

Importance des habitats terrestres dans la dynamique d'occupation d'*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) sur le site Natura 2000 « Grande Brenne »

Pierre CLARTÉ, François PINET & Frank D'AMICO



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Picardie, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (AFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Photographie de deux Cistudes d'Europe *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) sur un touradon de carex. Crédit photo: P. Clarté.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:
Adansonia, **Zoosystema**, **Anthropozoologica**, **European Journal of Taxonomy**, **Geodiversitas**, Cryptogamie sous-sections **Algologie**, **Bryologie**, **Mycologie**.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2020
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Importance des habitats terrestres dans la dynamique d'occupation d'*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) sur le site Natura 2000 « Grande Brenne »

Pierre CLARTÉ

Université de Pau et des Pays de l'Adour,
Avenue de l'Université, F-64600 Anglet (France)
pierre.clarte@lilo.org

François PINET

Parc naturel régional de la Brenne, Maison du Parc,
Le Bouchet, F-36300 Rosnay (France)
f.pinet@parc-naturel-brenne.fr

Frank D'AMICO

CNRS/Université de Pau & des Pays de l'Adour/E2S UPPA, Laboratoire de Mathématiques
et de leurs Applications de Pau – UMR 5142, F-64600 Anglet (France)
frank.damico@univ-pau.fr

Soumis le 6 mars 2019 | Accepté le 2 décembre 2019 | Publié le 24 juin 2020

Clarté P., Pinet F. & D'Amico F. 2020. — Importance des habitats terrestres dans la dynamique d'occupation d'*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) sur le site Natura 2000 « Grande Brenne ». *Naturae* 2020 (4): 71-84. <https://doi.org/10.5852/naturae2020a4>

RÉSUMÉ

La Cistude d'Europe *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) est une tortue d'eau douce menacée sur toute son aire de répartition. Le site Natura 2000 « Grande Brenne » qui fait l'objet de l'étude se situe au centre de la France dans le département de l'Indre (Région Centre-Val de Loire) au sein du Parc naturel régional de la Brenne, territoire propice à l'espèce qui y vit en métapopulations occupant des chaînes d'étangs. L'objectif de l'étude est de quantifier en quoi les habitats de landes, forêt, prairies et les cultures créent des contextes paysagers favorisant, ou non, l'occupation des étangs ou/et certaines dynamiques de transition. L'étude d'échelle macro-écologique choisie se base sur les modèles dynamiques de MacKenzie pour rechercher l'existence d'une relation entre les grands types d'habitats terrestres présents sur le site et la dynamique d'occupation de l'espèce. Un échantillon représentatif de 61 étangs suivis durant sept années est prospecté cinq fois par saison afin d'obtenir un ensemble d'histoires de détection. Le paysage à proximité des sites est caractérisé par quatre variables. Les résultats montrent que la présence de landes et de forêts dans le paysage avoisinant les étangs semble favoriser l'occupation de la Cistude. Un scénario de colonisation entre 2011 et 2017 de la périphérie sud du site est suggéré. L'étude permet d'envisager des interactions entre l'occupation de l'espèce et les habitats terrestres présents sur le site. Elle montre aussi qu'il est essentiel de considérer non seulement l'écosystème étang dans la gestion de la Cistude d'Europe, mais également l'ensemble des habitats nécessaires au déroulement du cycle de l'espèce.

MOTS CLÉS
Cistude d'Europe,
paysages,
étangs,
étude macroécologique.

ABSTRACT

*Importance of terrestrial habitats in the occupancy dynamic of *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) on the "site natura 2000 Grande Brenne".*

The European pond turtle is a threatened freshwater turtle throughout its range. The Natura 2000 site "Grande Brenne" which is the subject of the study is located in the center of France in the department of Indre ("Région Centre-Val de Loire") within the Regional Natural Park of Brenne. This territory is conducive to *Emys orbicularis*, which lives there in metapopulations occupying networks of ponds. The aim of the study is to quantify how heathland, forest, meadow and crop habitats may create landscape that favor or not the occupation of ponds and/or certain transition dynamics. The macro-ecological scale study uses MacKenzie's occupancy dynamic models to investigate the relationship between the major terrestrial habitat types present on the site and the occupancy dynamics of this species. A representative sample of 61 ponds monitored for seven years is prospected five times per season to obtain a set of detection histories. The landscape surrounding the sites is characterized by four variables. The results show that the presence of moorlands and forests in the landscape around the ponds seems to favor the occupation of the pond. A colonization scenario between 2011 and 2017 of the southern periphery of the site is suggested. The study allows to consider interactions between the occupation of the species and the terrestrial habitats present on the site. It also shows that it is essential to consider not only the pond ecosystem in the management of European Pond Turtle, but also all the habitats necessary for the development of the species cycle. Eventually, besides emphasizing the interest of integrating landscape analysis through multivariate analysis in the framework of dynamic site-occupancy modelling to gain in genericity, but we advocate also the use of probabilistic sampling designs to allow for statistical inference and get more robust and accurate projections both in space and time.

KEY WORDS

Pond Turtle,
Landscapes,
Fishponds,
Macroecological study.

INTRODUCTION

La Cistude d'Europe (*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)) est une tortue d'eau douce menacée sur toute son aire de répartition, notamment par la destruction des zones humides. L'espèce est protégée au niveau international grâce à l'Annexe II de la convention internationale de Berne de 1979 et est également classée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) dans la liste rouge mondiale des espèces menacées (« Quasi menacée »). Au niveau européen elle est inscrite dans les annexes II et IV de la directive européenne 92/43/CEE « Habitats-Faune et Flore » du 21 mai 1992. En France, elle est présente sur deux tiers du territoire avec des densités importantes en Aquitaine, dans le Var et l'Indre. L'aire étudiée se situe au centre de la France dans le département de l'Indre (Région Centre-Val de Loire), au sein du Parc naturel régional de la Brenne (PNR Brenne). Elle correspond au site Natura 2000 « Grande Brenne » qui est la partie la plus emblématique du Parc en matière de zone humide (Benarrous 2009). Ce territoire correspond à une région naturelle qui comporte à elle seule près de 2500 étangs, lui conférant un atout majeur pour l'accueil de la Cistude d'Europe. Si cette densité remarquable d'étangs est incontestablement un des facteurs favorisant l'accueil de l'espèce, l'importance des habitats terrestres à cet égard ne doit pas être négligée. Plusieurs études ont déjà révélé l'effet de la composition paysagère et des caractéristiques des habitats sur la structure démographique des populations de tortues d'eau douce (Marchand & Litvaitis 2004) : en Italie, une étude sur l'espèce a révélé que les espaces

boisés de la plaine du Pô ont une importance pour l'activité terrestre des Cistudes et notamment pour la nidification et la dispersion (Ficetola *et al.* 2004) ; en Camargue une étude par Capture-Marquage-Recapture (CMR) a montré que la gestion du pâturage de la région et la gestion hydraulique affectent l'abondance locale de Cistude d'Europe (Ficheux 2013) ; en Brenne, Owen-Jones a effectué un suivi par CMR de deux métapopulations et a montré un effet de la gestion hydraulique des étangs de pisciculture sur la mobilité de l'espèce (Owen-Jones *et al.* 2016). Ces études ont permis de définir les contextes favorables à la réintroduction de l'espèce et les perspectives d'amélioration de l'habitat de populations existantes.

D'après Servan (2003), les populations de Cistudes en Brenne fonctionnent sous un modèle de « métapopulation » (au sens large). Par métapopulation, nous désignons un ensemble de sous-populations occupant des patchs (i.e. étangs) liées entre elles par des flux de dispersion. Malgré une fidélité des individus à leurs étangs (Roe *et al.* 2009), des déplacements sont provoqués par la recherche de zones plus favorables en termes de ressources alimentaires, de refuges, de thermorégulation (Roe *et al.* 2009) et de disponibilité en eau (Roe & Georges 2008). De plus, des déplacements sont effectués lors de la ponte des œufs par des femelles (pour une revue exhaustive des modalités de déplacement, voir Matthysen 2012).

La gestion de telles métapopulations demande généralement de connaître les habitats favorables à la persistance et à la dispersion de l'espèce. Les populations de Cistude d'Europe de la Brenne ont persisté avec les modifications du paysage jusqu'à aujourd'hui.

Cette étude propose de déterminer si certaines de ces caractéristiques paysagères peuvent conditionner l'attractivité du site «Grande Brenne» pour la Cistude d'Europe. Elle se base sur une modélisation dynamique de l'occupation couvrant sept années de relevés déterminant la présence ou l'absence d'individus sur des étangs et intégrant une typologie paysagère du site «Grande Brenne». Cette étude macroécologique propose donc d'étudier l'espèce sur l'intégralité du site avec une échelle tant spatiale que temporelle importante. Elle se distingue de ce fait des études antérieures et permet de combler le manque d'informations à cette échelle spatiale. Il est question de voir, avec ce point de vue, en quoi les habitats de landes, forêts, prairies et les cultures (unités paysagères dominantes sur le site), créent par leur assemblage des contextes paysagers favorisant, ou non, l'occupation des étangs et/ou certaines dynamiques de transition (colonisations et extinctions locales). Le choix de ces unités paysagères permet notamment d'explorer les effets de la fermeture du paysage (boisements, landes), et l'importance de l'activité pastorale et agricole sur la persistance de l'espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Originellement boisée, la Brenne a été défrichée et cultivée depuis l'Antiquité en dépit de potentiels agronomiques faibles. Au début du Moyen Âge, le déboisement s'est accentué avec l'arrivée de nouveaux paysans. Les premiers étangs à vocation hydraulique (capter la force motrice de l'eau et alimenter des moulins) ont été édifiés durant cette période. Au milieu du Moyen Âge, la vocation piscicole des étangs s'affirme. Quarante cent ans plus tard, le cadastre napoléonien de 1810 montre que 50 % du territoire est alors cultivé. Aujourd'hui ce site d'une superficie de 58 052 ha prend l'aspect d'une plaine recouverte de bois, de prairies, de 2500 étangs, de landes de bruyères emmaillées par des pâturages et des cultures. Une tendance au reboisement est observable aujourd'hui, soit de manière naturelle, soit par le développement de la sylviculture associée à une activité cynégétique. L'élevage notamment bovin a beaucoup évolué depuis 200 ans. Aujourd'hui, il se caractérise globalement par un élevage extensif de bovin allaitant. Enfin, sur la périphérie de la «Grande Brenne» et notamment du sud de la commune de Rosnay jusqu'à l'ouest de Mézière-en-Brenne (Fig. 1), la culture céréalière est présente. Le site Natura 2000 comporte actuellement 38 % de prairie, 24 % de couverture forestière, 21 % de terres agricoles, 13 % de surface d'étangs et marais et 3 % de landes (Dauphin *et al.* 2012).

COLLECTE DES DONNÉES

Un jeu de données de présence/absence de l'espèce (de façon plus exacte il s'agit de données de détection/non-détection) a été collecté sur un échantillon représentatif d'étangs du site «Grande Brenne». Les relevés effectués pour cette étude correspondent à la recherche d'individus subadultes à adultes en phase d'insolation («basking») sur les bordures d'étangs. L'observation est réalisée depuis un point fixe de la berge des étangs à l'aide d'une longue-vue

Swarovski (60×) et de jumelles (8×42). Chaque observation est limitée à une durée maximale de 15 minutes et est répétée sur chaque étang à cinq reprises (passages) au cours de la saison d'échantillonnage. En Brenne, la Cistude d'Europe est la seule tortue endémique. Seules de rares observations de tortues exogènes tels que *Trachemys scripta* (Thunberg *in* Schoepff, 1792) sont notées. Ainsi, le risque de confusion avec une autre espèce est pratiquement inexistant, d'autant plus que la distinction entre les deux espèces est aisée même à grandes distances.

Les étangs étudiés en état d'assec, pour une saison donnée, ne sont pas prospectés. En effet, lorsque l'étang correspond à un outil de production piscicole, celui-ci est régulièrement asséché (mis en «assec») selon une fréquence allant de sept à 10 ans. Lors de cette opération qui a pour objectif de reminéraliser la vase déposée au fond des étangs, les Cistudes ne sont plus visibles sur le plan d'eau, elles se sont déplacées.

Afin de disposer d'un échantillonnage le plus représentatif possible, et permettant l'inférence statistique, un lot d'étangs a été sélectionné de façon probabiliste en 2005 à partir de l'ensemble des étangs présents (population statistique) sur le site étudié. Pour ce faire, le site «Grande Brenne» a été quadrillé avec des mailles de 1 km² (Fig. 1) et un échantillonnage aléatoire de 63 mailles a été réalisé. Au sein de ces unités spatiales, un étang est sélectionné et suivi tout au long de l'étude. Deux étangs ont été supprimés au cours de l'étude, car ils disposaient de trop peu d'observations (refus du propriétaire).

Le protocole initial prévoyait dix saisons de mesure. Nous les avons réalisées sur un pas de temps de 12 années et interprétées dans une autre étude afin de rendre compte de l'état de conservation de l'espèce (Clarté 2016, 2017). Pour aller plus loin dans l'analyse, l'étude ici présente utilise sept saisons de données d'observation de l'espèce récoltées pour chaque saison consécutive de 2011 à 2017. En effet, notre étude basée sur le modèle dynamique d'occupation de site de Mackenzie préconise l'utilisation d'un intervalle constant entre les saisons afin de ne pas dégrader la qualité des estimations (MacKenzie *et al.* 2006).

À l'issue de la campagne de terrain, le jeu de données étudié revient finalement à un ensemble de détections et non-détections pour chacune des sept saisons (t), cinq passages (j) et 61 sites suivis (i) formant ainsi un ensemble de séquences que l'on nomme «histoires de détections».

MODÈLE STATISTIQUE

La modélisation dynamique de l'occupation de site de MacKenzie (MacKenzie *et al.* 2006) consiste, à partir des histoires de détection obtenues, à estimer trois paramètres écologiques: les probabilités de colonisation conditionnelle (γ_{it}) et d'extinction conditionnelle (ϵ_{it}) d'un site (i) entre chaque saison d'échantillonnage (t), ainsi que l'occupation initiale de 2011 $\psi_{i,t=1}$. Conformément à la description originelle de l'analyse dynamique de l'occupation de site, les changements d'occupation ne sont possibles que d'une année à l'autre, et non pas au sein d'une même année (autrement dit, le statut d'occupation d'un étang est constant au sein d'une saison de reproduction).

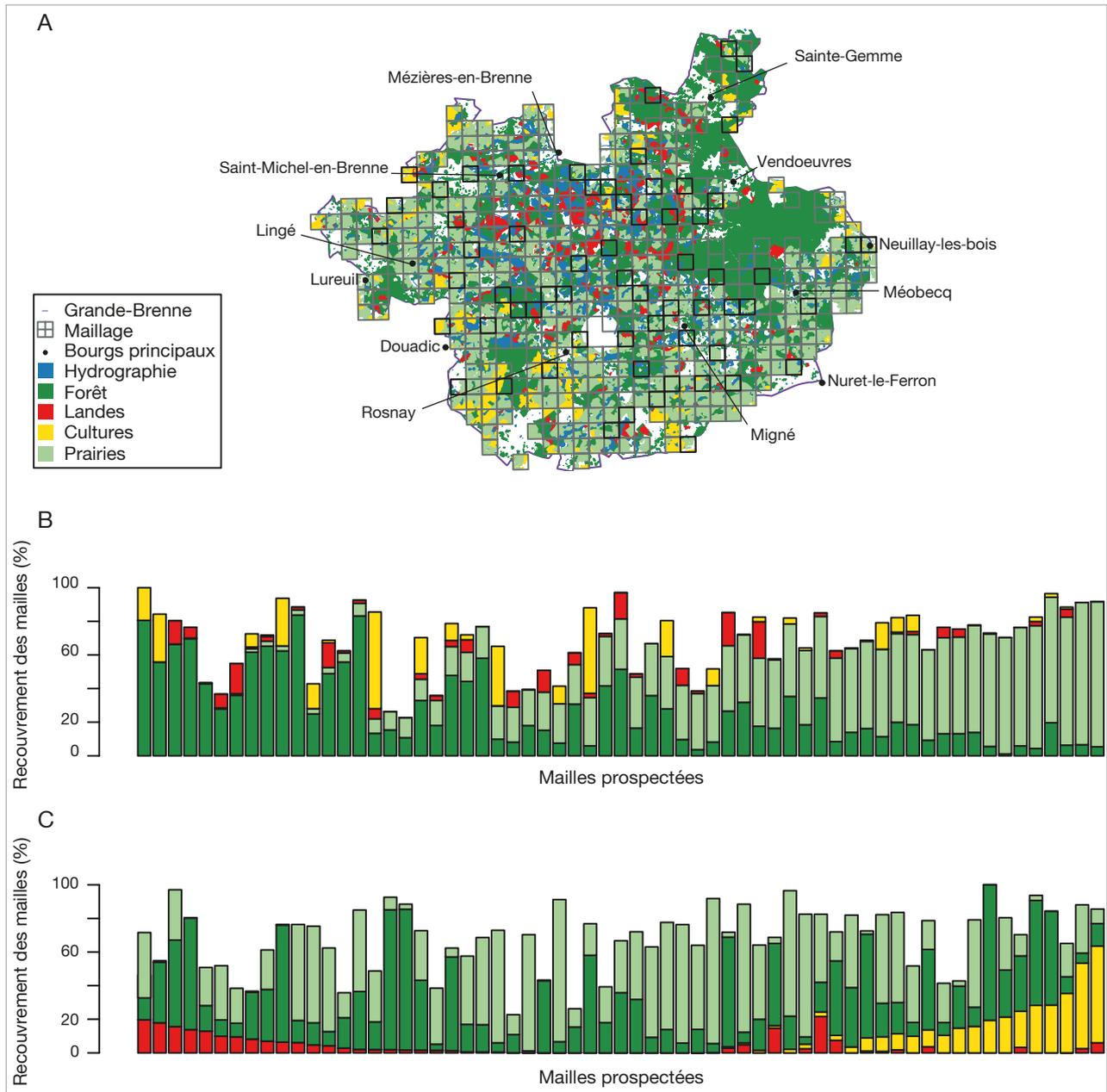


Fig. 1. — A, cartographie du site « Grande Brenne » présentant les typologies paysagères utilisées dans le développement des modèles. Le quadrillage de mailles d'1 km² est superposé à la carte et les mailles prospectées sont représentées en traits noirs. Les diagrammes en bâton illustrent leur recouvrement par les typologies paysagères triées suivant l'importance de la surface en prairies et forêts (B) et de la couverture en landes et en cultures (C).

Notre étude reconnaît explicitement que lors du processus d'observation, il n'est pas possible d'observer parfaitement l'occupation des étangs par l'espèce. En effet, la détection des Cistudes a lieu sur des courtes durées, les densités d'individus peuvent être faibles et la variabilité d'échantillonnage (effet observateur et conditions d'observation) peut modifier la détection des individus. Afin de corriger ces biais de détection pouvant se répercuter sur l'estimation des paramètres écologiques, un quatrième paramètre est présent dans les modèles, il s'agit des probabilités de détection p_{ijt} conditionnelles aux sites (i), aux saisons (t) ainsi qu'au passage (j).

Les quatre paramètres précédents sont reliés à des covariables de détection et de site par des régressions logistiques en utilisant un lien logit comme présenté dans les travaux de Kery & Chandler (2016). L'intégration de telles covariables de site permet de répondre à la problématique de l'étude en autorisant des inférences spatiales à l'échelle du site étudié, compte tenu du choix aléatoire des étangs étudiés. Toute la modélisation est réalisée avec l'environnement de traitement statistique R (R Core Team 2020). Pour les modèles dynamiques, le package « Unmarked » est utilisé (Fiske & Chandler 2011) et notamment la fonction « colext ».

TABLEAU 1. — Covariables utilisées. *, une analyse en composante principale est réalisée sur ces quatre variables et les axes factoriels obtenus sont utilisés dans les régressions; **, normalisée avant utilisation; ***, imputé aléatoirement suivant les fréquences observées.

Type	Variable	Code
Covariable de site	Surface de l'étang prospecté (m ²)**	ET
	Surface couverte de landes dans chacune des mailles (m ²)*	Lande
	Surface couverte de prairies dans chacune des mailles (m ²)*	Pr
	Surface cultivées dans chacune des mailles (m ²)*	Cult
	Surface de forêt de chacune des mailles (m ²)*	Forêt
Covariable de détection	Température de l'air moyenne à l'heure du relevé (°C)**	Temp
	Heure du relevé (créneau horaire)**	Heure
	Date du relevé (Jour Julien)***	Date
	Nombre de saisons écoulées depuis le dernier assèchement de l'étang (1 à 5 et > 5)	AssecD

VARIABLES INTÉGRÉES

Suivant la construction des modèles d'occupation de site (MacKenzie *et al.* 2006), deux types de covariables sont intégrées :

- les covariables d'échantillonnage, qui sont liées aux variations inhérentes au processus d'observation et qui diffèrent dans le temps et l'espace ;
- les covariables de site, liées aux caractéristiques de sites et qui, lorsqu'elles sont bien choisies, permettent de comprendre les relations entre la présence (ou l'absence) d'une espèce et son environnement.

Listées dans la première catégorie, plusieurs variables (Tableau 1) sont susceptibles d'affecter la probabilité de détecter les individus alors qu'ils sont présents sur un site. Le choix de ces variables a été réalisé suivant plusieurs hypothèses. Tout d'abord, l'observation d'une espèce aquatique poïkilotherme peut être conditionnée par la météorologie et par la disponibilité en eau. En effet, la phase d'insolation de l'espèce a lieu si les conditions météorologiques sont favorables à l'atteinte de leur optimum thermique. En ce qui concerne la disponibilité en eau, Owen-Jones *et al.* (2016) et Servan (2003) ont montré que les individus peuvent mettre un certain temps avant de revenir dans l'étang après un assec. D'autre part, on peut penser que la détection est différente suivant la surface des étangs prospectés. Dans l'étude, cinq variables d'observation sont donc intégrées. Il s'agit de la température de l'air moyenne mesurée durant la journée de l'échantillonnage sur la station météorologique de Châteauroux-Déols (46,86°N | 1,72°E), de l'heure de la prospection (heure entière discrète de 8h à 18h), de la date en jours juliens, de la surface de l'étang prospecté et enfin du nombre d'années écoulées après le dernier assèchement de l'étang. Une optimisation des conditions d'observations est réalisée. Les étangs sont prospectés uniquement durant la période d'insolation de l'espèce et en évitant les conditions défavorables à l'observation (températures faibles, pluie). Plusieurs observateurs se sont succédés entre chaque saison de prospection mis à part les deux dernières. Ainsi un effet observateur peut être présent.

En ce qui concerne les covariables de site, une typologie paysagère (Fig. 1A) a été définie afin de rendre compte de l'importance de certains éléments à l'égard de la dynamique d'occupation de la Cistude d'Europe. Le choix des variables a été réalisé afin de rendre compte à la fois des différents stades de fermeture du paysage, présents sur le site, et de la problé-

matique de terres cultivées (labourées). La typologie utilisée comprend ainsi trois stades d'évolution des milieux (prairies, landes, forêts) avec des milieux délaissés par l'activité agricole représentés par les landes et forêts (Musset 1937, 1940) et des milieux artificialisés (labours/cultures). On distingue ainsi les surfaces forestières (vert foncé), les surfaces occupées par des landes (rouges), les surfaces de prairies (vert clair) et les cultures (jaune). Les données agricoles sont issues du Registre Parcellaire Graphique de 2012, les données forestières sont obtenues par la couche BDTOPPO[®]. Les surfaces de chaque type de paysage sont mesurées sur les mailles de 1 km² prospectées (mailles jaunes sur la carte) à l'aide d'un système d'information géographique (Qgis 2.14.12). Les types paysagers ont été choisis de sorte qu'ils soient tous suffisamment représentés dans les mailles prospectées, comme en attestent les Figures 1B et 1C, montrant la distribution du recouvrement des mailles par chaque type paysager. Afin d'éviter d'introduire de la colinéarité dans les modèles, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée à partir de ces quatre variables paysagères. Les deux premiers axes ayant pour inertie respective 44 % et 29 % ont été considérées ici ; le cercle des corrélations de l'analyse est présenté dans la Figure 2. Pour chacun des axes, il est possible de proposer une interprétation paysagère : l'axe 1, corrélé positivement avec la surface en prairie et négativement avec la surface forestière, décrit un gradient de fermeture des milieux ; l'axe 2, corrélé positivement avec la surface de lande et négativement avec la surface cultivée, reflète le gradient d'usage agricole des unités spatiales. Les composantes sont ensuite directement intégrées aux régressions logistiques du modèle dynamique conformément aux descriptions originales (MacKenzie *et al.* 2006). Comme la modélisation n'accepte pas les variables manquantes, une complétion artificielle (imputation) des variables d'observation a été nécessaire lorsque l'étang n'a pas été visité pour cause d'assec : dans le cas de la température moyenne de l'air, la procédure a été d'imputer celle-ci par la moyenne des températures mesurées pour chacune des saisons d'échantillonnage ; dans le cas de l'heure et de la date, l'imputation est aléatoire mais prend en compte la fréquence de chacune des modalités observées dans le reste du jeu de données. Cette complétion a été ainsi nécessaire pour les 78 assecs qui eurent lieu durant les sept saisons, soit 11 % des données d'observation.

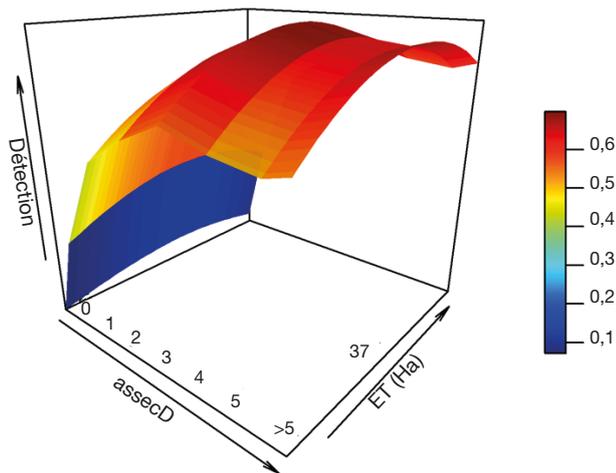


FIG. 2. — Représentation en trois dimensions montrant l'effet du délai écoulé depuis le dernier assec (noté assecD) et de la surface en hectares de l'étang prospecté (notée ET) sur la détectabilité de l'espèce (notée Détection).

SÉLECTION DES MODÈLES

La procédure analytique implique la spécification de modèles différents basés sur les combinaisons de variables qui maximisent la vraisemblance. Les variables sont intégrées selon une expression linéaire ou polynomiale de premier ordre et le tri des modèles est effectué sur la base du critère d'Akaike (AIC). Ce critère permet de mesurer le compromis entre l'ajustement du modèle et son nombre de paramètres (k). Comme dans de nombreuses études, seuls les modèles dont le ΔAIC est inférieur à 2 seront sélectionnés. Le développement des modèles a fait appel à une procédure «stepwise AIC» qui a été adaptée au modèle dynamique d'occupation à partir d'un algorithme issu du travail de Rense Nieuwenhuis (<http://www.rensnieuwenhuis.nl/r-sessions-32/>, dernière consultation le 5 juin 2020). Cette procédure permet de complexifier pas à pas un modèle de base en ajoutant successivement des termes à l'un de ses paramètres ψ , ϵ et γ . L'AIC des nouveaux modèles générés est alors systématiquement comparé avec les précédents. Cette procédure est réalisée dans un premier temps pour le paramètre p correspondant à la modélisation du processus d'observation puis aux trois autres paramètres dans les six ordres possibles. Le meilleur modèle obtenu est ensuite utilisé à chaque fois comme base et le processus de sélection se poursuit pour le paramètre suivant. Les modèles obtenus dans les six ordres de construction différents sont de nouveau soumis à un tri selon le critère d'Akaike (AIC).

La qualité de l'ajustement est évaluée à l'aide du test de Mackenzie-Bailey. Cette méthode est basée sur la statistique du Chi2 de Pearson. Le jeu de données est agrégé en fonction des différentes histoires de détection (h). La statistique du Chi2 est calculée avec E_h l'occurrence théorique de chacune des histoires de détection h et O_h l'occurrence des histoires de détection observées réellement (Wright *et al.* 2016). Le calcul de la statistique est réalisé comme suit :

$$X^2 = \sum_{h=1}^{2^T} \frac{(O_h - E_h)^2}{E_h}$$

Avec T correspondant au nombre de passages sur les sites et h un indice désignant chaque histoire de détection.

Un bootstrap paramétrique de 1000 itérations est réalisé sur les données. On obtient ainsi une distribution théorique du Chi2 par un bootstrap. On compare ensuite le Chi2 observé (X_{obs}^2) avec cette distribution afin d'obtenir une probabilité p -value correspondant à la proportion des itérations du bootstrap qui ont une valeur de Chi2 supérieur à celle observée. Ainsi une p -value < 0.05 suggère que l'on peut rejeter l'hypothèse nulle d'un bon ajustement pour une probabilité alpha de 5 %.

Le paramètre de surdispersion ($\hat{\epsilon}$) est calculé suivant la méthode de Wright *et al.* (2016) et permet de mesurer si le modèle décrit correctement les données. La valeur de ($\hat{\epsilon}$) doit être de 1 pour que le modèle décrive bien les variations des données. Si sa valeur est supérieure à 1 alors il y a plus de variations dans les données que suggérées par le modèle. Si ($\hat{\epsilon}$) est inférieur à 1 alors il y a moins de variations dans les données que suggérées par le modèle. Dans cas d'une surdispersion trop importante ($\hat{\epsilon} > 2$), le tri des modèles sera effectué avec l'AICc plutôt que l'AIC classique comme suggéré par Mackenzie & Bailey (2004). Cette mesure de surdispersion ($\hat{\epsilon}$) se calcule ainsi :

$$\hat{\epsilon} = \frac{X_{obs}^2}{X_B^2}$$

où X_B^2 est la moyenne de la statistique du Chi2 obtenue par un bootstrap paramétrique et X_{obs}^2 est la statistique du Chi2 observée.

PRÉDICTIONS

En utilisant les propriétés classiques de l'inférence statistique, rendue possible par le choix en amont d'une sélection probabiliste des sites suivis, le ou les modèles remplissant(s) les conditions du tri sont ensuite utilisés pour effectuer des prédictions ; pour cela, la fonction «predict» du package «Unmarked» est utilisée. Les prédictions sont réalisées sur l'étendue de chaque variable afin de rendre compte de leur effet sur les paramètres ψ , ϵ et γ . Si à l'issue de la sélection des modèles, plusieurs d'entre eux disposent d'un $\Delta AIC < 2$, alors on utilise la méthode du «model-averaging» grâce au package «AICcmodavg» pour effectuer les prédictions. Cette méthode consiste à créer un modèle moyen à partir des modèles sélectionnés. La variance des estimations est alors calculée selon l'équation 6.12 de Anderson (Anderson 2008 : 111). La prédiction spatiale de l'occupation est obtenue en soumettant un jeu de données correspondant à l'occupation des sols présent dans chacune des mailles de 1 km² couvrant le site «Grande Brenne». Enfin une projection temporelle de l'occupation «projected» est utilisé pour estimer les taux d'occupation pour l'ensemble de la population étudiée (extrapolation à l'ensemble des étangs du site «Grande Brenne»). Cette information temporelle est utilisée pour compléter l'interprétation des paramètres de transition. Cette approche propose de calculer l'occupation pour chaque saison à partir de l'occupation initiale estimée et des paramètres de transitions entre chaque saison de la sorte :

$$\hat{\psi}_t = \hat{\psi}_{t-1} (1 - \hat{\epsilon}_{t-1}) + (1 - \hat{\psi}_{t-1}) \gamma_{t-1}^{\hat{\epsilon}}$$

TABLEAU 2. — Modèles retenus suite au tri réalisé sur la base du critère d'information d'Akaike (AIC). Abréviations: Δ , delta AIC; K , nombre de paramètres du modèle; \hat{c} , indice de surdispersion; p_val , $P(X^2 > X^2_{obs})$ où X^2 représente la statistique du Chi2 de Pearson. Les termes entre parenthèses correspondent aux covariables sélectionnées pour chaque paramètre.

	AIC	Δ	K	\hat{c}	p_val
$\Psi(\sim AX2+AX1+AX2^2), \mathcal{E}(\sim AX1), Y(\sim AX1), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2103,437	0	23	1,195	0,058
$\Psi(\sim AX2+AX1+AX2^2), \mathcal{E}(\sim 1), Y(\sim AX1), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2104,152	0,715	22	1,189	0,06
$\Psi(\sim AX2+AX2^2), \mathcal{E}(\sim 1), Y(\sim AX1), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2105,029	1,592	27	1,171	0,074
$\Psi(\sim AX2+AX1), \mathcal{E}(\sim AX1), Y(\sim AX1+Y), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2105,408	1,971	27	1,161	0,081
$\Psi(\sim AX2+AX1+AX2^2), \mathcal{E}(\sim AX3), Y(\sim AX1), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2105,917	2,48	23	1,191	0,067
$\Psi(\sim AX2), \mathcal{E}(\sim AX1), Y(\sim AX1+Y), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2107,828	4,391	26	1,194	0,054
$\Psi(\sim AX1), \mathcal{E}(\sim AX1), Y(\sim AX1+Y), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2109,246	5,809	26	1,172	0,081
$\Psi(\sim 1), \mathcal{E}(\sim AX1), Y(\sim AX1+Y), \det(\sim A+Y+ET+ET^2)$	2111,389	7,952	25	1,177	0,088

RÉSULTATS

Le Tableau 2 montre les quatre modèles sélectionnés disposant d'un delta AIC inférieur à 2 ainsi que les quatre suivants non retenus arrivants suivant leur AIC. Grâce à cette sélection on obtient les termes retenus dans l'expression des régressions logistiques pour les quatre paramètres du modèle: l'occupation initiale de 2011 des étangs (ψ), l'extinction locale (ϵ) et la colonisation locale (γ) entre chacune des saisons et la probabilité de détection (p). Ce processus de sélection de modèles conduit à considérer que la détection serait influencée par le délai après assec (A) ainsi que par la surface des étangs (ET) et serait variable selon les saisons (Y), mais que la température ainsi que l'heure et la date n'ont pas d'influence. L'occupation serait conditionnée par les composantes Axe 1 Axe 2 dans les quatre modèles, mais seuls les deux premiers modèles intègrent l'Axe 2 selon une relation polynomiale. L'extinction serait influencée par la composante Axe 1 dans tous les modèles sauf le second où aucune variable ne serait retenue. Enfin, la colonisation serait conditionnée par l'Axe 1. La mesure du \hat{c} aux environs de 1,2 montre qu'il existe une légère surdispersion supérieure à 1 mais ne dépassant jamais 2. Les modèles retenus comportent tous entre 22 et 27 paramètres. La probabilité (p_val) du test d'ajustement est supérieure à 0,05 sur l'ensemble des modèles sélectionnés, c'est-à-dire qu'on ne peut donc pas conclure à un mauvais ajustement des modèles sélectionnés par rapport aux données observées.

En étudiant l'effet des variables de détection sélectionnées (Fig. 2), on constate que la probabilité de détecter des individus est de plus en plus importante lorsque la durée écoulée depuis le dernier assèchement de l'étang augmente. Sachant que l'échantillon de site prospecté comporte des étangs de surface variant de un hectare à 63 hectares, la détection de l'espèce a été dans notre étude optimale sur des étangs d'une surface d'environ 37 ha.

Les prédictions de l'effet des variables (Fig. 3) sont obtenues grâce à un modèle moyen des quatre premiers modèles retenus (« model averaging »). La prédiction représentée à la Figure 3A montre l'effet de l'Axe 1 sur la probabilité d'occupation initiale. L'Axe 1 est la composante multivariée corrélée positivement avec la surface de prairie et négativement avec la surface forestière. Ainsi les résultats obtenus permettent d'avancer que la probabilité d'occupation des mailles par la Cistude d'Europe en 2011 serait plus

importante dans les unités spatiales disposant de forêts et qu'elle serait au contraire plus faible dans les unités spatiales avec une prépondérance de prairies. La Figure 3B illustre l'effet sur l'occupation initiale de l'Axe 2, qui constitue la composante multivariée corrélée positivement avec la surface de lande et négativement avec la surface cultivée. On constate que la probabilité d'occupation des mailles durant la première année (2011) est plus importante pour les mailles disposant d'une part importante de landes. La prédiction de l'occupation initiale pour la partie négative de l'Axe 2 est plus incertaine, mais suggère que les mailles disposant de surfaces agricoles cultivées seraient défavorables à l'occupation, à mettre en relation avec le manque de site suivis dans un contexte de culture. En effet, sur l'histogramme superposé à la courbe on constate que la variance expliquée n'est pas répartie de façon homogène le long de l'Axe 2 et qu'il y a peu de données en contexte agricole (partie négative de l'Axe 2). La Figure 3C présente l'effet de l'Axe 1 sur la probabilité de colonisation. La probabilité qu'un étang qui était inoccupé durant la saison t devienne occupé la saison $t+1$ est plus faible si l'étang est situé dans une maille disposant de surfaces importantes de forêts. Au contraire un contexte de prairies augmenterait la probabilité de colonisation. L'axe 2 quant à lui ne montre aucun effet sur la colonisation des étangs par l'espèce. La colonisation est de 0,4 quelle que soit la prépondérance de landes ou de cultures. Concernant la probabilité d'extinction (Figs 3C, F), on peut tout de même constater que l'extinction locale n'est pas significativement différente quel que soit le contexte paysager en présence. La Figure 3H présente la projection de l'occupation globale pour les sept saisons de l'étude; obtenue à partir de la moyenne des modèles sélectionnés, elle établit que l'occupation croît jusqu'en 2014 et se stabilise aux alentours de 0,66 jusqu'en 2017.

La représentation spatiale obtenue sur la base d'inférences fondées sur la relation logistique retenue permet de caractériser spatialement la potentialité d'occupation et de colonisation de l'espèce sur le site « Grande Brenne » (Fig. 4). L'inférence a été réalisée avec les composantes paysagères (Axe 1 et Axe 2) sur l'ensemble des mailles du site. La Figure 4A montre pour l'année 2011 une concentration de l'occupation dans les mailles situées au nord de Rosnay et Migné. Au contraire la ceinture périphérique étendue de la commune de Lingé à celle de Neuillay-les-Bois et pas-

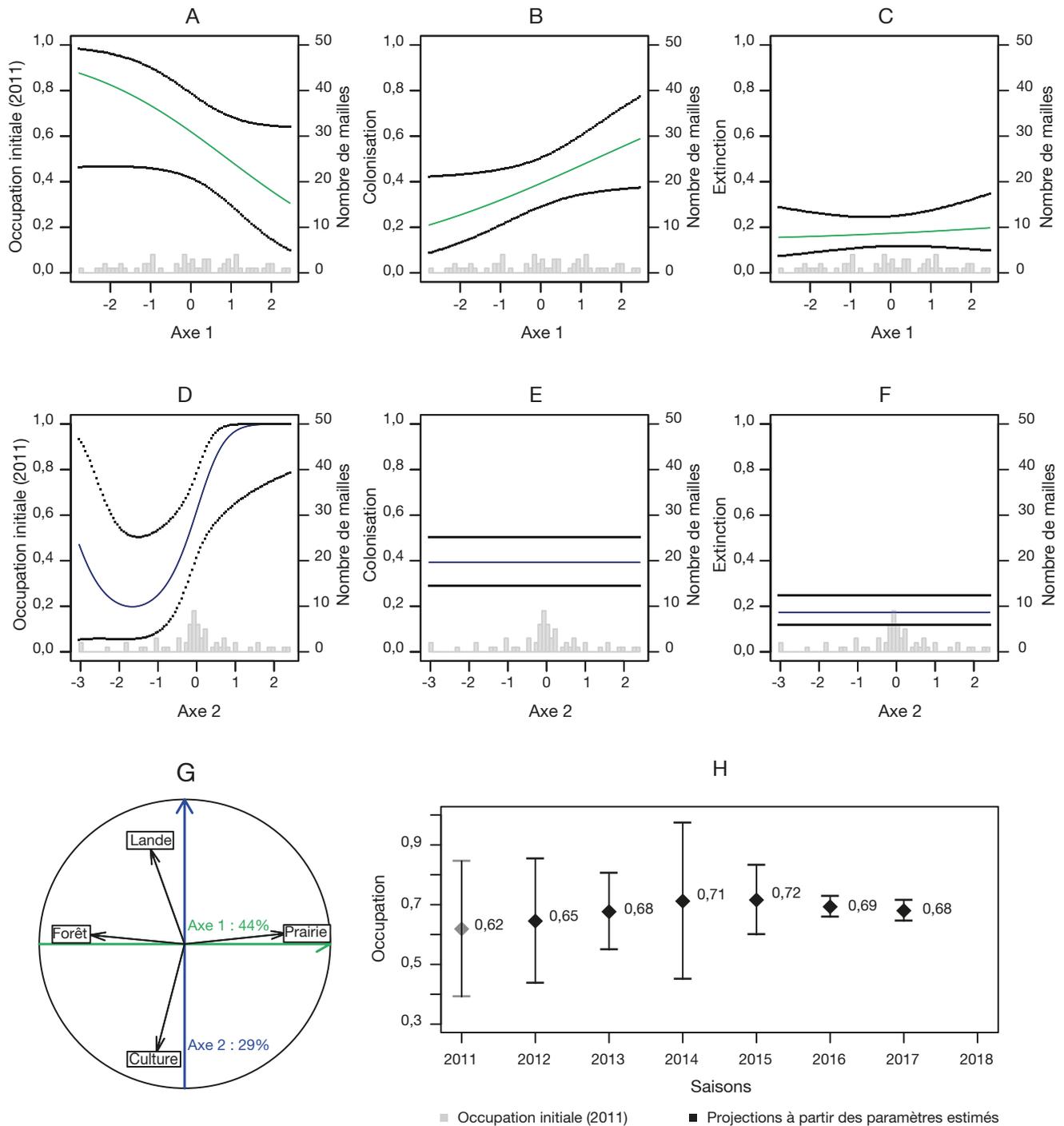


Fig. 3. — Projections sur les axes 1 et 2 de l'effet des composantes sélectionnées sur l'occupation initiale (A et D), sur la colonisation (B et E) et sur l'extinction (C et F). La prédiction est représentée en ligne continue et l'intervalle de confiance à 95% en pointillé noir. Les histogrammes gris présentent la distribution des mailles de l'échantillon pour chaque composante paysagère. Cercle des corrélations de l'analyse en composantes principales pour les deux premiers axes (G). Variations temporelles dans la probabilité d'occupation et intervalle de confiance à 95% associé pour les saisons étudiées (2011-2017).

sant au nord de Ciron a une probabilité d'occupation plus faible. La comparaison de cette répartition avec la carte du paysage (Fig. 1) indique que la zone de forte occupation correspond à la partie la plus riche en surface de landes et de forêts. La périphérie du site est quant à elle plus riche en prairies et dispose de surfaces cultivées. La seconde

prédiction (Fig. 4B) montre que la colonisation serait plus importante sur la périphérie du site. Il y aurait plus de colonisation dans les mailles comprenant des surfaces de prairies importantes. La carte correspondant à l'extinction n'est pas présentée car ce paramètre n'est pas influencé par les caractéristiques spatiales du site.

DISCUSSION

C'est la première fois qu'une étude à l'échelle des 58000 ha du site Natura 2000 « Grande Brenne » est réalisée sur la Cistude d'Europe. Le suivi de 61 étangs durant sept saisons avec cinq passages par saison a permis de capitaliser un jeu de données intéressant tant par sa dimension spatiale et temporelle que par la pression d'échantillonnage exercée sur chaque étang. Le site « Grande Brenne » dispose de l'une des densités de plans d'eau les plus importantes de France (2500 étangs/58 000 ha). Il offre ainsi un terrain privilégié pour l'étude de l'espèce. Un grand nombre d'études ont utilisé jusqu'à présent la méthode CMR pour étudier des densités de Cistude, mais toujours à l'échelle d'éco-complexes de dimensions limitées (Servan *et al.* 1989; Duguy & Baron 1998; Cheylan & Lyet 2002; Thienpont 2005; Olivier 2010; Giordano 2014; Owen-Jones *et al.* 2016; Renet *et al.* 2017). D'autres ont étudié l'utilisation de l'habitat par l'intermédiaire du radiopistage (Naulleau 1992; Priol 2002; Cadi *et al.* 2004; Thienpont 2005). L'étude de Priol *et al.* (2008) a proposé quant à elle une étude à une échelle régionale (Région Aquitaine) mais sur la base de données issues de la science participative. Un suivi par la méthode « Site-Occupancy » a également été réalisé en Aquitaine pour estimer l'occupation de l'espèce (Eude 2014).

À notre connaissance aucun travail en France n'avait jusqu'à présent abordé la relation entre le paysage et la dynamique de l'espèce à une échelle aussi grande que celle de notre étude. Le sujet a certes été traité en Italie dans la plaine du Pô par une approche similaire utilisant les modèles d'occupation (Ficetola *et al.* 2004) mais dans un contexte paysagé différent de celui de la Brenne. Les trois réserves étudiées correspondaient à des marais situés dans un contexte de delta. Inédite donc à cette échelle et sur la façon d'aborder le paysage, notre étude propose ainsi une approche macro-écologique nouvelle pour l'étude de la Cistude d'Europe qui permet de réaliser un travail d'inférence statistique, traduit ici par des projections d'occupation sur l'ensemble du site « Grande Brenne ».

La confrontation des données d'observation avec la typologie paysagère suggère que la distribution spatiale de l'espèce est concentrée sur le nord du site. Les quatre modèles sélectionnés suggèrent d'une part que l'occupation est plus importante sur le site dans les mailles disposant d'une part importante de boisements et de landes, et d'autre part – sur la période de l'étude – que la colonisation aurait été plus importante dans la périphérie du site disposant d'une part importante de prairies. L'extinction serait quant à elle indépendante de la typologie paysagère. On constate que les modèles sélectionnés disposent d'un nombre conséquent de paramètres. Cela peut s'expliquer par la présence de variables discrètes qui imposent aux modèles de définir un paramètre par modalité.

L'interprétation de ces résultats doit être réalisée avec les précautions d'usage et les connaissances de l'écologie de l'espèce sur ce territoire. Durant la période de prospection de cette étude, les individus ont été observés sur leur habitat printanier-estival en thermorégulation, or on sait que la Cistude d'Europe a besoin pour réaliser son cycle de vie complet de plusieurs autres habitats offrant des ressources complémentaires : des

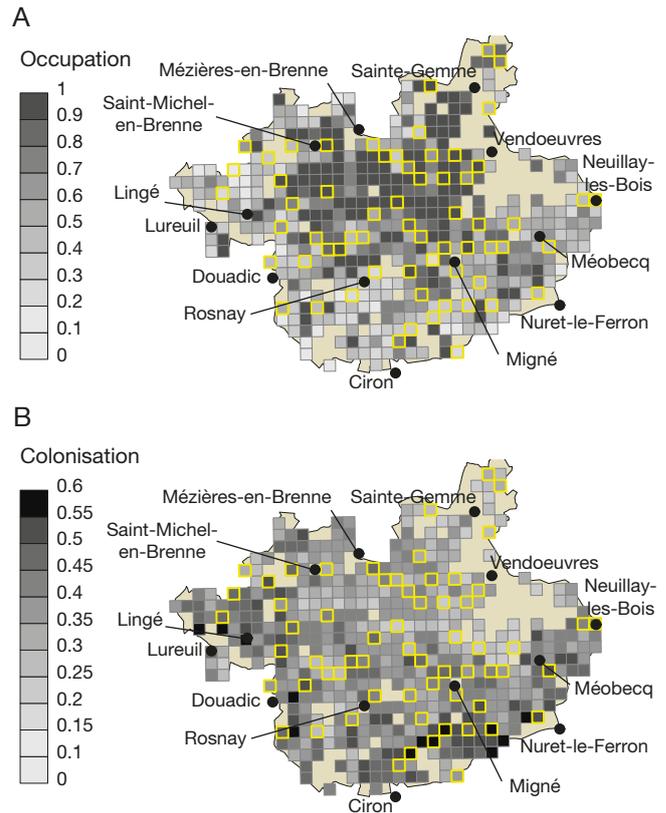


FIG. 4. — Prédiction spatiale de l'occupation (A) et de la colonisation (B) suivant les caractéristiques paysagères présentes dans chacune des mailles du Site Grande Brenne (surface forestières, surfaces cultivées, surfaces occupées par des landes et surfaces de prairies). Les mailles dont la bordure est jaune correspondent aux mailles de l'échantillon prospecté.

habitats pour l'hivernation et des habitats de pontes. Roe & Georges (2008) ainsi que Roe *et al.* (2009) ont d'ailleurs montré par radiopistage l'existence d'une migration saisonnière entre ces différents habitats. L'occupation de l'espèce ainsi que la réalisation du cycle de la Cistude d'Europe sont par conséquent également influencées par l'existence de ces différents habitats et la possibilité d'y accéder. La propension de l'espèce à occuper la zone au nord du site laisse donc penser que cette zone plus boisée et contenant des surfaces de landes procure ces habitats et améliore qualitativement un ou plusieurs trait(s) d'histoire de vie de l'espèce.

BOISEMENT ET HIVERNATION

Les résultats obtenus indiquent que la mosaïque d'habitats comprenant des surfaces forestières et de la lande est plus favorable à l'occupation de la Cistude d'Europe en 2011. Il est possible que les surfaces boisées de queue d'étang puissent être favorables à l'hivernation des tortues. L'occupation d'un site par l'espèce nécessite la proximité d'un habitat favorable à la réalisation de l'hivernation, qui est une étape importante dans le cycle de vie de l'espèce. Ces habitats permettant le passage de la mauvaise saison doivent pouvoir offrir une protection et des conditions thermiques favorables. Ils sont caractérisés par une fermeture importante du milieu avec un recouvrement de la végétation variant entre 80 et

100 % (Thienpont *et al.* 2004). La protection thermique est permise par la présence de vase ou d'une litière de feuilles et autres débris de végétaux dans une tranche d'eau limitée à quelques dizaines de centimètres (Thienpont *et al.* 2004). En Brenne, il est connu que les Cistudes hivernent en queue d'étang dans la roselière et le *Myriophyllo-Nupheratum* (Servan 1988). C'est également le cas en région Rhône-Alpes où Thienpont *et al.* (2004) ont montré que les tortues de cette région hivernent en bordure d'étangs dans le *Salicion cinereae*, le *Phragmition australis* ou le *Magnocaricion elatae*. Ailleurs en France, d'autres habitats sont connus pour leur rôle dans l'hivernation : aulnaies, saussaies marécageuses, cariçaies, ou encore jonchaies (Priol 2009).

Aucune étude en Brenne ne s'était encore intéressée précisément à l'importance des étangs forestiers et des milieux humides en contexte forestier pour l'hivernation de la Cistude. En effet, les sites d'hivernation peuvent être situés en queue d'étang ou dans des formations végétales rivulaires, ils peuvent aussi très bien correspondre à des mares et zones humides forestières. Plusieurs études font ce constat. Owen Jones (2015) indique que les Cistudes des étangs de Dordogne situées en contexte forestier n'utilisent les étangs que pour s'alimenter et thermoréguler au cours de leurs périodes d'activité et les quittent lors de l'hivernation pour des milieux annexes. De plus, dans le delta du Pô, Ficetola *et al.* (2004) affirment que les zones humides en contexte forestier tel que les mares forestières ou des zones humides associées seraient des habitats utilisés par l'espèce pour sa phase d'hivernation. D'autre part, les études de Thienpont *et al.* (2004) et Cadi *et al.* (2004) attestent que l'espèce est très fidèle à son lieu d'hivernation. Antoine Cadi et ses collaborateurs (Cadi *et al.* 2004) montrent par radiopistage de 20 individus en Isère ce comportement de « homing » important vis-à-vis des sites, puis des déplacements post-hivernation avec la réoccupation d'habitats estivaux. Ce mécanisme de « homing » et l'importance de l'hivernation en zones humides intra-forestières pourraient expliquer dans notre étude la propension des Cistudes à occuper les parties du site comportant des boisements. Néanmoins, dans notre étude, le manque de précision dans la typologie paysagère ne permet pas d'expliquer précisément quels types de peuplements forestiers (et leurs zones humides) présents seraient favorables à l'espèce. On y trouve à la fois des peuplements monospécifiques de résineux, des forêts de feuillus et des forêts mixtes. La nature des peuplements forestiers et leur gestion conditionnent certainement la présence d'habitats d'hivernation.

BOISEMENTS ET MOBILITÉ

Du point de vue de la mobilité, des études attestent que la Cistude ne serait pas dérangée par les espaces forestiers pour effectuer ses déplacements. En effet, Owen Jones (2015) a observé lors du suivi d'individus en contexte forestier qu'une grande partie des déplacements étaient bien réalisés dans ces milieux. D'après G. Nalleau (1991, 1992) qui a observé plusieurs déplacements de mâles en ligne droite à travers des boisements, les bois compteraient parmi les voies de migra-

tion terrestres utilisées préférentiellement par les tortues. Bien que ce milieu terrestre puisse être emprunté par l'espèce, le milieu aquatique n'en reste pas moins le choix privilégié par les individus pour se déplacer (Servan 1988).

MOSAÏQUE PAYSAGÈRE ET PONTE

Si l'occupation des mailles est conditionnée par la présence d'habitats d'hivernation, il en va de même pour la présence d'habitats de ponte. On sait que l'embroussaillage des sites de pontes constitue généralement une menace importante à l'occupation de l'espèce, dans la mesure où la Cistude d'Europe utilise des espaces peu végétalisés pour déposer ses pontes (Cheylan & Lombardini 2004; Thienpont 2005). Les milieux connus pour être favorables à la ponte sont préférentiellement des prairies de fauches et pâturées ainsi que des jachères (Thienpont 2005).

Néanmoins notre étude suggère que c'est dans la partie de la Brenne comportant une part importante (mais non exclusive) de boisements que l'occupation de l'espèce est la plus forte. Ce contexte paysagé doit donc répondre aux besoins de l'espèce de disposer de zones de pontes. D'une part, il faut noter que l'espèce n'a pas besoin de beaucoup d'espace pour pondre et peut se contenter d'habitats structurés linéairement car elle pond régulièrement sur les talus et bordures de routes, les digues d'étangs et les bordures de chemins. Il serait donc possible que les milieux en fermetures lorsqu'ils correspondent à des landes puissent répondre aux exigences de l'espèce pour la ponte. En effet, la lande cultivée (« Brande ») est le type de lande le plus rencontré en Brenne. Cette dernière est composée de plusieurs unités entrecoupées par des allées de circulation. Il est possible que ces allées et les parties ouvertes de cette « culture » soient des milieux favorables à la ponte des Cistudes. Aussi, situées sur des mauvaises terres agricoles abandonnées (Musset 1937, 1940), ces landes sont installées sur des sols séchant plus ou moins hydromorphes issus de l'exploitation et de l'appauvrissement de sols déjà pauvres. Si des parties de cette lande sont faiblement végétalisées (allées, bordures, lisières), alors elles peuvent offrir des lieux optimaux à la ponte. D'autre part, Jean Servan a montré en 2003 que les landes sèches situées au pied des reliefs de grès locaux nommés « buttons » constituent d'excellents habitats de ponte pour l'espèce (Servan 2003). Plus généralement, les interfaces entre milieux ouverts et milieux fermés pourraient être privilégiées par l'espèce. Des études ont déjà montré que la ponte peut avoir régulièrement lieu dans des zones ouvertes à proximité de boisements (Rovero & Chelazzi 1996; Meeske 1997). Il est possible comme le suggère Ficetola *et al.* (2004) que les boisements modifient les caractéristiques hydriques du sol. Les boisements contribuent à un prélèvement d'eau dans les horizons superficiels du sol et tendent à l'assécher. Dans un contexte de lisière ou en bordure de chemins forestiers, la coexistence d'une insolation suffisante et d'un sol sec pourrait ainsi être favorable à la ponte.

Enfin, on peut se demander si un paysage en fermeture ne pourrait pas dans une certaine mesure jouer un rôle dans protection des pontes et des jeunes émergents vis-à-vis des

prédateurs. Une étude actuellement réalisée dans le cadre d'une thèse par Frédéric Beau (chargé d'étude au sein de la RNN de Chérine) se focalise sur l'utilisation des habitats par les émergents. Cette étude se déroule au sein de la réserve naturelle nationale de Chérine située dans la zone nord du site « Grande Brenne » où semble se concentrer l'occupation de l'espèce. Ce travail basé sur du radiopistage des juvéniles émergents pourra possiblement apporter des réponses sur le rôle de la lande et des boisements, mais également sur la nature des habitats de « nurserie ».

SURFACES CULTIVÉES, HABITATS PEU PROPICES À L'ESPÈCE

À l'échelle de la France et de l'Europe, la Cistude d'Europe doit faire face à la disparition rapide des milieux herbacés ouverts qui lui servent de sites de ponte (Biot 2017). En Brenne, la culture céréalière est localisée dans la périphérie sud du site étudié. Cette activité y est plus favorisée par les remontées calcaires du secondaire formant les bords de la cuvette de Brenne ou de lentilles marneuses superficielles. Malgré la faible importance de l'activité sur le site, les modèles sélectionnés dans notre étude suggèrent que l'occupation de l'espèce dans ces zones cultivées est plus faible. Sur ce point plusieurs études rejoignent notre constat. En effet, l'étude de Giordano (2014) réalisée dans le Sud de l'Indre-et-Loire affirme qu'un contexte agricole prédominant autour des étangs mettrait en péril la viabilité des sites de ponte. L'étude de Thienpont (2005) montre également qu'en Isère (l'isle Crémieu) l'évolution des paysages aux abords des étangs vers une intensification agricole est une des causes de diminution du nombre de sites de pontes.

SCÉNARIO DE COLONISATION DE LA PÉRIPHÉRIE DU SITE

Les résultats suggèrent plutôt que les colonisations aient eu lieu entre 2011 et 2017 dans la périphérie sud du site « Grande Brenne » correspondant à la zone moins forestière. Cette conjecture est appuyée par projection dans le temps de l'occupation, qui atteste d'une légère augmentation de celle-ci entre l'année 2011 (0,62) et l'année 2015 (0,71) (Fig. 2H). On pourrait interpréter cette colonisation plus importante au sud moins forestier, comme une conséquence du fait que les zones boisées du nord sont déjà occupées, et donc ne peuvent plus être colonisées.

EXTINCTION LOCALE ET DÉTECTION

On ne constate pas d'influence des composantes paysagères étudiées sur la probabilité d'extinction locale. Ce constat peut suggérer que l'extinction est indépendante du contexte paysager de l'étang ou qu'une ou plusieurs autre(s) variable(s) paysagère(s) ou intrinsèque(s) à l'étang puissent intervenir sur ce paramètre. La Cistude étant une tortue aquatique, il est logique d'affirmer que les conditions hydriques de l'étang soient déterminantes pour le départ d'une population. L'effet de l'assèchement volontaire d'un an des étangs (tous les sept à 10 ans) a d'ailleurs été bien étudié en Brenne (Servan 1988 ; Owen Jones 2015). Les individus quittent effectivement l'étang lors de cet événement et migreraient sur les étangs voisins et plus particulièrement sur ceux situés en amont de la chaîne. Dans notre étude, il est admis qu'un étang en état hydrique

extrême (c'est-à-dire d'un assec annuel) n'est plus occupé par l'espèce. De plus, le délai écoulé depuis le dernier assec (assecD – Tableau 1) a été intégré pour modéliser le processus de détection et se révèle déterminante pour ce paramètre. On constate que la détection d'individus est plus faible si l'étang prospecté a été mis en assec peu d'années auparavant. On peut supposer que l'espèce quitte également l'étang lors d'un déficit hydrique moins important comme cela a été démontré en Dordogne par (Naulleau 1991). Il serait alors judicieux d'explorer cette conjecture en intégrant une variable adaptée telle que la mesure des niveaux d'eau à chaque prospection ou au début de l'été. Cet axe d'étude est d'autant plus important compte tenu des modifications climatiques avérées qui vont toucher aussi les plans d'eau de Brenne. La détection de l'espèce est aussi différente selon la surface de l'étang étudié (Fig. 2). Les modèles suggèrent aussi une différence de détection suivant l'année de prospection pouvant certainement être attribuée à un effet observateur. La variabilité de température de l'air entre les relevés, l'heure du relevé et la date en jours juliens ne semblent pas avoir d'intérêt pour modélisation de la probabilité de détection dans notre étude.

APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE

À partir de la typologie paysagère définie, l'utilisation de composantes multivariées, comme variable explicative s'est montrée d'un grand intérêt dans notre étude. Il est courant en écologie d'avoir recours à des modèles de régression sur composantes multivariées (« principal component regression ») pour résoudre les problèmes de colinéarités (Jolliffe 1982). L'analyse en composante principale (ACP) permet d'obtenir des composantes synthétiques orthogonales qui suppriment la colinéarité existante entre les variables paysagères, maximisent la variance et réduisent le nombre de dimensions du jeu de données (Jongman *et al.* 1995 ; Aguilera *et al.* 2006). De plus, l'ordination réduite de l'espace (« reduced space ordination ») est recommandée pour se départir des problèmes d'autocorrélation spatiale (Legendre 1993). Néanmoins, le choix des composantes à utiliser admet la perte d'une partie de la variance portée par les composantes écartées. D'ailleurs, comme l'indique Jolliffe (1982), il n'y aurait pas de raison mathématique pour qu'*a priori* les composantes principales présentant la plus grande variance soient les composantes qui présentent le mieux la réponse. Dans notre cas, les deux composantes de l'analyse expliquant le plus de variance ont été tout de même retenues (Axe 1 : 44 %, Axe 2 : 29 %) car elles reflètent bien la variabilité paysagère du site contrairement aux suivantes. En effet, elles révèlent à la fois le gradient de fermeture du paysage (Axe 1) et un gradient d'artificialisation par des cultures agricoles (Axe 2). La modélisation de l'occupation a ensuite montré la pertinence de ces variables à l'égard de la Cistude d'Europe et a permis d'extrapoler l'occupation et la colonisation de l'espèce sur l'ensemble du site « Grande Brenne ».

Dans ce travail, l'étape de sélection des modèles a fait appel à une procédure hiérarchique (de type « stepwise AIC », adaptée au modèle dynamique d'occupation) et l'estimation des

paramètres d'intérêt a bénéficié d'un traitement par « model-averaging ». Cette approche est critiquée par certains auteurs car elle peut présenter certains inconvénients, en surestimant l'effet de taille de certains prédicteurs par exemple (Symonds & Moussalli 2011; Grueber *et al.* 2011). D'autres approches existent ou sont en développement; elles font encore l'objet de débat dans la communauté scientifique (Doherty *et al.* 2012; Harrison *et al.* 2018).

CONCLUSION

Dans cet article, nous mettons en avant la pertinence de l'approche macro-écologique dans la modélisation de l'occupation de sites: elle rend compte de l'importance de certains habitats naturels et semi-naturels dans la gestion d'espèces d'intérêt communautaire. Appliquée à la Cistude d'Europe dans le cadre de notre étude, elle atteste que la coexistence autour des étangs d'un paysage comprenant des landes et des boisements augmente la probabilité d'occupation de l'espèce en Brenne. Cette ambiance paysagère caractéristique d'un certain niveau d'abandon de l'activité agricole est bien présente au nord du site « Grande Brenne » et forme ainsi un noyau potentiel d'occupation. Par ces résultats, notre étude remet en question l'intérêt écologique, vis-à-vis de la Cistude d'Europe, des forêts et landes sur le territoire étudié. Le rôle de ces écosystèmes terrestres est encore à approfondir. Parmi les hypothèses proposées, la présence de ces milieux terrestres fermés et en fermeture pourrait permettre de répondre aux besoins écologiques de l'espèce en ce qui concerne l'hivernation. Aussi la présence de ces milieux fermés n'empêcherait pas l'accès à des sites de pontes favorables et pourrait à leurs marges proposer des conditions favorables à la ponte. Ainsi, l'étude montre qu'il est essentiel de considérer les habitats terrestres présents autour des étangs dans la gestion de la Cistude d'Europe en Brenne. À une échelle du site « Grande Brenne », l'abandon de l'usage agricole traditionnel (élevage, polyculture élevage) au profit de systèmes agricoles céréaliers modernes serait synonyme de la perte d'habitats favorables à l'espèce. La persistance de l'espèce sur le territoire est directement liée au contexte pédogéologique du site, défavorable à l'activité agricole céréalrière et qui a permis l'édification d'un nombre impressionnant d'étangs. Ce contexte pédogéologique et les orientations économiques du territoire favorisent la présence de surfaces de landes, de boisements et des prairies de petites surfaces qui forment avec les étangs enchâssés, une mosaïque paysagère diversifiée favorable à l'espèce. Enfin, entre 2011 et 2017, l'occupation des étangs semble avoir progressé dans la partie périphérique sud du site dominée par des habitats ouverts comme en atteste la projection de la colonisation. Cela pourrait s'expliquer possiblement par la saturation de l'occupation dans la partie nord du site. En termes de perspective, il nous paraît nécessaire de vérifier *in situ* le rôle écologique des forêts et landes pour la Cistude en Brenne, afin de déterminer plus précisément quelles sont les pratiques sylvicoles et agricoles les plus favorables à l'espèce (type de couverts forestiers, agro-sylvo-pastoralisme, etc.). En dernier

lieu, on pourrait recommander l'application de cette même approche méthodologique à d'autres espèces animales pour mieux appréhender les potentialités de territoires à leur accueil.

Remerciements

Nous tenons à remercier tous les propriétaires d'étangs sur lesquels les observations ont pu être réalisées. À titre posthume, nous sommes infiniment reconnaissants à Georges Hemery qui a su, en premier lieu, et avant même que les modèles d'occupation de site soient conceptualisés en 2002, développer l'approche pragmatique basée sur la double réplification temporelle et spatiale et, en second lieu, a posé les fondements de la sélection probabiliste de sites lors de l'élaboration du protocole de terrain. Nous remercions toutes les personnes qui ont participé aux saisons de relevés, en particulier Jean Servan (MNHN), Bruno Dumeige (PNR-Brenne), Virginie Liau (PNR-Brenne Stage), Amandine Imbert (PNR-Brenne Stage), Émilie Jourden (PNR-Brenne Stage), Sophie Mairat (PNR-Brenne Stage), Amélie Chesne (PNR-Brenne Stage), Gaëlle Micheli (PNR-Brenne Stage), Lucie Lung (PNR-Brenne Stage), Pierre Clarté. Nous remercions les rapporteurs et relecteurs Nicolas Lieury et Hugo Cayuela pour leur regard neuf sur ce travail et la publication dans la revue *Naturae*. Enfin nous remercions la DREAL Centre-Val de Loire et l'Agence de l'eau Loire Bretagne qui ont soutenu financièrement cette recherche sur le long terme.

RÉFÉRENCES

- AGUILERA A. M., ESCABIAS M. & VALDERRAMA M. J. 2006. — Using principal components for estimating logistic regression with high-dimensional multicollinear data. *Computational Statistics & Data Analysis* 50: 1905-1924. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2005.03.011>
- ANDERSON D. R. 2008. — *Model Based Inference in the Life Sciences: a Primer on Evidence*. Springer, New York, 183 p.
- BENARROUS R. 2009. — *La Grande Brenne aux périodes préindustrielles, Indre : contribution à l'histoire des paysages, des étangs et des relations sociétés/milieux dans une zone humide continentale: approches historique, archéologique et paléo-environnementale*. Thèses, Université Panthéon-Sorbonne – Paris I, Paris, 612 p.
- BIOT L. 2017. — *Synthèse des connaissances actuelles sur la Cistude d'Europe (Emys orbicularis) et étude d'une pathologie de sa carapace*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, École Nationale Vétérinaire de Toulouse, Toulouse, 187 p.
- CADI A., NEMOZ M., THIENPONT S. & JOLY P. 2004. — Home range, movements, and habitat use of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Rhône-Alpes region, France. *Biologia Bratislava* 59: 89-94.
- CHEYLAN M. & LYET A. 2002. — *La Cistude en Camargue gardoise*. Syndicat mixte Camargue gardoise, Vauvert, 75 p. <https://doi.org/10.13140/rg.2.2.26343.04004>
- CHEYLAN M. & LOMBARDINI K. 2004. — *La Cistude dans la réserve de l'étang de Biguglia (Corse). Bilan des recherches 2001-2003*. Conseil Général de la Haute Corse, Bastia, 75 p. <https://doi.org/10.13140/rg.2.1.3777.1769>
- CLARTÉ P. 2016. — *Estimation et modélisation de l'occupation de la Cistude d'Europe dans le Site Grande Brenne, 9^{ème} saison d'échantillonnage*. Université de Pau et du Pays de l'Adour, Rosnay, 83 p.

- CLARTÉ P. 2017. — *État de conservation des populations de Cistude d'Europe (Emys orbicularis) dans les étangs du Site Natura 2000 « Grande Brenne »*. Rapport de stage. Université de Pau et des Pays de l'Adour, Anglet, 49 p.
- DAUPHIN P., MANSONS J., PELLE B., AIRAULT V., PINET F., RIAL-LIN S., TROTIGNON J., DEBERGE J., BOYER P., CHATTON T., ISSA N. & MORIZET Y. 2012. — *Document d'objectifs des sites Natura 2000 FR2410003 « Brenne » et FR2400534 « Grande Brenne »*. Parc naturel régional de la Brenne, Rosnay, 97 p.
- DOHERTY P. F., WHITE G. C. & BURNHAM K. P. 2012. — Comparison of model building and selection strategies. *Journal of Ornithology* 152 (2): 317-323. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0598-5>
- DUGUY R. & BARON J. 1998. — La Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* dans le Marais de Brouage (Char-Mar.): cycle d'activité, thermorégulation, déplacements, reproduction et croissance. *Annales de la société des sciences naturelles de la Charente-Maritime* 8: 782-803.
- EUDE M. 2014. — *L'état de conservation des populations de Cistude d'Europe (Emys orbicularis) en Midi-Pyrénées*. Rapport de stage. Aix Marseille Université, Marseille, 49 p.
- FICETOLA G. F., PADOA-SCHIOPPA E., MONTI A., MASSA R., BERNARDI F. D. & BOTTONI L. 2004. — The importance of aquatic and terrestrial habitat for the European pond turtle (*Emys orbicularis*): implications for conservation planning and management. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1704-1712. <https://doi.org/10.1139/z04-170>
- FICHEUX S. 2013. — *Dynamique et génétique des populations de Cistude d'Europe Emys orbicularis*. Thèse, Université de Bourgogne, Dijon, 165 p.
- FISKE I. & CHANDLER R. 2011. — Unmarked: an R Package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43 (10). <https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- GIORDANO C. 2014. — *Suivi de populations de Cistude d'Europe Emys orbicularis (Linné, 1758) en Indre-et-Loire (Chelonia Emydidae)*. Université de Poitiers, Poitiers, 39 p.
- GRUEBER C. E., NAKAGAWA S., LAWS R. J. & JAMIESON I. G. 2011. — Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24 (4): 699-711. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>
- HARRISON X. A., DONALDSON L., CORREA-CANO M. E., EVANS J., FISHER D. N., GOODWIN C. E. D., ROBINSON B. S., HODGSON D. J. & INGER R. 2018. — A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ* 6: e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>
- JOLLIFFE I. T. 1982. — A note on the use of principal components in regression. *Applied Statistics* 31: 300. <https://doi.org/10.2307/2348005>
- JONGMAN R. H. 1995. — *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge; New York, 127 p.
- KERY M. & CHANDLER R. 2016. — *Dynamic Occupancy Models in Unmarked*. 24.
- LEGENDRE P. 1993. — Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673. <https://doi.org/10.2307/1939924>
- MACKENZIE D. I. & BAILEY L. L. 2004. — Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9: 300-318. <https://doi.org/10.1198/108571104X3361>
- MACKENZIE D. I., NICHOLS J. D., ANDREW ROYLE J., POLLOCK K. H., BAILEY L. L. & HINES J. E. 2006. — *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species*. Elsevier, Burlington, 324 p.
- MARCHAND M. & LITVAITIS J. A. 2004. — Effects of habitat features and landscape composition on the population structure of a common aquatic turtle in a region undergoing rapid development. *Conservation Biology* 18: 758-767. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00019.x>
- MATTHYSEN E. 2012. — Multicausality of dispersal: a review, in CLOBERT J., BAGUETTE M., BENTON T. G., BULLOCK J. M. (éds) *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press, Oxford: 3-18. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001>
- MEESKE M. 1997. — Nesting ecology of European pond turtle (*Emys orbicularis*) in south Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 7: 138-142. <https://doi.org/10.1080/13921657.1997.10541429>
- MUSSET R. 1937. — La végétation de la Brenne. *Annales de Géographie* 46: 648-649. <https://doi.org/10.3406/geo.1937.11971>
- MUSSET R. 1940. — L'agriculture de la Brenne. *Annales de Géographie* 49: 238.
- NAULLEAU G. 1991. — Adaptations écologiques d'une population de Cistudes (*Emys orbicularis* L.) (Reptalia, Cheloni) aux grandes variations de niveau d'eau et à l'assèchement naturel du milieu aquatique fréquenté. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 11-19.
- NAULLEAU G. 1992. — Study of terrestrial activity and aestivation in *Emys orbicularis* (Reptalia : Chelonia) using telemetry, in KORSOS Z. & KISS I. (éds) *6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*, Budapest: 343-346.
- OLIVIER A. 2010. — Assessing spatial and temporal population dynamics of cryptic species: an example with the European pond turtle. *Ecological Applications* 20: 993-1004. <https://doi.org/10.1890/09-0801.1>
- OWEN JONES Z. 2015. — *La Cistude d'Europe (Emys orbicularis) en Brenne : démographie, reproduction, déplacements et impacts des pratiques piscicoles*. Mémoire, École pratique des hautes études, Paris, 145 p.
- OWEN-JONES Z., PRIOL P., THIENPONT S., CHEYLAN M., SAURET G., COIC C. & BESNARD A. 2016. — The contrasting effects of short- and long-term habitat drainage on the population dynamics of freshwater turtles in a human-dominated landscape. *Freshwater Biology* 61: 121-132. <https://doi.org/10.1111/fwb.12687>
- PRIOL P. 2002. — *Étude de l'activité et des patrons de déplacements chez deux populations de Cistude (Emys orbicularis) du Nord-Isère en vue de leur conservation*. Mémoire de stage de maîtrise, Université de Renne, Renne, 52 p.
- PRIOL P. 2009. — *Guide technique pour la conservation de la Cistude d'Europe en Aquitaine*. Cistude Nature, Le Haillant, 166 p.
- PRIOL P., COIC C. & SERVAN J. 2008. — Répartition de la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) en Aquitaine. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* (127): 23-34.
- R CORE TEAM 2020. — *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- RENET J., BOCA F., LEGOUÉZ C. & ROY C. 2017. — Distribution de la Cistude d'Europe *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) en Basse-Durance: bilan après quatre années de prospection (2013-2016). *Bulletin de la Société herpétologique de France* 1-16.
- ROE J. H. & GEORGES A. 2008. — Maintenance of variable responses for coping with wetland drying in freshwater turtles. *Ecology* 89: 485-494. <https://doi.org/10.1890/07-0093.1>
- ROE J. H., BRINTON A. C. & GEORGES A. 2009. — Temporal and spatial variation in landscape connectivity for a freshwater turtle in a temporally dynamic wetland system. *Ecological Applications* 19: 1288-1299. <https://doi.org/10.1890/08-0101.1>
- ROVERO F. & CHELAZZI G. 1996. — Nesting migrations in a population of the European pond turtle *Emys orbicularis* (L.) (Chelonia Emydidae) from central Italy. *Ethology Ecology & Evolution* 8: 297-304. <https://doi.org/10.1080/08927014.1996.9522920>
- SERVAN J. 1988. — La Cistude d'Europe, *Emys orbicularis*, dans les étangs de Brenne, France. *Mésogée* 48: 91-95.
- SERVAN J. 2003. — *La Cistude d'Europe Emys orbicularis en Brenne – Analyse de la tendance démographique d'une population à long terme*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 9 p.
- SERVAN J., ZABORSKI P., DORIZZI M. & PIEAU C. 1989. — Female-biased sex ratio in adults of the turtle *Emys orbicularis* at the northern limit of its distribution in France: a probable consequence of interaction of temperature with genotypic sex determination. *Canadian*

- Journal of Zoology* 67: 1279-1284. <https://doi.org/10.1139/z89-182>
- SYMONDS M. R. E. & MOUSSALLI A. 2011. — A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65 (1): 13-21. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1037-6>
- THIENPONT S. 2005. — *Habitats et comportement de ponte et d'hibernation chez la Cistude d'Europe (Emys orbicularis) en Isère*. Diplôme de l'École pratique des hautes Études, Montpellier, 160 p.
- THIENPONT S., CADI A., QUESADA R. & CHEYLAN M. 2004. — Overwintering habits of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Isère department (France). *Biologia Bratislava* 59: 143-147.
- WRIGHT W. J., IRVINE K. M. & RODHOUSE T. J. 2016. — A goodness of fit test for occupancy models with correlated within-season revisits. *Ecology and Evolution* 6: 5404-5415. <https://doi.org/10.1002/ece3.2292>

*Soumis le 6 mars 2019 ;
accepté le 2 décembre 2019 ;
publié le 24 juin 2020.*