

MARS 1998

VOLUME VIII

FASCICULE 7

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ DES SCIENCES NATURELLES
DE LA
CHARENTE-MARITIME



MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
----- La Rochelle -----

LA CISTUDE D'EUROPE, *Emys orbicularis*
dans le Marais de Brouage (Char.-Mar.) : cycle d'activité,
thermorégulation, déplacements, reproduction et croissance

par R. DUGUY et J.-P. BARON

Muséum d'Histoire naturelle, 28, rue Albert I^{er}, 17000 La Rochelle

Résumé - Notre étude, menée par captures, marquages et recaptures a porté sur une partie de la population de cistudes des marais de Brouage (Charente-Maritime, France). De 1994 à 1997, nous avons marqué individuellement 345 tortues et effectué 3 786 observations ou réobservations.

Si les cistudes suivies sur quelques années se révèlent grosso-modo sédentaires, quel que soit leur sexe, les recaptures de certains individus marqués entre 1982 et 1986 ont mis en évidence une forte émigration des mâles adultes.

La croissance est très rapide durant les premières années. La maturité sexuelle intervient vers l'âge de 11-12 ans chez les femelles et vers 8-9 ans chez les mâles. Elle coïncide avec l'arrêt de la croissance staturale. La densité est assez forte : environ 100 individus pour 6 km de canaux. Le sex-ratio est légèrement dévié en faveur des mâles et les immatures représentent environ 30 % de l'effectif total. Les cistudes sont actives de février à octobre. La saison des accouplements recouvre presque la période annuelle d'activité. Les femelles pondent deux fois par an. Les nouveau-nés émergent le plus souvent au printemps mais parfois aussi à la fin de l'été. La prédation sur les œufs et les nouveau-nés est très forte. La survie des nouveau-nés varie selon que le lieu de naissance comporte ou non, dans son environnement proche, un site aquatique particulièrement protégée des prédateurs.

Summary. - Our survey has been conducted by means of captures, markings and recaptures and has dealt with part of the population of European pond turtle (*Emys orbicularis*) from the marsh of Brouage (Charente-Maritime, France). From 1994 to 1997 we have marked individually 345 turtles and proceeded with 3 786 observations and reobservations.

If - on the whole - the turtles studied over a few years finally come out as sedentary whatever their sex, the recapture of some individuals which had been marked between 1982 and 1986, has however revealed a strong emigration of adult males. Growth is very quick during the first initial years : sexual maturity comes toward the age of 11-12 among females and the age of 8-9 among males. This coincides with the cessation of statural growth. Density is rather strong : around 100 individuals per miles of ditch. The sex-ratio is slightly in favour of the male population. Immature individuals represent about 30 % of total stock. Pond turtles are active from february to october. The mating season coincides almost to the day with the yearly period of activity. Females lay their eggs from early may to mid-july. Some females even lay twice a year. The newly born emerge mainly in spring, but this also occurs towards the end of summer. Predatory feeding on eggs or newly born is very substantial. Newly hatched individuals born in some laying sites however have a better chance of survival than others.

INTRODUCTION

La présence de la Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), en Charente-Maritime est attestée de longue date : elle figure, notamment, dans le bestiaire Roman (Duguy, 1993) et en 1600, pouvait être trouvée au marché de la Rochelle à 12 sols pièce (Musset, 1933). Les différents travaux qui, depuis, ont mentionné l'espèce témoignent de sa présence constante dans le département jusqu'à présent : Beltrémieux (1884) ; Duguy et *al.* (1980) ; Burneleau et Duguy (1981) ; Bertrand (1986) ; Servan (1986 b, c) ; Collin de l'Hortet (1992). Les récentes mises au point sur la répartition des données dans *l'Atlas des Amphibiens et Reptiles de France* (Servan, 1989) ainsi que dans *l'Atlas européen* (Gasc et *al.* 1997) permettent d'estimer que la limite septentrionale pour les populations reproductrices en Charente-Maritime se situe, actuellement, à la latitude de Rochefort.

Après les travaux fondamentaux de Rollinat (1934), l'écologie et la biologie de l'espèce en France n'ont pratiquement pas fait l'objet de publications jusqu'à une période très récente. L'étude de l'hématologie (Duguy, 1967), l'emploi de nouvelles techniques, notamment la télémétrie (Servan, 1987) et les marquages (Servan et *al.* 1986), mais aussi l'utilisation des données archéologiques pour la faunistique (Cheylan, 1998) ont élargi le champ des recherches. Celles-ci ont été entreprises en Brenne (Pieau, 1974) ; Servan, 1983, 1986 a, d, 1988, 1989 ; Girondot et *al.* 1994), en Dordogne (Colineau, 1990 ; Naulleau, 1991 a, b) et dans le Midi méditerranéen (Cheylan et Poitevin, 1998).

Dans le marais de Brouage - *sensu lato* - la Cistude est connue pour y être d'observation courante mais, jusqu'à présent, les populations reproductrices n'avaient pas encore été étudiées. Une première campagne de marquages effectuée par l'un de nous (J.-P. Baron, 1982-1986) a été suivie de nouvelles recherches sur le terrain (R. Duguy, 1994-1997). A l'origine, c'est à l'acquisition de sept hectares de marais par la SEPRONAS*, en 1993, que fut initiée cette étude dont l'un des buts était de montrer la valeur remarquable de ce biotope. L'ensemble des données que nous avons pu collecter sur le terrain nous a fourni les éléments d'une synthèse que nous présentons dans ce présent travail.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

L'espèce étudiée est la Cistude d'Europe, *Emys orbicularis*, (Linnaeus, 1758) mais il n'est pas possible d'en préciser la sous-espèce. Selon Fritz (1996), l'expansion de *E.o.galloitalica* dans l'ouest de la France et sa rencontre avec *Emys o. orbicularis* a produit une intergradation entre les deux sous-espèces.

Le secteur du marais de Brouage dans lequel a été poursuivie cette étude se situe dans sa partie est, sur la commune de Saint-Sornin. L'ensem-

* Société d'études et de protection de la nature en Aunis et Saintonge.

ble du terrain prospecté couvre approximativement 150 hectares comprenant un réseau de fossés d'une longueur linéaire de l'ordre de 30 km. Au cours d'une première période de prospection de 1982 à 1986 (J.-P. Baron), les 62 journées sur le terrain ont donné lieu à 260 observations visuelles et à 67 captures avec marquage (25 ♂, 37 ♀ et 3 nouveau-nés). Les travaux ont été repris de 1994 à 1997 (R. Duguay) pendant 425 jours permettant de collecter 3 526 observations visuelles et d'effectuer 345 captures avec marquages (162 ♂, 146 ♀ et 37 juvéniles dont 6 de moins de 6 g. Sur cet ensemble, 138 captures (72 ♂, 59 ♀ et 7 juvéniles) ont été faites dans une partie du marais nommée « Grand Bariteau » d'une surface approximative de 30 hectares où le total linéaire de fossés est voisin de 6 km. L'âge de certaines tortues a été évalué par le décompte des anneaux cornés de croissance. Seuls ont été retenus les cas sans ambiguïté présentant des lignes d'arrêt de croissance très lisibles, sans lignes secondaires. Nous nous sommes limités aux individus de 10 ans au plus (voir Castanet, 1988).

Tous les fossés, ainsi que les trois mares permanentes ont été codés pour localiser exactement les observations : celles-ci ont comporté, en outre, la date, l'heure et les données météorologiques (température de l'air et de l'eau, insolation, direction et force du vent). En ce qui concerne les captures, la technique employée a consisté à utiliser une époussette à très long manche (4,5 m) permettant d'atteindre la tortue exposée au soleil sur la berge du fossé opposée à l'observateur. Lors de la capture, la température cloacale est immédiatement prise, le sexe déterminé (au-delà de 100 g), puis la tortue est placée en captivité pendant 48 heures pour la pesée, les mensurations (droites) de la dossière et du plastron. Au total, 60 femelles ont été radiographiées (50 Kw, 40 Mas), une ou plusieurs fois, entre 1983 et 1997. Ces clichés ont permis, dans 30 cas, d'affirmer la gravidité de la femelle et de compter les œufs.

Le marquage pratiqué a été double :

- marquage permanent par codage des écailles marginales (voir Servan et al., 1986) avec une ou plusieurs encoches en V. Les individus déjà marqués par perforation d'une ou deux écailles marginales de 1982 à 1986 n'ont pas reçu d'autre marquage permanent.

- marquage à la peinture blanche (glycérophtalique) sur la dossière après nettoyage et légère abrasion de celle-ci. Les numéros peints ont l'avantage de permettre l'identification à distance, sans recapture, et demeurent lisibles pendant au moins deux ans. Les captures pour marquages qui nécessitent la mise à l'abri de la Cistude pendant 48 heures ne perturbent pas les individus : ceux-ci sont souvent observés à la même place dans les jours qui suivent leur lâcher. Pour les juvéniles de moins de 100 g, les chiffres ont été remplacés par des signes géométriques (+, X, /, etc.) en raison de la faible dimension de la dossière qui ne permet pas d'y peindre des numéros pouvant aller jusqu'à trois chiffres.

Les réobservations de cistudes marquées ont été effectuées par recapture ou par lecture à distance des numéros peints sur la dossière. Dans ce

cas, il est parfois difficile de déchiffrer les numéros à trois chiffres, soit en raison de la position de l'individu ou d'une couverture partielle de sa dossière par les lentilles, soit du fait de sa plongée rapide à la vue de l'observateur. La distance de fuite peut alors atteindre une trentaine de mètres, comme nous l'avons constaté fréquemment, tandis que le bruit ou les vibrations du sol n'entraînent pas de réaction.

RÉSULTATS

CYCLE ANNUEL D'ACTIVITE

Dans le secteur de marais où nous avons poursuivi notre étude, les différentes parcelles sont séparées par un réseau de fossés assez dense : on peut approximativement estimer qu'un hectare possède ~ 200 m de fossés. Ceux-ci présentent des milieux différenciés suivant leur largeur (2 à 4 m), la profondeur d'eau (~ 30 à 150 cm) et la végétation rivulaire (absente après curage, touffes de joncs, roseaux, végétation arbustive surplombant les berges). Ces paramètres écologiques, auxquels il faut ajouter l'orientation ainsi que proximité d'un rideau d'arbres abritant du vent, conditionnent, dans une très large mesure, la fréquentation des fossés.

L'influence de ces facteurs est particulièrement importante à la fin de l'hivernage lors des premières sorties observées dans la deuxième quinzaine de février : 26.2.1994 ; 18.2.1995 ; 27.2.1996 ; 22.2.1997 (Fig. 1). Pour que les cistudes sortent de l'eau et montent sur les berges, ou sur des branches semi-immersées, une journée d'insolation continue est indispensable ; en revanche, la température de l'eau et celle de l'air peuvent être relativement basses : le minimum noté, le 27.2.1996, était de 8° pour l'eau et de 11° pour l'air. Les observations faites de

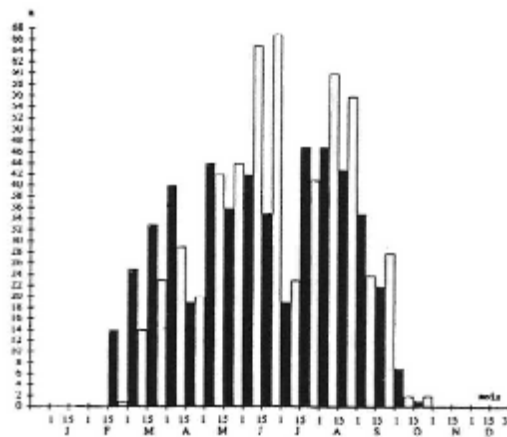


FIG. 1. - Fréquence, par sexe et par quinzaine, de 1 056 observations.

■ Mâles (n=509) :

□ Femelles (n=547) :

fin-février à fin-mars mettent en évidence des groupements localisés dans une partie seulement d'un même fossé : il n'est pas rare de voir une douzaine de cistudes sur moins de 50 m, alors que quelques isolées seulement sont visibles dans l'autre partie. La présence de ces micro-biotopes est à considérer comme la marque d'un site préférentiel d'hivernage. De tels fossés sont toujours localisés à la lisière des versants en bordure du marais. Ils sont bien protégés du vent, peu profonds mais avec une épaisse couche de vase molle et exposés à une insolation maximale en début d'après-midi, période la plus favorable pour les premières sorties de printemps. On observe, d'autre part, une nette différence du nombre des individus sortis, suivant le sexe : de fin-février à fin-mars, 64,5 % sont des ♂ et 34,5 % des ♀ (Fig. 1). Cette proportion tend à s'égaliser en avril et en mai, avant d'augmenter chez les femelles en juin, période où elles sont plus fréquemment observées en raison de leur présence sur les sites de ponte.

La phase d'activité maximale apparente, dans le cycle annuel, se trouve en mai et juin : c'est à cette époque que l'on peut observer le plus grand nombre d'individus sortis simultanément et remarquer des comportements trophiques. Les cistudes se tiennent alors en surface, et avancent très lentement en donnant des petits coups de bec - à la manière d'une poule qui picore - dans les lentilles ou les algues, très probablement pour y capturer des larves ou des petits gastéropodes. Pendant la saison estivale (juillet-août), mais suivant les années, quelques fossés peuvent se trouver complètement desséchés : il est peu probable que certains individus puissent y estiver en raison de la vase complètement durcie. En revanche, dans les fossés qui conservent une dizaine de centimètres d'eau sur vase molle, les observations restent relativement fréquentes. Il est d'ailleurs à remarquer que l'on ne constate pas de regroupements dans les autres fossés plus larges et plus profonds (plus de 1 m d'eau) où, d'une manière générale, les observations sont toujours plus rares.

A partir de septembre, le nombre des individus sortis diminue et devient très faible en octobre, avec une dominante de mâles. Les dernières observations faites l'ont été aux dates suivantes : 7.10.1994 ; 17.10.1995 ; 12.10.1996 ; 4.10.1997. Les quatre mois qui vont suivre sont caractérisés par une latence hivernale que les cistudes passent dans la vase du fond des fossés où la température est d'environ 6° (Naulleau, 1991). La hauteur d'eau sous laquelle elles se trouvent, pouvant atteindre 2 m dans certains points lors des hautes eaux, les isolent des variations climatiques, notamment lors des fortes périodes de gel.

THERMOREGULATION

L'activité diurne des cistudes comporte une période d'exposition au soleil (basking) employée à leur thermorégulation écologique, mais les plages horaires choisies varient suivant les saisons. De fin-février à mi-avril, ainsi qu'en septembre et octobre, les sorties s'observent en début d'après-midi, tandis que pendant la saison estivale deux périodes sont

distinctes : l'une en fin de matinée avec un maximum vers 10-11 heures (TU) et la seconde en fin d'après-midi, vers 16-18 heures (TU). La température corporelle des individus dépend de leur position dans le milieu naturel. De nombreuses variantes sont possibles : insolation maximale sur berge nue ou sur des branches ; abri de la végétation ; thermorégulation à la fois par l'insolation et par la température de l'eau lorsque les cistudes sont en surface sous la couche de lentilles, ou en eau libre.

Dès les premières sorties de fin d'hivernage, on peut observer quelques individus dont la température cloacale dépasse 30° (Fig. 2), mais c'est au moment de la période d'activité trophique maximale, en mai et juin, que les températures corporelles sont les plus élevées. Il est à remarquer que les journées de canicule ne modifient généralement pas les sorties : nous avons observé un mâle dont la température cloacale était de 32°, alors que la température de l'air atteignait 34° et celle d'une sonde thermique au sol 55°. On peut également constater que les sorties des cistudes sont essentiellement liées à l'insolation. Lors de journées chaudes avec une température de l'air de ~ 25°, mais un ciel couvert, très peu d'individus continuent à sortir.

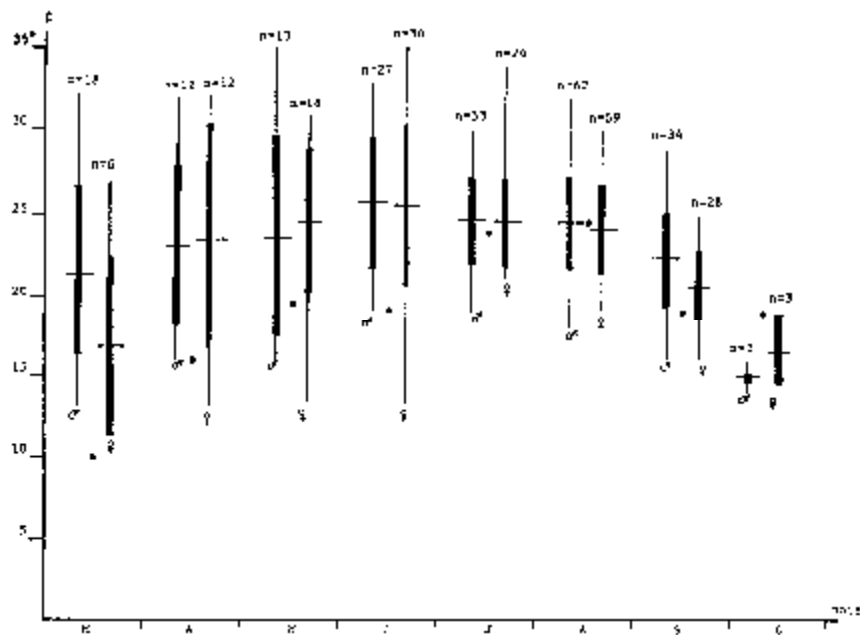


FIG. 2. - Températures cloacales de 202 mâles et 190 femelles.

Minimum-maximum : | moyenne : — écart-type : |

Température de l'eau en surface : •

En juillet et en août, la moyenne des températures corporelles est très proche de la température de l'eau (~ 24°) : les individus se tiennent souvent en surface, sous les lentilles. En revanche, lors des dernières sorties, en octobre, la température corporelle est inférieure à celle de l'eau de surface. Les probabilités de différences entre les températures corporelles aux différents mois (Tabl. I) font apparaître des variations significatives entre les mois de mars, de septembre, d'octobre et les mois d'été. Au total, il n'existe pas de différence significative entre les mâles et les femelles. En fait, la température corporelle apparaît très variable d'un individu à l'autre : à la même date et à la même heure, les écarts sont importants, aussi est-il difficile de préciser quelle est la température corporelle optimale.

Mois	A	M	J	J	A	S	O
Mars	-	-	++	++	+++	-	-
Avril		-	-	-	-	-	+
Mai			-	-	-	-	+
Juin				-	-	++	++
Juillet					-	++	++
Août						+++	+++
Sept							+++

MALES

FEMELLES

Mois	A	M	J	J	A	S	O
Mars	-	++	++	++	++	++	-
Avril		-	-	-	-	-	-
Mai			-	-	-	++	++
Juin				-	-	++	++
Juillet					-	++	++
Août						++	++
Sept.							++

TABL. I. - Probabilité d'une différence entre les températures cloacales, suivant le sexe, aux différents mois chez 392 cistudes (202 ♂, 190 ♀)

+ : p<0,05 ++ : p<0,01 +++ : p<0,001

EFFECTIFS

Dans l'ensemble des 3 526 observations par contact visuel, celles des individus marqués s'élèvent à 527. Nous en avons seulement retenu 207 pour lesquelles l'identification était fiable et, dans les autres cas, noté la présence d'individus portant une marque visible.

Le nombre des cistudes marquées atteint 345, au total, dont 162 ♂, 146 ♀ et 37 juvéniles. Parmi les 207 réobservations se trouvent 98 ♂ (60,4 %), 95 ♀ (65 %) et 14 juvéniles (37,8 %) (Tabl. II).

Males		Femelles		Juvéniles	
Marqués	Réobservés	Marquées	Réobservées	Marqués	Réobservés
162	98 (60,4%)	146	95 (65%)	37	14 (37,8%)

TABL. II. - Fréquence des réobservations chez 345 cistudes.

Dans le secteur de marais nommé « Grand Bariteau » où la longueur des fossés est voisine de 6 km, répartis sur une surface d'environ 30 hectares, nos prospections ont été très régulièrement suivies entre 1994 et 1997, ce qui a permis d'atteindre un nombre beaucoup plus élevé de réobservations. Ces pourcentages sont de 81,9 % pour les mâles, de 86 % chez les femelles et de 57,1 % chez les juvéniles, sur un total de 138 individus marqués (72 ♂, 59 ♀ et 7 juvéniles). Le secteur du « Grand Bariteau » n'étant pas isolé, il est bien évidemment soumis à des échanges d'individus avec les zones environnantes. Mais l'ensemble de nos observations a mis en évidence la sédentarité globale des cistudes durant les quatre ans du suivi (cf. Déplacements). La dernière année, par exemple, 13 individus non marqués seulement ont été repérés dans ce secteur. Si nous négligeons le flux d'individus entrant et sortant, nous obtenons pour le « Grand Bariteau » un effectif estimé d'environ 140 tortues.

DEPLACEMENTS

Analyse des réobservations à court ou moyen terme (1994-1997)

Dans la synthèse des données sur les déplacements, nous avons seulement pris en compte la distance maximale de réobservation, ce qui ne donne pas une vue exacte de l'espace vital fréquenté par les individus, mais ceux-ci étaient trop nombreux pour pouvoir présenter l'ensemble des observations. Néanmoins, on peut constater que, sur l'ensemble des individus, la grande majorité (88,6 %) a été observée à une distance comprise entre 50 et 400 m (Fig. 3). La comparaison entre les deux sexes montre une différence très significative, les distances de réobservations étant toujours supérieures chez les mâles ($X^2 = 16,95$ pour 4 ddl, $p < 0,01$). On peut d'ailleurs constater que les rares individus observés à plus de 1 000 m sont des mâles, aux distances suivantes : 1 200 (année de marquage = 0) ; 1 500, 1 500, 1 600 (0 + 1) ; 1 200 (0 + 2). Ces déplacements à longue distance

paraissent survenir brusquement et non progressivement. Nous en avons eu un exemple avec un mâle réobservé 15 mois après son marquage à 1 500 m de sa localisation d'origine alors qu'il avait été observé 14 fois entre-temps à 250 m en plus du point de marquage.

En ce qui concerne les femelles, il est à noter que celles retrouvées à 750, 850, 900 et 1000 m se sont déplacées en suivant un fossé principal longeant une route. Enfin, pour les deux sexes, les distances maximales de réobservation augmentent de façon très significative entre 0 et 0 +1 ($X^2 = 17,32$ pour 4 ddl, $p < 0,01$), mais non par la suite (0 + 1 comparé à 0 + 2 et plus ; $X^2 = 1,88$ pour 4 ddl, $p > 0,50$), ce qui paraît indiquer pour les deux sexes une forte tendance à la sédentarité sur une période de quelques années.

Analyse des réobservations à long terme (individus marqués entre 1982 et 1986 puis recapturés entre 1994 et 1997)

Dans les années 1990, 18 des 37 ♀ marquées au moins 8 ans plus tôt au « Grand Bariteau » ont été recapturées dans leur secteur d'origine soit 48,7 %. Deux d'entre elles furent recapturées à 450 et 550 m du point de marquage et les 16 autres à des distances situées entre 50 et 250 m du site de première capture (Fig. 3).

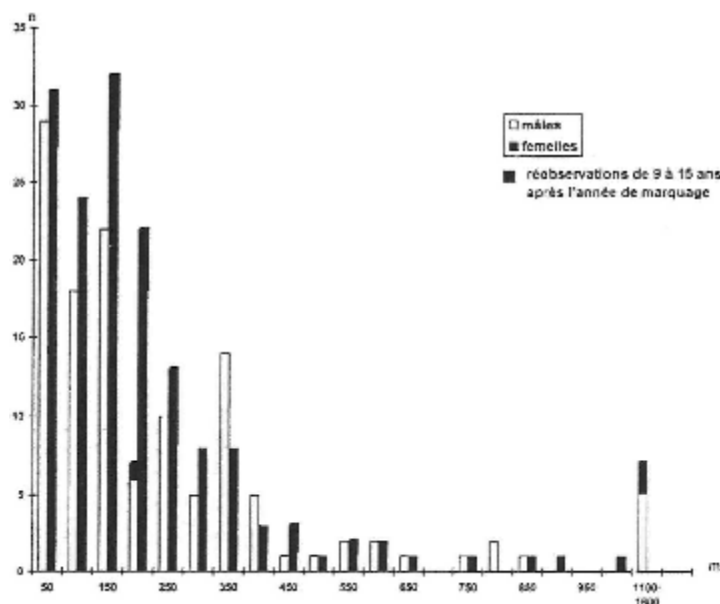


FIG. 3. - Fréquence des réobservations en fonction de la distance du point de marquage.

Mâles (n=129) : □ Femelles (n=154) : ■ Réobservations de 9 à 15 ans : ■

Si l'on considère les mâles, cette proportion n'est plus que de 4 % (1/25), la différence étant significative (G-test = 13,1 p < 0,01) (Fig. 3) En admettant que le taux de mortalité soit indépendant du sexe, ces résultats appuient très fortement l'hypothèse selon laquelle les mâles adultes effectueraient parfois de très grands déplacements sans retour d'un secteur à l'autre assurant ainsi le brassage des gènes alors que les femelles adultes resteraient sédentaires. Malgré la prospection régulière, entre 1994 et 1997, d'une très grande surface (~ 150 ha) dépassant largement le « Grand Bariteau » seulement deux dispersants, marqués dans les armées 1980, ont été recapturés. L'un a été localisé à 1 100 m du site de marquage, l'autre à 1 300 m (Fig. 3). Cela confirme l'hypothèse et laisserait même penser que de nombreux mâles marqués au « Grand Bariteau » dans les années 1980 auraient, en 1997, quitté définitivement le secteur d'étude.

CROISSANCE

Nous avons mesuré et pesé 8 nouveau-nés sitôt l'émergence. Leur masse atteignait, en moyenne, 4,0 g pour 24,2 mm de longueur droite de dossière.

La croissance est très rapide pendant les premières armées (Tabl. III). Chez 4 animaux maintenus en captivité dans des conditions naturelles, la masse corporelle s'est élevée d'environ 217 % en moyenne, dans la première année quand, dans le même temps, la longueur de dossière passait, en moyenne, de 24,6 à 37,6 mm.

	N	(♀ ; ?)	Longueur moyenne de la dossière (mm)	Masse corporelle moyenne (g)
émergence	S	(0 ; 8)	24,2 ± 1,1 (22,0-25,4)	3,98 ± 0,35 (3,50 - 4,65)
AN 1	4	(0 ; 4)	37,7 ± 1,2 (36,3 -39,0)	12,55 ± 1,37(10,50- 13,30)
AN 2	4	(0 ; 4)	61,8 ± 5,3 (54,3 -67,0)	41,3 ± 7,5 (30,0 - 45,0)
AN 3	3	(2 ; 1)	84,7 ± 6,0 (79,0-91,0)	88,3 ± 7,6 (80,0 - 95,0)
AN 4	5	(5 ; 0)	93,1 ± 11,3 (79,0-110,0)	101,3 ± 33,8 (65,0- 130,0)
AN 5	-	-	-	-
AN 6	3	(3 ; 0)	124 ± 8,0 (116,0- 132,0)	326,7 ± 37,9 (300,0 - 370,0)
AN 7	1	(1 ; 0)	132,0	350,0
AN 8	3	(3 ; 0)	131,7 ± 1,9(130,0- 133,0)	396,7 ± 15,3 (380,0-410,0)
AN 9	1	(1 ; 0)	149,0	555,0
AN 10	3	(3 ; 0)	161,7 ± 6,7 (156,0- 169,0)	715,0 ± 69,5 (670,0-795,0)

TABL. III. - Mesures moyennes des 17 tortues dont l'âge a pu être estimé par le compte des anneaux cornés de croissance (certains de ces individus ayant été recapturés). Les moyennes sont associées à l'écart-type et, entre parenthèses, à la dispersion totale. Nombre de femelles : ♀ Nombre d'individus de sexe indéterminé : ? . Les 4 individus âgés d'un an ont passé leur première année en captivité dans des conditions climatiques naturelles de Charente-Maritime.

Un juvénile, que nous estimons être dans sa deuxième année en avril 1996, a été capturé à quatre reprises. Sa masse corporelle a augmenté de plus de 183 % au cours de sa deuxième saison d'activité et encore de plus de 86 % durant sa troisième (Fig. 4). Le mâle n° 1, dont l'âge estimé est de 4 ans le 16 juin 1994 (190 g pour 110 mm de longueur de dossière) a été recapturé un an plus tard : il pesait alors 310 g pour 123 mm de dossière.

La croissance est maximale pendant les 5-6 premières années ; elle se ralentit ensuite à l'approche de la maturité sexuelle. La femelle n° 110 passe de 555 g pour 149 mm à 670 g pour 156 mm entre sa 9^e et 10^e année. La même femelle, recapturée à l'âge de 20 ans, pesait 760 g pour 163 mm. On compte au plus 12 anneaux cornés de croissance chez les femelles contre 9 chez les mâles. La maturité semble se situer aux alentours de 11-12 ans chez les femelles et probablement 8-9 ans chez les mâles. La maturité sexuelle coïncide grosso-modo avec l'arrêt total de la croissance staturale.

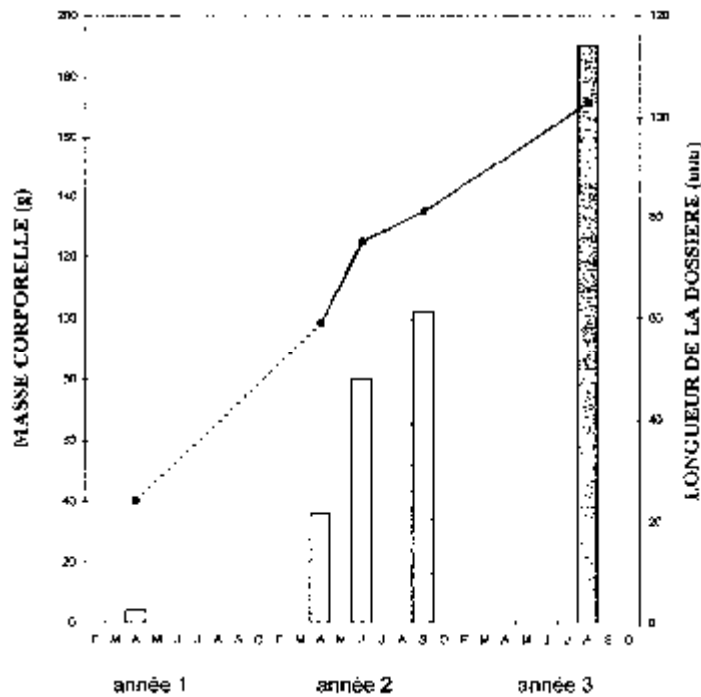


FIG. 4. - Croissance d'un juvénile, de sexe indéterminé, capturé 4 fois en 2 ans. L'âge de cet individu a été estimé à partir des données du Tableau III.
Histogramme : masse (g) courbe : longueur (mm)
Année 1 : mesures moyennes des nouveau-nés.
Années 2 et 3 : mesures du juvénile considéré.

Nous avons capturé de nombreuses femelles dont la croissance staturale, 10 ans et plus après leur première capture, était indétectable au pied à coulisse. Dix femelles sur les 18 recapturées à long terme présentaient les mêmes mesures de longueur de carapace que 10 ans et plus auparavant. La femelle n° 105, par exemple (140 mm de longueur en 1995) mesurait exactement 140 mm en 1984. Elle est la plus petite femelle considérée comme adulte. Sa masse varie, suivant les dates d'observations, entre 500 et 510 g.

Nous considérons comme adultes les tortues recapturées, à long ou moyen terme, dont la croissance staturale est nulle. Les mensurations moyennes des tortues adultes figurent dans le Tableau IV. Pour les femelles, nous avons vérifié que la longueur moyenne des individus dont nous avons pu noter l'arrêt de croissance ($n = 30$), ne diffère pas des 29 femelles radiographiées gravides ($f = 0,27$, $p < 0,05$). La plus grande femelle capturée, qui ne figure pas dans le tableau IV, atteignait 1 125 g pour une dossière de 190 mm de longueur.

	Femelles* n = 30	Femelles** n = 29	Mâles n = 23
Longueur de la dossière (mm)	159,7 ± 8,9 (140 - 180)	160,8 ± 7,1 (144 - 173)	149,5 ± 5,4 (138 - 160)
Masse corporelle (g)	726,9 ± 105,3 (530 - 930)	766,2 ± 90,2 (495 - 935)	487,1 ± 54,9 (380 - 615)

TABLEAU IV. - Mensurations moyennes des cistudes identifiées comme adultes sur le terrain d'étude.

Mâles : individus dont on a constaté l'arrêt de croissance staturale.

Femelles : nous en considérons deux ensembles distincts :

Femelles * : tortues dont on a constaté l'arrêt de croissance staturale.

Femelles ** : tortues chez lesquelles la radiographie a révélé la présence d'œufs.

D'une manière générale, les mâles adultes sont significativement moins grands et moins lourds que les femelles ($p < 0,001$) (Fig. 5). Pour ce qui est de la masse corporelle, la différenciation suivant le sexe est très nette : la plupart des mâles adultes pèse entre 500 et 550 g, alors que la masse corporelle des femelles se situe majoritairement entre 750 et 800 g. Le rapport masse corporelle/longueur de dossière, calculé chez 126 ♂, 109 ♀ et 24 juvéniles, montre que la masse évolue au cube de la longueur, donc approximativement comme le volume et il semble que la relation masse/volume soit quasi linéaire (Fig. 6).

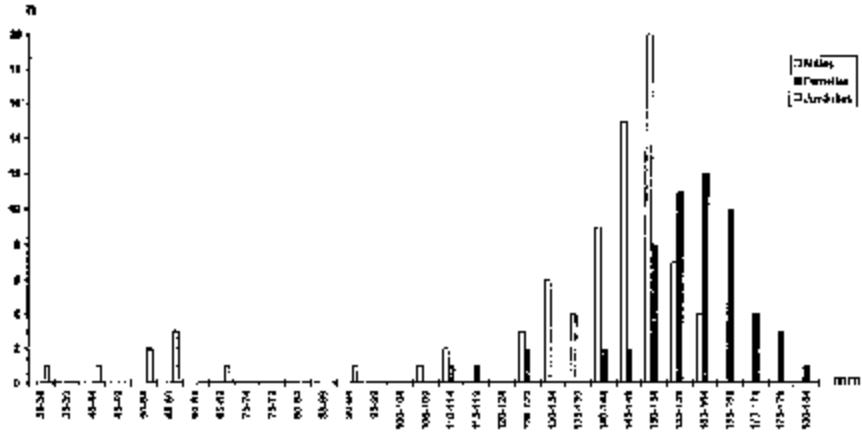


FIG. 5. - Longueur des dossières de 138 cistudes marquées au « Grand Bariteau ».
Mâles (n=72) : □ femelles (n=57) : ■ juvéniles (n=9) : ▒

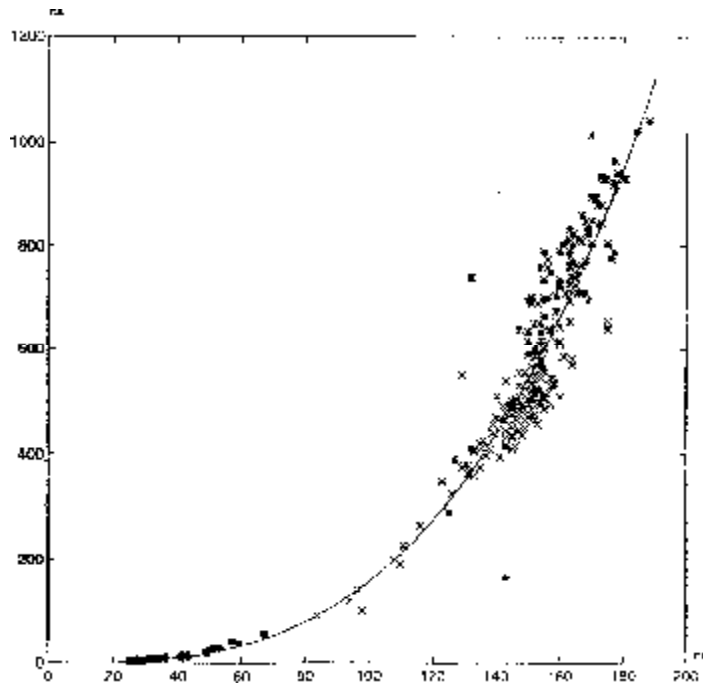


FIG. 6. - Rapport masse corporelle/longueur de dossière de 259 cistudes.
Mâles (n=126) : X Femelles (n=109) : * Juvéniles (n=24) : •

REPRODUCTION

Parmi les 73 cistudes dont nous avons pu juger, à moyen terme de la croissance staturale, 20 (soit 27,4 %) étaient encore en phase de croissance. Ce résultat indique, si l'on admet que l'arrêt de la croissance coïncide avec la maturité sexuelle, une proportion d'immatures d'environ 30 % dans l'ensemble de la population étudiée.

Sur l'ensemble du terrain d'étude, 302 cistudes ont été identifiées et sexées : nous avons compté 159 ♂ pour 143 ♀, soit un sex-ratio de 1,11, légèrement dévié en faveur des mâles.

La saison des accouplements recouvre la presque totalité de la période annuelle d'activité. Des couples - le mâle chevauchant la femelle - ont été observés, à terre ou dans l'eau, entre le 30 mars et le 8 octobre. Le pic d'activité sexuelle semble se situer en avril-mai, période où les observations sont les plus nombreuses.

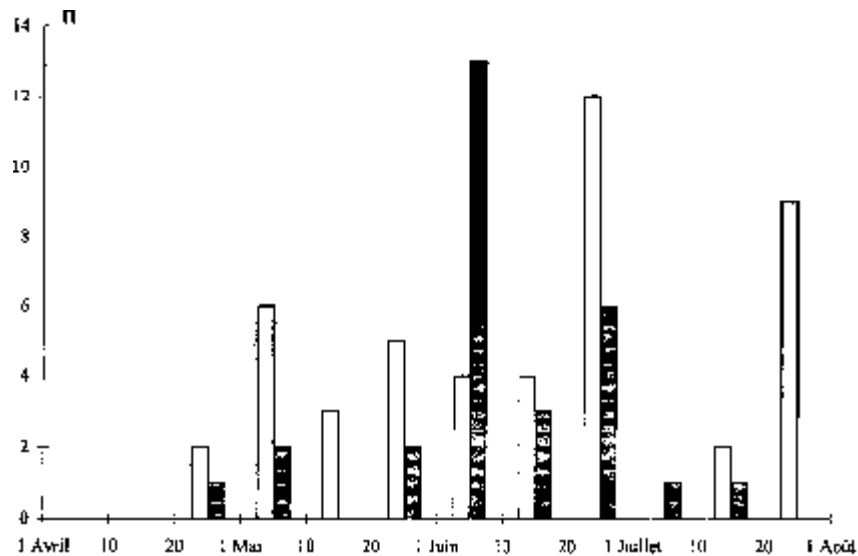


FIG. 7. - Résultats des 76 clichés radiographiques de femelles, effectués entre le 24 avril et le 24 juillet.

Présence d'œufs :

absence d'œufs :

La radiographie de 60 femelles a permis de préciser la période de gravidité. La femelle la plus précoce était gravide le 27 avril, alors que la plus tardive l'était le 11 juillet (Fig. 7). Il apparaît, néanmoins, que la plupart des femelles observées gravides le sont dans la première décade

de juin (91,6 %). Nous n'avons jamais observé d'œufs chez les femelles radiographiées dans la deuxième partie du mois de juillet. Dix-neuf pontes ont été examinées montrant un nombre d'œufs par femelle variant de 6 à 13 ($\bar{x} = 9,2 \pm 1,2$). Chez deux autres femelles, nous avons constaté la présence d'un et de 2 œufs seulement. Compte tenu de la date de l'examen radiographique (les 2 et 3.6.1996), il s'agissait probablement d'œufs restés après une première ponte. On note une corrélation légèrement positive entre le nombre d'œufs et la taille de la femelle (Fig. 8).

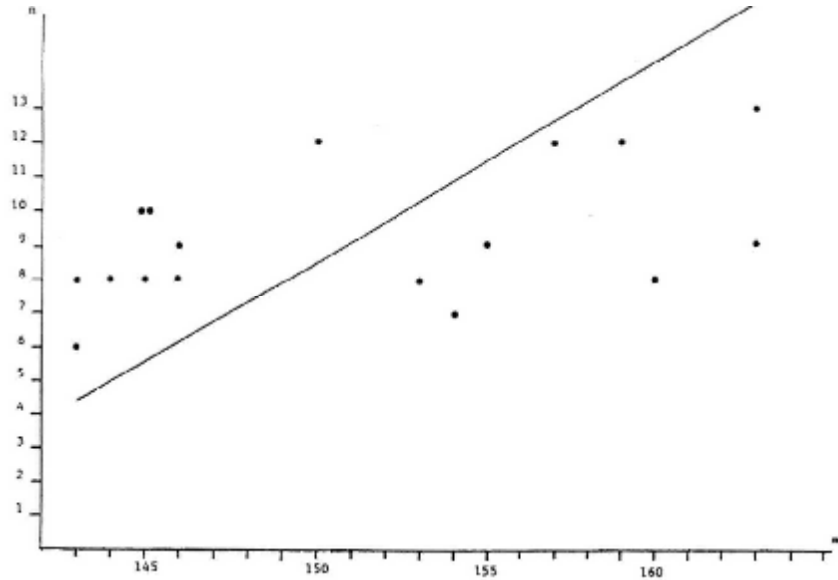


FIG. 8. - Nombre d'œufs observés par radiographie en fonction de la longueur de dossière des femelles (n=17). Corrélation en fonction linéaire : $r=0,467$

La saison de ponte s'étend du début mai à la mi-juillet. Toutefois, la majorité des observations sur les lieux de ponte ont été réalisées en juin. Les tortues pondent sur la bordure continentale du marais sur des pentes exposées au sud ou au sud-est, recouvertes de végétation herbacée. Quatre lieux de ponte sont, en général, pourvus d'une végétation rase et les pontes sont le plus souvent concentrées sur certaines parcelles favorables de quelques mètres carrés. Il ne semble pas y avoir de longue migration vers les lieux de pontes. Ceux-ci se situent en général à quelques centaines de mètres de l'espace utilisé pendant le reste du cycle annuel. Huit nids de tortues identifiées ont été localisés à des distances variant de 150 à 450 m du site de marquage ($\bar{x} = 262,5$ m).

Les pontes ont généralement lieu à la tombée du jour ou en début de nuit, entre 19 h (TU) et 23 h 30 (TU). Toutefois, une femelle a été surprise en train de creuser son nid à 14 h 30. La durée totale de la ponte, notée chez deux femelles, a été respectivement de 2 h (21 h à 23 h TU) et de 3 h (20 h 30 à 23 h 30 TU).

Certaines femelles ont été observées deux fois en activité de ponte sur le même site à un mois d'intervalle. La femelle n° 213, par exemple, observée le 17/5 a été réobservée le 18/6. Outre la fidélité au site, ces observations indiquent probablement la possibilité pour une femelle de pondre deux fois dans la même saison.

La reproduction peut être annuelle : deux femelles capturées gravides en 1996 ont été observées en ponte en 1997. Toutefois, l'absence d'œufs constatée par radiographie chez certaines femelles entre mai et juillet laisse supposer que toutes les femelles ne se reproduisent pas chaque année. Il est très courant d'observer des pontes prédatées. La prédation sur les pontes, en général nocturne, est le plus souvent l'œuvre de mammifères. C. Gallet (comm. pers.) a identifié 10 nids et les a observés régulièrement : il a constaté l'émergence des jeunes pour 3 de ces nids et la prédation totale pour 4, mais n'a malheureusement pas pu conclure pour les autres. G. Baron (comm. pers.) a essayé d'évaluer expérimentalement le taux de prédation. En juin 1995, il a enfoui 28 « pontes » de 5 œufs (œufs de caille) dans d'anciens trous de pontes répartis sur les 4 sites. Sur le premier site où 10 pontes avait été disposées, la prédation totale a été constatée 10 jours après. Dans les 3 autres sites, le relevé n'a été effectué que 20 jours après l'enfouissement. Sur un site, la totalité des pontes était prédatée (6/6) ; sur les deux autres, le taux de prédation n'était respectivement que de 50 % (3/6) et de 33,3 % (2/6).

L'émergence des nouveau-nés peut intervenir à la fin de l'été : le 11.9.1984, nous avons observé au « Grand Bariteau » un jeune en activité dont le vitellus n'était pas totalement résorbé. Toutefois, c'est en général au printemps que les nouveau-nés sont observés se déplaçant à terre (2.4.1995 ; 17.4.95 ; 12.4.1996 ; 27.4.96 ; 15.3.1997 ; 9.4.97 ; 17.5.97). La découverte de l'un de ces nouveau-nés qui avait encore la racine de son cordon ombilical fraîche permet de penser que les nouveau-nés restent le plus souvent dans le nid pendant l'hivernage et n'en émergent qu'au printemps.

La répartition des nouveau-nés dans le milieu naturel est très hétérogène. Un site de ponte présente dans son environnement proche deux mares persistantes occupant d'anciennes sablières où les jeunes individus sont protégés de certains prédateurs - notamment des oiseaux - par une végétation rivulaire très dense. Parmi les 26 tortues identifiées dans ces mares, 19 étaient immatures et 16 (soit 61,5 % de l'ensemble) étaient âgées d'un an au plus (masse moyenne = 7,13 g + 2,3) alors que cette dernière classe d'âge ne représente que 2 % des identifications sur le reste du terrain d'étude (n=324).

DISCUSSION

CYCLE D'ACTIVITE

Le cycle annuel d'activité de la Cistude dans le marais de Brouage montre une grande similitude avec celui des autres reptiles de la région, notamment pour la durée de l'hivernage identique à celle de *Vipera aspis* (fin octobre à fin février) (Duguy, 1963). Il en est de même pour les premières sorties pendant lesquelles les mâles sont nettement plus nombreux que les femelles, chez les deux espèces. On peut, également, remarquer l'utilisation de localisations écologiquement favorables comme sites d'hivernage. Toutefois ils sont loin d'être la règle et ne concernent qu'une faible partie de la population. D'autre part, le facteur individuel est évident : l'exemple donné par Colineau (1990), utilisant des données téléométriques, montre que des individus vivant au même endroit ne sortent pas simultanément lors d'une journée favorable.

Dans le marais de Brouage pourvu d'un réseau de fossés assez dense le problème de l'assèchement de quelques-uns en été est, de toute évidence, bien différent de celui d'autres types de biotopes fréquentés par la Cistude (étangs ou ruisseaux). En Brenne, Servan (1988) estime la profondeur d'eau limite à 20 cm, alors que nous avons pu observer que des individus pouvaient rester semi-enfouis dans la vase molle recouverte de quelques centimètres d'eau seulement. D'autre part, nous n'avons pas constaté de regroupements dans d'autres fossés plus favorables, comme l'a signalé Naulleau (1991). Cet auteur a également mis en évidence une phase d'estivation chez certaines cistudes, en Dordogne. Nos données ne permettent pas de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse au marais de Brouage où l'assèchement ne concerne jamais de grandes longueurs de fossés. Les cistudes consacrent une partie de leur cycle d'activité diurne à s'exposer au soleil mais, dans un secteur donné, les sorties ne sont pas générales, même pendant les journées qui offrent des conditions optimales. Dans le secteur du « Grand Bariteau », par exemple, où l'effectif minimum est de 140, les prospections de l'ensemble des fossés effectuées simultanément par deux observateurs, lors de matinées de juin et de juillet, n'ont jamais permis d'observer plus de 40 individus sortis.

THERMOREGULATION

Les températures cloacales prises sur les individus aussitôt leur capture ne montrent pas de différences entre les mâles et les femelles, même pour les températures maximales (35°). Les très grands écarts qui apparaissent entre les minima et les maxima sont la résultante de plusieurs facteurs. Le choix de la place d'insolation varie, en effet, d'un individu à l'autre suivant son statut reproducteur (femelles) ou son état physiologique. Il est classique, chez les reptiles, que les individus en cours de digestion ou les femelles gravides recherchent une température plus élevée. Pour ce qui concerne les cistudes en cours de digestion, nos données ne permettent pas de confirmer cette règle. Par contre, le fait que les femelles

soient sur-représentées (Fig. 1) dans les observations des mois de mai et juin (période de gravidité) est probablement un indice de leur plus grande thermophilie.

Il est important de noter que le moment où est prise la température cloacale, soit que la cistude vienne juste de sortir de l'eau, soit qu'elle soit en fin de période d'insolation, suffit à provoquer des écarts qui, chez des femelles en juin, sont compris entre 13 et 35°. D'autre part, la valeur moyenne des températures cloacales met en évidence une variation saisonnière qui peut être interprétée comme étant liée aux différentes périodes du cycle annuel d'activité. En fin février et mars, les sorties sont essentiellement de thermorégulation écologique, avant la reprise de l'alimentation, et donc analogues à ce que l'on observe chez *Vipera aspis* (Duguy, 1963). D'avril à juin, période d'activité trophique maximale, la moyenne des températures cloacales augmente et atteint ce qu'on peut estimer être l'optimum thermique d'activité, soit ~ 25°. Il est à noter que la valeur de 25,5° mentionnée par Colineau (1990) en fin mai est sensiblement égale à celle que nous avons notée (25,8°). Une diminution de l'activité trophique est perceptible dès la fin de l'été et les sorties finissent par être rares en octobre. A cette époque, les conditions climatiques sont pourtant nettement meilleures que lors des premières sorties : la température de l'eau est de 7°, environ, supérieure à celle de mars ; la température de l'air est généralement de 10° plus élevée ; enfin, les journées d'insolation continue pourraient permettre aux cistudes d'atteindre une température cloacale voisine de 30°. Mais, si les facteurs écologiques jouent un rôle nécessaire, ils ne sont pas suffisants au moment des premières et dernières sorties. Les recherches sur le cycle annuel des glandes endocrines et du sang (Duguy, 1963 ; 1967) ont montré que les variations ne se produisaient pas brusquement au moment de l'entrée et de la sortie de la latence hivernale, mais très progressivement. En d'autres termes, les cistudes sortant en février sont déjà physiologiquement prêtes, le facteur déclenchant étant une période d'insolation continue. En revanche, à la fin de l'automne, l'insolation n'est pas suffisante pour provoquer les sorties : les cistudes se trouvent alors dans une phase de leur cycle endogène où les modifications physiologiques les ont déjà préparées à l'entrée en hivernage.

DEPLACEMENTS

Les recaptures ou identifications à vue des individus marqués ont montré que les cistudes n'étaient pas perturbées par le marquage : il est très fréquent de revoir l'individu relâché, le lendemain ou les jours suivants, à l'endroit de sa remise en liberté.

Les juvéniles réobservés à court ou moyen terme se révèlent très sédentaires. Leur distance maximale de déplacement observée ne dépasse pas 200 m et même une vingtaine de mètres pour ceux marqués dans les mares proches des sites de ponte.

Nos réobservations de femelles mettent en évidence une grande sédentarité à court, moyen et long terme : dix et quinze ans après marquage, 88 % des localisations (22/25) ont été réalisées à moins de 250 m du site de première capture. Il en est tout autrement pour les mâles adultes. D'une manière générale, comme l'avait noté Servan (1988), leur distance de réobservation est significativement supérieure à celle des femelles. Tous les déplacements de plus de 1 000 m sont le fait de mâles. Ils peuvent parcourir ces grandes distances après avoir été régulièrement observés durant des mois dans leur secteur de marquage. De plus, nos travaux à long terme ont mis en évidence la quasi-disparition des mâles marqués sur la totalité du terrain d'étude. Ainsi, les mâles adultes effectueraient, après des mois de grande sédentarité, de grands déplacements de dispersion alors que les femelles resteraient sédentaires toute leur vie. Concernant l'émigration des mâles adultes, nos résultats peuvent être rapprochés de ceux obtenus par Guyot (1996). Cet auteur a en effet noté une forte émigration d'adultes - mâles et femelles - dans une population relictuelle de *Testudo hermanni*. S'il ne nous est pas possible de préciser le mode de déplacement pendant les grands trajets, on peut cependant supposer qu'une partie en est probablement effectuée à terre : selon Naulleau (1991), les changements de points d'eau se font presque toujours sur le sol. Toutefois, au marais de Brouage, la densité du réseau des fossés permet des trajets aquatiques sur de longues distances : nous avons pu constater que les rares déplacements de femelles entre 750 et 1 000 m avaient été faits en utilisant un long fossé de bordure. Les observations de Servan (1988) en Brenne ont montré qu'après l'assèchement d'un étang les cistudes avaient, en très grande majorité (8/9), choisi d'émigrer par les fossés.

L'estimation des déplacements par la distance maximale de réobservation ne permet pas de préciser l'espace vital fréquenté par chaque individu, tout au moins chez les mâles. En revanche, les réobservations des femelles sur les sites de ponte permettent de constater que leurs déplacements sont, en moyenne, de 300 m. Si l'on tient compte de la fidélité au site mise en évidence par les ré-observations faites jusqu'à 15 ans après l'année de marquage, on peut avancer l'hypothèse d'un espace vital de l'ordre de 300 à 500 m de diamètre.

EFFECTIFS

Comme les cistudes se sont révélées globalement sédentaires sur une période de quelques années, nous n'avons pas tenu compte des phénomènes d'immigration/émigration pour notre estimation d'effectif. Il est toutefois raisonnable de penser que nous avons marqué plus d'animaux en 4 ans que le site n'en héberge en un moment donné. Notre estimation de densité (140 individus pour 6 km de fossés sur 30 ha de marais) est donc très probablement supérieure de quelques dizaines d'individus à la densité « instantanée ». Quoi qu'il en soit, même si nous ramenons notre estimation à 100 individus pour 30 ha de marais, elle reste du même ordre

de grandeur que celle proposée par Servan (1988) en Brenne. Cet auteur qui a opéré ses captures sur une semaine a noté un effectif de 120 individus dans un étang de 24 ha.

CROISSANCE

Les nouveau-nés sont en moyenne un peu moins lourds et plus petits sur notre terrain d'étude qu'en Brenne, (Servan, 1988), mais nos moyennes ne portent que sur 8 individus. La différence notée devra à l'évidence être confirmée par de plus nombreuses données. Les cistudes adultes sont en moyenne plus grandes et plus lourdes dans les marais de Brouage qu'en Brenne, quel que soit le sexe considéré. Les données maximales obtenues ici sont légèrement supérieures à celles mentionnées par Rollinat (1934) et Servan (1988) pour la Brenne. On pourrait être tenté d'expliquer ces différences par les facteurs écologiques, notamment l'insolation nettement plus favorable dans les marais de Brouage... Mais les choses ne sont probablement pas si simples. Chez les cistudes des Maures, par exemple, qui bénéficient des conditions climatiques méditerranéennes, la longueur de la dossière ne dépasse jamais 140 mm (Cheylan et Poitevin, 1998).

Chez les hétérothermes, la croissance staturale se poursuit en principe durant toute la vie de l'animal. Les hétérothermes de grande longévité comme les tortues font exception à cette règle : leur croissance peut devenir imperceptible bien avant qu'elles atteignent un âge avancé (Gibbons, 1987). Castanet (1988) considère que ce ralentissement de croissance précède de peu la maturité sexuelle chez de nombreux reptiles. Pour cet auteur, la lecture des marques de croissance ne reste précise, chez les tortues, que jusqu'à la maturité sexuelle et un peu au-delà.

Nous avons, dans ce travail, vérifié chez les femelles que l'arrêt de croissance correspondait bien à la maturité sexuelle. Nous confirmons donc que la meilleure méthode de terrain pour juger de la maturité sexuelle d'une cistude est celle utilisée par Servan (1988). Les anneaux cornés de croissance de l'année (plus clairs que la couleur de fond) doivent être systématiquement recherchés : tout individu présentant ces anneaux sera considéré comme immature.

REPRODUCTION

Le sex-ratio est, sur notre terrain d'étude, légèrement dévié en faveur des mâles. Ce résultat peut être simplement la conséquence d'une plus forte capturabilité des mâles mais pourrait aussi s'expliquer, tout comme l'émergence printanière des nouveau-nés, par des conditions globalement défavorables d'incubation. En effet, Pieau (1974) a démontré que la température d'incubation influe sur la détermination phénotypique du sexe : sous la température seuil de 28,5°C, le sexe est dévié en faveur des mâles. Un tel sex-ratio était attendu en Brenne par Servan (1988) mais dans cette région, qui est pourtant la limite nord de répartition de l'espèce en France, le sex-ratio s'est révélé, de manière très surprenante, dévié fortement en

faveur des femelles (0,47), comme dans les populations méditerranéennes (Cheylan et Poitevin, 1998).

La proportion d'immatures dans la population est, en Charente-Maritime, du même ordre qu'en Brenne (Servan, 1988) ou dans les Maures avant incendie (Cheylan et Poitevin, 1998) : elle représente environ 30 % de l'effectif total.

Nos observations relatives au cycle sexuel rejoignent celles, en Brenne, de Rollinat (1934) qui a constaté des dates d'accouplement étalées de mars à octobre, avec un maximum en avril et mai, ainsi qu'une période de ponte située en juin, quoiqu'elle aussi étalée. Le nombre d'œufs que nous avons décelé par radiographie est un peu inférieur (13) au maximum trouvé par Rollinat (16). L'absence d'œufs constatée entre mai et juillet laisse supposer que toutes les femelles ne se reproduisent pas chaque année. En revanche, une même femelle peut effectuer 2 pontes dans la saison comme l'a noté Rollinat (1934). La prédation très importante des nids est du même ordre de grandeur que celle observée en Brenne (79 à 96 %) par Servan (1988). Ces destructions des pontes sont très certainement à mettre à l'actif de divers mammifères comme l'ont déjà supposé Rollinat (1934) et Servan (1988). L'émergence printanière régulière est probablement la caractéristique des populations proches de la limite nord de répartition de l'espèce (Servan, 1983).

Comme nous l'avons vu, le taux de survie des nouveau-né varie probablement fortement selon que le lieu de naissance comporte ou non dans son environnement proche, un site aquatique particulièrement protégé des prédateurs, les sites de pontes favorisés contribuant plus que les autres au recrutement des classes d'âge immature. Dans l'hypothèse où les femelles seraient fidèles pendant de nombreuses années à leur site de ponte (hypothèse qui reste à vérifier), cela signifierait que les femelles présenteraient individuellement des valeurs reproductives différentes selon leur lieu de ponte, le renouvellement des classes d'âge étant principalement le fait des groupes de femelles attachés aux sites de ponte privilégiés.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre gratitude à tous ceux qui nous ont transmis des observations, ou capturé quelques cistudes, en particulier à J. Moquay, Ch. Gallet, G. Baron, G. Renon et P. Touron. Nos remerciements s'adressent également à H. Saint Girons, J.-M. Guarini et X. Bonnet pour leur indispensable collaboration au traitement statistique des données. Nous ne saurions oublier la SEPRONAS pour son soutien constant dans la poursuite de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BELTREMIEUX E., 1884. - *Faune vivante de la Charente-Inférieure*. Académie des belles-lettres, sciences et arts de la Rochelle, 1-147.
- BERTRAND A., 1986. - Mise au point sur les reptiles et amphibiens du marais de Rochefort. *Ann. Soc. Sci. nat. Char.-Mar.*, 7(4) : 547-550.
- BURNELEAU G., DUGUY R., 1981. - Reptiles et amphibiens de l'île d'Oleron. *Ann. Soc. Sci. nat. Char.-Mar.*, 6 (8) : 911-919.
- CASTANET J., 1988. - Les méthodes d'estimation de l'âge chez les Chéloniens. *Mésogée*, 48 : 21-28.
- CHEYLAN M., 1998. - Evolution of the distribution of the European pond turtle in the French mediterranean since the post-glacial. *Mertensiella* (sous presse).
- CHEYLAN M., POITEVIN F., 1998. - Impact of fire on a population of European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the south-eastern France. *Mertensiella* (sous presse).
- COLINEAU B., 1990. - *Contribution à l'étude du comportement thermorégulateur et du cycle d'activité chez la Cistude d'Europe, Emys orbicularis (Linné, 1758) (Chelonia, Emydidae)*. Mém. Maîtrise, Univ. Poitiers : 1-18.
- COLLIN DE L'HORTET A., 1992. - La « Fangearde » en Charente-Maritime. *Ann. Soc. Sci. nat. Char.-Mar.*, 8 (1) : 67-71.
- DUGUY R., 1963. - Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie et Milieu*, 14 (2) : 311-443.
- DUGUY R., 1967. - Le cycle annuel des éléments figurés du sang chez *Emys orbicularis* L., *Lacerta muralis* Laur. et *Natrix maura* L. *Bull. Soc. Zool. France* 92 (1) : 23-37.
- DUGUY R. et al., 1980. - La nature en Charente-Maritime. *Ann. Soc. Sci. nat. Char.-Mar.*, supplément juillet : 1-35.
- DUGUY R., 1993. - *Petit bestiaire Roman d'Aunis et Saintonge*. Rupella, la Rochelle : 1-47.
- FRITZ U., 1996. - Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 5b. Intraspezifische Hierarchie und Zoogeographie (Reptilia : Testudinae : Emydidae). *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden*, 49 (3) : p. 58.
- GASC J.-P., CABELA A., CRNOBRNJIA-ISAILOVIC J., DOLMEN D., GROSSENBACHER K., HAFFNER P., LESCURE J., MERTENS H., MARTINEZ-RICA J.-P., MAURIN H., OLIVEIRA M.E., SOFIANIDOU T.S., VEITH M. and ZUIDERWIJK A. (eds), 1997. - *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Soc. Herp. and Mus. Nat. Hist. Nat. (IEGB/SPN), Paris : 1-496.
- GIRONDOT M., ZABORSKY P., SERVAN J. et PIEAU C., 1994. - Genetic contribution to sex détermination in turtles with environmental sex détermination. *Genét. Res. Camb.* 63 : 117-127.
- GIBBONS J.W., 1987. - Why do Turtles live so long ? *Bw. Science* : 262-269.
- GUYOT G., 1996. - *Biologie de la conservation chez la Tortue d'Hermann française*, Thèse Doct, Ecologie, Univ. Paris VI : 300 p.
- MUSSET G., 1933. - Nos grand'mères au marché de la Rochelle en l'an 1600. in Canet, L., *L'Aunis et la Saintonge*, F. Pijollet, la Rochelle, t. 2, p. 299.
- NAULLEAU G., 1991 a. - Adaptations écologiques d'une population de Cistude, (*Emys orbicularis*) (Reptilia, Chelonii) aux grandes variations de niveau

- d'eau et à l'assèchement naturel du milieu aquatique fréquenté. **Bull. Soc. Herp. France**, 58 : 11-19.
- NAULLEAU G., 1991 b. - Study of terrestrial activity and aestivation in *Emys orbicularis* (Reptilia, Chelonia) using telemetry. **Proceedings 6th ordinary general meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Budapest**. Korsos., Z. et Kiss, I. (eds) : 343-346.
- PIEAU C., 1974. - Différenciation du sexe en fonction de la température chez les embryons à *Emys orbicularis* L. **Ann. Embryo. Morph.**, 7(4) : 365-394.
- ROLLINAT R., 1934. - *la vie des reptiles de la France centrale*. Delagrave, Paris, 343 p.
- SERVAN J., 1983. - Emergence printanière de jeunes cistudes en Brenne. **Bull. Soc. Herp. France**, 28 : 35-37.
- SERVAN J., 1984. - Méthodes d'étude et de détection de la Cistude *Emys orbicularis*. **Bull. Soc. Herp. France**, 30 : 27-29.
- SERVAN J., 1986a. - La Cistude dans l'étang à roselière en Brenne. **Mus. Nat. Hist. nat.** : 1-45.
- SERVAN J., 1986b. - Action concertée de recherche sur les marais de l'Ouest. La Cistude dans les marais de l'Ouest. **Mus. Nat. Hist. nat.** : 1-25.
- SERVAN J., 1986c. - Répartition de la Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (Reptilia, Chelonia) dans les marais de l'ouest de la France. **III^e congrès nat. Soc. Savantes, II** : 195-202.
- SERVAN J., 1986d. - Utilisation d'un nouveau piège pour l'étude des populations de Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (Reptilia, Testudines). **Rev. Ecol. (Terre et vie)**, 41: 114-117.
- SERVAN J., 1987. - Use of telemetry in an ecological study of *Emys orbicularis* in France. First results. **Froc. 4th general ordinary meeting of Societas Europaea Herpetologica**, Van Gelder (ed) : 357-360.
- SERVAN J., 1988. - La Cistude d'Europe dans les étangs de Brenne (France). **Mésogée**, 48 : 91-95.
- SERVAN J., 1989. - Usage particulier et traditionnel des étangs : impact de la mise en assec d'un an sur une population de cistudes. **SRETIE** : 1-13.
- SERVAN J., 1989. - *Emys orbicularis*, in **Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France**. Soc. Herp. France (ed), p. 106-107.
- SERVAN J., BARON J.-P., BELS V., BOUR R., LANÇON M., RENON G., 1986. - Le marquage des tortues d'eau douce : application à la Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (Reptilia, Chelonia). **Bull. Soc. Herp. France**, 37: 9-17.