

Rythme d'activité de la Tortue d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*) en semi-liberté dans le massif des Maures (Var)

Colette Huon-Daubremont, Claude Grenot

Citer ce document / Cite this document :

Huon-Daubremont Colette, Grenot Claude. Rythme d'activité de la Tortue d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*) en semi-liberté dans le massif des Maures (Var). In: Revue d'Écologie (La Terre et La Vie), tome 52, n°4, 1997. pp. 331-344 ;

doi : <https://doi.org/10.3406/revec.1997.2236>;

https://www.persee.fr/doc/revec_0249-7395_1997_num_52_4_2236;

Ressources associées :

Testudo hermanni hermanni

Fichier pdf généré le 24/08/2023

Résumé

Le rythme d'activité annuel de la tortue d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*), a été étudié en semi-liberté dans le Var avec des adultes. Le cycle annuel d'activité se subdivise en deux parties : l'hivernage et la vie active. Lors de cette dernière, les animaux présentent un rythme nyctéméral unimodal à l'exception des deux mois les plus chauds de l'année (juillet-août) où il devient bimodal, avec un comportement d'estivation possible. Les pontes ont lieu de mi-mai à mi-juillet, alors que les accouplements s'étalent tout le long de la période d'activité, avec un pic en été et au début de l'automne, ce qui montre une possibilité de stockage des spermatozoïdes dans une spermathèque. Pendant l'hivernage, les tortues sont inactives, enfouies à moins de 10 cm de profondeur. Des retours sporadiques à l'activité sont possibles les plus chaudes journées, plus fréquemment chez les mâles que chez les femelles.

Abstract

The annual activity rhythm of the Hermann tortoise (*Testudo hermanni hermanni*), an endangered species and the only French tortoise, was studied with adults in semi-captivity in the Var. The annual activity rhythm shows two stages : hibernation and activity. During the latter (March-October), above-ground activity is unimodal, except in the summer when it is bimodal with inactivity during very hot periods. Mating occurs during the entire période of activity with maxima in summer and early autumn. Clutches are laid from mid-May to mid-July, so there is a possibility that females stock spermatozoa for some months. During hibernation (November-February), an activity return is possible but not obligatory during the warmest days. The average depth of hibernacula was 6.9 cm.

RYTHME D'ACTIVITÉ DE LA TORTUE D'HERMANN (*TESTUDO HERMANNI HERMANNI*) EN SEMI-LIBERTÉ DANS LE MASSIF DES MAURES (VAR)

Colette HUOT-DAUBREMONT et Claude GRENOT*

INTRODUCTION

Le rythme d'activité d'un animal représente la manière dont celui-ci va gérer son temps au cours du nyctémère (rythme nyctéméral d'activité) et des saisons (rythme annuel). Il est sous la dépendance de facteurs externes comme la photopériode et la température ainsi que de facteurs internes, rythmes endogènes et cycles hormonaux (Gautier *et al.*, 1978). Chez les Reptiles des régions tempérées, le rythme d'activité annuel présente, au regard des variations thermo-périodiques, deux grandes parties : la vie active (printemps et été) et l'hivernage (automne et hiver). En région méditerranéenne, le rythme d'activité nyctéméral est également affecté par les fortes chaleurs estivales (Bons *et al.*, 1984).

La Tortue d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*) est la seule espèce de tortue terrestre française. En forte régression, elle ne vit plus que dans le département du Var (plaine et massif des Maures essentiellement), et en Corse (Cheylan, 1984 ; Delaugerre & Cheylan, 1992). Les principales causes de sa raréfaction sont le ramassage par l'homme, les incendies, l'urbanisation et la dégradation du milieu, ainsi que l'abandon des méthodes agro-pastorales (pacage des troupeaux) (Devaux, 1990). Ces deux derniers points limitent notamment les zones dégagées utilisées pour la ponte, ce qui semble entraîner un accroissement de la prédation (Swingland & Stubbs, 1985).

Les recherches antérieures sur cet animal ont porté essentiellement sur la biogéographie, l'écologie et la thermorégulation (Cheylan, 1981 ; Stubbs & Swingland, 1985 ; Huot-Daubremont *et al.*, 1996). Les précédentes études entreprises sur le rythme d'activité portaient sur des animaux observés en semi-liberté, en dehors de l'aire naturelle de l'espèce (Aix-en-Provence) suivis deux jours par mois pendant trois ans (Cheylan, 1981), ou sur des populations sauvages mais sans description précise des rythmes nyctéméraux d'activité (Stubbs & Swingland, 1985 ; Swingland & Stubbs, 1985). Les densités naturelles de tortues sont trop faibles pour permettre une étude satisfaisante des rythmes

* Laboratoire d'Ecologie, ENS, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 5.

Envoyer toute correspondance et demande de TAP à : C. Huot-Daubremont, 6, place de la Rave, 10000 Troyes. E-mail : 106106.312@compuserve.com

d'activité (Cheylan, 1981), Il nous a paru intéressant de mener un travail plus précis sur l'ensemble du cycle annuel, avec des adultes détenus en semi-liberté dans le Var.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

Cette étude s'est déroulée du 12.IV.93 au 12.IV.96 sur vingt tortues d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*) adultes (huit mâles, masse corporelle comprise entre 326 et 647 g, longueur de la carapace entre 110 et 150 mm ; douze femelles, masse corporelle entre 280 et 962 g, longueur entre 110 et 175 mm). Les animaux sélectionnés sont originaires du massif des Maures. Ils ont été apportés au Village des Tortues (S.O.P.T.O.M. : station d'observation et de protection de la tortue des Maures) par des visiteurs qui venaient de les trouver dans la nature. Ces tortues n'ont donc pas subi de captivité préalable, Elles ont été réparties dans quatre enclos de 65 à 119 m², [soit une densité de 576 individus à l'hectare (dans les Maures, densité maximale de 10 à 11 individus à l'hectare ; en Grèce : 45 à 100 à l'hectare ; Cheylan, 1981 ; Stubbs *et al.*, 1985)] avec une sex-ratio en faveur des femelles. Les parcs sont situés au Village des Tortues (Gonfaron, Var, latitude 43° 19' N et longitude 06° 18' E, altitude 140 m ; végétation naturelle : maquis bas, Classe des Cisto lavanduleta).

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les observations sont effectuées selon la méthode du « scan » (Altmann, 1974) : le comportement des animaux est noté par un balayage visuel des enclos toutes les 30 min, en limitant au maximum la pénétration de l'observateur dans les parcs. Les observations ont lieu dans n'importe quelles conditions météorologiques, de 7 à 16 h (T.U.) de novembre à février, de 6 à 16 h en mars et avril et de 6 à 17 h de mai à octobre (117 018 observations au total, avec une moyenne de 10 ± 3 jours de suivis mensuels).

Lors de chaque observation, l'heure, la position et le comportement de la tortue sont notés. Les animaux sont facilement reconnaissables par des numéros peints sur la dossière. Huit grands types de comportements ont été retenus : 1) Déplacements (Dep) pour toute activité locomotrice, 2) Insolation (Ins) animal inactif, tête et pattes sorties de la carapace et exposées au soleil, 3) Immobilité yeux ouverts (Immo) tortue dans un espace libre, attentive à son environnement, 4) Alimentation (Alim), les tortues sont végétariennes, elles se nourrissent des plantes de l'enclos ou de végétaux apportés (légumes et fruits), 5) Repos (Repos) la tortue est cachée sous un buisson ou des feuilles mortes, la tête et les pattes rentrées dans la carapace, 6) Reproduction (Reprod) avec la parade (poursuite de la femelle par le mâle) et l'accouplement, 7) Rivalités (Riv), combat entre les mâles, 8) Ponte (Ponte).

La fréquence de ces différents comportements est calculée, au cours de l'année, selon la formule suivante : $fr(\text{comportement}) = (nb/2)/(nj*nh*na)$ avec

nb : nombre d'observations du comportement, nj : nombre de jours étudiés, nh : nombre d'heures, na : nombre d'animaux. Les rythmes nycthémeraux et la moyenne journalière de l'activité ont été calculés. La température ambiante a été relevée à l'aide d'un thermographe abrité (Jules Richard) à 1 m de hauteur. La pluviométrie est également suivie. L'influence de ces deux paramètres sur le rythme d'activité a été recherchée.

ANALYSE STATISTIQUE

Les valeurs moyennes sont présentées avec l'écart type. Elles sont comparées par une analyse de variance non paramétrique de Friedman pour données appariées et par le test de Wilcoxon. Le lien entre le température ambiante et la durée horaire de l'activité a été recherchée par une analyse de corrélation de Spearman.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Bien qu'aucune différence statistique ne soit constatée entre les sexes (Test t), les résultats sont présentés séparément pour les mâles et pour les femelles. Ils sont regroupés, d'après Cheylan (1981), en cinq périodes :

- de mars à avril, la période de sortie de l'hivernage,
- de mai à juin : la période vernale,
- de juillet à août : la période estivale,
- de septembre à octobre : la période pré-hivernale,
- de novembre à février : la période hivernale.

Elles correspondent aux deux grandes phases du cycle annuel (la vie active de mars à octobre et l'hivernage de novembre à février). A chaque fois, nous avons déterminé la moyenne journalière de l'activité (Tab. I), le pourcentage de jours d'inactivité (Tab. II), la fréquence d'observations des différents comportements (Fig. 1) et le profil nycthémeral du rythme d'activité par le calcul de la moyenne

TABLEAU I

Importance de l'activité (Act. en h ; tous les comportements sauf le repos) pour les femelles et les mâles, température ambiante (Temp.) et pluviométrie cumulée (Pl. c.) de mars à novembre. (Les données sont des moyennes \pm écart type ; () : nombre de données).

Période d'étude	Act. femelles en h	Act. mâles en h	Temp. en °C	Pl. c. en mm
Mars - Avril	1,8 \pm 0,6 (684)	1,8 \pm 1,1 (540)	11,0 \pm 7,3 (79)	63,5
Mai - Juin	4,8 \pm 1,2 (466)	4,4 \pm 1,4 (335)	20,1 \pm 8,2 (74)	88,8
Juillet -Août	2,4 \pm 0,6 (417)	2,2 \pm 0,6 (316)	26,4 \pm 8,6 (54)	30,25
Septembre - Octobre	2,5 \pm 0,6 (470)	2,5 \pm 0,8 (314)	16,1 \pm 6,7 (56)	123
Novembre	0,4 \pm 0,6 (274)	0,6 \pm 0,4 (180)	9,1 \pm 4,9 (30)	92,5

horaire de l'activité (Fig. 2 à 4). Les pics d'activité sont déterminés par une analyse de variance. Des données climatiques sont aussi indiquées (température ambiante et pluviosité pour les Tableaux I et II et température ambiante au cours de la journée pour les Figures 2 à 4).

TABLEAU II

Pourcentage de jours d'inactivité (% inact.) et données météorologiques correspondantes (Temp. : température ambiante, moyenne \pm écart type ; () : nombre de données ; Pl. c. : pluviométrie cumulée) des femelles et des mâles de mars à novembre.

Période d'étude	Femelles			Mâles		
	% inact.	Temp. (°C)	Pl. c. (mm)	% inact.	Temp. (°C)	Pl. C. (mm)
Mars - Avril	47,6	10,3 \pm 7,1 (67)	59	55,2	10,4 \pm 7,2 (67)	60
Mai - Juin	5,3	19,8 \pm 8,5 (10)	33	11,0	18,8 \pm 7,8 (22)	40,5
Juillet - Août	6,3	28,7 \pm 8,7 (14)	5	11,4	27,4 \pm 8,6 (23)	7
Septembre - Octobre	20,6	14,6 \pm 6,1 (56)	111	21,5	14,8 \pm 6,2 (31)	105
Novembre	72,6	9,1 \pm 4,9 (30)	92,5	80,8	9,1 \pm 4,9 (30)	92,5

LA PÉRIODE DE SORTIE DE L'HIVERNAGE

La sortie d'hivernage a lieu, pour les deux sexes, la onzième semaine de l'année (deuxième semaine de mars, sortie la plus précoce le 21.I.94 et la plus tardive le 10.IV.96). Chez les Chéloniens, les femelles de *Gopherus agassizii* sortent plus tôt (Bailey *et al.*, 1995). Pour *Terrapene ornata* et lors des études précédentes sur la Tortue d'Hermann, les sorties ont lieu en mars-avril, mais les auteurs n'ont pas spécialement recherché la présence ou non de différences entre les sexes (Cheylan, 1981 ; Stubbs & Swingland, 1985 ; Doroff & Keith, 1990). En revanche, chez les lézards et les serpents, les mâles sortent généralement plus tôt (Vernet, 1977 ; Gregory, 1982),

La reprise de l'activité est progressive, avec de courtes périodes d'activité (Tab. I). Le repos prédomine largement avec quelques comportements d'immobilité et d'insolation (Fig. 1, mars et avril). Les jours d'inactivité, plus nombreux pour les mâles que pour les femelles, correspondent à des journées fraîches et pluvieuses (Tab. II).

Durant cette période, le rythme d'activité est unimodal (Fig. 2A). La période maximale d'activité (femelles de 9 h à 13 h et mâles de 9 h à 12 h) se prolonge lors des heures les plus chaudes, ce qui a été également constaté par Cheylan (1981) pour la Tortue d'Hermann mais aussi chez certaines espèces de *Gopherus* des déserts américains (Morafka, *et al.*, 1981 ; Luckenbach, 1982).

Aucune corrélation n'est observée entre la température de l'air et l'activité. La fin de l'activité précède d'une heure environ le coucher du soleil, alors que le début de l'activité est plus proche du lever du soleil. Ces deux dernières constatations sont observées également pour les trois périodes suivantes.

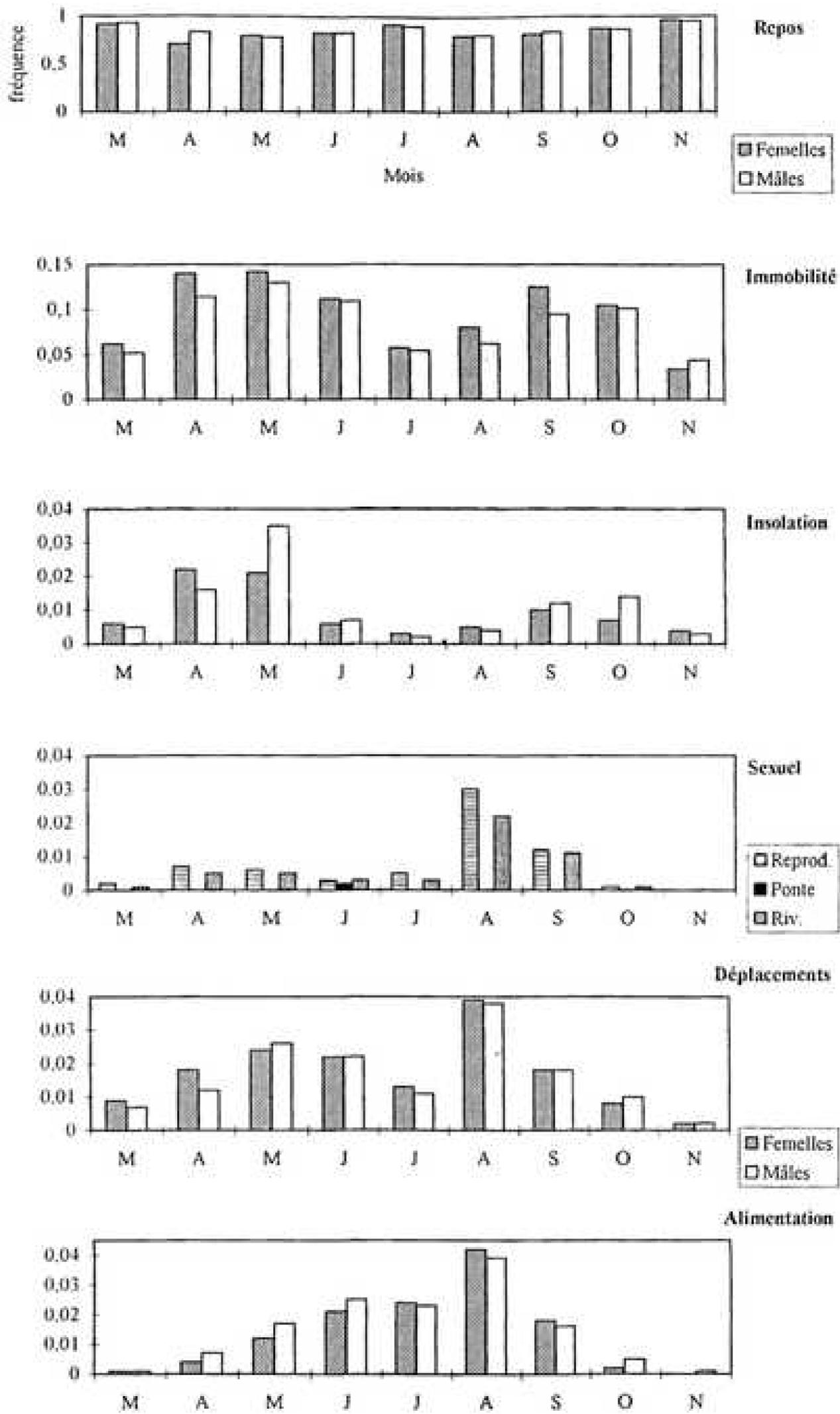


Figure 1. — Fréquence des différents comportements observés de mars à novembre. L'échelle de l'axe des ordonnées est différente selon les graphiques.

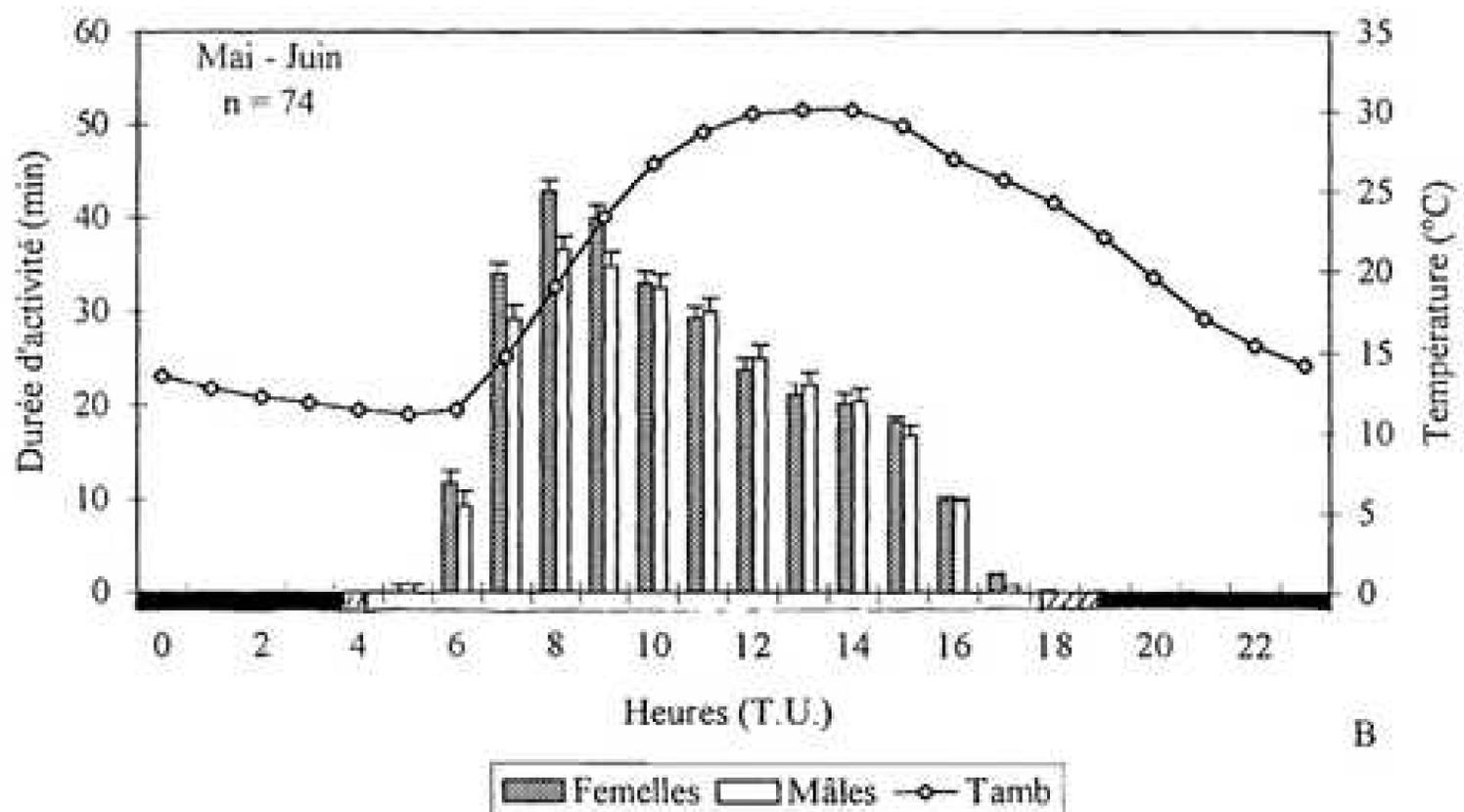
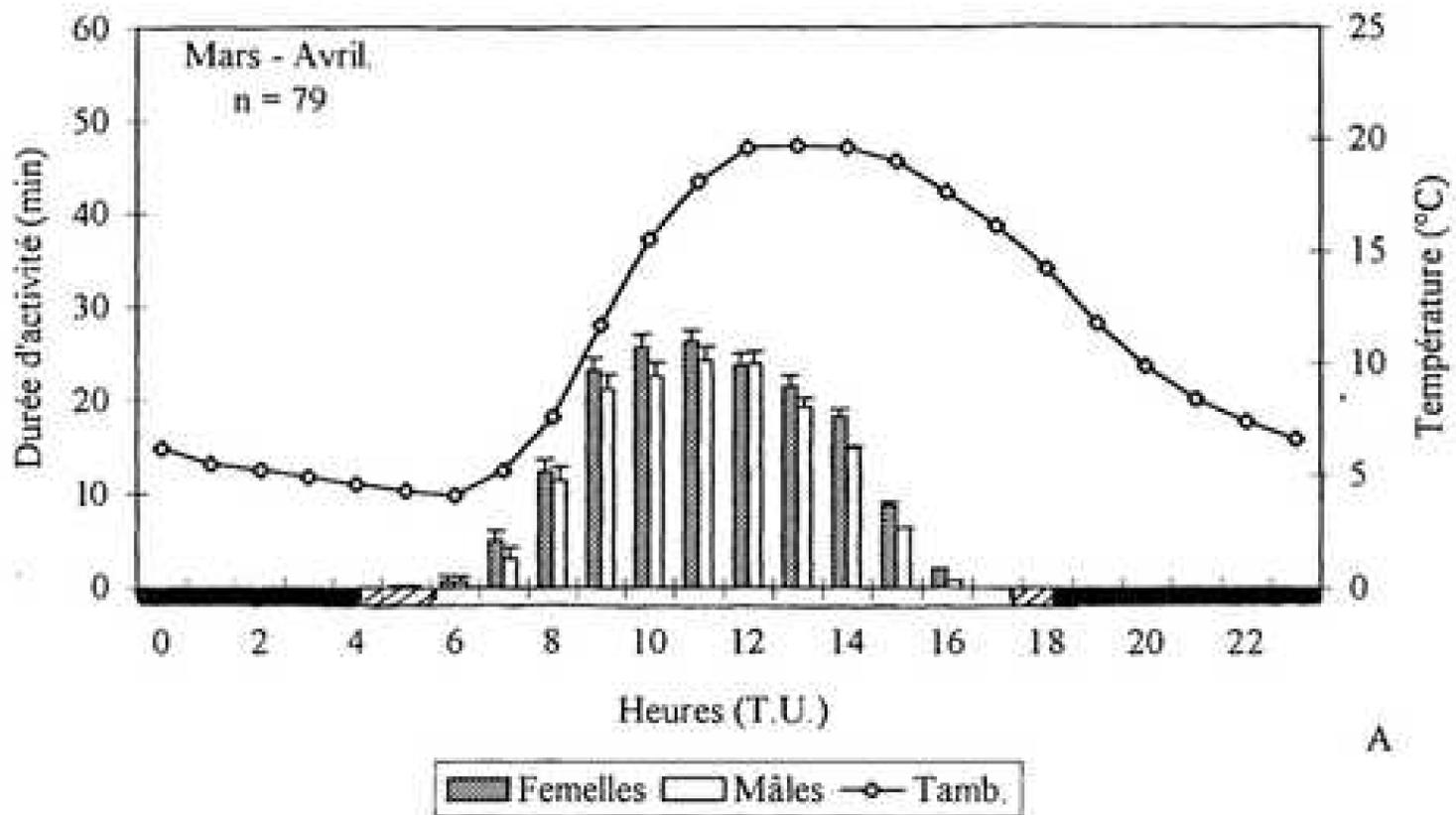


Figure 2. — Rythme nyctéméral de l'activité (min) et température ambiante (Tamb, °C) correspondante lors de la période de sortie de l'hivernage (A) et de la période vernale (B). Les données d'activité sont des moyennes assorties de l'écart-type. (Les rectangles situés au bas des graphiques expriment la durée théorique de l'éclairage : le noir, la nuit, le blanc, le jour, les hachures l'amplitude des variations des heures de lever et de coucher du soleil pour la période considérée ; n : nombre de jours suivis ; les heures sont en T.U.).

LA PÉRIODE VERNALE

Le rythme nyctéméral de l'activité reste unimodal (Fig. 2B), mais le pic a lieu avant les heures les plus chaudes (entre 8 et 9 h, pour les deux sexes). La durée

de l'activité est maximale (Tab. I) et les jours d'inactivité sont très peu nombreux. Ils sont essentiellement liés à de mauvaises conditions météorologiques (Tab. II). Le comportement (Fig. 1, mai et juin) prédominant est toujours le repos, mais l'ensemble des autres comportements a augmenté, surtout l'immobilité, les déplacements et l'alimentation. Le comportement de reproduction est au même niveau, alors que les rivalités entre mâles ont augmenté, en liaison avec la plus grande activité des animaux qui multiplie les contacts. C'est la période des pontes, d'où la prolongation de l'activité des femelles jusqu'à 19h, en raison d'une ponte tardive. Cette importante activité est retrouvée dans les études précédentes sur la tortue d'Hermann (Hailey, 1988 ; Cheylan, 1981) mais aussi pour la cistude, *Emys orbicularis* (Lebboroni & Chelazzi, 1991).

LA PÉRIODE ESTIVALE

Le rythme nycthémeral de l'activité devient bimodal (Fig. 3A), le premier pic, de plus grande intensité, est à 8 h, avant les heures les plus chaudes. Une légère reprise de l'activité, correspondant au second pic, a lieu dans l'après-midi (entre 14 et 16 h). Ce changement a été observé par d'autres auteurs chez la Tortue d'Hermann (Cheylan, 1981 ; Hailey *et al.*, 1984) mais aussi chez *Gopherus agassizii* (Luckenbach, 1982), *Testudo graeca* (Lambert, 1981) et *Testudo marginata* (Willemsen, 1991). Il est à mettre en relation avec les étés chauds et secs de la région méditerranéenne (Bons *et al.*, 1984).

La durée de l'activité a diminué de moitié par rapport à la période vernale (Tab. I). Contrairement aux périodes précédentes, les jours d'inactivité sont liés aux chaudes journées (Tab. II), ce qui correspond à un comportement d'estivation. De nombreux Reptiles des régions désertiques, comme le Sahara, présentent cette particularité (Vernet, 1977 ; Gregory, 1982). Chez les Chéloniens, elle est observée, entre autres, pour *Gopherus agassizii* (Nagy & Medica, 1986), *Gopherus berlandieri* (Voigt & Johnson, 1976), *Astrochelys yniphora* (Joby *et al.*, 1995) et, en région tempérée, *Testudo weissingeri* (Bour, 1995), ou *Emys orbicularis* (Naulleau, 1992). Chez la tortue d'Hermann, il est classiquement observé une nette décroissance de l'activité en milieu d'été (Cheylan, 1981 ; Hailey *et al.*, 1984 ; Stubbs & Swingland, 1985).

La diminution de l'activité se traduit surtout par une importante diminution des comportements d'insolation et d'immobilité. L'alimentation ainsi que les comportements de reproduction et de rivalités entre mâles ont augmenté (Fig. 1, juillet et août). Ces derniers sont à leurs valeurs maximales en août. Les accouplements sont donc observés de mars à octobre, avec une première augmentation en avril-mai, puis une diminution en juin, et une légère reprise en juillet pour atteindre le pic d'août. Ils diminuent en septembre, pour disparaître pratiquement en octobre. Le même profil a été retrouvé lors des études précédentes (Cheylan, 1981 ; Swingland & Stubbs, 1985 ; Calzolari & Chelazzi, 1991 ; Willemsen, 1991). La Tortue d'Hermann présente un décalage de six mois entre la période maximale des accouplements (août) et celle de la ponte. Les femelles gardent les spermatozoïdes pendant l'hiver dans une spermathèque, comme pour *Clemmys insculpta* (Kaufmann, 1992).

LA PÉRIODE PRÉ-HIVERNALE

Le rythme nycthémeral de l'activité redevient unimodal (Fig. 3B), avec un léger pic peu avant les heures les plus chaudes (10 à 11 h pour les femelles et 10

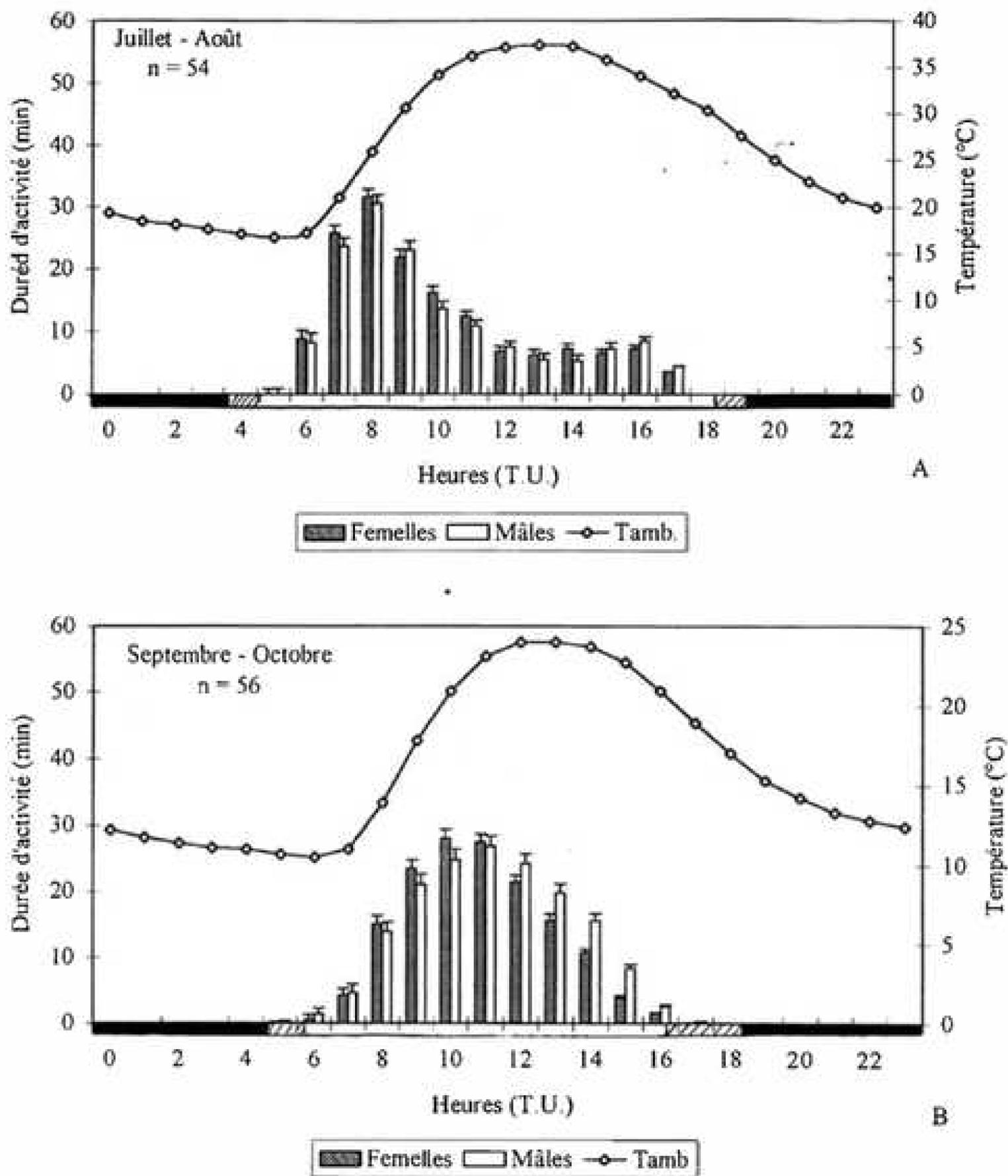


Figure 3. — Rythme nyctéméral de l'activité (min) et température ambiante (Tamb, °C) correspondante lors de la période estivale (A) et de la période pré-hivernale (B) (pour la signification des symboles voir Fig. 2).

à 12 h pour les mâles). La durée globale de l'activité est identique à celle de la période précédente (Tab. I) mais les jours d'inactivité sont près de deux fois plus nombreux et liés dans ce cas aux mauvaises conditions météorologiques (Tab. II). Les comportements d'immobilité et d'insolation ont augmenté alors que les autres ont fortement diminué, excepté le comportement de repos toujours majoritaire (Fig. 1, septembre et octobre).

Cette période est une phase de transition entre l'activité et l'hivernage (Cheylan, 1981). En milieu naturel, elle est surtout caractérisée par l'émergence des pontes, après trois mois d'incubation sous la dépendance de la température, généralement après les orages de septembre (Swingland & Stubbs, 1985).

LA PÉRIODE HIVERNALE

L'entrée en hivernage

Le rythme nyctéméral d'activité (Fig. 4A) est unimodal (pic de 10 à 13 h). Aucune corrélation n'est observée entre la température et la durée horaire d'activité. Le décalage par rapport aux heures de lever et de coucher du soleil est toujours d'une heure. L'activité est très faible (Tab. I et II) au mois de novembre, avec l'arrêt des comportements sexuels, une faible alimentation uniquement pour les mâles et une diminution des autres comportements (Fig. 1, novembre).

L'hivernage

L'hivernage est une stratégie d'économie de l'énergie qui réduit le taux du métabolisme en réponse à des modifications saisonnières de l'environnement (Gregory, 1982). Chez les Chéloniens, il se prépare par une modification progressive de la composition du sang et des tissus dès le mois d'août, qui se poursuivra lors de l'hivernage, avec notamment une accumulation d'acide urique (Gilles-Baillien, 1966 ; 1973 ; Croudace, 1989).

Les principaux facteurs de régulation de l'entrée en hivernage sont la diminution de la photopériode, de la température, des disponibilités alimentaires, et l'augmentation de la pluviosité (Gregory, 1982).

L'entrée en hivernage a lieu, en moyenne pour les deux sexes, à la quarante-quatrième semaine de l'année (fin octobre-début novembre, entrée la plus précoce le 23.X.94, la plus tardive le 1.XII.94). La durée de l'hivernage est de $135,8 \pm 19,8$ jours ($n = 46$). Les tortues hivernent sous des buissons à une profondeur (mesurée en haut de la dossière) moyenne de $6,9 \pm 2,5$ cm ($n = 46$) (pas de différence significative entre les sexes). Aucune corrélation n'est observée entre la durée, la profondeur de l'hibernaculum et la taille des animaux.

Des précédentes observations montraient une durée d'hivernage de 140 jours au maximum (McArthur, 1996), à des profondeurs de 5 à 20 cm (Hediger, 1958 ; Cheylan, 1981 ; Croudace, 1989). Sa durée varie selon la latitude. Elle peut aller jusqu'à neuf mois chez *Testudo horsfieldi* (Alderton, 1988 ; Ardizzoni, 1994). La profondeur peut, également, être plus importante, jusqu'à 1,8m pour *Terrapene ornata* (Doroff & Keith, 1990), ou, pour *Terrapene carolina*, augmenter au fur et à mesure de l'hiver (Carpenter, 1957).

L'hibernaculum de la tortue d'Hermann est souvent situé sous un buisson. L'animal creuse parfois un terrier, mais il est fréquemment constitué d'une mince couche de terre et de feuilles mortes. Contrairement à *Terrapene carolina* (Carpenter, 1957) et aux observations de Stubbs & Swingland (1985) dans le Var, ou de Cheylan (com. pers.) en Corse, aucun de nos animaux n'a changé d'hibernaculum pendant l'hiver. De plus, les mêmes sites d'hivernage sont fréquemment repris d'une année à l'autre par les mêmes individus.

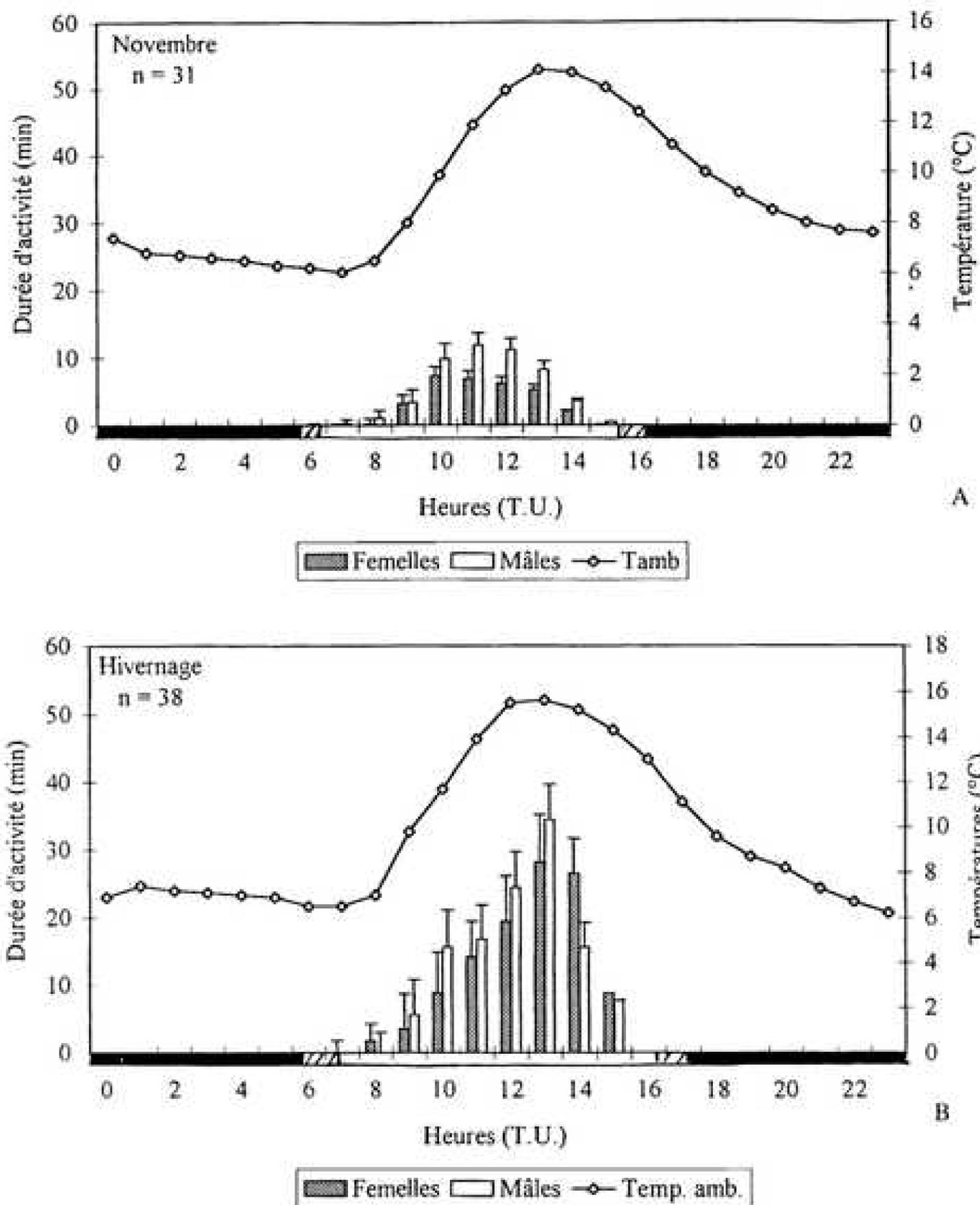


Figure 4. — Rythme nycthéral de l'activité (min) et température ambiante (°C) correspondante au mois de novembre (A) et lors des jours d'activité observés en période hivernale (B). (pour la signification des symboles voir Fig. 2).

Périodes d'activité lors de l'hivernage

Des jours d'activité sporadique (entre un et huit) ont été observés, le plus souvent pour les mâles (44 % des mâles et 17 % des femelles) et toujours lors des journées chaudes et ensoleillées (température ambiante moyenne pendant l'hivernage : $8,2 \pm 5,8$ °C, température ambiante lors des jours d'activité de $9,6 \pm 4,9$ °C). Elles sont réparties à n'importe quel mois (Tab. III), sauf en octobre et janvier pour

TABLEAU III

Nombre de jours d'observation par mois où au moins une tortue a été active entre le début et la fin de l'hivernage pour les deux sexes.

Mois	Femelles	Mâles
Octobre (dernière semaine)	0	0
Novembre	3	4
Décembre	6	3
Janvier	0	3
Février	2	7
Mars	3	4
Avril (jusqu'au 10)	1	0

les femelles et en octobre et avril pour les mâles ; le maximum a lieu en décembre pour les femelles et en février pour les mâles. Cette constatation a déjà été faite par Stubbs & Swingland (1985) en milieu naturel, et en semi-liberté par Cheylan (1981) mais, pour ce dernier, uniquement au mois de décembre. Elle est aussi observée chez d'autres Chéloniens comme *Gopherus flavomarginatus* (Morafka *et al.*, 1981) ou *Terrapene carolina* (Dolbeer, 1971).

Lors de ces journées, le rythme nyctéméral de l'activité est unimodal (Fig. 4B) avec un pic (de 13 à 14 h pour les femelles et à 13 h pour les mâles) nettement situé pendant les heures les plus chaudes de la journée. La durée horaire de l'activité des femelles est corrélée à la température ambiante, contrairement aux précédents résultats. Le décalage du début et de la fin de l'activité avec le lever et le coucher du soleil est plus important que lors de la phase de vie active. La chaleur est donc un facteur déterminant de ce phénomène.

L'activité moyenne ne présente pas de différence entre les sexes (femelles : $2,1 \pm 1,1$ h, mâles $2,4 \pm 1,2$ h). Les comportements observés sont surtout l'immobilité et l'insolation (Tab. IV). Aucune alimentation n'a été notée.

TABLEAU IV

Pourcentage des différents comportements observés lors des journées d'activité pendant l'hivernage (Ins. comportement d'insolation, Immo. comportement d'immobilité, Reprod. comportement sexuel de reproduction : parade et accouplement, Dep. déplacement).

Comportement	Femelles	Mâles
Immo.	65	86,1
Ins.	22,2	11,1
Dep.	6,3	2,7
Reprod.	6,3	0

Chez la Tortue d'Hermann, les réveils périodiques hivernaux ne sont pas obligatoires puisque la plupart des individus n'en présentent pas. Ils ne correspondent pas, non plus, à un besoin alimentaire ni à une élimination de déchets (aucune trace dans les enclos alors que l'urine des tortues, blanchâtre et gélatineuse, est facilement repérable dans les parcs). Leur facteur déclencheur semble être juste une température extérieure plus élevée.

CONCLUSIONS

Nos observations du rythme d'activité de la tortue d'Hermann confirment les travaux précédents effectués en milieu naturel (Swingland & Stubbs, 1985) et en semi-liberté (Cheylan, 1981). Le rythme annuel est biphasique (hivernage : novembre à février, vie active : mars à octobre). Le rythme nycthéral d'activité est bimodal en juillet-août, et unimodal le reste de la vie active. Nous retrouvons, également, une importante fréquence des accouplements en été, soit six mois avant les pontes, ce qui confirme l'hypothèse d'un stockage des spermatozoïdes par les femelles (Swingland & Stubbs, 1985 ; Willemsen, 1991).

Le suivi de l'hivernage des mêmes animaux pendant trois ans a mis en valeur une synchronisation des dates d'entrée (quarante-quatrième semaine de l'année) et de sortie (onzième semaine) entre les individus, ce qui indiquerait une régulation endogène du phénomène. Lors de cette période, des retours sporadiques de l'activité ont lieu au cours des plus chaudes journées, plus fréquemment chez les mâles que chez les femelles. Cette différence correspondrait à des capacités thermorégulatrices différentes liées notamment à la plus petite taille des mâles, leur permettant un réchauffement plus rapide.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par la S.O.P.T.O.M. Nous tenons à remercier Denis Madec, Gérard Nouvel et toute l'équipe du Village des Tortues de Gonfaron pour leur aide lors de la réalisation des enclos d'études, ainsi qu'Arnaud Velon et Yann Rodriguez pour leurs contributions aux relevés des données. Nous exprimons également notre gratitude aux deux relecteurs pour leurs remarques constructives.

RÉSUMÉ

Le rythme d'activité annuel de la tortue d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*), a été étudié en semi-liberté dans le Var avec des adultes. Le cycle annuel d'activité se subdivise en deux parties : l'hivernage et la vie active. Lors de cette dernière, les animaux présentent un rythme nycthéral unimodal à l'exception des deux mois les plus chauds de l'année (juillet-août) où il devient bimodal, avec un comportement d'estivation possible. Les pontes ont lieu de mi-mai à mi-juillet, alors que les accouplements s'étalent tout le long de la période d'activité, avec un pic en été et au début de l'automne, ce qui montre une possibilité de stockage des spermatozoïdes dans une spermathèque. Pendant

l'hivernage, les tortues sont inactives, enfouies à moins de 10 cm de profondeur. Des retours sporadiques à l'activité sont possibles les plus chaudes journées, plus fréquemment chez les mâles que chez les femelles.

SUMMARY

The annual activity rhythm of the Hermann tortoise (*Testudo hermanni hermanni*), an endangered species and the only French tortoise, was studied with adults in semi-captivity in the Var. The annual activity rhythm shows two stages: hibernation and activity. During the latter (March-October), above-ground activity is unimodal, except in the summer when it is bimodal with inactivity during very hot periods. Mating occurs during the entire periode of activity with maxima in summer and early autumn. Clutches are laid from mid-May to mid-July, so there is a possibility that females stock spermatozoa for some months. During hibernation (November-February), an activity return is possible but not obligatory during the warmest days. The average depth of hibernacula was 6.9 cm.

RÉFÉRENCES

- ALDERTON, D. (1988). — *Turtles and tortoises of the world*. Blandford Press, London.
- ALTMANN, J. (1974). — Observational study of behavior sampling methods. *Behaviour*, 49 : 227-267.
- ARDIZZONI, C. (1994). — L'importanza di una buona ibernazione per le testuggini mediterranee. *AES*, 1 : 17-19.
- BAILEY, S.J., SCHWALBE, C.R. & LOWE, C.H. (1995). — Hibernaculum use by a population of desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in the Sonoran desert. *J. of Herpetology*, 29 : 361-369.
- BONS, J., CHEYLAN, M. & GUILLAUME, C.P. (1984). — Les reptiles méditerranéen. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 29 : 7-17.
- BOUR, R. (1995). — Une nouvelle espèce de tortue terrestre dans le Péloponnèse (Grèce). *Dumerilia*, 2 : 23-54.
- CALZOLAI, R. & CHELAZZI, G. (1991). - Habitat use in a central Italy population of *Testudo hermanni* Gmelin (Reptilia Testudinidae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 3 : 153-166.
- CARPENTER, C.C. (1957). — Hibernation, hibernacula and associated behavior of the three-toed box turtle (*Terrapene carolina triunguis*). *Copeia*, 1957 : 278-282.
- CHEYLAN, M. (1981). — Biologie et écologie de la Tortue d'Hermann (*Testudo hermanni* Gmelin, 1789). Contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires de la France. *Mém. trav. E.P.H.E.* Inst. Montpellier.
- 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.
- CROUDACE, C. (1989). — The husbandry, management and reproduction of the european tortoises *Testudo graeca* and *T. hermanni*. *BCG Testudo*, 3 : 25-44.
- DELAUGERRE, M. & CHEYLAN, M. (1992). — *Atlas de répartition des batraciens et reptiles de Corse*. PNR-EPHE, Montpellier.
- DEVAUX, B. (1990). — Réintroduction de tortues d'Hermann (*Testudo hermanni hermanni*) dans le Massif des Maures. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 5 : 291-297.
- DOLBEER, R.A. (1971). — Winter behavior of the eastern box Turtle, *Terrapene c. carolina* L., in eastern Tennessee. *Copeia*, 1971 : 758-760.
- DOROFF, A.M. & KEITH, L.B. (1990). — Demography and ecology of an ornate box turtle (*Terrapene ornata*) population in south-central Wisconsin. *Copeia*, 1990 : 387-399.
- GAUTIER, J.Y., LEFEUVRE, J.C., RICHARD, G. & TREHEN, P. (1978). — *Eco-éthologie*. Masson, Paris.
- GILLES-BAILLIEN, M. (1966). — L'hibernation de la tortue grecque. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 74 : 328-329.
- GILLES-BAILLIEN, M. (1973). — Seasonal variations in weight and hematological data of *Testudo hermanni* Gmelin. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 81 : 723-732.

- GREGORY, P.T. (1982). — Reptilian hibernation, pp. 53-154. In : C. Gans (Ed). *Biology of the Reptilia*, 13. Academic Press, London.
- HAILEY, A. (1988). — Population ecology and conservation of tortoises : the estimation of density and dynamics of a small population. *Herpetological Journal*, 1 : 263-271.
- HAILEY, A., PULFORD, E. & STUBBS, D. (1984). — Summer activity pattern of *Testudo hermanni* Gmelin in Greece and France. *Amphibia-Reptilia*, 5 : 69-78.
- HEDIGER, H. (1958). — Zum überwintungs-Verhalten der Griechischen landschildkröte. *Natur und Volk*, 88 : 121-123.
- HUOT-DAUBREMONT, C., GRENOT, C., & BRADSHAW, D. (1996). — Temperature regulation in Hermann's tortoise, *Testudo hermanni*, studied with inwelling probes. *Amphibia-Reptilia*, 17 : 91-102.
- JOBY, M., SMITH, L., BOUROU, K. & SIBO, C. (1995). — Life of Angonaka (*Gopherus yniphora*) in its natural habitat. *International Congress of Chelonian Conservation*, Gonfaron.
- KAUFMANN, J.H. (1992). — The social behavior of wood turtles *Clemmys insculpta* in central Pennsylvania. *Herpetological monographs* 6 : 1-25.
- LAMBERT, M.R.K. (1981). — Temperature, activity and field sighting in the mediterranean spur-thighed or common garden tortoise *Testudo graeca* L. *Biological Conservation*, 21 : 39-54.
- LEBBORONI, M. & CHELAZZI, G. (1991). — Activity patterns of *Emys orbicularis* L. (Chelonia, Emydidae) in central Italy. *Ethology Ecology & Evolution*, 3 : 257-268.
- LUCKENBACH, R.A. (1982). — Ecology and management of the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) in California. *Fish and Wildlife Research*, 12 : 1-37.
- MCCARTHUR, S. (1996). — *Veterinary management of tortoises and turtles*. Blackwell Science, Oxford.
- MORAFKA, D.J., ADEST, G.A., AGUIRRE, G. & RECHT, M. (1981). — The ecology of the bolson tortoise *Gopherus flavomarginatus*. pp. 35-78. In : R. Barbault & G. Halffter (Eds). *Ecology of the chihuahuan desert, organisation of some vertebrate communities*, Mexico.
- NAGUY, K.A. & MEDICA, P.A. (1986). — Physiological ecology of desert tortoises in Southern Nevada. *Herpetologica*, 42 : 73-92.
- NAULLEAU, G. (1992). — Study of terrestrial activity and aestivation in *Emys orbicularis* (Reptilia : Chelonia) using telemetry. *Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H.* : 343-346. Korsos Z. Kiss, I, Budapest.
- STUBBS, D. & SWINGLAND, I.R. (1985). — The ecology of a mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*) : a declining population. *Can. J. Zool.*, 63 : 169-180.
- STUBBS, D., SWINGLAND, I.R., HAILEY, A. & PULFORD, E. (1985). — The ecology of the mediterranean tortoise *Testudo hermanni* in northern Greece (the effect of a catastrophe on population structure and density). *Biological Conservation*, 31 : 125-152.
- SWINGLAND, I.R. & STUBBS, D. (1985). — The ecology of a Mediterranean tortoise *Testudo hermanni* : Reproduction. *J. Zool., Lond.*, 205 : 595-610.
- VERNET, R. (1977). — *Recherches sur l'écologie de Varanus griseus Daudin* (Reptilia, Sauria, Varanidae) dans les écosystèmes sableux du Sahara nord-occidental (Algérie). Thèse Doc. 3^e cycle, Paris VI.
- VOIGT, W.G. & JOHNSON, C.R. (1976). — Aestivation and thermoregulation in the Texas tortoise, *Gopherus belandieri*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 53 A : 41-44.
- WILLEMSEN, R.E. (1991). - Differences in thermoregulation between *Testudo hermanni* and *Testudo marginata* and their ecological significance. *Herpetological Journal*, 1 : 559-567.