Déclin de la grenouille rousse (*Rana temporaria*) au Luxembourg sur la période 2010-2023

Thomas Degraeve[1], Xavier Mestdagh[1], Lionel L'Hoste[1] & Nicolas Titeux[1]

[1] Luxembourg Institute of Science and Technology, Environmental Sensing and Modelling unit, Biodiversity Monitoring and Assessment group, 41 rue du Brill, L-4422 Belvaux, Luxembourg · thomas.degraeve@orange.fr · xavier.mestdagh@list.lu https://orcid.org/0000-0001-7270-8997 · lionel.lhoste@list.lu https://orcid.org/0000-0003-0239-9468 · nicolas.titeux@list.lu https://orcid.org/0000-0002-7719-7417

Degraeve, T., X. Mestdagh, L. L'Hoste & N. Titeux, 2025. Déclin de la grenouille rousse (*Rana temporaria*) au Luxembourg sur la période 2010-2023. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois* 127: 79-94. https://doi.org/10.59513/snl.2025.127.079

Published online 29 September 2025 (ISSN 2716-750X), printed volume 5 December 2025 (ISSN 0404-9620).

Abstract. Decline of the common frog (*Rana temporaria*) in Luxembourg over the period 2010-2023. In Luxembourg, the common frog *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) is a species for which the Government is committed to reversing negative population trends by 2030. Monitoring efforts carried out in 246 ponds scattered across the country have enabled a quantitative assessment of their breeding population trends. A presence survey and a count of the number of clutches were conducted in March between 2010 and 2012 and again between 2021 and 2023. A comparative analysis of the two sampling periods reveals a significant decline of 39% in the number of occupied ponds and 38% in the number of clutches at the sampled ponds. Several land-cover variables were extracted at different spatial scales around the sampled ponds (in a radius of 100, 400 and 1000 meters). Our analyses indicated that low numbers of clutches were associated with arable land around ponds. It also showed that the number of common frog clutches remained stable or increased in ponds surrounded by large areas of forest and flood plains, whereas it decreased in ponds where there were fish. To reverse the decline of the common frog, the creation of new ponds near woodland is essential, but the management and restoration of the terrestrial habitat around wetlands is also important, especially in agricultural areas. The conservation of the common frog must be carried out not only locally, but also at the landscape level, in order to account for the connectivity and exchanges between populations.

Key words. Frog, amphibian, *Rana temporaria*, reproduction, monitoring, biodiversity, Luxembourg.

1. Introduction

L'érosion de la biodiversité s'intensifie dans le monde entier depuis quelques décennies, particulièrement pour les espèces les plus communes (Inger et al. 2015). Parmi les vertébrés menacés, les amphibiens sont les plus représentés et déclinent plus rapidement que les oiseaux ou les mammifères (Stuart et al. 2004).

En Europe occidentale, les populations d'amphibiens connaissent des tendances négatives depuis les années 1960 (Houlahan et al. 2000). Ces phénomènes de déclin sont en général assez complexes à expliquer puisque les raisons sont multiples (Blaustein et al. 2011). Ainsi la compréhension des causes du déclin des populations d'amphibiens est un défi pour les herpétologistes. Ceux-ci ont déjà identifié certains facteurs comme l'introduction d'espèces exotiques, la surexploitation ou le changement d'utilisation des terres, alors que d'autres facteurs comme les changements climatiques, les polluants environnementaux ou les maladies infectieuses sont plus récents et impliquent des mécanismes plus complexes (Collins & Storfer 2003).

Parmi les espèces en déclin, le cas de la grenouille rousse *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758) est intéressant puisqu'il s'agit de l'espèce d'amphibiens la plus répandue en Europe et qu'elle est classée en catégorie « préoccupation mineure » sur la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN SSC Amphibian Specialist Group 2022) alors que des déclins importants de plusieurs populations en Europe ont été observés. Des extinctions ou déclins de populations de grenouilles rousses ont été constatés dans plusieurs pays en Europe comme en Belgique (Collet et al. 2022), en France (Astruc et al. 2021), en Suisse (Meyer et al. 1998, Pellet & Schmidt 2015, Grégoire & Fasel 2022), en Italie (Guarino et al. 2008), en Autriche (Kyek et al. 2017), en Suède (Loman & Andersson 2007), en Finlande (Piha et al. 2007, Alho et al. 2008) mais également en Russie occidentale (Vershinin et al. 2015).

Plusieurs hypothèses de causalité liées à ces déclins ont été émises. En premier lieu, la dégradation et la disparition des habitats terrestres favorables à l'espèce suite à l'urbanisation ou l'intensification de l'agriculture semble être l'un des facteurs principaux (Loman & Andersson 2007, Astruc et al. 2021). Le drainage des habitats aquatiques en milieu agricole constitue également un problème majeur (Kyek et al. 2017). D'autres facteurs ont été relevés comme l'introduction de poissons (Meyer et al. 1998) ou le climat sec des saisons hivernales et printanières (Grégoire & Fasel 2022). En revanche, la qualité de l'habitat aquatique semble être un facteur moins important pour expliquer l'abondance des grenouilles rousses (Aston et al. 1987, Jarosiewicz et al. 2014) que la qualité de l'habitat terrestre entourant les mares (Lardner & Loman 2009).

Au Luxembourg, la grenouille rousse est présente sur tout le territoire. Il s'agit de l'espèce d'amphibiens la plus fréquente mais elle est souvent observée en faible densité (surface de ponte inférieure à 2 m²) (Proess 2016). Selon une évaluation principalement basée sur l'avis d'experts, l'état de conservation des populations de grenouilles rousses au Luxembourg est passé de bon à défavorable entre les périodes 2007-2012 et 2013-2018 (European Environment Agency 2019). Le nombre d'œufs et d'individus a été noté en diminution entre ces deux périodes de rapportage à la Commission Européenne et l'habitat semble se dégrader sous la pression de l'urbanisation et de l'agriculture. Cependant, cette évaluation se base sur l'échantillonnage d'un nombre très limité de mares à travers le pays et une évaluation quantitative de ce déclin reste nécessaire. Par ailleurs, les facteurs principaux de ce déclin restent à être identifiés au Luxembourg.

La grenouille rousse est une espèce pour laquelle le Gouvernement luxembourgeois s'est engagé à inverser les tendances négatives des populations d'ici 2030. Des suivis de l'espèce ont été réalisés sur tout le territoire luxembourgeois entre 2010 et 2012 puis la majeure partie de ces sites ont été prospectés à nouveau durant la période 2021-2023. Dans ce contexte, les objectifs de cette étude sont (1) de confirmer le déclin des populations de grenouille rousse au Luxembourg et de le quantifier entre les périodes 2010-2012 et 2021-2023 sur base d'un échantillonnage robuste et représentatif et (2) d'identifier certaines causes probables de ce déclin parmi un ensemble de variables environnementales reflétant l'occupation du sol aux alentours des sites de reproduction de l'espèce.

2. Matériel et méthodes

2.1. Caractéristiques de l'espèce étudiée

La grenouille rousse se reproduit principalement dans des mares mais elle peut également utiliser des ornières forestières, étangs, bassins d'orage ou encore prés inondés (Denoël 2004). Sous nos latitudes, la grenouille rousse est l'amphibien le plus précoce. La période de reproduction commence dès février et se termine généralement début avril pour les individus les plus tardifs (de Witte 1948). Par temps humide, les femelles pondent généralement de gros amas d'œufs (de 700 à 4000 œufs) d'aspect opaque et regroupés en une masse flottante souvent bien visible en surface (Miaud & Muratet 2018). En général, toutes les pontes dans un site sont déposées en 2 à 3 jours (Hakansson & Loman 2004) et les œufs se développent

en 2 à 4 semaines en fonction des températures printanières (Jacob et al. 2007). Les femelles reviennent généralement pondre sur le même site de reproduction d'année en année (Jacob et al. 2007).

2.2. Sélection des sites d'étude

Un suivi des sites potentiels de reproduction de la grenouille rousse a été mis en place au Luxembourg à partir de 2010 avec l'objectif de prospecter au moins 3 sites aquatiques distincts au sein de chacune des mailles de 5x5 km couvrant le pays (Titeux et al. 2009). Ils ont été choisis sans connaissance préalable quant à la présence de l'espèce. Ainsi entre 2010 et 2012, ce sont 261 sites qui ont été prospectés au moins 1 fois sur l'une des trois années. Le même réseau de sites a été à nouveau prospecté entre 2021 et 2023. 6 sites parmi les 261 n'ont pas pu être prospectés à nouveau puisque l'habitat aquatique n'existait plus ou le site était devenu inaccessible (fig. 1).

2.3. Protocole de terrain et fenêtre temporelle de suivi

La méthode par recherche visuelle et comptage du nombre de pontes a été retenue et appliquée à l'ensemble des sites entre les périodes 2010-2012 et 2021-2023. Cette méthode est la plus utilisée (Barrioz & Miaud 2016) et la plus efficace pour le comptage des grenouilles rousses car les masses d'œufs sont généralement facilement observables et regroupées en un seul endroit du plan d'eau. De plus, un individu femelle ne peut pondre qu'une seule fois par saison. Par conséquent, le comptage du nombre de pontes permet d'estimer indirectement le nombre de femelles reproductrices.

Le pic d'apparition des pontes dans les mares apparaît généralement durant la deuxième quinzaine de mars au Luxembourg (d'après les données obtenues sur la plateforme https://observation.org), après un épisode pluvieux. Étant donné le grand nombre de sites à prospecter sur une courte période, nous n'avons réalisé qu'un seul passage sur chaque site par période. Pour limi-

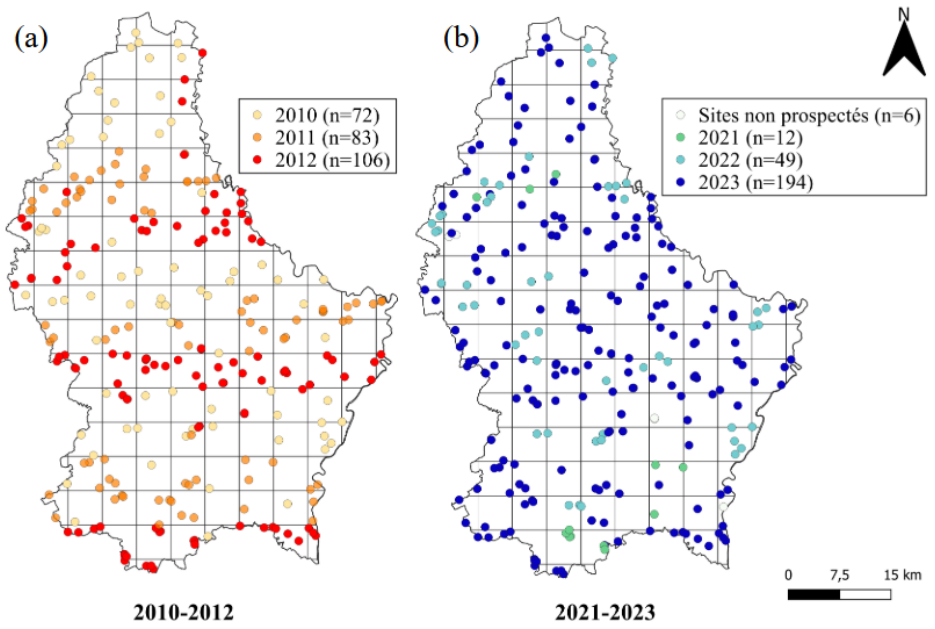


Figure 1. Localisation des 261 sites sélectionnés dans le cadre du suivi des grenouilles rousses au Grand-Duché de Luxembourg sur les périodes (a) 2010-2012 et (b) 2021-2023. En 2023, 6 sites n'ont pas pu être prospectés à nouveau car ils n'existaient plus ou n'étaient pas en eau.

ter la propagation de maladies entre chaque site prospecté nous avons suivi un protocole d'hygiène stricte durant la seconde période de l'étude (Stassen et al. 2022). Ce protocole a consisté à nettoyer et désinfecter les bottes et le matériel systématiquement après chaque utilisation et pour chaque site.

Au niveau de chaque habitat aquatique, une prospection exhaustive de tout le plan d'eau et des zones temporairement en eau à proximité a été réalisée. Lorsque des pontes de grenouilles rousses ont été détectées, un comptage précis des pontes a été réalisé dans la mesure du possible. De ce fait, s'il était impossible de différencier les pontes entre elles, nous avons mesuré la surface recouverte par la masse de pontes. Si celle-ci était inférieure ou égale à 2 m², nous avons posé un repère de 10 cm à côté des pontes et une photo a été prise en vue du dessus (fig. 2). Ensuite la surface de pontes a été mesurée a posteriori avec le logiciel 'ImageJ' (Schneider et al. 2012) en calibrant les mesures de surface avec le repère de 10 cm. Pour les surfaces de pontes excédant 2 m², une estimation de la surface a été notée directement sur le terrain.

Concernant les données du nombre de ponte, nous avons transformé nos données surfaciques en nombres de pontes individuelles pour homogénéiser le jeu de données, en utilisant l'équation de Griffiths & Raper (1994) estimant à 73 le nombre de pontes par m². Ainsi nous obtenons pour chaque site une valeur estimée du nombre de pontes.

2.4. Variables environnementales

Nous avons sélectionné des variables relatives à l'occupation du sol autour des sites pour évaluer quelles entités paysagères sont reliées aux diminutions observées. Il est essentiel de considérer plusieurs échelles spatiales pour étudier les relations entre les amphibiens et leur environnement terrestre (Ficetola et al. 2011). Autour des sites d'étude, nous avons donc créé trois zones tampons circulaires de rayons différents :

- Une première zone locale avec un rayon de 100 m.
- Ensuite, une zone tampon de 400 m a été sélectionnée car une étude montre que la surface de couvert forestier dans un rayon de 400 m explique le mieux la présence de grenouilles rousses (Boissinot et al. 2015).
- Enfin, nous avons opté pour une zone circulaire de rayon 1000 m car des juvéniles de grenouille rousse peuvent se disperser jusqu'à cette distance autour des sites de reproduction (Baker & Halliday 1999).

Au lieu d'utiliser la méthode classique utilisant des zones tampons circulaires, une autre méthode développée plus récemment consiste à tenir compte des barrières au déplacement des amphibiens (Zanini et al. 2008), considérant ainsi seulement l'habitat accessible autour des habitats de reproduction (Eigenbrod et al. 2008). Eigenbrod et al. (2008) définissent un habitat accessible comme étant la quantité d'habitat qui peut être atteinte à partir d'une parcelle centrale d'habitat sans traverser une barrière linéaire. Dans le cas de la grenouille rousse, les autoroutes ont un effet de barrière significatif sur les populations (Reh & Seitz 1990). Chaque zone tampon circulaire incluant la présence d'une autoroute a donc été découpée en deux parties d'habitats et seule la partie incluant le site aquatique prospecté a été conservée.

Plusieurs variables environnementales ont été sélectionnées : la suspicion de présence ou d'absence de poisson, la distance à la forêt et la route (routes nationales ou autoroutes) la plus proche et les données relatives à l'occupation du sol en 2018 (% d'occupation du sol pour chacune des résolutions spatiales) regroupées en 6 classes : „forêt", „prairie", „terre arable", „buissons", „surface urbanisée" et „routes". La variable suspicion de présence ou d'absence de poisson a été établie pour 172 sites (évaluation impossible pour les autres sites). Elle s'est basée sur une recherche visuelle de présence de poissons ou d'indices de présence (eaux turbides/limpides et absence/abondance de végétation) lors de la recherche des pontes en 2023 ainsi que la prise en compte des données récoltées lors de précédents inventaires (pêche électrique et/ou pose de nasses). Pour obtenir les informations relatives à l'occupation du sol, nous avons utilisé la carte d'occupation du sol du Luxem-



Figure 2. Photographies d'amas de pontes de grenouilles rousses. La réglette en métal a été utilisée pour estimer la surface de pontes. La distance entre 2 marqueurs rouges est de 10 cm. Photos : Thomas Degraeve.

bourg à une résolution de 1 m produite en 2018 par le ministère de l'Environnement, du Climat et du Développement durable et le ministère de l'Énergie et de l'Aménagement du territoire (https://data.public.lu/fr/datasets/lis-l-land-cover-2018/). Concernant l'occupation du sol pour les parties des zones tampons situées à l'extérieur des frontières luxembourgeoises, nous avons utilisé la carte 'CLC+ Backbone' en résolution 10 m produite en janvier 2023 par l'Agence européenne pour l'environnement (https://land.copernicus.eu/pan-european/clc-plus/ clc-backbone/clc-backbone).

Toutes les analyses spatiales et les manipulations de couches ont été réalisées grâce au logiciel QGIS v 3.22.15 (QGIS Development Team 2021).

2.5. Analyses statistiques

En premier lieu, nous avons utilisé les dates d'observations de pontes de grenouilles rousses en Wallonie pour les années 2010, 2011, 2012, 2021 et 2022 (mises à disposition par la cellule herpétologique de l'association Natagora). Nous avons calculé la date médiane des observations wallonnes pour chaque année. Nous avons ensuite comparé ces dates médianes avec les dates des passages réalisés sur chaque site échantillonné au Luxembourg. Ainsi, 9 sites prospectés en 2021 ont été retirés du jeu de données pour les analyses car la prospection a été réalisée le 02/04/2021, trop tardivement par rapport au pic d'observation des pontes. Ainsi, 246 sites ont finalement été conservés pour les analyses.

À partir des données de pontes récoltées entre 2021 et 2023, nous avons voulu savoir quelles variables environnementales sont associées à un nombre faible ou élevé de pontes. Pour cela nous avons réalisé des modèles linéaires généralisés (GLM) ajustés pour une distribution binomiale négative. Le premier modèle (N=246) inclut les six variables d'occupation du sol alors que le second (N=172) n'inclut que la présence de poissons. Concernant les variables d'occupation du sol, plusieurs modèles ont été calculés avec des combinaisons différentes des 6 classes aux trois échelles spatiales et nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) pour classer les modèles et en sélectionner le meilleur. Dans le modèle final, si l'effet d'une variable d'occupation du sol sur le nombre de pontes est significatif, une seule résolution spatiale est conservée (celle liée à l'AIC le plus bas).

Concernant l'évolution du nombre de pontes entre les deux périodes, nous avons créé une variable reliant le nombre de pontes entre 2010-2012 et 2021-2023. Pour chaque site d'étude, un coefficient multiplicateur entre le nombre de pontes de 2010-2012 et 2021-2023 a été calculé. Ce coefficient peut être positif ou négatif lorsque nous avons observé une augmentation ou une diminution du nombre de pontes. Si sur un site on observait une 'colonisation' ou une 'extinction' (absence de pontes sur l'une des deux périodes), alors la valeur du coefficient correspond au nombre de pontes apparues en 2021-2023 (valeur positive) ou au nombre de pontes qui ont été vues en 2010-2012 mais absentes en 2021-2023 (valeur négative). Pour les analyses, les sites pour lesquels nous avons constaté une absence de pontes sur les deux périodes ont été retirés car il n'y a aucune évolution en termes d'abondance. Ainsi, deux autres GLMs ajustés pour une distribution gaussienne ont été effectués en utilisant les variables d'occupation du sol pour l'un (N=192) et la présence de poissons pour l'autre (N=134). Comme précédemment, nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) pour classer et sélectionner le meilleur modèle pour les variables d'occupation du sol. Et de même, une seule résolution spatiale par variable significative a été conservée dans le modèle final.

Toutes les analyses ont été exécutées avec le logiciel R v.4.2.2. (R Core Team 2022).

3. Résultats

Pour la période 2010-2012, des pontes ont été détectées sur 173 sites avec en moyenne 84 (±18) pontes par site. Pour la période 2021-2023 des pontes ont été détectées sur 106 sites avec en moyenne 52 (±27) pontes par site. Ainsi, on observe respectivement

Tableau 1. Comparaison des indices de présence et d'abondance en grenouilles rousses entre les deux périodes d'échantillonnage sur les 246 sites.

	Périodes		Évolution
	2010 - 2012	2021 - 2023	
Nombre de sites avec présence de grenouilles rousses	173	106	-39%
Nombre de pontes moyen	84 ±18	52 ±27	-38%

un déclin estimé à 39 et 38% pour le nombre de sites de reproduction et le nombre de pontes de grenouilles rousses (tabl. 1). Si on analyse plus finement le nombre de pontes par site, on constate que plus de la moitié des amas observés en 2021-2023 comportaient moins de 50 pontes (tabl. 2). Donc, en plus du plus faible nombre de sites de reproduction observés, les surfaces de pontes sont bien plus faibles qu'en 2010-2012.

En observant la distribution géographique du nombre de pontes, on remarque tout d'abord un maintien de populations conséquentes sur le quart sud-ouest du Luxembourg (fig. 3). Le déclin des grenouilles rousses semble plus important au nord du pays où des pontes étaient observées sur presque tous les sites visités en 2010-2012 alors que 10 ans plus tard, l'absence de reproduction est constatée sur la majorité de ces mêmes sites. On observe également ce même phénomène pour un grand nombre de sites proches de la frontière française dans la Minette.

Tableau 2. Proportions de sites selon différents nombres de pontes pour chaque période d'étude. Ces pourcentages ont été calculés à partir du nombre total de sites sur lesquels au moins une ponte a été observée (N = 171 pour 2010-2012 ; N = 100 pour 2021-2023).

	Périodes	
	2010-2012	2021-2023
% entre 1 et 50 pontes	44	58
% entre 51 et 100 pontes	22	19
% entre 101 et 200 pontes	18	10
% entre 201 et 300 pontes	8	3
% entre 301 et 500 pontes	4	3
% plus de 500 pontes	4	7

Si on analyse les données d'abondance sur la période 2021-2023, plusieurs variables environnementales sont liées significativement au nombre de pontes. Tout d'abord, les sites entourés de forêt (fig. 4A, p=0,002) et de prairies (fig. 4B, p=0,009) sont plutôt favorables à la reproduction des grenouilles rousses. En revanche, peu de pontes sont trouvées au niveau de points d'eau entourés de terres arables (fig. 4C, p=0,034) ou très proches d'une route (fig. 4D, p=0,016). De plus, les grenouilles rousses préfèrent des mares qui ne sont pas empoissonnées pour se reproduire (Fig. 4E, p<0,001). En effet on trouve en moyenne une dizaine de pontes dans une mare avec poissons alors qu'en leur absence on en trouve en moyenne dix fois plus.

Concernant l'évolution du nombre de pontes entre les deux périodes, nous avons mis en évidence l'importance des surfaces forestières à large échelle autour des points d'eau (fig. 5A, p=0,012) et des prairies à proximité directe d'un site de ponte (fig. 5B, p=0,009) qui semblent nécessaires pour maintenir des populations viables de grenouille rousse. Nous pouvons aussi voir que les sites où l'on observe une diminution du nombre de pontes sont très souvent des mares avec présence de poissons en 2023 (fig. 5C, p=0,002).

4. Discussion

4.1. Déclin des grenouilles rousses au Luxembourg et plus largement en Europe

Nos résultats confirment une dégradation récente de l'état de conservation des populations de grenouilles rousses au Luxembourg.

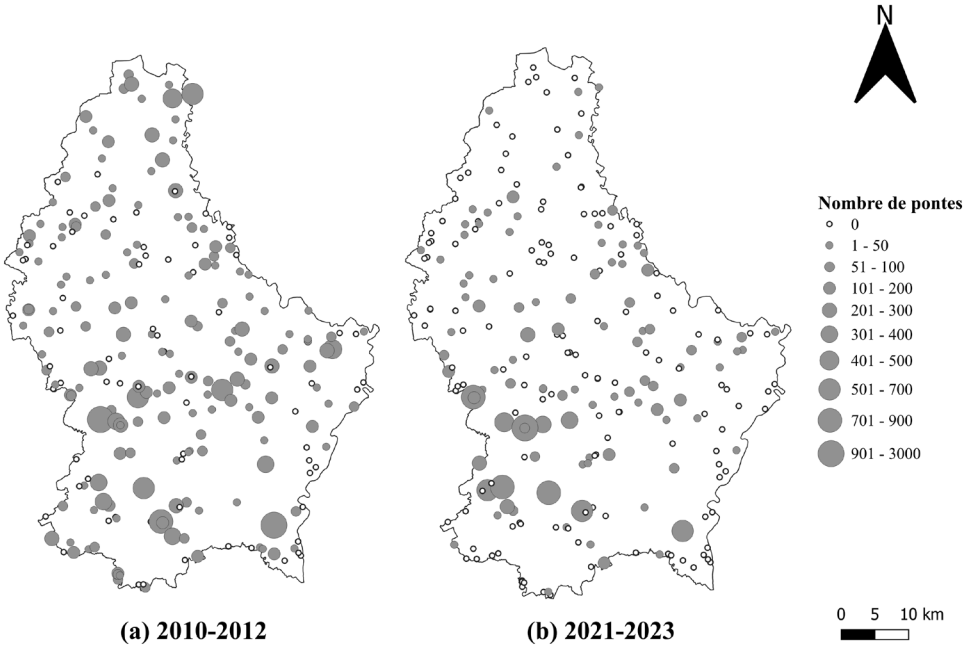


Figure 3. Répartition de l'abondance des pontes de grenouilles rousses au Luxembourg sur les 246 sites pour les deux périodes d'échantillonnage en (a) 2010-2012 et en (b) 2021-2023.

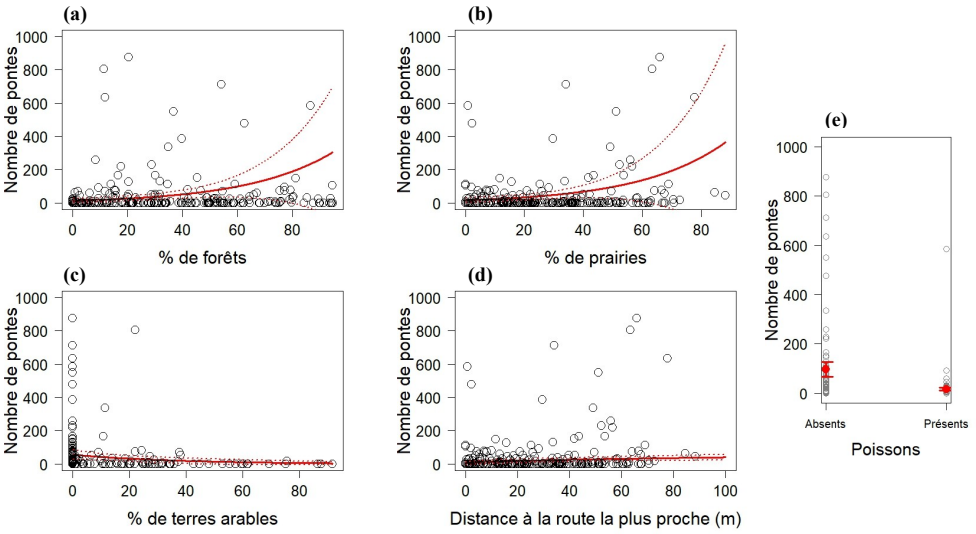


Figure 4. Estimations du nombre de pontes de grenouilles rousses sur la période 2021-2023 selon cinq variables environnementales : le pourcentage de l'habitat accessible occupé par de (a) la forêt et (b) des prairies dans un rayon de 400 mètres autour du site (N = 246) ; (c) le pourcentage de l'habitat accessible occupé par des terres arables dans un rayon de 100 mètres autour du site (N = 246) ; (d) la distance (m) à la route la plus proche (N = 246) ; (e) la présence ou l'absence de poissons sur le point d'eau (N = 172). Le GLM a été ajusté pour une distribution binomiale négative. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par les courbes en pointillés et les barres d'erreur.

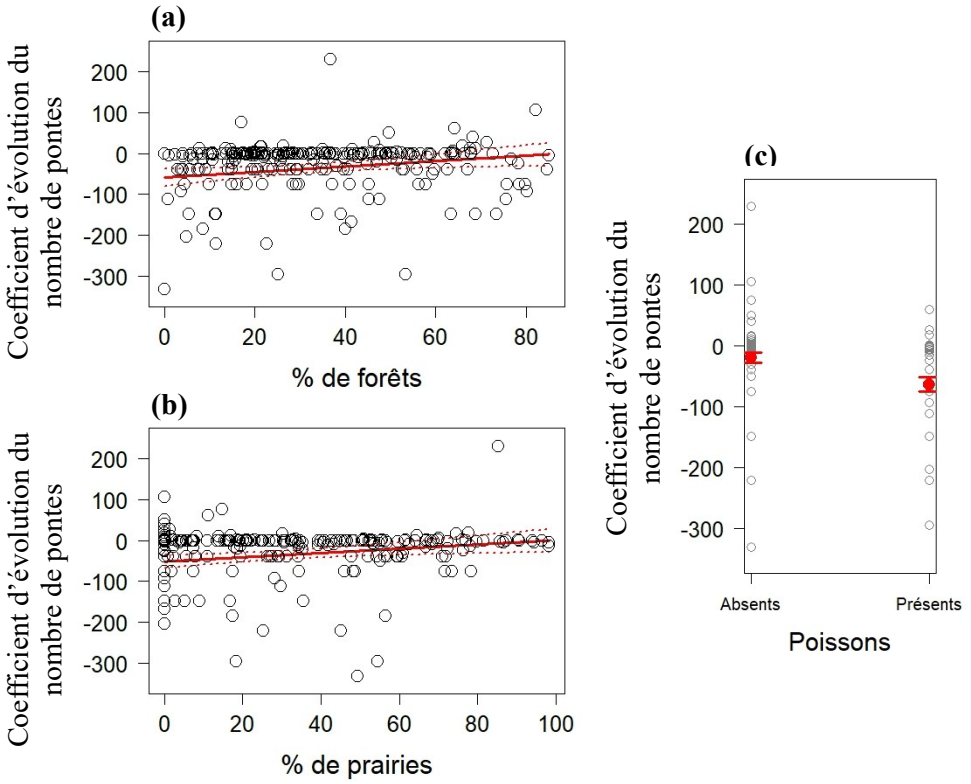


Figure 5. Estimations du coefficient d'évolution du nombre de pontes de grenouilles rousses selon trois variables environnementales : (a) le pourcentage de l'habitat accessible occupé par de la forêt dans un rayon de 1000 mètres autour du site (N = 192) ; (b) le pourcentage de l'habitat accessible occupé par des prairies dans un rayon de 100 mètres autour du site (N = 192) ; (c) la présence ou l'absence de poissons sur le point d'eau (N = 134). Le GLM a été ajusté pour une distribution gaussienne. Les intervalles de confiance à 95% sont représentés par les courbes en pointillés et les barres d'erreur.

Au-delà de cette confirmation, l'échantillonnage de 246 sites à travers le Luxembourg a permis de quantifier le déclin de l'espèce durant la dernière décennie, en termes de nombre de sites avec reproduction avérée de la grenouille rousse ainsi qu'en abondance de pontes. Nous avons mis en évidence une diminution de près de 40% des sites de reproduction utilisés par l'espèce au cours de la dernière décennie. Cela est préjudiciable au maintien de l'espèce au niveau paysager car lorsqu'une population locale d'amphibiens s'éteint, la recolonisation est moins susceptible d'avoir lieu que pour d'autres tétrapodes (Blaustein et al. 1994). En 2010-2012, la reproduction a eu lieu dans 69,5% des plans d'eau visités alors qu'on chute à 40,6% en 2021-2023. Même si le nombre moyen de pontes par site a diminué entre les deux périodes, il reste supérieur aux 37 pontes en moyenne trouvées en Belgique (Denoël 2004). Le déclin de 38% est supérieur aux 26% trouvés dans une étude suisse (Pellet & Schmidt 2015) mais comparable au déclin observé sur une autre population suisse suivie sur le long terme (Meyer et al. 1998). Ainsi, même si le nombre de grenouilles rousses reste abondant au Luxembourg, en tout cas sur certains secteurs, le déclin est marqué entre les deux périodes étudiées, principalement pour les populations de faibles effectifs.

4.2. Importance de l'habitat terrestre

Pour se déplacer entre les parcelles d'habitats favorables, les grenouilles rousses ont besoin d'un habitat terrestre adéquat comme

de la forêt ou des prairies gérées extensivement (Lardner & Loman 2009). Notre étude montre que des surfaces forestières conséquentes autour des sites de reproduction sont associées à un déclin plus modéré des populations de grenouille rousse. Une quantité importante de boisements est essentielle pour maintenir des populations d'amphibiens sur le long terme (Herrmann et al. 2005). D'autres auteurs ont trouvé une association positive entre la présence de l'espèce et la présence de forêts (Van Buskirk 2005, Hartel et al. 2010), particulièrement sur une surface d'un hectare autour des sites (Boissinot et al. 2015). Les boisements sont indispensables pour les déplacements migratoires des grenouilles, la recherche de nourriture ou encore l'hivernation (Boissinot et al. 2015). La grenouille rousse est une espèce adaptée aux régions froides donc une diversité de micro-habitats comme des souches d'arbres ou du bois mort sont nécessaires pour faire face aux variations de température ou d'hygrométrie (Marnell 1998).

Nous avons également trouvé sur certains sites une abondance de pontes élevée dans les prairies humides inondées durant la période de reproduction. Nos analyses et d'autres études soutiennent l'importances de ces prairies pour le maintien des populations (Loman & Andersson 2007, Băncilă et al. 2017). Les prairies extensives sont bien utilisées par les adultes et les juvéniles (Vos et al. 2007) car elles facilitent les mouvements des individus (Reh & Seitz 1990). Le pâturage permet d'augmenter les ressources alimentaires pour les juvéniles et de limiter la hauteur de la couverture végétale (Băncilă et al. 2017). En revanche, le nombre de pontes trouvées était bien plus faible dans les mares entourées de milieux artificialisés et de terres arables. Les tendances des populations de grenouilles rousses dans ces milieux sont plus négatives que celles de milieux très peu exploités (Loman & Andersson 2007, Reid et al. 2014). Les zones d'agriculture intensive sont défavorables pour les amphibiens car on y trouve moins de refuges et de ressources alimentaires (Vos et al. 2007). Les terres agricoles peuvent aussi jouer un rôle de barrière aux déplacements des grenouilles rousses car le risque de prédation et de déshydratation est bien plus élevé dans ces milieux ouverts (Vos et al. 2007). De plus, en milieu agricole il faut aussi prendre en compte la disparition d'une grande partie des points d'eau, particulièrement lorsque la surface des terres arables augmente autour des étangs (Curado et al. 2011). Ce comblement progressif des mares est principalement lié au drainage des terres (Reid et al. 2014) mais aussi à l'abandon des points d'eau destinés au bétail (Denoël 2004, Curado et al. 2011). Au Luxembourg, quelques mares principalement localisées en carrières ont été comblées durant la période d'étude suite à la dynamique d'exploitation de ces sites, mais une attention particulière doit être portée aux mares en zone agricole.

Nous avons enfin montré que la présence de route à proximité d'un site de reproduction entraîne une diminution du nombre de pontes. Une autre étude montre que la présence de la grenouille rousse est négativement associée aux routes à fort trafic (Hartel et al. 2010). La mortalité routière est l'une des principales conséquences du trafic routier et la probabilité qu'une grenouille rousse soit tuée varie d'environ 40% sur des routes à trafic modéré jusque 98% lors de la traversée d'une autoroute (Hels & Buchwald 2001). Cette mortalité est notamment sévère lors de la migration prénuptiale et lors des nuits estivales chaudes et humides (Jacob et al. 2007). Les routes peuvent aussi avoir un effet barrière, ce qui accélère l'isolement génétique des populations de grenouilles rousses (Reh & Seitz 1990). Les effets des sels de déneigement peuvent également occasionner des dégâts lorsqu'ils sont déversés dans les habitats aquatiques. Ils peuvent entraîner une mortalité sévère des larves (Winkler & Forte 2011) et une réduction des performances locomotrices (Denoël et al. 2010).

4.4. Autres facteurs affectant les populations de grenouilles rousses

L'empoissonnement des habitats aquatiques semble être un facteur déterminant pour expliquer le faible nombre de pontes et le déclin des grenouilles rousses au Luxembourg. Lorsque des poissons sont présents dans les mares, la mortalité des têtards de grenouilles rousses est très élevée dans les

mares (Laurila 1998). De plus, la densité de grenouilles est plus faible dans ces mares empoissonnées (Reid et al. 2014) et des pontes y sont rarement trouvées (Kloskowski & Nieoczym 2022). Une étude menée dans les Pyrénées (Sequeiros et al. 2018) montre également que l'empoissonnement d'étangs dépourvus de poissons à l'origine a un fort impact négatif sur la présence de grenouilles rousses. Sur nos sites d'étude, nous avons principalement trouvé des épinoches à trois épines *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) et cette espèce de poissons prédate fortement les jeunes têtards de grenouille rousse, ce qui réduit la survie globale des têtards dans les mares (Laurila & Aho 1997). Les poissons peuvent prédater directement les têtards, les œufs ou même les adultes mais aussi altérer la qualité de l'eau en consommant la végétation aquatique et en facilitant la production d'algues (Jacob et al. 2007, Kloskowski & Nieoczym 2022). Pour éviter ces prédateurs, les grenouilles rousses choisissent davantage des mares jeunes ou temporaires pour se reproduire mais ils sont donc soumis au régime d'assèchement de celles-ci comme mentionné précédemment. Sur les mares suivies, il aurait été intéressant de comparer les tendances démographiques des populations de grenouilles rousses avec l'évolution de la présence et/ou l'abondance en poissons entre les deux périodes d'échantillonnage. Malheureusement l'information sur la présence de poissons pendant la période 2010-2012 n'est pas disponible. Un inventaire piscicole des mares échantillonnées dans le cadre de notre étude serait intéressant à réaliser pour améliorer notre connaissance de l'influence de la présence de poissons sur la reproduction des grenouilles rousses.

Lors de nos passages sur certains sites de reproduction, nous avons observé un certain nombre d'adultes et d'œufs potentiellement prédatés par des ratons laveurs *Procyon lotor* (Linnaeus 1758), une espèce de mammifère exotique envahissante au Luxembourg. Des observations similaires ont aussi été faites en Belgique (Collet et al. 2022). De plus, il est confirmé qu'en hiver et au printemps les amphibiens (adultes et œufs) sont prédominants dans le régime alimentaire des ratons laveurs (Libois et al. 2019). Il pourrait donc être intéressant d'examiner plus en détails l'impact des ratons laveurs sur les populations de grenouilles rousses. Même si aucune relation de cause à effet ne peut être établie à ce stade, il est intéressant de mentionner que le raton laveur est particulièrement abondant dans l'Oesling là où les déclins de la grenouille rousse sont les plus marqués (Mestdagh et al. 2024).

Le castor d'Europe *Castor fiber* (Linnaeus, 1758) présent dans certains cours d'eau et étangs du Luxembourg, pourrait quant à lui favoriser la présence et l'abondance de grenouilles rousses. Des études récentes ont montré que les grenouilles rousses se reproduiraient préférentiellement dans les étangs et les retenues d'eau occupés par des castors (Dalbeck et al. 2014, Collet et al. 2022). En effet, ces étangs bénéficient d'une forte insolation, sont toujours en eau et sont plutôt bien connectés entre eux (Dalbeck et al. 2014). De plus ils pourraient protéger les grenouilles rousses contre la prédation des ratons laveurs car ils sont plus difficiles d'accès (Collet et al. 2022). Il serait donc intéressant de répertorier les sites où des castors ont érigé un barrage et de réaliser des prospections durant la période de reproduction des grenouilles rousses pour évaluer dans quelles mesures ces sites récemment créés pourraient contribuer au maintien de l'espèce.

En plus d'individus morts par prédation, nous avons également trouvé des individus pour lesquels la cause de la mort était inconnue. Or la présence du champignon chytride *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) est avérée au Luxembourg depuis 2009. Plus récemment et dans le cadre du plan d'action national sur les maladies infectieuses émergentes touchant les amphibiens au Luxembourg, des localités ont également été testées positivement à la présence du champignon chytride *Batrachochytrium salamandrivorans* (2022) et du Bufonid Herpesvirus (2022) (Stassen & Lestang 2023, Stassen & Lestang 2024). Ces pathogènes pourraient en tout cas partiellement expliquer le déclin de la grenouille rousse dans certaines localités. Il serait donc intéressant de mener des investigations plus poussées afin d'évaluer les conséquences de ces agents pathogènes

sur le déclin des populations d'espèces répandues comme la grenouille rousse au Luxembourg.

4.5. Limites de cette étude et perspectives

Notre étude a été réalisée sous certaines contraintes qui limitent les conclusions à tirer concernant les tendances de populations de grenouille rousse et les causes du déclin. Tout d'abord, les sites n'ont pu être visités qu'une seule fois par période et tous les sites n'ont pas été visités la même année. Cela réduit l'effet d'une année exceptionnellement bonne ou mauvaise, mais nous ne pouvons pas prendre en compte les variations interannuelles du nombre de femelles qui se reproduisent, puisqu'en effet toutes les femelles ne se reproduisent pas tous les ans (Băncilă et al. 2017). Ensuite, il est aussi important de signaler que des mares ont été créées entre les deux périodes d'étude, notamment dans l'extrême nord et dans le sud-ouest du pays. Ainsi, ces mares nouvellement créées entre 2010-2012 et 2021-2023 pourraient avoir influencé la dynamique de reproduction de l'espèce sans qu'on ne puisse évaluer cet effet puisque ces mares n'ont pas été visitées pendant la deuxième période. L'idéal serait de prospecter également ces nouvelles mares pour estimer de manière plus précise la tendance globale. Cela pourrait être mis en œuvre au travers d'un suivi d'unités paysagères permettant d'appréhender l'impact de la dynamique des sites de reproduction sur les populations de grenouilles rousses. En plus des mares nouvellement créées, il serait idéal de prospecter tous les autres points d'eau disponibles au moment de la ponte (ornières, flaques d'eau par exemple) pour chaque unité paysagère. En effet, le nombre de petits points d'eau disponibles varie selon les précipitations hivernales et printanières. Le nombre de pontes pourrait alors se retrouver dilué dans ce plus grand nombre de points d'eau disponibles certaines années pluvieuses. Et enfin, il serait également intéressant d'étudier l'évolution de l'occupation du sol autour des mares entre les deux périodes et de lier cette évolution aux tendances démographiques des populations de grenouille rousse.

Il est démontré que la grenouille rousse se reproduit plus précocement à cause du changement climatique (Tryjanowski et al. 2003, Neveu 2009). Pour cette espèce, un réchauffement des températures pourrait lui être favorable en accélérant le développement des têtards (Egea-Serrano & Van Buskirk 2016). Ainsi, il serait très intéressant de continuer ce suivi des grenouilles rousses au Luxembourg sur le long terme en augmentant les fréquences intra-annuelles et interannuelles des prospections. Cela permettrait d'évaluer un potentiel effet du changement climatique sur la phénologie des pontes, mais aussi d'obtenir une estimation plus fiable des changements de distribution et d'abondance (Scherer & Tracey 2011).

4.6. Conclusion et éléments de gestion pour la conservation des grenouilles rousses

Cette étude confirme et quantifie la dégradation récente du statut de conservation de la grenouille rousse au Luxembourg évaluée jusqu'à présent principalement sur base d'avis d'experts (European Environment Agency 2019). Les sites de reproduction sur lesquels un déclin a été observés sont généralement des mares avec présence de poissons et entourées de peu de surfaces forestières et de prairies extensives. Ce déclin est d'origine multifactorielle et d'autres facteurs comme l'influence de la prédation ou des maladies infectieuses devraient être pris en compte dans des études futures. Malgré ce déclin, quelques aspects positifs sont notables. Tout d'abord, sur 2 sites des mares ont été créées par le syndicat SICONA entre les deux périodes en plus de celles existantes en 2010-2012. Nous avons observé une augmentation conséquente du nombre de pontes sur ces deux sites. La création de nouvelles mares semble donc prometteuse, tout en respectant quelques critères comme l'absence de poissons et la présence de végétaux immergés indigènes (Jacob et al. 2007). Pour l'emplacement de ces mares, nous proposons de privilégier les prairies extensives ensoleillées mais à moins de 100 m d'un massif forestier. Celles-ci bénéficieront à la grenouille rousse mais aussi à d'autres

espèces comme le crapaud commun (*Bufo bufo*) ou des espèces de tritons.

En plus de cela, l'habitat terrestre est essentiel à maintenir pour la dispersion et la migration (Semlitsch 2008) et garantir la connectivité entre les mares (Petranka et al. 2007). La conservation et l'aménagement des habitats terrestres devraient se faire à l'échelle du paysage et non pas uniquement de manière locale (Ficetola et al. 2011). Pour les grenouilles rousses, il est conseillé de protéger particulièrement les zones humides entourées de forêts avec une faible densité de routes (Herrmann et al. 2005). Par exemple, des auteurs suggèrent la conservation de 50 hectares de parcelles forestières autour des sites de reproduction (Boissinot et al. 2015). Concernant les routes, des mesures d'aménagement tels que les crapauducs et les barrières temporaires ou la fermeture de routes pendant la période de reproduction semblent prometteuses (Beebee 2013). Dans le futur il serait particulièrement intéressant d'évaluer précisément l'efficacité des différentes mesures (création de mares, restauration du milieu terrestre ou aménagements routiers) sur la dynamique des populations de grenouilles rousses au Luxembourg et ailleurs.

Remerciements

Nous tenons à remercier Hubert Baltus, Cyrille Charles, Alain Dohet, Viola Huck, Youri Martin, Roland Proess, Christophe Reitz, Sarah Vray et toutes les personnes ayant participé à la récolte des données de terrain. Nous remercions également l'association Natagora pour nous avoir transmis des données pour la Région wallonne. Enfin, nous tenons à remercier le ministère de l'Environnement, du Climat et de la Biodiversité pour le support financier au programme de monitoring national de la biodiversité au Luxembourg. Nous remercions Claude Meisch pour le travail éditorial, Romain Bei et Thierry Helminger pour la mise en page de l'article.

Références bibliographiques

Alho, J. S., G. Herczeg & J. Merilä, 2008. Female-biased sex ratios in subarctic common frogs. *Journal of Zoology* 275 (1): 57–63. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00409.x

Aston, R. J., R. C. Beattie & A. G. P. Milner, 1987. Characteristics of spawning sites of the common frog (*Rana temporaria*) with particular reference to acidity. *Journal of Zoology* 213 (2): 233–237. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb03697.x

Astruc, G., C. Miaud, A. Besnard & M. Barrioz, 2021. Le déclin alarmant des amphibiens de France: L'exemple étayé de la Normandie. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* 178: 57–74. https://doi.org/10.48716/bullshf.178-4

Baker, J. M. R. & T. R. Halliday, 1999. Amphibian colonization of new ponds in an agricultural landscape. *Herpetological Journal* 9: 55–63.

Băncilă, R. I., D. Cogălniceanu, A. Ozgul & B. R. Schmidt, 2017. The effect of aquatic and terrestrial habitat characteristics on occurrence and breeding probability in a montane amphibian: Insights from a spatially explicit multistate occupancy model. *Population Ecology* 59(1): 71–78. https://doi.org/10.1007/s10144-017-0575-4

Barrioz, M. & C. Miaud (coord.), 2016. Protocoles de suivi des populations d'amphibiens de France, « POPAmphibien Spécifique Grenouille brune ». Société Herpétologique de France, 8 pp.

Beebee, T. J. C., 2013. Effects of Road Mortality and Mitigation Measures on Amphibian Populations: Amphibians and Roads. *Conservation Biology* 27(4): 657–668. https://doi.org/10.1111/cobi.12063

Blaustein, A. R., B. A. Han, R. A. Relyea, P. T. J. Johnson, J. C. Buck, S. S. Gervasi & L. B. Kats, 2011. The complexity of amphibian population declines: Understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223(1): 108–119. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05909.x

Blaustein, A. R., D. B. Wake & W. P. Sousa, 1994. Amphibian Declines: Judging Stability, Persistence, and Susceptibility of Populations to Local and Global Extinctions. *Conservation Biology* 8(1): 60–71. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010060.x

Boissinot, A., P. Grillet, A. Besnard & O. Lourdais, 2015. Small woods positively influence the occurrence and abundance of the common frog (*Rana temporaria*) in a traditional farming landscape. *Amphibia-Reptilia* 36(4): 417–424. https://doi.org/10.1163/15685381-00003013

Collet, M., 2022. Le castor européen (*Castor fiber*) facilite-t-il la reproduction de la grenouille rousse (*Rana temporaria*) en Wallonie ? Mémoire de master non publié, Université de Liège, Liège, Belgique, 47 pp. https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/16076

Collins, J. P. & A. Storfer, 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9(2): 89–98. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00012.x

Curado, N., T. Hartel & J. W. Arntzen, 2011. Amphibian pond loss as a function of landscape change – A case study over three decades in an agricultural area of northern France. *Biological Conservation* 144(5): 1610–1618. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.011

Dalbeck, L., J. Janssen & S. Luise Völsgen, 2014. Beavers (*Castor fiber*) increase habitat availability, heterogeneity and connectivity for common frogs (*Rana temporaria*). *Amphibia-Reptilia* 35(3): 321–329. https://doi.org/10.1163/15685381-00002956

de Witte, G. F., 1948. Faune de Belgique: Amphibiens et Reptiles. Patrimoine du Musée royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles, 321 pp.

Denoël, M., 2004. Répartition, habitat et conservation des amphibiens du Pays de Herve (Belgique). *Bulletin de la société herpétologique de France* 111–112: 49–77.

Denoël, M., M. Bichot, G. F. Ficetola, J. Delcourt, M. Ylieff, P. Kestemont & P. Poncin, 2010. Cumulative effects of road de-icing salt on amphibian behavior. *Aquatic Toxicology* 99(2): 275–280. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.05.007

Egea-Serrano, A. & J. Van Buskirk, 2016. Responses to nitrate pollution, warming and density in common frog tadpoles (*Rana temporaria*). *Amphibia-Reptilia* 37(1): 45–54. https://doi.org/10.1163/15685381-00003029

Eigenbrod, F., S. J. Hecnar & L. Fahrig, 2008. Accessible habitat: An improved measure of the effects of habitat loss and roads on wildlife populations. *Landscape Ecology* 23(2): 159–168. https://doi.org/10.1007/s10980-007-9174-7

European Environment Agency, 2019. Species assessments at EU biogeographical level. Article 17 Web Tool. https://nature-art17.eionet.europa.eu/article17/

Ficetola, G. F., L. Marziali, B. Rossaro, F. De Bernardi & E. Padoa-Schioppa, 2011. Landscape–stream interactions and habitat conservation for amphibians. *Ecological Applications* 21(4): 1272–1282. https://doi.org/10.1890/10-0431.1

Grégoire, L. & N. Fasel, 2022. Suivi de la grenouille rousse dans le canton de Fribourg – Recensement 2022. Service des forêts et de la nature, État de Fribourg, Suisse, 14 pp.

Griffiths, R. A. & S. J. Raper, 1994. How many clumps are there in a mass of frog spawn? *British Herpetological Society Bulletin* 50: 14–17.

Guarino, F. M., I. D. Gi & R. Sindaco, 2008. Age structure in a declining population of *Rana temporaria* from Northern Italy. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54(1): 99–112.

Hakansson, P. & J. Loman, 2004. Communal spawning in the common frog *Rana temporaria*- Egg temperature and predation consequences. *Ethology* 110(9): 665–680. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01017.x

Hartel, T., O. Schweiger, K. Öllerer, D. Cogălniceanu & J. W. Arntzen, 2010. Amphibian distribution in a traditionally managed rural landscape of Eastern Europe: Probing the effect of landscape composition. *Biological Conservation* 143(5): 1118–1124. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.006

Hels, T. & E. Buchwald, 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biological Conservation* 99(3): 331–340. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00215-9

Herrmann, H. L., K. J. Babbitt, M. J. Baber & R. G. Congalton, 2005. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biological Conservation* 123(2): 139–149. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.025

Houlahan, J. E., C. S. Findlay, B. R. Schmidt, A. H. Meyer & S. L. Kuzmin, 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404(6779): 752–755. https://doi.org/10.1038/35008052

Inger, R., R. Gregory, J. P. Duffy, I. Stott, P. Voříšek & K. J. Gaston, 2015. Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology Letters* 18(1): 28–36. https://doi.org/10.1111/ele.12387

IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2022. *Rana temporaria.* The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T173101508A89705642. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20221.RLTS.T173101508A89705642.en

Jacob, J.-P., C. Percsy, H. de Wavrin, E. Graitson, T. Kinet, M. Denoël, M. Paquay, N. Percsy & A. Remacle, 2007. Amphibiens et Reptiles de Wallonie. Aves – Raînne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW-DGRNE), Série « Faune – Flore - Habitats » n°2, Namur, 384 pp.

Jarosiewicz, A., B. Radawiec & T. Hetmański, 2014. Influence of water chemistry and habitat parameters on the abundance of pond-breeding amphibians. *Polish Journal of Environmental Studies* 23(2): 349–355.

Kloskowski, J. & M. Nieoczym, 2022. Strong behavioral effects of omnivorous fish on amphibian oviposition habitat selection: Potential consequences for ecosystem shifts. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10, 856258. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.856258

Kyek, M., P. H. Kaufmann & R. Lindner, 2017. Differing long term trends for two common amphibian species (*Bufo bufo* and *Rana temporaria*) in alpine landscapes of Salzburg, Austria. *PLOS ONE* 12(11): e0187148. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187148

Lardner, B. & J. Loman, 2009. Does landscape and habitat limit the frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment. *Applied Herpetology* 6(3): 227–236. https://doi.org/10.1163/157075408X386196

Laurila, A., 1998. Breeding habitat selection and larval performance of two anurans in freshwater rock-pools. *Ecography* 21(5): 484-494. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00440.x

Laurila, A. & T. Aho, 1997. Do female common frogs choose their breeding habitat to avoid predation on tadpoles? *Oikos* 78(3): 585-591. https://doi.org/10.2307/3545621

Libois, R., V. Schockert, C. Lambinet, J. Richet, I. Campos Martinez, A. Levert & J. Gautherot, 2019. Trophic niche of three carnivores in southern Belgium: Raccoon (*Procyon lotor*), European badger (*Meles meles*) and stone marten (*Martes foina*). Unité de recherches zoogéographiques, Université de Liège, Liège, Belgique, 24 pp.

Loman, J. & G. Andersson, 2007. Monitoring brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in 120 south Swedish ponds 1989-2005. Mixed trends in different habitats. *Biological Conservation* 135(1): 46–56. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.09.017

Marnell, F., 1998. Discriminant analysis of the terrestrial and aquatic habitat determinants of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) and the common frog (*Rana temporaria*) in Ireland. *Journal of Zoology* 244(1): 1–6. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00001.x

Mestdagh, X., Y. Martin, N. Titeux, L. L'Hoste, M. Moes & C. Walzberg, 2024. Monitoring forest mammals with trail cameras in Luxembourg. Présentation non publiée, Luxembourg Institute of Science and Technology, Biodiversity Monitoring & Assessment team.

Meyer, A. H., B. R. Schmidt & K. Grossenbacher, 1998. Analysis of three amphibian populations with quarter–century long time–series. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265(1395): 523–528. https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0326

Miaud, C. & J. Muratet, 2018. Les amphibiens de France: Guide d'identification des œufs et des larves. Éditions Quae, 226 pp.

Neveu, A., 2009. Incidence of climate on common frog breeding: Long-term and short-term changes. *Acta Oecologica* 35(5): 671–678. https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.06.012

Pellet, J. & B. R. Schmidt, 2015. Analyse de l'évolution des communautés de batraciens dans les sites de reproduction d'importance nationale entre l'OBat (2001-2007) et le programme de suivi des effets de la protection des biotopes en Suisse WBS (2011-2014). Karch, Neuchâtel, 11 pp.

Petranka, J. W., E. M. Harp, C. T. Holbrook & J. A. Hamel, 2007. Long-term persistence of amphibian populations in a restored wetland complex. *Biological Conservation* 138(3–4): 371–380. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.05.002

Piha, H., M. Luoto, M. Piha & J. Merilä, 2007. Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. *Global Change Biology* 13(1): 300–311. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01276.x

Proess, R., 2016. Verbreitungsatlas der Amphibien des Großherzogtums Luxemburg. Ferrantia, Musée national d'histoire naturelle du Luxembourg, 114 pp.

QGIS Development Team, 2021. QGIS Geographic Information System (3.22.15). Open Source Geospatial Foundation. https://www.qgis.org/

R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing (4.2.2.). R Foundation for Statistical Computing, Vienna. https://www.R-project.org/

Reh, W. & A. Seitz, 1990. The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog *Rana temporaria*. *Biological Conservation* 54(3): 239–249. https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90054-S

Reid, N., S. K. Dingerkus, R. E. Stone, J. Buckley, T. J. C. Beebee, F. Marnell & J. W. Wilkinson, 2014. Assessing historical and current threats to common frog (*Rana temporaria*) populations in Ireland. *Journal of Herpetology* 48(1): 13–19. https://doi.org/10.1670/12-053

Scherer, R. D. & J. A. Tracey, 2011. A power analysis for the use of counts of egg masses to monitor wood frog (*Lithobates sylvaticus*) populations. *Herpetological Conservation and Biology* 6(1): 81–90.

Schneider, C. A., W. S. Rasband & K. W. Eliceiri, 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9(7), 671–675. https://doi.org/10.1038/nmeth.2089

Semlitsch, R. D., 2008. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *Journal of Wildlife Management* 72(1): 260–267. https://doi.org/10.2193/2007-082

Sequeiros, L., N. Castan & A. Soler, 2018. Effect of fish stocking on alpine populations of European common frog (*Rana temporaria*) in the Pyrenees National Park. *Herpetological Journal* 28(1): 43–49.

Stassen, R. & L. Lestang, 2023. Plan d'action national sur les maladies infectieuses touchant les amphibiens au Grand-Duché de Luxembourg (2023-2028). Étude commandée par l'Administration de la nature et des forêts, 27 pp.

Stassen, R. & L. Lestang, 2024. Compte-rendu : Groupe de travail sur les maladies infectieuses émergentes chez les amphibiens. 5 pp.

Stassen, R., J. Muller & L. Lestang, 2022. Protocole de désinfection et conseils pratiques pour la prévention de la transmission d'agents pathogènes tels que *Batrachochytrium salamandrivorans* (Bsal), *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) et Ranavirus entre les populations d'amphibiens. Administration de la nature et des forêts, Luxembourg, 9 pp.

Stuart, S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, D. L. Fischman & R. W. Waller, 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306(5702): 1783–1786. https://doi.org/10.1126/science.1103538

Titeux, N., M. Moes & L. Hoffmann, 2009. Élaboration d'un programme de surveillance et de monitoring de la biodiversité au Luxembourg. Ministère de l'environnement & Centre de Recherche Public - Gabriel Lippmann, Luxembourg, 370 pp.

Tryjanowski, P., M. Rybacki & T. Sparks, 2003. Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978-2002. *Annales Zoologici Fennici* 40(5): 459–464.

Van Buskirk, J., 2005. Local and Landscape Influences on Amphibian Occurrence and Abundance. *Ecology* 86(7): 1936–1947. https://doi.org/10.1890/04-1237

Vershinin, V. L., S. D. Vershinina, D. L. Berzin, D. V. Zmeeva & A. V. Kinev, 2015. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia. *Scientific Data* 2(1), 150018. https://doi.org/10.1038/sdata.2015.18

Vos, C. C., P. W. Goedhart, D. R. Lammertsma & A. M. Spitzen-Van der Sluijs, 2007. Matrix permeability of agricultural landscapes: An analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*). *Herpetological Journal* 17(3): 174–182.

Winkler, J. D. & G. Forte, 2011. The effects of road salt on larval life history traits and behavior in *Rana temporaria*. *Amphibia-Reptilia* 32(4): 527–532. https://doi.org/10.1163/156853811X611608

Zanini, F., A. Klingemann, R. Schlaepfer & B. R. Schmidt, 2008. Landscape effects on anuran pond occupancy in an agricultural countryside: Barrier-based buffers predict distributions better than circular buffers. *Canadian Journal of Zoology* 86(7): 692–699. https://doi.org/10.1139/Z08-048