operative temperature and thermal preferences of common frog (*Rana temporaria*), and effects on locomotion. » *Herpetological Journal* 21 (janvier): 17-26.
- König, Enrico, Mei Zhou, Lei Wang, Tianbao Chen, Olaf R. P. Bininda-Emonds, et Chris Shaw. 2012.** « Antimicrobial peptides and alytesin are co-secreted from the venom of the Midwife toad, *Alytes maurus* (Alytidae, Anura): Implications for the evolution of frog skin defensive secretions ». *Toxicon* 60 (6): 967-81. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2012.06.015>.
- Kordges, Thomas. 2018.** « Zur Biologie der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) in Kalksteinbrüchen des Niederbergischen Landes (Nordrhein-Westfalen) », mars.
- Lazarus, Lawrence H., et Martti Attila. 1993.** « The toad, ugly and venomous, wears yet a precious jewel in his skin ». *Progress in Neurobiology* 41 (4): 473-507. [https://doi.org/10.1016/0301-0082\(93\)90027-P](https://doi.org/10.1016/0301-0082(93)90027-P).
- Lin, Tingting, Dong Zhang, Xin Liu, et Dongxue Xiao. 2016.** « Parental care improves immunity in the seahorse (*Hippocampus erectus*) ». *Fish & Shellfish Immunology* 58 (novembre): 554-62. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.09.065>.
- Márquez, et Rafael Márquez. 1990.** « Male parental care, sexual selection, and the mating systems of the midwife toads : *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii* / », août.
- Márquez, Rafael, Marisa Esteban, et Jacques Castanet. 1997.** « Sexual Size Dimorphism and Age in the Midwife Toads *Alytes obstetricans* and *A. cisternasii* ». *Journal of Herpetology* 31 (mars): 52-59. <https://doi.org/10.2307/1565328>.
- Navas, Carlos A., Fernando R. Gomes, et José Eduardo Carvalho. 2008.** « Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications ». *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, Fifth Special Issue of CBP dedicated to « “The Face of Latin American Comparative Biochemistry and Physiology” » organized by Marcelo Hermes-Lima (Brazil) and co-edited by Carlos Navas (Brazil), Rene

- Beleboni (Brazil), Carolina A. Freire (Brazil), Tania Zenteno-Savín (Mexico) and the Editors of CBP., 151 (3): 344-62. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.07.003>.
- Parry, G. D. 1983.** « The influence of the cost of growth on ectotherm metabolism ». *Journal of Theoretical Biology* 101 (3): 453-77. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(83\)90150-9](https://doi.org/10.1016/0022-5193(83)90150-9).
- Ridley, Mark. 1978.** « Paternal care ». *Animal Behaviour* 26 (août): 904-32. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90156-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90156-2).
- Rose, Christopher S. 2005.** « Integrating ecology and developmental biology to explain the timing of frog metamorphosis ». *Trends in Ecology & Evolution* 20 (3): 129-35. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.005>.
- Sanuy, Delfi, et Pierre Bovet. 1997.** « A comparative study on the paths of five anura species ». *Behavioural Processes* 41 (2): 193-99. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(97\)00045-4](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00045-4).
- Smiley, Kristina O., et Elizabeth Adkins-Regan. 2018.** « Lowering prolactin reduces post-hatch parental care in male and female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) ». *Hormones and Behavior* 98 (février): 103-14. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.12.011>.
- Toledo, R. C., et C. Jared. 1995.** « Cutaneous granular glands and amphibian venoms ». *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 111 (1): 1-29. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)98515-I](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)98515-I).
- Tracy, Christopher R., Keith A. Christian, et C. Richard Tracy. 2010.** « Not Just Small, Wet, and Cold: Effects of Body Size and Skin Resistance on Thermoregulation and Arboreality of Frogs ». *Ecology* 91 (5): 1477-84. <https://doi.org/10.1890/09-0839.1>.
- Wells, Elizabeth, David Garcia-Alonso, Gonçalo Rosa, Gerardo Garcia, et Benjamin Tapley. 2015.** *Amphibian Taxon Advisory Group Best Practice Guidelines for Midwife toads (*Alytes* sp.)*.
- Wells, Kentwood D. 1977.** « The social behaviour of anuran amphibians ». *Animal Behaviour* 25 (août): 666-93. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90118-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90118-X).

Annexes

Tableau 1 : Implication des intervenants au sein de chacun des protocoles.

Protocole	Idée originale	Bibliographie	Mise en place du protocole	Collecte des données	Analyse statistique	Rédaction
Préférences	OL, FB	LB	OL, FB, LL	LL, LB	LB	LB
Locomotion	OL, FB	LB	OL, FB, LL, LB	LL, LB	LB	LB

LB : Lauriane Bégué, stagiaire

LL : Léa Lange, maître de stage et doctorante

OL : Olivier Lourdais, chercheur

FB : François Brischoux, chercheur

Tableau 2 : Calendrier des missions réalisées au cours du stage semaines 1 à 8.

Rubrique	Sem 1	Sem 2	Sem 3	Sem 4	Sem 5	Sem 6	Sem 7	Sem 8
Bibliographie								
Préparation dispositif étude								
Protocole								
Expérimentation								
Saisie données								
Statistiques								
Rédaction								