

Connaissance & gestion des habitats

Influence de la structure du bocage sur les amphibiens et les reptiles

Une approche multi-échelles



Paysage bocager des Deux-Sèvres.

Depuis 2007, nous étudions les communautés de reptiles et d'amphibiens des paysages bocagers dans le département des Deux-Sèvres. Ces travaux ont un objectif double : mieux comprendre la relation entre le paysage bocager et la diversité ainsi que l'abondance de ces organismes ; intégrer les reptiles et les amphibiens dans les problématiques de conservation du bocage. Nous faisons ici la synthèse des principaux résultats recueillis dans le cadre de ces travaux.

es fortes mutations des paysages bocagers ont stimulé l'émergence de recherches sur la biodiversité en milieu agricole, et notamment sur l'impact des changements des pratiques culturales sur la faune et la flore. En Europe et en France, plusieurs études ont été menées sur différents groupes faunistiques, notamment les mammifères (cf. Gelling et al., 2007; Boughey et al., 2011), les oiseaux (cf. Hinsley & Bellamy, 2000; Moutaud et al, 2012) et certains invertébrés tels que les carabes (cf. Millán de la Peña et al., 2003; Aviron et al., 2005). Des études plus ponctuelles ont aussi été conduites sur certaines espèces de lézards, serpents (cf. Naulleau et al., 1996; Graitson, 2008) et d'amphibiens (cf. Denoël, 2004; Boissinot, 2010).

Pour permettre le maintien à long terme de la biodiversité de l'éco-complexe bocager, il est essentiel de prendre en compte la diversité des espèces constitutives. En effet, l'évaluation de la qualité des habitats ne peut se faire qu'à la lumière d'une approche globale, considérant des groupes aux besoins écologiques contrastés. Si des espèces d'intérêt cynégétique ont été davantage étudiées en matière d'évaluation de la qualité du bocage et de sa gestion, des groupes moins emblématiques et peu considérés tels que les reptiles et les amphibiens peuvent apporter des informations essentielles à ces égards.

ALEXANDRE BOISSINOT¹,
PIERRE GRILLET²,
SOPHIE MORIN-PINAUD³,
AURÉLIEN BESNARD⁴,
OLIVIER LOURDAIS¹

¹ Centre d'études biologiques de Chizé, CNRS (UMR 7372) – Villiers-en-Bois. boiss_a@yahoo.fr; lourdais@cebc.cnrs.fr ² Naturaliste indépendant 10, rue de la Sayette – 79340 Vasles. p.grillet@wanadoo.fr

³ Pôle Bocage ONCFS, Délégation interrégionale Poitou-Charentes-Limousin. sophie.morin@oncfs.gouv.fr

⁴ Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (UMR 5175), EPHE, Biogéographie et écologie des vertébrés Montpellier. aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr

L'éco-complexe bocager

Le paysage bocager traditionnel est un véritable « éco-complexe », caractérisé par une mosaïque d'habitats composée des systèmes haies, prairies, cultures, bois, mares, étangs, rivières (Blandin & Lamotte, 1988). Ces milieux sont interconnectés dans l'espace et interagissent temporellement. Cet éco-complexe fournit ainsi une multitude de micro-habitats et de conditions microclimatiques qui peuvent être exploitées par une grande biodiversité, notamment les amphibiens et les reptiles.

Le département des Deux-Sèvres est dominé à hauteur de 55 % par les paysages bocagers (figure 1). Cette situation fait de ce département une zone privilégiée pour l'étude des interactions entre le bocage et la biodiversité. La trame bocagère du département abrite neuf espèces de reptiles et quinze taxons d'amphibiens (tableau 1).

Figure 1

Sensibilité des amphibiens et des reptiles

Particulièrement bien représentés au sein des paysages de bocage traditionnel, les amphibiens et les reptiles demeurent généralement absents des problématiques actuelles d'évaluation, de gestion et de restauration de ces milieux. Cette faiblesse s'explique principalement par des raisons culturelles. Néanmoins, les amphibiens et les reptiles sont particulièrement sensibles à l'agencement du paysage et aux pratiques qui en découlent, et sont donc potentiellement de bons indicateurs de la qualité des milieux. Ces organismes ectothermes ne produisent pas de chaleur et leur température peut varier selon les conditions ambiantes. Ils sont donc très dépendants de la qualité thermique et hydrique des habitats et micro-habitats. Les amphibiens ont de plus un cycle de vie bimodal nécessitant des habitats terrestres et aquatiques. Ils sont particulièrement sensibles à l'agencement des milieux dans le paysage et à différents agents d'agression, tels que les pollutions agricoles (nitrates, pesticides). Les amphibiens et reptiles ont également des capacités de déplacement et de dispersion limitées (inférieur à 1 km), qui amplifient les effets de la fragmentation des milieux. Par exemple, des travaux menés sur la vipère aspic ou le lézard vert ont mis en évidence des déplacements et des tailles de domaines vitaux réduits, couvrant moins d'un hectare en moyenne (Saint-Girons & Bradshaw, 1989 ; Naulleau *et al.*, 1996). Ces aspects vont conditionner la persistance d'une espèce vivant dans un milieu dégradé. En effet, suite à une perturbation de l'habitat, il sera impossible aux individus de se déplacer sur de longues distances, afin de trouver de nouveaux milieux d'accueil.



En Deux-Sèvres, la vipère aspic est étroitement associée au paysage bocager conservé, avec un linéaire de haies dense.

Distribution des bocages de France et des Deux-Sèvres.

France

Liste des espèces d'amphibiens et de reptiles mentionnées dans l'article.

Principales villes

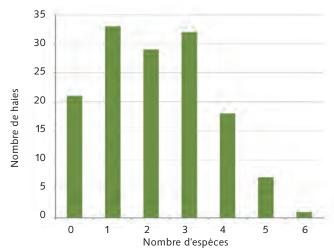
Trame bocagère

: CREN Poitou-Charentes 1999 et Brunet et Dionnet In To

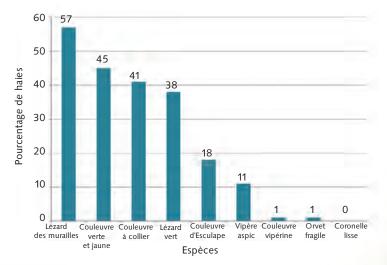
10_km

	Nom français	Nom latin		
Amphibiens	Crapaud commun	Bufo bufo		
	Rainette verte	Hyla arborea		
	Grenouille agile	Rana dalmatina		
	Grenouille rousse	Rana temporaria		
	Grenouille verte	Pelophylax kl. esculentus		
	Grenouille rieuse	Pelophylax ridibundus		
	Triton marbré	Triturus marmoratus		
	Triton crêté	Triturus cristatus		
	Salamandre tachetée	Salamandra salamandra		
Reptiles	Vipère aspic	Vipera aspis		
	Couleuvre à collier	Natrix natrix		
	Couleuvre vipérine	Natrix maura		
	Coronelle lisse	Coronella austriaca		
	Couleuvre verte et jaune	Hierophis viridiflavus		
	Couleuvre d'Esculape	Zamenis longissimus		
	Lézard des murailles	Podarcis muralis		
	Lézard vert occidental	Lacerta bilineata		
	Orvet fragile	Anguis fragilis		

Histogramme du nombre d'espèces de reptiles par haie. Figure 2



Histogramme des proportions de haies occupées par chaque espèce de reptiles.



Méthode d'échantillonnage des reptiles

La richesse spécifique en reptiles a été caractérisée sur 141 haies, réparties dans 25 exploitations agricoles et sur l'ensemble de la trame bocagère du département des Deux-Sèvres entre 2011 et 2012. Les tronçons de haies de 100 mètres de longueur ont été équipés de quatre plaques (bandes transporteuses usagées de carrière) de 100 x 60 cm, espacées de 30 mètres les unes des autres. Huit passages ont été réalisés entre la fin du mois de mars et la fin du mois de juin, en couplant une prospection à vue (animaux en exposition directe) et le relevé des plaques (animaux sous abri).

Couleuvre verte et jaune sous une plaque refuge disposée en bordure de haie.



Des constats inquiétants

En 2011 et 2012, nous avons recensé les espèces de reptiles (encadré 1) présentes sur 141 haies, réparties dans 25 exploitations des Deux-Sèvres. Nos résultats montrent que la richesse spécifique naïve moyenne observée est de deux espèces et conduisent à des constats alarmants (figures 2 et 3). Sur 1 089 observations de squamates1 effectuées sur les deux années, nous n'avons réalisé qu'une seule observation d'orvet fragile ; la vipère aspic n'a été contactée que sur quinze haies et la couleuvre vipérine sur une seule (figure 3). La coronelle lisse, bien que présente dans le département, n'a quant à elle jamais été observée. Ces constats correspondent bien au « ressenti » exprimé par de nombreux naturalistes, à savoir une diminution très nette au cours de ces vingt dernières années des observations de couleuvre vipérine dans le bocage deux-sévrien, de même, et pour la même période, qu'une très nette raréfaction des observations de vipère aspic, même dans des milieux paraissant encore très favorables pour ces deux espèces ; ce dernier constat étant également partagé par l'ensemble des agriculteurs locaux.



Lézard vert occidental.

¹ Ordre de reptiles à écailles qui muent, comprenant notamment les lézards et les serpents.

Des haies structurées pour les reptiles...

Nos travaux nous ont permis d'identifier des variables structurantes de la haie qui influencent la richesse spécifique ainsi que la présence de plusieurs espèces. Ainsi, un ourlet herbacé en pied de haie, supérieur à un mètre de largeur, est l'une des composantes les plus importantes (tableau 2). Celle-ci influence positivement la richesse spécifique, de même que les probabilités de présence de la vipère aspic, de la couleuvre verte et jaune, de la couleuvre à collier et du lézard des murailles. D'autres composantes ont aussi été mises en évidence. Ainsi, la présence d'un talus exposé au soleil dans la haie influence positivement la richesse spécifique, de même que la probabilité de présence du lézard vert. L'existence de caches (pierriers, bois mort) est favorable au lézard des murailles, tandis que la largeur et la hauteur de la haie vont influencer la présence de la couleuvre d'Esculape. Ces données suggèrent que plusieurs variables structurelles de la haie jouent un rôle fonctionnel important pour

les reptiles. Par exemple, l'ourlet herbacé offre probablement un microclimat favorable et permet aux lézards et serpents de s'exposer en réduisant les risques de prédation. La présence d'un talus est également une composante importante en offrant une diversité de refuges.

...et des biotopes de reproduction fonctionnels pour les amphibiens

Une étude, conduite sur un réseau de 79 mares *(encadré 2)*, a permis d'identifier cinq composantes qui influencent la richesse et/ou la présence d'amphibiens à l'échelle du biotope de reproduction : le recouvrement en végétation aquatique, l'épaisseur de vase, la surface, la profondeur maximale et l'ombrage.

Le recouvrement en végétation aquatique explique particulièrement bien la richesse en amphibiens et la probabilité de présence de la grenouille verte, de la grenouille rieuse et de la salamandre tachetée (figure 4). En effet, la végétation aquatique est connue pour contrôler la productivité



Variables influençant la richesse spécifique et la présence de reptiles. Tableau 2

	Largeur ourlet herbacé	Largeur haie	Hauteur haie	Herbacée centre	Talus	Caches	Densité de haie
Richesse spécifique en reptiles	+++						+++
Vipère aspic	+						+
Couleuvre verte et jaune	++						
Couleuvre d'Esculape		+	+	++			
Couleuvre à collier	+			+			
Lézard vert					+++		
Lézard des murailles	+					+++	

Méthode d'échantillonnage des amphibiens

Nous avons échantillonné la communauté d'amphibiens de 79 mares lors de trois passages de nuit, entre février et juin 2007. Chaque passage étant espacé d'un mois environ. Trois méthodes d'inventaire, permettant de détecter les amphibiens avec un haut degré de confiance, ont été utilisées. Un point d'écoute est réalisé pendant cinq minutes à quelques mètres de la mare. Cette technique concerne exclusivement les mâles chanteurs d'anoures. Une pause d'une minute est réalisée avant d'effectuer une recherche sur l'ensemble de la mare, avec un projecteur halogène muni d'une ampoule de 100 Watts. Nous comptabilisons le nombre d'individus de chaque espèce observés ainsi que les pontes d'anoures. Une portion représentative de la mare est ensuite sélectionnée et délimitée pour réaliser une pêche-échantillon. Sur cette portion, nous effectuons 15 coups d'épuisette. L'épuisette est munie d'un filet avec des mailles de 4 mm qui permet de capturer les larves et les têtards des différentes espèces, ainsi que les adultes.

Grenouille agile.

Nous avons également étudié 96 sites de reproduction potentielle pour la grenouille rousse en 2011. Les sites se composent de dépressions humides et de petits ruisseaux temporaires. Deux passages ont été effectués entre le début du mois de janvier et le début du mois de mars sur chaque site. Cette période couvre l'intégralité de la période de ponte dans la région. Les sites occupés ont fait l'objet d'un recensement exhaustif du nombre de pontes.

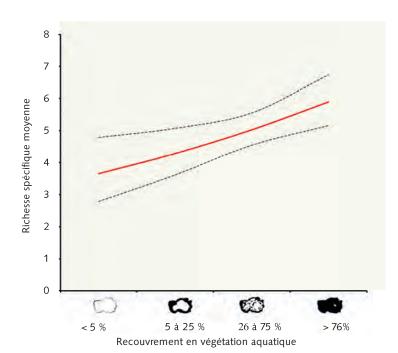




Grenouille rousse dans une galerie de micromammifère proche d'un ruisseau.

Relation entre la richesse spécifique en amphibiens et le recouvrement en végétation aquatique (%) dans les mares de reproduction.

Estimation de la réponse en rouge et intervalle de confiance en pointillés gris



d'invertébrés-proies, procurer des supports de ponte, influencer la taille des pontes, assurer une protection contre les prédateurs et procurer une variété de micro-habitats. La vase dans les mares est un paramètre favorable à la grenouille verte et à la grenouille rieuse. Le complexe des « grenouilles vertes » passe typiquement la période froide enfoui dans la vase des mares ou dans les galeries situées dans les berges. La forte épaisseur de vase permet ainsi de lutter contre les risques de gel. Cette composante est également favorable aux têtards et larves d'amphibiens pour lutter contre la prédation. D'autres composantes agissent plus ponctuellement sur la présence de certaines espèces, telles que la profondeur d'eau et l'ombrage. Par exemple, les mares à faible profondeur d'eau sont favorables à la salamandre tachetée.

Une étude complémentaire, menée spécifiquement sur la grenouille rousse, a permis d'identifier les sites de reproduction utilisés. Elle montre une nette association aux dépressions humides temporaires pour sa reproduction. Les sites occupés sont composés pour moitié de prairies inondées (52 %). L'espèce utilise également les bordures de bois inondés (15 %), les fossés inondés (13 %) ainsi que les ruisseaux temporaires (12 %). Elle se rencontre plus ponctuellement dans des ornières, des chemins inondés et des cultures inondées.

L'importance de l'hétérogénéité du paysage pour les amphibiens...

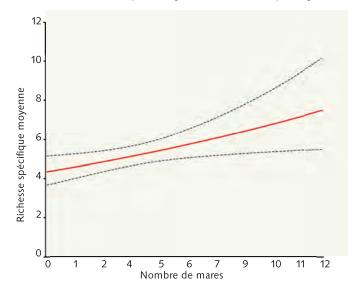
Pour les amphibiens, la prise en compte des éléments environnants au biotope de reproduction est importante, car ils sont à la base de processus clés tels que la migration, la dispersion et la dynamique des métapopulations. Nos travaux nous ont permis d'identifier des compartiments du paysage favorables et défavorables aux espèces (encadré 3). Par exemple, la densité de mares dans le paysage influence positivement la présence de plusieurs espèces (triton crêté, grenouille verte, grenouille rieuse, grenouille agile et crapaud commun) et, de fait, la richesse spécifique (figure 5). Nos résultats soulignent également l'importance des boisements pour plusieurs espèces (grenouille rousse, crapaud commun, grenouille agile, grenouille verte, salamandre tachetée et triton marbré) dans des rayons compris entre 50 et 1 500 mètres depuis l'habitat de reproduction (figure 6). L'habitat forestier fournit de l'ombre et de la litière organique, régule la température et retient l'humidité. Ces espaces sont utilisés par les amphibiens durant leur cycle de vie et constituent par exemple des zones pour l'hibernation, l'alimentation et la migration. Pour la grenouille rousse, les populations les plus importantes sont observées dans les bocages dominés par de nombreux boisements humides, connectés à des prairies humides par des distances inférieures à 1 000 mètres. Chez cette espèce, nous avons pu observer en période post-reproductrice

l'utilisation de petits ruisseaux comme corridors de déplacement pour rejoindre les boisements périphériques. Elle utilise particulièrement bien les petits embâcles des ruisseaux ainsi que les galeries de micromammifères présentes dans les talus des berges et les haies entre chaque phase de déplacement.

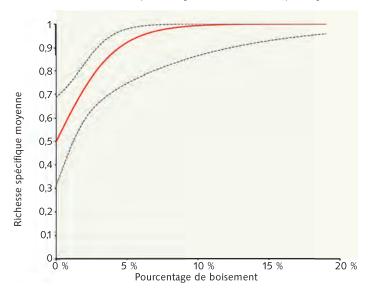
Un linéaire de routes important dans le paysage influence négativement la probabilité de présence du triton marbré, de la salamandre tachetée et de la rainette verte à une large échelle. Les fortes proportions de cultures affectent négativement la richesse spécifique ainsi que la présence de la grenouille agile, du triton marbré et de la grenouille verte. La dominance de ces compartiments dans les paysages bocagers entrave les déplacements d'amphibiens vers les parcelles d'habitat favorables. De plus, aux cultures sont souvent associés la destruction des mares et l'assèchement des zones humides.

Relation entre la richesse spécifique en amphibiens et le nombre de mares dans un « patch » bocager de 50 hectares.

Estimation de la réponse en rouge et intervalle de confiance en pointillés gris.



Probabilité de présence de la grenouille agile en fonction des proportions environnantes de boisements depuis la mare de reproduction dans un « patch » bocager de 78 hectares. Estimation de la réponse en rouge et intervalle de confiance en pointillés gris



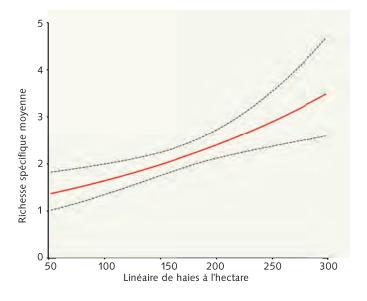
...et d'un réseau de haies dense pour les reptiles

La densité du maillage de haies est une composante qui influence la richesse spécifique en reptiles, ainsi que la probabilité de présence de certaines espèces dont la vipère aspic, particulièrement emblématique du bocage. Par exemple, une densité élevée de haies de 300 ml/ha à l'échelle d'un patch bocager de 16,5 hectares est associée à une richesse spécifique moyenne supérieure à trois espèces, soit une valeur 2,5 fois plus élevée qu'avec une faible densité en haies de l'ordre de 60 ml/ha (figure 7). Les structures linéaires que représentent les haies peuvent avoir des fonctions multiples. Elles peuvent jouer un rôle de corridors biologique entre les différentes composantes du paysage bocager. Elles peuvent aussi offrir des milieux de vie favorables au maintien de populations structurées en réseaux. Le bocage traditionnel peut abriter des quantités importantes de squamates ; leur nombre augmente avec la longueur des éléments linéaires.

Les observations récentes suggèrent que des modifications dans les pratiques agricoles entraînant la dégradation des haies ont un impact très fort sur les populations de serpents (Guiller et al., 2006). Il est donc fort probable que les remembrements conduits dans les années 1970-1980 aient eu un impact majeur sur les populations de reptiles. Toutefois, nous ne disposons pas de données quantifiées pour le démontrer. Les données obtenues sur les populations actuelles et le contexte de dégradation des habitats soulignent l'urgence de la prise en compte des reptiles dans une gestion durable des réseaux de haies.

Relation entre la richesse spécifique en reptiles et la densité de haies (ml/ha) à l'échelle d'un « patch » bocager de 16,5 hectares.

Estimation de la réponse en rouge et intervalle de confiance en pointillés gris.



La puissance des SIG pour l'extraction des variables environnementales

Les variables paysagères utilisées pour l'ensemble de ces études ont été extraites par Système d'information géographique (SIG), en utilisant des référentiels de l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN) tels que la BD Ortho® 2002, la BD Ortho[®] 2007 et la BD Topo[®] 2007, ainsi que des données de terrain. Les paramètres paysagers ont été extraits avec des disques concentriques (buffers ou zones tampons) de taille variable. Les disques concentriques sont régulièrement utilisés comme outils de sélection en analyse spatiale. Ils permettent l'étude des relations spatiales d'objets (dans la présente étude, les mares, les dépressions humides et les haies) avec les objets voisins (exemple : proportion de boisements, densité de mares dans un rayon de 200 mètres).



Conclusions et perspectives

Ces premiers résultats démontrent l'importance de reconnaître le bocage comme un paysage à haute valeur biologique. Les paysages bocagers sont encore trop souvent considérés comme « banals » ou encore « d'intérêt patrimonial moyen » même par certains naturalistes -, parce que les espèces présentes ne sont pas officiellement menacées à court terme. Or, nos constats démontrent le contraire. Ainsi, des espèces qualifiées jusqu'à présent de relativement communes se raréfient de plus en plus. C'est le cas pour la couleuvre vipérine, la vipère aspic, le crapaud commun ou la rainette verte, et avec elles de nombreuses autres espèces.

La simplification des paysages et l'intensification des pratiques agricoles entraînent une altération des habitats à la fois quantitative (densité en haies, nombre de mares) et qualitative (disparition des refuges, de micro-milieux, pollutions). Nos résultats

mettent en évidence la nécessité de conserver une mosaïque d'habitats et de microhabitats qui structurent le bocage à l'échelle de l'exploitation agricole. Le maintien de ces composantes semble possible en conservant des systèmes agricoles de type polyculture-élevage à caractère extensif.

Il serait souhaitable que ces premiers résultats puissent être considérés lors des réflexions en cours et à venir autour de la Politique Agricole Commune (maintien de l'élevage, éco-conditionnalité, Mesures agroenvironnementales et climatiques), au sujet de la mise en œuvre de la trame verte et bleue à différentes échelles et dans le cadre du développement de l'agro-écologie en France.

Remerciements

Nous tenons à remercier les nombreuses personnes qui, par leur concours, ont largement contribué à la conduite de ces différentes études. Merci à l'ensemble des agriculteurs qui ont accepté que l'on étudie leurs haies et leurs mares. Merci à Deux-Sèvres Nature Environnement, à Aude Mathiot, à François Rousseau, et à Hugo et Nathan Braconnier pour leurs contributions. Ces travaux n'auraient pas pu être conduits sans le soutien de la région Poitou-Charentes (appel à projets de recherche : thème Croissance verte, excellence environnementale, éco-activités, biotechnologies et écologie industrielle), l'ONCFS – Pôle bocage et faune sauvage, le Conseil général des Deux-Sèvres, la Fondation de France et la Fondation Marcel Bleustein Blanchet.

Contacts

Sites Internet
www.amphibien-reptile-bocage.com
www.polebocage.fr
www.cebc.cnrs.fr

Bibliographie

- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J. & Schermann, N. 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. Agriculture, Ecosystems and Environment 108: 205-217.
- Blandin, P. & Lamotte, M. 1988. Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'écologie* 19 : 547-555.
- Boissinot, A. (éd.). 2010. Amphibiens et paysages bocagers : influence de la structure du biotope de reproduction et de la configuration paysagère. Éditions universitaires européennes, Sarrebruck, Allemagne. 312 p.
- Boughey, K.L., Lake, I.R., Haysom, K.A. & Dolman, P.M. 2011. Improving the biodiversity benefits of hedgerows: How physical characteristics and the proximity of foraging habitat affect the use of linear features by bats. *Biological Conservation* 144: 1790-1798.
- 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.
- Gelling, M., Macdonald, D.W. & Mathews, F. 2007. Are hedgerows the route to increased farmland small mammal density? Use of hedgerows in British pastoral habitats. *Landscape Ecology* 22: 1019-1032.
- Graitson, E. 2008. Éco-éthologie d'une population de vipères péliades (Vipera b. berus L.) dans une région de bocage du sudouest de la Belgique. Bulletin de la Société Herpétologique de France 128: 3-19.

- Guiller, G. & Legentilhomme, J. 2006. Impact des pratiques agricoles sur une population de Vipera berus (Linnaeus, 1758) (Ophidia, Viperidae) en Loire-Atlantique. Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France 28 : 73-82.
- Hinsley, S.A. & Bellamy, P.E. 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *Journal of Environmental Management* 60: 33-49.
- Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P. & Burel, F. 2003. Landscape context and carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 94: 59-72.
- Moutaud, J., Boutin, J.-M., Bertrand, A.M. & Morin, S. 2012. Quelle est la capacité d'accueil des haies pour l'avifaune en France ? Étude sur les colombidés et les turdidés. Faune sauvage 294 : 24-29
- Naulleau, G., Bonnet, X. & Duret, S. 1996. Déplacements et domaines vitaux des femelles reproductrices de vipères aspic *Vipera aspis (Reptilia, Viperidae)* dans le centre-ouest de la France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* 78 : 5-18.
- Saint-Girons, H. & Bradshaw, S.D. 1989. Sédentarité, déplacements et répartition des individus dans une population de *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) (*Lacertilia, Lacertidae*). Bijdragen tot de Dierkunde, 59: 63-70
- Tourneur, J.-C. & Marchandeau, S. 1996. Milieux bocager et biodiversité. Les vertébrés typiques du grand-ouest. Enjeux de conservation de cet agro-écosystème. Première partie : faune et bocage. Bulletin Mensuel ONC 207 : 22-33.