

Potentiel de recolonisation après incendie de la tortue d'Hermann *Testudo hermanni hermanni* aux caps Lardier et Taillat (Provence, France) : une approche comportementale

Jean-Marie BALLOUARD^{1*}, Elise MOTTEAU¹, Guillaume FOSSERIES¹,
Laura KOUYOUMDJIAN¹, Laura PORCO¹, David GEOFFROY³, Clélia
MOUSSAY², Sébastien CARON^{1*}

¹Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux, Centre de Recherche et de Conservation des Chéloniens (SOPTOM-CRCC), 1065, Route du Luc, 83660 Carnoules, France.

²Parc national de Port-Cros, 181 allée du Castel Sainte-Claire, BP 70220, 83406 Hyères CEDEX, France.

³Grenoble-Alpes Métropole, Réserves naturelles régionales des Isles du Drac et de l'Étang de Haute-Jarrie, 12 rue du Polygone, 38450 Vif, France.

*Contacts : jean-marie.ballouard@soptom.org ; sebastien.caron@soptom.org

Résumé. En 2017, la dernière population de tortue d'Hermann *Testudo hermanni hermanni* du littoral du département du Var (Provence orientale), située sur le site des caps Lardier et Taillat (600 ha sur les communes de Ramatuelle et de la Croix-Valmer, Var, Parc national de Port-Cros, Conservatoire du littoral) a été victime d'un incendie particulièrement destructeur. Une mortalité moyenne de la population de tortue d'Hermann de près de 90 % interroge les gestionnaires quant à la capacité de résilience de l'espèce et à la mise en place de mesures conservatoires (e.g. renforcement de population). Afin d'apporter rapidement des informations concrètes, nous avons équipé avec des émetteurs VHF, au printemps 2019, 15 tortues adultes survivantes (9 femelles et 6 mâles) en périphérie de la zone brûlée. Des enregistreurs GPS ont été fixés sur les 9 femelles pendant la saison de ponte afin de suivre de façon très précise leurs déplacements. Les premiers résultats montrent que la plupart des individus utilisent de façon significative le milieu incendié ; l'observation des mouvements de migration unidirectionnels suivis de trajets sinueux suggère que 4 femelles ont été susceptibles de pondre sur les marges externes de la zone brûlée. La condition corporelle des individus fluctue au cours de la saison mais n'est pas différente de celle des individus d'une population contrôle. Ces résultats offrent des perspectives encourageantes, car ces individus participeront à la résilience de la population. Néanmoins, considérant la très faible densité de tortues observée sur les potentiels fronts de recolonisation (0,7 individus par hectare), la restauration naturelle de la population sera probablement longue. Des actions de renforcement favoriseraient le retour de l'espèce sur le moyen terme (30 ans) et permettraient d'éviter les phénomènes de dépression génétique.

Mots-clés : télémétrie, recolonisation, ponte, recrutement, Parc national de Port-Cros, mini-enregistreurs GPS.

Abstract. Post-fire population recovery of Hermann's Tortoise *Testudo hermanni hermanni* at cap Taillat and Lardier: a behavioural assessment. In 2017 the last remaining coastal population in the Var of the Hermann Tortoise was severely impacted by a fire in the caps Lardier et Taillat (600 ha, cities of Ramatuelle and la Croix-Valmer, Var, Port-Cros National Park and-Conservatoire du Littoral). With a mortality rate of 90 %, the population is considered to be in jeopardy. In spring 2019, in an effort to implement a rapid conservation response (e.g. population re-enforcement), we radio-tracked 15 adult tortoises (9 females and 6 males) found at the periphery of the burnt area. Nine females were fitted with micro GPS devices during the laying period. The resulting location data indicate substantial use of the burnt area by most tortoises. Four females completed long unidirectional displacements followed by sinuous movements, suggesting that they may have deposited eggs at the periphery of the burnt area. The mean body condition of tortoises fluctuated over the season; however it did not differ from a control population. These results offer encouraging evidence on the ability of the surviving individuals to naturally restore the population. However, the very low number of individuals (0.7 individuals/hectare) observed in the peripheral population suggest that this process will be long and fragile. We suggest the implementation of a population re-enforcement program to avoid potential inbreeding depression and the extinction of the population in the short-term, notably in the event of further wildfires.

Keywords: radio-tracking, recolonization, egg laying, recruitment, Port-Cros National Park, miniaturized GPS.

1. Introduction

Bien qu'ils jouent un rôle clé dans la composition et le fonctionnement des paysages méditerranéens, les incendies sont aujourd'hui considérés comme une menace sévère pour la biodiversité méditerranéenne (Moriondo *et al.*, 2006 ; Syphard, 2009). En effet, leur fréquence et leur intensité, aujourd'hui attisées en raison des effets combinés du changement climatique, de l'anthropisation et de la fermeture des milieux, altèrent la capacité d'adaptation des espèces (Couturier *et al.*, 2014). Cependant, l'impact des feux ne sera pas le même selon les organismes. Ceux à faible capacité de résilience et peu mobiles seront davantage affectés alors que certaines espèces comme le Lézard ocellé (*Timon lepidus*) peuvent en bénéficier, *via* notamment les ouvertures de milieux qui en résultent (Santos et Cheylan, 2013). De même, cette capacité peut varier d'un contexte à l'autre suivant les taux de mortalité générés sur les populations. Ces différences sont donc à prendre en compte pour la gestion des milieux incendiés et peuvent susciter des questionnements chez les gestionnaires : Dans quelle mesure faut-il intervenir ? Pour quelles espèces ? Sur quels types de milieux ? Etc. Pour y répondre, une connaissance approfondie de la biologie des espèces et de leur capacité de résilience et une analyse au cas par cas sont des pré-requis nécessaires.

En été 2017, le site protégé des caps Lardier et Taillat (communes de La Croix-Valmer et Ramatuelle, Provence, France) (600 ha), a subi un incendie qui a dévasté, en l'espace de deux jours

(24 et 25 juillet 2017), près de 80 % de sa surface. Ce site constitue l'une des dernières zones naturelles préservées du littoral de la Provence orientale (Var), où de nombreuses espèces protégées sont présentes. Il est majoritairement géré en tant que propriété du Conservatoire du Littoral. Il est situé sur le territoire du Parc national de Port-Cros et bénéficie en outre d'une protection en tant que site classé. Il abrite notamment la dernière population littorale varoise de tortue d'Hermann *Testudo hermanni hermanni*, Gmelin, 1789 dont ce département est le dernier bastion de l'espèce en France continentale. L'espèce fait partie des forts enjeux de conservation pour le Parc national de Port-Cros et le Conservatoire des Espaces Naturels de PACA (CEN PACA ; PACA est la Région Sud : Provence, Alpes et Côte d'Azur) respectivement gestionnaires du cap Lardier et du cap Taillat. A ce titre, l'espèce bénéficie d'un suivi attentif depuis plusieurs années ainsi que de mesures conservatoires (ex. : gestion de milieu, sensibilisation) dans le cadre du Document d'Objectifs (DOCOB) Natura 2000. Symbole de la biodiversité méditerranéenne française, cette espèce est menacée sur l'ensemble de son aire de répartition européenne, et ses populations sont classées 'Vulnérable' en France et 'En danger' en PACA (UICN France, 2015). C'est peut-être l'une des espèces de vertébrés qui a été la plus touchée par cet incendie. En effet, ses traits d'histoire de vie caractéristiques d'une espèce longévive (ex. : maturité tardive, faible nombre d'œufs, faible recrutement) et sa capacité de déplacements limitée en font une espèce particulièrement vulnérable (Couturier *et al.*, 2011).

En 2018, l'état des lieux de la population un an après l'incendie, réalisé conjointement par le Parc national de Port-Cros (PNPC), le CEN PACA et la Station d'Observation et de Protection des Tortues et de leurs Milieux (SOPTOM), a montré une mortalité de près de 90 % sur l'ensemble du site (Couturier *et al.*, 2019). Suite aux incendies, la mortalité d'une population est en général très importante (environ 60 %) mais elle présente une forte variabilité entre sites (35 % à 80 %) (Cheylan *et al.*, 2008, Couturier *et al.*, 2011) et dépend des habitats présents (Hailey, 2000). L'impact extrême de cet incendie sur la population de tortues pose donc la question de sa résilience et de sa capacité à reconstituer une population viable. Il est admis que la trop forte fréquence (< 20-30 ans) des feux peut localement entraîner l'extinction d'une population (Couturier *et al.*, 2014). Ici, la survie de la population semble compromise suite à ce feu intervenant après une période sans incendie (< 40 ans). Seule une petite partie du site (10 %), le secteur de la Tourraque, au nord-est du site avait subi un feu dix ans auparavant. Face à ce constat, une question majeure se pose quant à la stratégie future à mener : faut-il laisser faire et attendre que la population recolonise naturellement

le site ou réaliser des renforcements de population ? cette question peut engendrer des débats autant philosophiques, scientifiques ou méthodologiques. Mais il reste essentiel que les prises de décisions se basent sur des arguments robustes et scientifiques. Mesurer la réponse démographique et comportementale de la population est essentiel pour choisir les actions de conservation appropriées (Sanz-Aguilar *et al.*, 2011)

Les suivis par Capture-Marquage-Recapture (CMR) et d'occupation de l'espace (ex. : Site 'occupancy', MacKenzie *et al.*, 2002) apportent des informations incontournables pour suivre l'évolution de la population et donc suivre les processus de recolonisation. Compte tenu de la dynamique lente de l'espèce, ces méthodes permettent d'obtenir des résultats sur le long terme (> 20 ans). Or pour être efficaces, les actions à mettre en œuvre doivent parfois s'opérer dans l'urgence. La restauration naturelle de la population dépendra notamment de la capacité des femelles survivantes à se reproduire et de la colonisation du site par des individus issus des zones adjacentes non touchées par l'incendie. Ces paramètres dépendent notamment de la capacité d'accueil du milieu qui a fortement été modifié et altéré. Le suivi comportemental par suivi télémétrique (radiotracking) de ces individus, peut-être une alternative pour obtenir des résultats rapidement (Lepeigneul *et al.*, 2014). Dans les jours qui ont suivi l'incendie, le suivi télémétrique d'un mâle rescapé a montré que celui-ci avait pu trouver refuge dans un trou formé par la consommation d'une racine et qu'il avait pu rejoindre une zone propice sans avoir eu à quitter la zone incendiée, ceci suggérant une bonne adaptation. L'observation des déplacements des femelles depuis les zones non incendiées vers les zones incendiées, notamment pour aller pondre, pourra permettre de prédire à quelle vitesse la recolonisation de la zone incendiée pourrait se réaliser grâce à ces individus.-

Dans cette étude, pour mieux comprendre le comportement des tortues survivantes et mieux connaître l'utilisation de l'espace, des mini-enregistreurs GPS ont été placés sur les carapaces de 9 tortues femelles recherchées en marge des zones incendiées et ce pendant la période de ponte (15 mai - fin juin). Les GPS enregistrent un nombre élevé de localisations plus précises que la télémétrie, permettant ainsi d'améliorer la qualité des indices (ex. : domaine vital, déplacements journaliers) et les types de déplacement des individus par rapport à ceux plus classiquement obtenus avec la technique de *radiotracking* (Turkozan *et al.*, 2019). De plus, grâce aux émetteurs VHS positionnés sur un total de 15 tortues, il a été possible de suivre sur un plus long terme les individus. Nous avons notamment évalué leur état physiologique via la mesure de leur condition corporelle, qui est un

bon indicateur de l'état de leur santé, de leur capacité à se reproduire, de leur survie et *a fortiori* de leur adaptation au nouveau milieu (Bonnet *et al.*, 2001 ; Willemsen et Hailey, 2002).

2. Matériel et méthodes

2.1. Le site d'étude

Le site d'étude comprend une zone protégée où nous avons distingué deux entités : le cap Lardier et le cap Taillat, situés sur les communes de la Croix-Valmer et de Ramatuelle en Provence orientale (département du Var, France) (Fig. 1). Acquis respectivement en 1978 et en 1987 par le Conservatoire du Littoral, ils constituent l'un des derniers espaces naturels encore non urbanisés de la presqu'île de Saint-Tropez qui s'étend sur toute la façade littorale (conservatoire du Littoral, 2021). La gestion du cap Lardier (330 ha) a été confiée au PNPC ainsi qu'à la commune de la Croix-Valmer en 1984 (Parc national de Port-Cros, 2012). La gestion de la zone du cap Taillat (142 ha) a été confiée au CEN PACA (130 ha). Le site fait partie de l'ensemble du site classé des 3 caps (Camarat, Taillat et Lardier) et s'intègre dans le site NATURA 2000 de la Corniche varoise (site FR 9301624 « Corniche Varoise ») (Observatoire marin, 2010).

Le climat est méditerranéen, caractérisé par des étés secs et chauds et des hivers humides et doux. Le site reçoit des précipitations annuelles moyennes de 809 mm, et sa température moyenne annuelle est de 14,3°C. Juillet est le mois le plus chaud de l'année avec une température moyenne de 21,7°C (climate-data.org). La couverture végétale du site, dans son ensemble, se caractérise par un maquis haut sur granite où la bruyère arborescente *Erica arborea* domine. Les forêts, très présentes aussi, sont principalement composées de chêne liège *Quercus suber*, chêne vert *Quercus ilex*, chêne pubescent *Quercus pubescens*, et de pins parasol ou 'pins pignons' *Pinus pinea*. La végétation est aussi dominée par le calicotome *Calicotome spinosa*, la filaire à feuilles étroites *Phillyrea angustifolia*, le ciste de Montpellier *Cistus monspeliensis* ou encore le ciste à feuilles de sauge *Cistus salviifolius*. Les versants les plus proches de la côte sont dominés par les fourrés thermophiles méditerranéens à palmier nain et sont fortement anémorphosés. Les milieux ouverts sont plutôt rares et cantonnés aux bords de pistes gérés pour la DFCI (Défense contre les incendies de forêts), ainsi qu'aux abords des affleurements rocheux.

L'incendie de juillet 2017 a bouleversé et homogénéisé la mosaïque d'habitats sur la quasi intégralité du site comprenant la zone du cap Lardier, du cap Taillat et l'ensemble de la zone centrale composée de propriétés privées (Fig. 1). Les différentes strates de

végétation ainsi que l'ensemble des refuges naturels pour *Testudo hermanni* (litière, tas de bois, buisson dense) ont été touchés ; les seuls pins parasols qui ont résisté se situent majoritairement sur la zone de frange de l'incendie, autour des vignobles (Fig. 2). La repousse d'une végétation rudérale étant très importante suite à un incendie, on observe quelques années après une dominance des Asteraceae, principalement de chardons laiteux *Galactites tomentosa*, atteignant plus d'un mètre de hauteur mais laissant progressivement la place à d'autres espèces. La zone incendiée en 2007 présente aujourd'hui un couvert arbustif très dense dominé par le calicotome épineux et les diverses repousses du maquis.

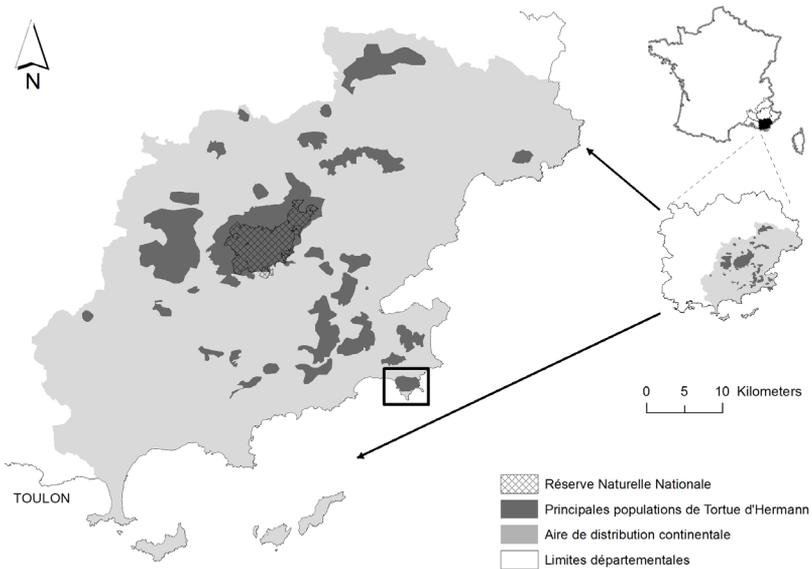


Figure 1. Localisation du site d'étude au sein de l'aire de répartition de *Testudo hermanni* en France continentale.

2.2. L'espèce

La Tortue d'Hermann *Testudo hermanni* est considérée comme l'une des espèces de reptiles les plus menacées en Europe (van Dijk *et al.*, 2004). Autrefois largement distribuées sur l'ensemble du bassin méditerranéen, les populations de la sous-espèce *Testudo hermanni hermanni* présentes en Europe de l'ouest sont aujourd'hui limitées au sud-est du territoire français (le Massif des Maures et ses abords) ainsi qu'à la Corse, l'Italie et l'Espagne (van Dijk *et al.*, 2004). Les populations y sont généralement isolées et pour la plupart en déclin, principalement à cause de l'urbanisation, du changement des pratiques agricoles et des feux de forêt (Livoreil, 2009, Celse *et al.*, 2018).



Figure 2. État de la végétation quelques semaines après l'incendie de 2017 (a) et deux ans après (b). La pinède à pins pignons *Pinus pinea* et le maquis à chêne liège *Quercus suber* ont été envahis par un peuplement de chardons laiteux *Galactites tomentosa*. Photos © Jean-Marie Ballouard et Sébastien Caron.

Le domaine vital d'une tortue d'Hermann occupe environ 9 ha avec une grande variabilité interindividuelle qui se traduit par des valeurs extrêmes éloignées (0.6 ha à 95.0 ha ; Ballouard *et al.*, 2020). Dans la majorité des cas, les femelles ont de plus grands domaines vitaux (de 10 à 90 ha) ce qui s'explique en grande partie par les mouvements importants nécessaires pour rejoindre des sites de pontes. Bien que l'espèce soit philopatricque (Chelazzi et Francisci, 1979), ces tailles importantes peuvent laisser supposer l'utilisation du milieu incendié par les femelles qui ont survécu en marge de la zone. Les distances journalières peuvent atteindre 50 à 80 mètres, et la recherche de femelles par les mâles au printemps ou de sites de ponte par les femelles peut grandement augmenter les distances parcourues (Swingland *et al.*, 1986). Dans le Var, les pontes ont été observées entre le 10 mai et le 24 juin (données non publiées). L'étude d'une population affectée par les feux dans la plaine des Maures avant et après incendie

suggère que les tortues d'Hermann survivantes peuvent s'adapter à leur nouvel habitat modifié par les feux (Lecq *et al.*, 2014).

2.3. Etat de la population pré et post-incendie

Depuis 2011, un suivi régulier de la population de tortues par Capture-Marquage-Recapture a été mis place sur les zones les plus favorables. Celui-ci indiquait en 2015, sur la partie du cap Lardier, une densité de 2.21 tortues/ha pour une taille de population estimée entre 22 et 33 individus (Bergeon et Gonzales, 2018). La population semblait posséder des caractéristiques génétiques et sanitaires qui la rendent unique avec l'absence de pathogènes et d'individus hybrides entre les 2 sous-espèces *Testudo h.h.* et *Testudo h. Boettgeri* (données non publiées).

Un premier bilan quelques jours après l'incendie de 2017 a estimé une mortalité de plus de 95 % sur la zone du cap Taillat (30 carapaces de tortues calcinées trouvées pour 3 survivantes) (Caron et Ballouard, 2018). Parmi les individus survivants et morts aucun juvénile (taille < 100 mm, âge < 10 ans, Bertolero *et al.*, 2011) n'a été trouvé. En 2018, le quadrillage quasi intégral du site protégé du cap Lardier et de cap Taillat a confirmé cette première évaluation et a fait état d'une mortalité de 90 % pour une abondance de 0,2 à 0.7 ind/ha (Couturier *et al.*, 2019), ce qui est considéré comme extrêmement faible (Celse *et al.*, 2018). Par comparaison, les taux de survie dans le massif des Maures oscillent entre 30 et 80 % (Couturier *et al.*, 2014). Sur la zone du cap Lardier, seulement 8 individus (3 femelles, 2 mâles, 3 juvéniles) ont ainsi été recensés au printemps 2018 (Bergeon et Gonzales, 2018).

2.4. Echantillonnage et équipement des individus

Sur les trois « fronts » de recolonisation potentielle de la population (Est = cap Lardier, Nord et Ouest = cap Taillat), deux secteurs de recherche correspondant à la zone du cap Lardier (28 ha) et du cap Taillat (40 ha) ont été délimités (Fig. 3). Sur chacun, l'échantillonnage des individus a été ciblé sur des zones adjacentes non incendiées (70 %) et incendiées (30 %). La recherche des individus a été réalisée du 29 avril au 27 mai 2019 pour un total de 19 sessions de prospection. Deux à quatre observateurs prospectaient des zones selon un protocole classique basé sur la détection visuelle par l'Homme (individus en thermorégulation par exemple) et/ou auditive (individus en déplacement) pendant les phases d'activité en début de journée (9:00 - 13:00) (Livoreil, 2009). Pendant une journée, une équipe de « maître-chien » est également venue en appui pour cette recherche.

Une fois capturées, les tortues ont été identifiées individuellement par une série d'encoches sur les écailles marginales (Guyot, 1996). Des photos du plastron et de la carapace complètent ce marquage. Pour chaque individu, une fiche individuelle où sont consignées les informations relatives aux conditions de capture, aux caractéristiques physiques de l'animal, à l'habitat et à son positionnement (point GPS) a été remplie. Les individus mâles d'une longueur de carapace (SCL) supérieure à 120 mm sont considérés comme adultes alors que les femelles le sont au-delà d'une taille de 130 mm (Bertolero *et al.*, 2011). Les individus d'une masse supérieure à 450 g ont directement été équipés d'un émetteur VHF (BIOTRACK-TW-31 1/2AA®) à l'aide d'une résine synthétique à l'arrière de la carapace sur la 4^{ème} écaille costale et entre la 10^{ème} et la 11^{ème} écaille marginale, de façon à ce que la tortue ne soit pas gênée dans ses mouvements (Pille *et al.*, 2018 ; Fig. 4). Seules les femelles d'une masse supérieure à 700 grammes ont été équipées d'un GPS sur la face opposée à l'émetteur, afin que l'équipement (émetteur + GPS + résine) ne dépasse pas 10 % de la masse de l'animal (Lagarde *et al.*, 2008). Au total 15 individus ont été équipés : 6 individus (5 femelles et 1 mâle) au cap Lardier et 9 individus (5 femelles et 4 mâles) au cap Taillat (Fig. 3, Tabl. I). L'intégralité de l'équipement a été enlevée à la fin du suivi, le 16 octobre 2019.

Le modèle d'enregistreur GPS qui a été retenu est le GT-120 de type « i-gotU® ». Celui-ci a été préféré à d'autres modèles comme le « Sirtract® 134 A micro GPS » (Türkozan *et al.*, 2019) qui a une durée d'autonomie plus limitée (30 jours d'autonomie maximum quelle que soit la fréquence d'enregistrement en batterie) et surtout bien plus onéreux (de 250 à 300 euros) que ceux utilisés dans cette étude (de 50 à 70 euros).



Figure 3. Fixation de l'équipement d'une tortue avec un émetteur et un mini GPS. Photo © Elise Motteau.

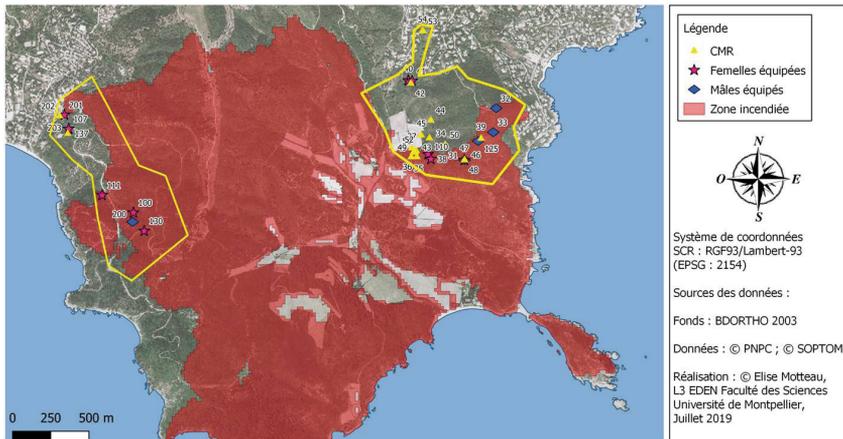


Figure 4. Zone d'échantillonnage, fronts potentiels de colonisation (flèches grises) et localisation des individus équipés et marqués (Capture, Marquage, Recapture, CMR).

Tableau I. Caractéristiques des individus (F = femelle, M = mâle) équipés par VHF et de PGS et période d'analyse des données GPS (NE = Non équipé).

Individu	Sexe	Masse (g)	Longueur (SCL-mm)	Pose de l'émetteur VHF	GPS (pose et période d'analyse)
cap Lardier					
F 111	F	1123	171.1	29/04/2019	16/05 - 24/06
F 107	F	807	153.4	30/04/2019	16/05 - 24/06
F 100	F	716	153.5	14/05/2019	16/05 - 27/05
F 201	F	911	161.5	20/05/2019	20/05 - 24/06
F 130	F	792	160.2	27/05/2019	27/05 - 27/06
M 200	M	466	130.3	14/05/2019	NE
cap Taillat					
F 110	F	790	152.8	10/05/2019	17/05 - 22/06
F 38	F	761	145.2	13/05/2019	17/05 - 21/06
F 40	F	1830	206.4	21/05/2019	24/05 - 25/06
F 41	F	929	161.6	21/05/2019	28/05 - 18/06
F 48	F	959	167.7	21/06/2019	NE
M 125	M	495	137.4	01/05/2019	NE
M 31	M	491	128.0	06/05/2019	NE
M 32	M	471	130.2	06/05/2019	NE
M 33	M	431	124.6	10/05/2019	NE

2.5. Suivi des individus

Grâce à l'emploi d'une antenne à 3 brins (Yagi®) connectée à un récepteur (aR410ATS®), les tortues ont été suivies par radiotracking à un rythme de 2 fois par semaine du 30 avril au 8 juillet 2019, puis une fois par semaine du 8 juillet au 17 octobre 2019, soit un total de 59 jours. La portée de détection varie suivant le relief et atteint 1.5 km au maximum en terrain plat. La position des individus a été enregistrée à l'aide d'un GPS (Garmin® Etrex 10) ; l'activité préalable de la tortue (thermorégulation, déplacement, alimentation, accouplement, etc.), ainsi que les caractéristiques des habitats (macro et micro-habitat) ont également été enregistrées. L'ordre de recherche des individus devait être, dans la mesure du possible, appliqué de manière alternée d'une journée à l'autre afin que les individus ne soient pas positionnés à la même heure. Les tortues ont été pesées toutes les deux semaines, à l'aide d'une balance précise au 0.1 gramme près (modèle CLSeries OHAUS®).

Lors du suivi télémétrique, les tortues observées qui n'étaient pas équipées pour un suivi télémétrique ont également été recensées et identifiées par marquage permanent (cf. paragraphe 2.4).

L'autonomie des mini-GPS varie selon la fréquence d'enregistrement (plus la fréquence d'enregistrement est longue, plus le temps d'autonomie de la batterie est important). Dans un premier temps, ils ont été programmés pour enregistrer les positions de 8:00 à 20:00 toutes les 10 minutes pour une autonomie d'environ 10 jours (première période). Dans un second temps, ils ont été programmés pour des enregistrements toutes les 30 minutes, ce qui a permis d'avoir une autonomie d'environ 30 jours (deuxième période). Ces fréquences permettent d'obtenir des trajets précis, notamment lors des phases de déplacements des individus. Les données sont téléchargées depuis les GPS, les tortues équipées étant retrouvées grâce aux émetteurs VHF, les GPS ne transmettant pas leurs données par un réseau hertzien. Les GPS en fin d'autonomie ont été directement remplacés par des GPS paramétrés la veille. De la même façon que les émetteurs, les GPS sont fixés grâce à une résine synthétique. L'extraction des données se fait via le logiciel @trip PC® fourni avec l'appareil. Les premiers GPS ont été posés le 16 mai 2019, le dernier le 27 mai (Tabl. I).

2.6. Analyses

2.6.1. Acquisition des données GPS

L'enregistrement des localisations par les GPS miniaturisés s'avère être particulièrement utile pour observer les mouvements des individus,

tout particulièrement lorsque ceux-ci sont en phase de déplacement important (ex. : phase de ponte). Néanmoins, lorsque les individus ne bougent pas, de nombreux points aberrants sont générés, des trajets « en oursin » apparaissent (Fig. 5). Il est nécessaire de vérifier et éliminer ces points une fois les données extraites. Nous avons utilisé une première technique consistant à enlever les points qui correspondent à des vitesses de déplacements de plus 80 mètres par heure ou l'élimination des points distants de plus de 40 mètres du précédent dans un pas de temps de 30 minutes. Cette distance correspond à la distance moyenne journalière parcourue par une tortue (Pille *et al.*, 2018). Les points aberrants restants ont été éliminés manuellement par visualisation cartographique. Bien que les GPS aient été positionnés sur la quasi-intégralité du suivi par radiotracking, l'analyse des données GPS présentée dans ce rapport a été faite sur une période d'environ 35 jours (min = 16 mai 2019, max = 27 juin 2019, Tabl. I) qui correspond aux déplacements les plus intenses des tortues et à la période de ponte notamment. Un individu (femelle F 100) n'a été suivi que pendant 11 jours par GPS, car sa carapace était trop fragilisée par des brûlures probablement occasionnées pendant l'incendie pour l'équiper à nouveau à l'issue des 11 premiers jours.

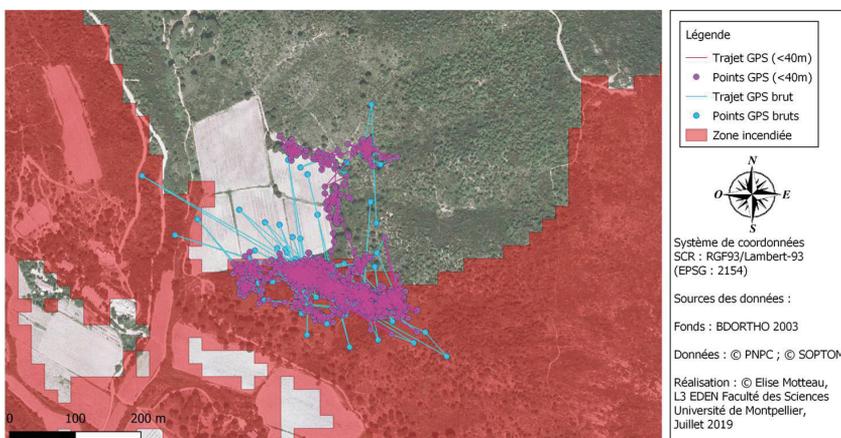


Figure 5. Exemple de données acquises par GPS (individu F38) avant (points et tracés bleus : GPS bruts dans la légende) et après enlèvement des points aberrants (points et tracés roses).

2.6.2. Calcul des domaines vitaux

Les domaines vitaux (DV) sont ici calculés d'avril à début juillet 2019, ce qui en soit ne correspond pas au domaine vital réel de l'individu qui doit être calculé au moins sur une année. Nous avons ici utilisé dans un premier temps la méthode des Polygones

Convexes Minimum (MCP) (Mohr, 1947) avec 100 % des positions incluses. Les MCP fournissent une surface minimale limitée par les points périphériques. Chez les reptiles, cette méthode entraîne moins de biais et semble plus appropriée que d'autres comme les Kernels (Row et Blouin-Demers, 2006 ; Knight *et al.*, 2009). La représentation cartographique sur SIG (QGis® 3.4.9) de cette aire d'activité ainsi que sa surface donnera un premier aperçu des types d'habitats utilisés par les tortues (ex. : incendié vs non-incendié), et ce selon leurs types de déplacements.

2.6.3. Etude des micro-habitats

Pour chacune des localisations réalisées à l'aide des émetteurs VHF, les habitats sur lesquels étaient observées les tortues ont été caractérisés. A l'échelle du macro-habitat, nous avons enregistré si les tortues étaient en zone incendiée ou non incendiée, en maquis dense, en forêt clairsemée, en prairie, ou en friche. A l'échelle des micro-habitats, le pourcentage de surface couverte par la litière au sol, ainsi que celui de la végétation couverte pour chacune des strates végétales - herbacée (< 0.70 m) ; sous-arbustif (0.7-1.7 m) ; et arbustive (1.7-4 m) - a été estimé visuellement sur un cercle de un mètre de diamètre autour de l'individu. Il a également été estimé le pourcentage de végétation recouvrant la tortue, qu'elle appartienne à la strate herbacée, sous-arbustive ou arbustive, autrement dit son recouvrement total.

2.6.4. Identification des types de déplacements

Pour chaque trajet obtenu par GPS de chacun des individus, nous avons calculé la distance qui séparait chacun des points acquis et la première position enregistrée. L'analyse cartographique et graphique des patrons de mouvements observés (distance au point de départ en fonction de la date) permet de mieux identifier les types de déplacements (Pille *et al.*, 2018) :

- Les déplacements de type « foraging » (déplacements pour l'acquisition de ressources alimentaires) ou de zone de thermorégulation s'apparentent à des trajets denses et sinueux, correspondant graphiquement à des phases de stabilisation des distances aux points de départs obtenus en fonction du temps.
- Les déplacements de type « migratoire » sont plus longs et unidirectionnels ; ils correspondent à des phases d'augmentation rapide des distances aux points de départs obtenus en fonction du temps.

Les trajets durant lesquels se succèdent des phases de déplacements migratoires suivies de phases plus ou moins courtes de stabilisation peuvent s'apparenter à des mouvements associés à la ponte. Ces types déplacements sont en effet typiques lorsqu'une femelle va rejoindre un site de ponte (Bertolero *et al.*, 2011). Lors de cette période, les femelles sortent de leur aire principale d'activité pour rejoindre un site de ponte situé à plusieurs centaines de mètres. Celui-ci correspond à des conditions environnementales (ex. : exposition, humidité, granulométrie) particulières et favorables à l'incubation des œufs.

2.6.5. Indices de Condition Corporelle

Les indices de condition corporelle des individus (ICC) ont été estimés en utilisant les résidus standardisés de la régression linéaire entre la masse transformée en log et la taille (SCL) transformée en log pour chaque masse mesurée (Lagarde *et al.*, 2001). L'analyse de l'évolution des ICC a tenu compte de l'ensemble de la durée de suivi par télémétrie (29 avril-16 octobre 2019) et de l'ensemble des individus équipés (N = 15). L'analyse a tenu compte des deux sexes et, pour une meilleure compréhension, les ICC ont été comparés à ceux d'individus issus d'une population témoin située sur la commune de Callas (Var) qui n'a pas subi de feu et qui a été suivie en 2017 par radiotracking (N = 10 individus, 6 femelles ; 4 mâles).

L'étude de l'effet des différentes variables susceptibles d'influencer les ICC a été réalisée à l'aide d'un modèle linéaire mixte (LMM ; package "lme4" utilisé sur R3.2.4 ; R Core Team, 2016) avec les individus en facteur aléatoire. Le modèle avec le plus faible AIC (Akaike Information Criterion) a été retenu si l'écart avec le modèle nul est supérieur à $2\Delta AIC > 2$. La variance due à l'effet interindividuel a été estimée avec le R^2 conditionnel (R^2c), qui est la proportion de la variance expliquée par les facteurs fixes et aléatoires cumulés et le R^2 marginal (R^2m) qui est la proportion de variance expliquée par les facteurs fixes seuls (Nakagawa et Schielzeth, 2013).

3. Résultats

3.1. Effort de capture et recensement

Au total, 19 jours de recherche, soit 29 jours/homme ou 116 heures de prospection ont été nécessaires pour trouver les 15 individus qui ont été équipés d'émetteurs. Pendant cette période de recherche, 10 autres tortues ont également été trouvées mais n'ont

pas été équipées. Ces données représentent une densité horaire de 0.2 tortue/h. La détection a été facilitée par les chiens pendant une journée (Ballouard *et al.*, 2019). En moins d'une journée, 6 individus (1 femelle ; 5 mâles) ont été relevés par les chiens (soit 1.5 tortues par heure). En plus de ces 25 tortues, s'ajoutent 18 autres individus non suivis par télémétrie mais qui ont été trouvés pendant la durée totale de suivi par radiotracking (29 avril-17 octobre). Au total, pour une surface de prospection (prospection + radiotracking) que nous estimons à près de 100 hectares, 43 individus (24 mâles, 15 femelles, 4 juvéniles) ont été finalement recensés sur la zone étudiée. Le sex-ratio est donc biaisé en faveur des mâles (1.6). Parmi ces tortues, 9 individus avaient été recensés lors des précédents inventaires (2018). Près de la moitié des individus a été observée sur les zones brûlées (n = 22) mais relativement proche des lisières adjacentes aux zones non-incendiées (Fig. 4). Parmi les tortues équipées, 11 ont été originellement trouvées en zones incendiées ou en bordure de cette zone et 4 en zones non incendiées (Tab. I).

3.2. Occupation du milieu et de l'habitat

Les informations spatiales obtenues par les GPS sont bien plus informatives que celles obtenues par radiotracking, en témoigne la comparaison des localisations faites par radiotracking avec les trajets GPS (Fig. 6). Les domaines vitaux (DV) calculés à partir de données GPS (mai et juin) sont plus vastes que ceux issus de données de radiotracking, les GPS ayant fourni un nombre plus important de points relevés. La taille des DV occupés par les femelles est de 6.2 ha en moyenne (extrêmes : 0.46-15.0 ha). En moyenne, 35 % (min = 0, max = 100 %) de ces aires correspondent à un milieu incendié (Fig. 7). Il existe des différences d'occupation du milieu entre les individus. Les tortues équipées en bordure de zone incendiée au cap Lardier (F110, F100, F130 et F201) ont occupé quasiment exclusivement ou majoritairement la zone incendiée ; 3 tortues ont davantage utilisé la zone non-incendiée (F111, F107 et F38), tandis que deux femelles du cap Taillat (F40 et F41), équipées en zone non-incendiée, y sont restées.

La taille des DV des femelles occupant quasi exclusivement les zones incendiées (n = 4 : F100, F201, F130, F110) est moins importante (2.11 ± 2.38 ha en moyenne en tenant compte des deux méthodes) que celle des femelles occupant les deux zones ou seulement la zone non-incendiée (10.01 ± 4.21 ha en moyenne, n = 5 ; test U de Mann-Whitney U = 20, p < 0,05) (Fig. 7).

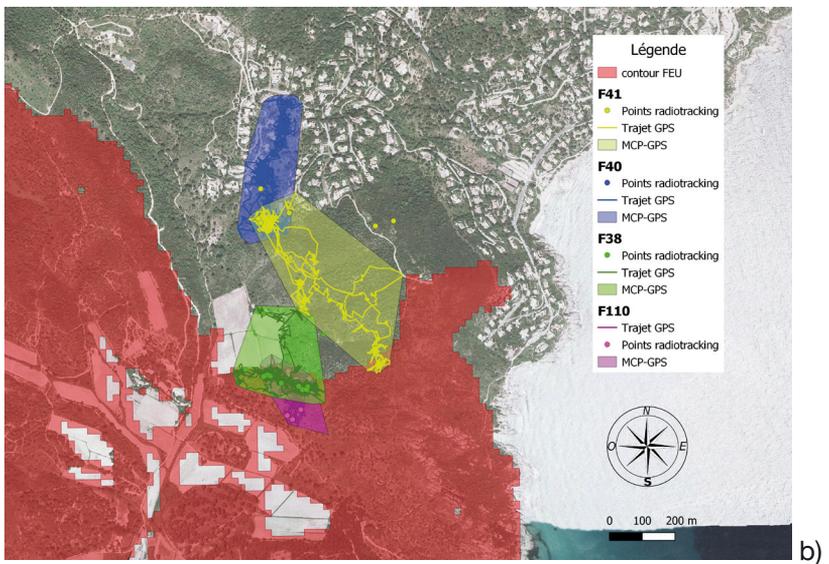
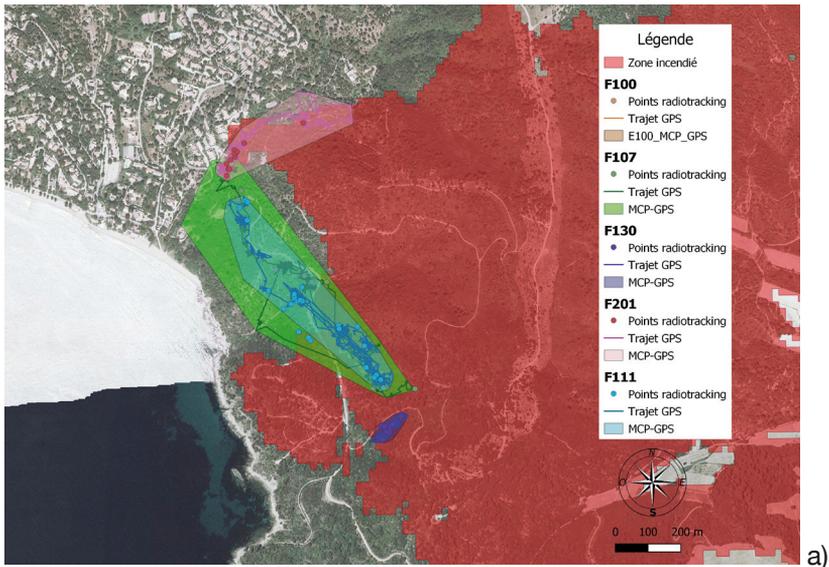


Figure 6. Trajets et domaine vitaux (Polygone Convexe Minimum, MCP) des tortues femelles suivies sur le cap Lardier a) et le cap Taillat b).

La taille moyenne des DV des mâles localisés par VHF est de 1,70 hectare (min = 0.29 – max = 3.89 ha). Cette valeur n'est pas différente ($U = 28, p = 0.7679$) de celle des femelles mesurées avec la même méthode (moyenne = 2.98, min = 0.27, max = 7.4 ha).

Une analyse du recouvrement de la végétation dans laquelle se déplacent les individus localisés par VHF pendant la période printanière a été réalisée (N = 168 localisations). Elle montre qu'en zone non-incendiée la litière résultant de la chute des feuilles et des aiguilles (maquis à bruyères) est davantage fréquentée qu'en zone incendiée, où les tortues sont plus localisées dans les zones à chardon laiteux *Galactites tomentosa* (strate herbacée). Ceci résulte principalement de la disparition de la litière suite à l'incendie, au profit de la strate herbacée (Fig. 8). De même, les tortues sont davantage observées sous un couvert arbustif dominé par la bruyère arborescente *Erica arborea* en milieu intact. En milieu incendié les tortues sont davantage observées sous un couvert sous-arbustif dominé par les repousses de cistes et de filaires à feuilles étroites *Phillyrea angustifolia*.

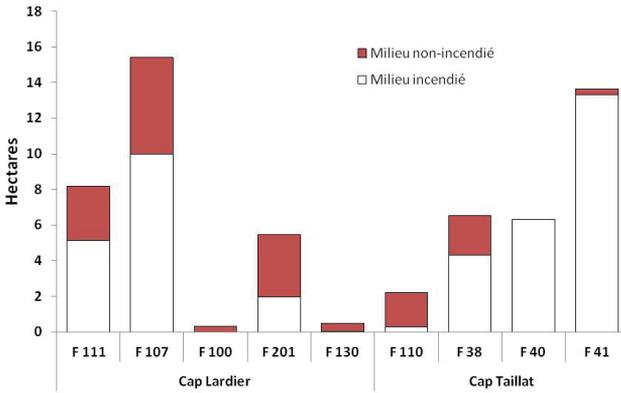


Figure 7. Taille du domaine vital des tortues femelles suivies par GPS (individus F111 à F41) selon le type d'habitat.

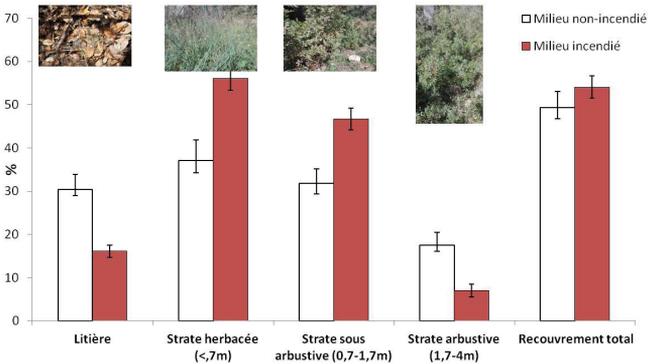


Figure 8. Part (moyenne et erreur standard) des micro-habitats utilisés par les individus de tortues selon le milieu, au printemps.

3.3. Déplacements

L'analyse cartographique des trajets révèle, pour la plupart des tortues suivies, les 2 types de trajets prédits, 'foraging' et 'migratoire', ce qui est particulièrement bien visible pour la femelle F38 (Fig. 9). Entre le 28 et le 31 mai 2019, celle-ci est largement sortie de son aire d'activité principale qui était en zone incendiée, avant d'y revenir. Ce mouvement d'aller-retour typique de 'migration' peut s'apparenter à un mouvement associé au comportement de ponte. Cette tortue aurait pondu dans la zone non-incendiée. Bien qu'ils soient moins nets, les trajets observés chez les individus F40, F41, F107 et F201 peuvent également correspondre à ce phénomène. De même, des périodes avec occupation de l'espace de type 'foraging' alternent avec des phases de déplacements de type migratoire. Les tortues affichant ce dernier comportement ont des distances d'éloignement plus importantes (moyenne = 495 m) que celles n'en ayant pas eu (moyenne = 109 m). Ces trajets de migration peuvent s'opérer à différentes périodes. Pour ces individus, seules les femelles F107 et F201 sont susceptibles d'être allées pondre dans la zone incendiée. Bien que des comportements typiques n'aient pas été observés, il est également possible que les femelles F110, F111, F130 aient pondu en zone incendiée compte tenu de l'utilisation importante de cette zone par celles-ci.

3.4. Indices de Condition Corporelle (ICC)

Sur le site d'étude, les individus avaient une masse moyenne de 984 g pour les femelles et de 467 g pour les mâles lorsqu'ils ont été équipés. Ces données sont sensiblement similaires à celles de la population témoin (Callas) où les femelles affichaient une masse moyenne de 828 g et les mâles 446 g. Pour expliquer la variance des ICC, le modèle le plus parcimonieux qui a été retenu inclut seulement les effets du sexe et de la saison (AIC = 480). En effet, l'ICC de l'ensemble des groupes semble décliner au cours de la saison, et particulièrement chez les femelles de la zone étudiée (Fig. 10). Néanmoins ces facteurs expliquent peu la part de la variance ($R^2_m = 0.18$) comparée à celle expliquée par l'effet interindividuel ($R^2_c = 0.72$). La baisse de l'ICC observée chez la population de la zone d'étude n'est pas significative.

4. Discussion

La collecte d'un nombre important de données de déplacements de 15 tortues étudiées dans une zone située à la marge de la zone incendiée en 2017, aux caps Lardier et Taillat, permet d'établir une première analyse sur les potentialités de recolonisation

de *Testudo hermanni* sur les zones incendiées. Moins de deux ans après le passage d'un incendie, ce travail est à notre connaissance la première étude permettant de mesurer le comportement presque immédiat de tortues faisant face à une modification de leur milieu. Cette étude ne se substitue pas à un travail sur le long terme (CMR) qui sera mené en parallèle. En effet, les effets du feu peuvent être complexes et maintenus dans le temps, affectant différents traits de l'histoire de vie de la tortue d'Hermann (Rodriguez-Caro *et al.*, 2013). Elle apporte en revanche des informations complémentaires dont peuvent disposer rapidement les gestionnaires pour leurs prises de décision. La probabilité de la recolonisation nécessite de connaître l'état de la population source (survivante et en marge de la zone incendiée) mais également la capacité d'adaptation des survivants à la perturbation occasionnée par l'incendie.

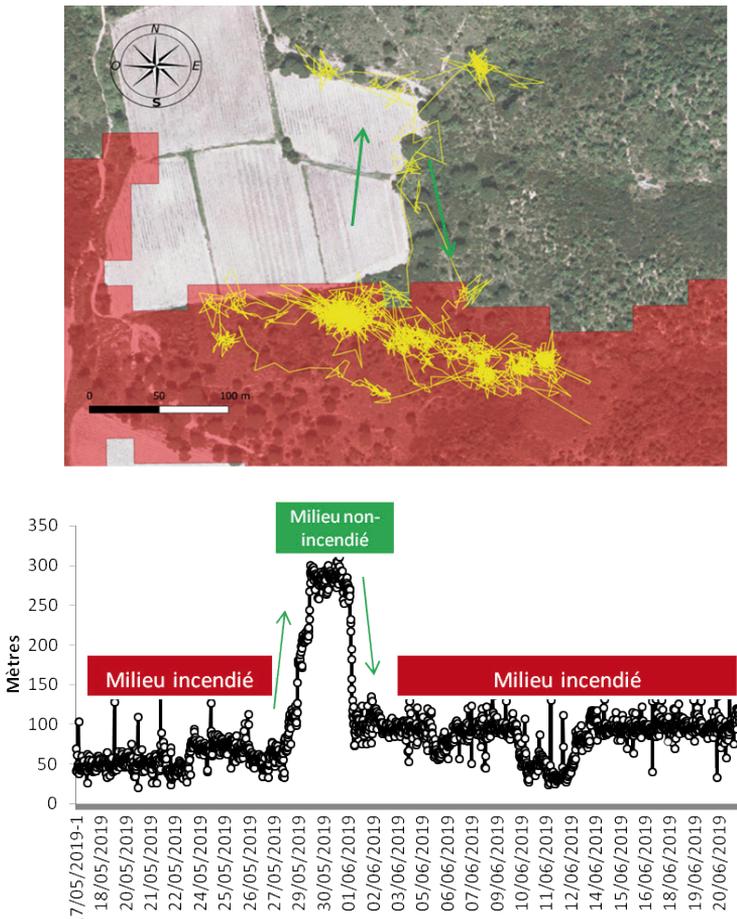


Figure 9. Trajets, distance au point de départ et milieux utilisés par la femelle F38.

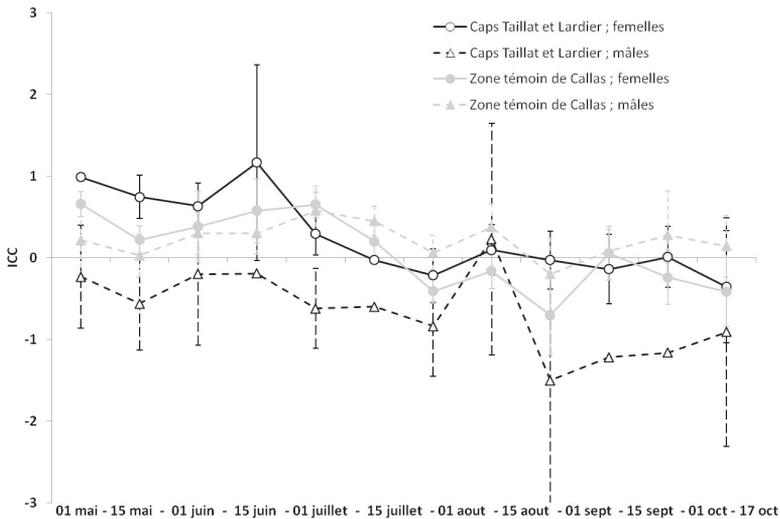


Figure 10. Evolution de la condition corporelle (moyenne et erreur standard) des individus de tortues entre le 15 avril et le 17 octobre 2019, dans la zone étudiée (caps Lardier et Taillat) et dans la zone témoin de Callas.

Les tortues survivantes sur un site incendié jouent un rôle central pour la restauration de la population (Lecq *et al.*, 2014). Compte tenu du fort impact de l'incendie sur la zone (> 90 % de mortalité), il est important de considérer davantage le processus de recolonisation venant de la population située en marge des zones incendiées. Les prospections menées sur ces zones favorables adjacentes à la zone brûlée (zones de front) montrent que la densité d'individus est malgré tout très faible (densité < 0.5 individus par hectare), comparativement à une population en bon état de conservation (densité > 10 ind/hectare). Le sex-ratio de l'ensemble des tortues observées vivantes dans cette étude est biaisé en faveur des mâles (1.7). De façon naturelle, les femelles sont en effet connues pour subir davantage de mortalité, car elles ont davantage de contraintes liées à la reproduction (Stubbs *et al.*, 1985). Il est donc courant d'observer davantage de mâles dans une population. L'incendie semble avoir pourtant touché autant de femelles que de mâles (23 mâles pour 21 femelles trouvés calcinés). Il est alors possible que les femelles aient été plus vulnérables que les mâles ; fin juillet, lors de l'incendie, celles-ci étaient peut-être encore davantage actives que les mâles qui ont tendance à avoir une activité plus importante à partir du mois d'Août. Quelques juvéniles ont été trouvés en zone non incendiée. Sous-estimés lors des recensements post-incendie et de façon générale (Ballouard *et al.*, 2013), ils sont connus pour être les individus les plus fortement affectés lors d'un

incendie ; l'observation de quelques juvéniles est dès lors un signal encourageant pour la reconstitution de la population post-incendie (Bergon et Gonzales, 2018). Près de la moitié des individus recensés a été observée en zone incendiée. Cette différence peut être due à : - une meilleure détection des individus sur les zones brûlées favorisant une meilleure pénétrabilité du milieu et une meilleure détection visuelle ; - ou encore à l'attractivité accrue de ces zones.

Si le nombre de tortues observées en marge de la zone incendiée est un paramètre important pour évaluer la probabilité de recolonisation de la zone incendiée, leur capacité d'adaptation et de colonisation de la zone incendiée reste à évaluer. Notamment grâce à l'utilisation de mini-GPS, il a été possible d'étudier précisément le comportement des tortues afin de mieux différencier certains types de déplacements par rapport à d'autres (ex. : trajets sinueux de type 'foraging' contre trajets unidirectionnel de type 'migration'). Les trajets effectués par les tortues, relevés par les mini-GPS, montrent que finalement, peu de temps après l'incendie, les tortues utilisent de nouveau ce milieu. En moyenne, 35 % de la surface de ces aires correspond à un milieu incendié et le domaine vital de certaines tortues est davantage situé dans la zone incendiée que dans la zone non-incendiée. La densité des trajets réalisés montre que ce milieu est avant tout utilisé selon un mode 'foraging' pour les besoins quotidiens de l'espèce (ex. : thermorégulation, recherche alimentaire) et plus rarement comme zone de transition d'un site favorable à un autre (ex. : milieu non-incendié). Ces résultats corroborent différentes études comportementales précédemment menées sur les tortues terrestres sur des zones incendiées (Lecq *et al.*, 2014 ; Drake *et al.*, 2015 ; Lovich *et al.*, 2011, 2018). Dans ces cas, bien que leur milieu d'origine ait été considérablement modifié, les tortues survivantes n'opèrent pas de changement de comportement majeur et restent fidèles à leur site. En effet, les incendies sont connus pour altérer la disponibilité des ressources ou causer la perte de refuges (Esque *et al.*, 2003). Les micro-habitats utilisés par les individus du cap Lardier et du cap Taillat sont différents sur la zone incendiée par rapport à la zone non-incendiée et reflètent certainement leur disponibilité dans le milieu. Néanmoins il est possible que les tortues compensent un type d'habitat par un autre. Par exemple, bien qu'elles aient moins accès à la litière, il est possible qu'elles compensent en profitant davantage de la strate herbacée occupée par les chardons. Ces résultats vont à l'encontre de mouvements de transitions observés depuis les zones incendiées vers les zones non-incendiées dans une population de tortue d'Hermann de la Plaine des Maures (Couturier *et al.*, 2011). Il est donc possible que les comportements des populations diffèrent, selon les situations et les contextes. Ici, il n'est donc pas à exclure que les individus utilisent

les zones brûlées par défaut en préférant rester sur leurs domaines vitaux. Bien que nous n'ayons pas de réponse, cette hypothèse est peut-être plus probable que celle d'une exploitation nouvelle de ces zones. En 2009, une expérience de 'homing' a montré que les tortues déplacées depuis les zones incendiées retournent systématiquement sur ces zones (Lecq *et al.*, 2014), ce qui montre bien que les individus ne sont pas des individus migrants mais sont bien sédentaires et fortement philopatrics (Chelazzi et Francisci, 1979). Il est donc plus probable que l'occupation des zones incendiées par les individus soit le fait d'une recolonisation de leur domaine d'origine plutôt que de l'occupation d'un nouvel espace.

Sur le long terme, l'absence de différence significative des Indices de Conditions Corporelles (ICC) entre la population des caps Lardier et Taillat et une population témoin suggèrent une bonne adaptation des individus. En effet ces indices, qui sont de bons estimateurs de l'état trophique (statut nutritionnel et physiologique) de l'animal (Willemsen et Hailey, 2002), indiquent que les tortues sont capables de trouver suffisamment de ressources alors qu'elles utilisent une partie significative de leur domaine vital en milieu incendié. Ceci suggère que la variété des micro-habitats disponibles est suffisante pour assurer aux tortues des sites d'alimentation ou même de thermorégulation et des refuges. Par exemple, quelques mois après le feu, en septembre, la pousse rapide de la végétation herbacée a pu fournir une nourriture suffisamment abondante pour que les zones brûlées restent attractives. Les femelles avec de bons indices seront donc plus enclines à se reproduire, ce qui est un élément essentiel pour assurer la pérennité d'une population (Willemsen et Hailey, 2002).

Nous avons vu que plusieurs individus femelles sont susceptibles d'avoir pondu dans la zone incendiée. Néanmoins les sites concernés restent en marge de la zone incendiée et le suivi des individus n'a pas permis de révéler de grands déplacements au cœur de la zone incendiée. En effet, la recherche de sites de ponte peut occasionner des déplacements marqués, parfois de plus de 500 m (Bertolero *et al.*, 2011). Il aurait été ainsi possible que les ouvertures créées par les feux deviennent favorables et attirent donc davantage les femelles à l'intérieur de la zone incendiée. Certains mâles ont effectué de grands trajets, ce qui semble davantage correspondre à une forte variabilité interindividuelle dans les déplacements. Sur l'ensemble de la saison d'activité, les domaines vitaux peuvent facilement atteindre plusieurs dizaines d'hectares (maximum 94 hectares, Ballouard *et al.*, 2020). La recolonisation du site, tout particulièrement sur les zones loin des marges non touchées par l'incendie, reposera donc certainement sur quelques individus plus 'explorateurs' que d'autres, mais surtout

sur la dispersion des juvéniles issus de la reproduction des tortues survivantes. Même si les faibles densités observées sur les fronts de recolonisation laissent augurer de faibles capacités de résilience, il sera néanmoins intéressant de réaliser une recherche accrue des juvéniles grâce à l'utilisation de chiens dressés et de mesurer leur mouvement.

5. Conclusion

Les zones incendiées du cap Lardier et du cap Taillat, en marge de la zone non brûlée, sont utilisées, de façon significative, par les tortues survivantes et constituent par conséquent des sites favorables pour la recolonisation du site. Plus globalement cette étude montre que, bien que ce feu ait eu de façon immédiate un impact négatif très fort sur le milieu, les individus survivants semblent s'être adaptés à ces nouvelles conditions (Lecq *et al.*, 2014). Ce résultat très encourageant est néanmoins à nuancer avec le nombre très faible d'individus observés, au vu de la surface de prospection. En général, après un feu, le retour à un état initial de la population est très lent (> 25 ans ; Couturier *et al.*, 2014). Compte tenu de l'isolement du site, de sa taille importante (500 hectares) et de la faible densité de tortues observée sur deux des trois zones de front de recolonisation potentiel, on peut craindre un fort risque d'extinction de la population dans le futur. Ceci d'autant plus que les différents scénarios climatiques prévoient une augmentation de la fréquence des feux en milieu méditerranéen, contribuant à un risque accru d'extinction des espèces (Pausas, 2004 ; Pausas et Keeley, 2009 ; Sanz-Aguilar *et al.*, 2011 ; Couturier *et al.*, 2014). Une prochaine perturbation de cette ampleur sur le site dans les 30 prochaines années provoquerait l'extinction complète de la population, comme cela a pu être observé dans les massifs de l'Esterel (Provence) et des Albères (Catalogne française), où l'espèce s'est même éteinte en 1986, suite à plusieurs incendies (Cheylan, 1984 ; Capalleras *et al.*, 2013). Néanmoins, le milieu incendié représentant un habitat encore exploitable pour les individus, il est dès lors possible d'envisager de façon optimiste des opérations de renforcement de population. Ce programme pourra être favorisé par la gestion des habitats en faveur du maintien de l'ouverture du milieu (débroussaillage alvéolaire, paturage) qui a tendance à se refermer après un incendie. Mais de telles opérations de renforcement sont vues de façon négative par certains auteurs, en particulier au sein du Conseil scientifique du Parc national de Port-Cros (Barcelo *et al.*, 2013 ; Boudouresque *et al.*, 2013, 2020, 2021). Mais les travaux entrepris sur l'espèce, avec le contrôle de nombreux paramètres (Lepeigneul *et al.*, 2014 ; Pille *et al.*, 2018 ; Caron *et al.*, 2021 ; Ballouard *et al.*, *in press*) rassurent aujourd'hui

d'avantage les gestionnaires et le Conseil scientifique sur la faisabilité d'une telle opération en dehors de la zone cœur du Parc national. En effet, ces études montrent des résultats positifs et convergents avec des études américaines (e.g. Tuberville *et al.*, 2005).

Remerciements. Nous remercions tout particulièrement l'équipe du Parc national de Port-Cros du cap Lardier : Camille Casteran, Pierre Lacosse et Benoît Berger pour leur confiance, leur soutien et leur aide logistique. Radika Michniewicz a réalisé la correction du résumé anglais. Nous tenons également à remercier Gilles Cheylan, Antoine Catard et Charles-François Boudouresque pour leur relecture minutieuse et leurs corrections et suggestions pertinentes. Nous remercions enfin la région Sud (PACA) pour son soutien et son aide financière.

Références

- BALLOUARD J.M., CARON S., BONNET X., 2021. - Successful translocations of the Hermann's Tortoise (*Testudo hermanni hermanni*) offer promising approach to restore populations after fire. Pages xx–xx in S.C. Walls and K.M. O'Donnell, editors. *Strategies for Conservation Success in Herpetology*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, University Heights, OH, USA. (in press).
- BALLOUARD J.M., CARON S., LAFON T., SERVANT L., DEVAUX, B., BONNET X. 2013. - Fibrocement slabs as useful tools to monitor juvenile reptiles: a study in a tortoise species. *Amphibia-Reptilia*, 34 (1): 1-10.
- BALLOUARD J.M., GAYRAU R., ROZEC F., BESNARD A., CARON S., BECH N., BONNET X., 2019. - Excellent performances of dogs to detect cryptic tortoises in Mediterranean scrublands. *Biodiv. Conserv.*, 28 (14): 4027-4045.
- BALLOUARD J.M., DELEUZE S., ANDREO L., ROZEC F., THOMAS N., LAFFARGUE P., AFERAT M., BONNET X., CATARD A., CARON S., 2020. - Quelle est la véritable surface du domaine vital des Tortues d'Hermann ? Implication pour la conservation. *Naturae*, 6 : 101-111 <https://doi.org/10.5852/naturae2020a6>.
- BARCELO A., ABOUCAYA A., BOUDOURESQUE C.F., GILLET P., HARMELIN J.G., JARIN M., MARTIN G., MAURER C., MÉDAIL F., PEIRACHE M., PONEL P., SELLIER G., 2013. - The scientific strategy of the Port-Cros National Park for the 2013-2022 period. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 27: 485-492.
- BERGEON A., GONZALES L.M., 2018. - *Suivi et estimation des populations de tortues d'Hermann sur le Cap Lardier, un an après incendie*. Mémoire de projet tutoré, Université Aix-Marseille : 34 p.
- BERTOLERO A., CHEYLAN M., HAILEY A., LIVOREIL B., WILLEMSSEN R.E., 2011. - *Testudo hermanni* (Gmelin 1789) – Hermann's Tortoise. In: *Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: A compilation project of the IUCN/SSC tortoise and freshwater turtle specialist group*. Rhodin A.G.J., Pritchard P.C.H., van Dijk P.P., Saumure R.A., Buhlmann K.A., Iverson J.B., Mittermeier R.A. (eds.), *Chelonian Res. Monogr.*, 5: 1-20.
- BONNET X., LAGARDE F., HENEN B.T., CORBIN J., NAGY K.A., NAULLEAU G., CAMBAG R., 2001. - Sexual dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldii*): influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biol. J. Linn. Soc.*, 72(3): 357-372.

- BOUDOURESQUE C.F., BARCELO A., HARMELIN J.G., MARTIN G., MAURER C., MÉDAIL F., SELLIER G., VIVIANI R.A., 2013. - The Scientific Council of a national park, the Port-Cros National Park: 50 years of conservation culture. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 27: 297-317.
- BOUDOURESQUE C.F., ASTRUCH P., BĂNARU D., BLANFUNÉ A., CARLOTTI F., FAGET D., GOUJARD A., HARMELIN-VIVIEN M., LE DIRÉACH L., PAGANO M., PASQUALINI V., PERRET-BOUDOURESQUE M., ROUANET, RUITTON S., SEMPÉRÉ R., THIBAUT D., THIBAUT T., 2020. - Global change and the management of Mediterranean coastal habitats: a plea for a socio-ecosystem-based approach. In: *Evolution of marine coastal ecosystems under the pressure of global change. Proceedings of Coast Bordeaux Symposium and of the 17th French-Japanese Oceanography Symposium*. Ceccaldi J.H., Hénocque Y., Komatsu T., Prouzet P., Sautour B., Yoshida J. (éds.). Springer nature Switzerland publ.: 297-320.
- BOUDOURESQUE C.F., MÉDAIL F., PONEL P., ASTRUCH P., BARCELO A., BLANFUNÉ A., CHANGEUX T., CHEVALDONNÉ P., CHEYLAN G., LE DIRÉACH L., MARTIN G., MOUSSAY C., PEIRACHE M., PERRET-BOUDOURESQUE M., RUITTON S., TAUPIER-LETAGE I., THIBAUT T., 2021. - Species-based or ecosystem-based approaches to conservation practices: lessons from the Port-Cros national Park (south-east France, Mediterranean Sea). *Vie Milieu* (in press).
- CAPALLERAS X., BUDO J., VILLARDELL A., PFAU B., 2013. - *Testudo hermanni hermanni* in the Albera Mountains, Catalonia, northern Iberian Peninsula. *Radiata (Mannheim)*, 22 (1): 4-34.
- CARON S., BALLOUARD J-M., 2018. - Bilan d'activité de la convention relative à l'utilisation de dons perçus par le Conservatoire du Littoral dans le cadre de la soirée caritative en faveur de la restauration des sites incendiés du cap Taillat sur Ramatuelle, SOPTOM, 49p.
- CARON S., BONNET X., BRUN L., AFFERIAT M. & J-M. BALLOUARD, 2021. - Resetting-translocation to the release point promotes reinforcement success in the Hermann tortoise. In Soorae, P. S. (ed.) *Global Re-introduction Perspectives: 2019. Further case studies from around the globe*. Gland, Switzerland: IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group and Abu Dhabi, UAE: Environment Agency-Abu Dhabi, pp. 82-86.
- CELSE J., CATARD A., CARON S., BALLOUARD J.M., CHEYLAN M., BOSC V., ROUX A., 2018. - *Plan National d'Action Tortue d'Hermann 2018-2027*. Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur, Le Luc. 129 pages.
- CHELAZZI G., FRANCISCI, F. 1979. - Movement patterns and homing behaviour of *Testudo hermanni* Gmelin (reptilia Testudinidae). *Ital. J. Zool.*, 13: 105-127.
- CHEYLAN M., 1984. - The true status and future of Hermann's tortoise *Testudo hermanni robertmertensi* Wermuth, 1952 in Western Europe. *Amphibia-reptilia*, 5: 17-26.
- CHEYLAN M., COUTURIER, T., ASTRUC G., 2008.- Impact des incendies sur la tortue d'Hermann : Résultats des études menées dans le Var. Rapport final, décembre 2008, Direction Régionale de l'Environnement, Provence-Alpe-Cotes d'Azur, 39p.
- CLIMATE-DATA.ORG. 2021. - <https://fr.climate-data.org/>. Consulté le 20/08/2019.
- CONSERVATOIRE DU LITTORAL, 2021. <http://www.conservatoire-du-littoral.fr/>. Consulté le 16/04/20.
- COUTURIER T., GEOFFROY D., JAILLOUX A., BESNARD A., 2019. - Dynamique de reconquête de la faune et de la flore après incendie du cap Lardier dans le Parc national de Port-Cros. Rapport méthodologique, protocole version 1. Coopération AFB-CEFE. 49 pages.

- COUTURIER T., CHEYLAN M., GUERETTE E., BESNARD A., 2011. - Impacts of a wildfire on the mortality rate and small-scale movements of a Hermann's tortoise *Testudo hermanni hermanni* population in southeastern France. *Amphibia-Reptilia*, 32: 541-545.
- COUTURIER T., BESNARD A., BERTOLERO A., BOSC V., ASTRUC G., CHEYLAN M., 2014. - Factors determining the abundance and occurrence of Hermann's tortoise *Testudo hermanni* in France and Spain: Fire regime and landscape changes as the main drivers. *Biological Conservation*, 170: 177-187.
- DRAKE K.K., ESQUE T.C., NUSSEAR K.E., DEFALCO L.A., SCOLES-SCIULLA S.J., MODLIN A.T., MEDICA P.A., 2015. - Desert tortoise use of burned habitat in the eastern Mojave Desert. *J. Wildl. Manag.*, 79: 618-629.
- ESQUE T.C., SCHWALBE C.R., DEFALCO L.A., DUNCAN R.B., HUGHES T.J., 2003. - Effects of desert wildfires on desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and other small vertebrates. *Southwest. Natur.*, 48 (1): 103-111.
- GUYOT G., 1996. - *Biologie de la conservation chez la tortue d'Hermann française*. Thèse de Doctorat, Université Paris 6: 189 p.
- HAILEY A., 2000. - The effects of fire and mechanical habitat destruction on survival of the tortoise *Testudo hermanni* in northern Greece. *Biological Conservation*, 92: 321-333.
- KNIGHT C.M., KENWARD R.E., GOZLAN R., HODDER K.H., WALLS S.S., LUCAS M.C. 2009. - Home-range estimation within complex restricted environments: importance of method selection in detecting seasonal change. *Wild. Res.* 36 (3): 213-22.
- LAGARDE F., BONNET X., HENEN B.T., CORBIN J., NAGY K.A., NAULLEAU G., 2001. - Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*): growth, maturity, and individual variation. *Can. J. Zool.*, 79: 1433-1441.
- LAGARDE F., GUILLON M., DUBROCA L., BONNET X., BEN KADDOUR K., SLIMANI T., EL MOUDEN E.H., 2008. - Slowness and acceleration: a new method to quantify the activity budget of chelonians. *Animal Behavior*, 75: 319-329.
- LECQ S., BALLOUARD J.M., CARON S., LIVOREIL V., SEYNAEVE V., MATTIEU L.A., BONNET X., 2014. - Body condition and habitat use by Hermann's tortoises in burnt and intact habitats. *Conservation Physiology*, 2 (1): 1-10.
- LEPEIGNEUL O., BALLOUARD J.M., BONNET X., BECK E., BARBIER M., EKORI A., BUISSON E., CARON S., 2014. - Immediate response to translocation without acclimation from captivity to the wild in Hermann's tortoise. *Eur. J. Wildl. Res.*, 60: 897-907.
- LIVOREIL B., 2009. - Distribution of the endangered Hermann's tortoise *Testudo hermanni hermanni* in the Var, France, and recommendations for its conservation. *Oryx*, 43: 299-305.
- LOVICH J.E., ENNEN J.R., MADRAK S.V., LOUGHRAN C.L., MEYER K.P., ARUNDEL T.R., BJURLIN C.D., 2011. - Long-term post-fire effects on spatial ecology and reproductive output of female Agassiz's desert tortoises (*Gopherus agassizii*) at a wind energy facility near Palm Springs, California, USA. *Fire Ecology*, 7: 75-87.
- LOVICH J.E., AGHA M., ENNEN J.R., ARUNDEL T.R., AUSTIN, M., 2018. - Agassiz's desert tortoise (*Gopherus agassizii*) activity areas are little changed after wind turbine-induced fires in California. *Intl. J. Wildland Fire*, 27: 851-856.
- MACKENZIE D.I., NICHOLS J.D., LACHMAN G.B., DROEGE S., ANDREW ROYLE, J., LANGTIMM C.A., 2002. - Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83 (8): 2248-2255.

- MOHR C.O., 1947. - Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midland Natur.*, 37: 223-249.
- MORIONDO M., GOOD P., DURAO R., BINDI M., GIANNAKOPOULOS C., CORTE-REAL J., 2006. - Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research*, 31: 85–95.
- NAKAGAWA S., SCHIELZETH H., 2013. - A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol.*, 4: 133–142.
- OBSERVATOIRE MARIN, 2010 - *Document d'Objectifs du site Natura 2000 FR9301624 « Cap Lardier, Cap Taillat, Cap Camarat » - Note de synthèse*. Convention cadre Etat / Sivom du littoral des Maures du 22 novembre 2006. 52 p.
- PAUSAS J.G., 2004. - Changes in fire and climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Climatic Change*, 63: 337–350.
- PAUSAS J.G., KEELEY J.E., 2009. - A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience*, 59: 593–601.
- PILLE F., CARON S., BONNET X., DELEUZE S., BUSSON D., ETIEN, T., BALLOUARD J.M., 2018. - Settlement pattern of tortoises translocated into the wild: a key to evaluate population reinforcement success. *Biodiv. Conserv.*, 27 (2): 437-457.
- Parc National de Port-Cros., 2012. - *Compte rendu d'activité Secteur cap Lardier Parc national de Port-Cros*, 2011. Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-63.
- R Core Team 2016. - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>.
- RODRIGUEZ-CARO R.C., GRACIA E., ANADON J.D., GIMENEZ A., 2013. - Maintained effects of fire on individual growth and survival rates in a spur-thighed tortoise population. *Eur. J. Wildl. Res.*, 59: 911-913.
- ROW J.R., BLOUIN-DEMERS G., 2006. - Kernels are not accurate estimators of home-range size for herpetofauna. *Copeia*, 4: 797-802.
- SANTOS, X., CHEYLAN, M., 2013. - Taxonomic and functional response of a Mediterranean reptile assemblage to a repeated fire regime. *Biological Conservation*, 168: 90-98.
- SANZ-AGUILAR A., ANADON J.D., GIMENEZ A., BALLESTAR R., GRACIA E., ORO D., 2011. - Coexisting with fire: the case of the terrestrial tortoise *Testudo graeca* in Mediterranean shrublands. *Biological Conservation*, 144: 1040–1049.
- STUBBS D., SWINGLAND I.R., HAILEY A., PULFORD E., 1985. - The ecology of the Mediterranean tortoise *Testudo hermanni* in northern Greece (the effects of a catastrophe on population structure and density). *Biological Conservation*, 31 (2): 125-152.
- SWINGLAND I.R., STUBBS D., NEWDICK M., WORTON B., 1986. - Movement patterns in *Testudo hermanni* and implications for management. I: *Studies in Herpetology*. Prague: Charles University, 573-578.
- SYPHARDA.D., RADELOFF V.C., HAWBAKERT.J., STEWART S.I., 2009. - Conservation threats due to Human-caused increases in fire frequency in Mediterranean-climate ecosystems. *Conservation Biology*, 23: 758-769.
- TUBERVILLE T. D., CLARK E. E., BUHLMANN K. A., & GIBBONS J. W., 2005. - Translocation as a conservation tool: site fidelity and movement of repatriated gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Animal Conservation*, 8(4): 349-358.
- TÜRKOZAN O., KARAMAN S., YILMAZ C., ÜLGER C., 2019. - Daily movements and home range of Eastern Hermann's Tortoise, *Testudo hermanni boettgeri* (Reptilia: Testudines). *Zool. Middle East*, 65: 28-34.

- UICN France, MNHN, SHF, 2015. - La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine. Paris, France: 978-2-918105-49.
- VAN DIJK P.P., IVERSON J.B., RHODIN A.G.J., SHAFFER H.B., BOUR R., 2014. - Turtles of the world 7th edition: annotated checklist of taxonomy synonymy distribution with maps and conservation status. *in: Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: a compilation project of the iucn/ssc tortoise and freshwater turtle specialist group*. Rhodin A.G.J., Pritchard P.C.H., Van Dijk P.P., Saumure R.A., Buhlmann K.A., Iverson J.B., Mittermeier R.A. (éds). *Chelonian Res. Monogr.*, 5: 329–479.
- WILLEMSSEN R.E., HAILEY A., 2002. - Body mass condition in Greek tortoises: regional and interspecific variation. *Herpetological Journal*, 12: 105–114.