



Réintroduction de la cistude d'Europe : évaluation de la méthode mise en œuvre dans la Réserve naturelle nationale de l'Estagnol (Hérault)



© R. Gallais/ONCFS

EVA TANKOVIC¹,
CINDY ASSIO², RÉGIS GALLAIS³,
CYRIL MARMOEX³,
FRÉDÉRIQUE MALGOIRE³,
AURÉLIEN BESNARD⁴,
MARC CHEYLAN⁴

¹ ONCFS, stagiaire Master 2 SupAgro (2016).

² ONCFS, stagiaire Master 2 IEGB (2017).

³ ONCFS, Délégation régionale Occitanie, Cellule technique – RNN Estagnol, Villeneuve-lès-Maguelone.

⁴ EPHE, Laboratoire « Biogéographie et Écologie des vertébrés », CEFE/CNRS, UMR 5175 – Montpellier.

Contact : regis.gallais@oncfs.gouv.fr

Dix ans après la première réintroduction de cistudes d'Europe dans la Réserve naturelle nationale de l'Estagnol, une évaluation du programme a été réalisée au travers de deux méthodes de suivi : radio-tracking et capture-marquage-recapture.

Les analyses apportent un faisceau d'informations sur le succès de cette opération.

Une espèce en voie de raréfaction

Les zones humides ont considérablement régressé en France au cours des siècles (Bernard, 1994), de même que les espèces qui y sont inféodées. De fait, comme de nombreuses autres espèces aquatiques, la cistude d'Europe a fortement décliné à l'échelle nationale, et plus généralement en Europe (Fritz & Chiari, 2013) – d'où son inscription à l'annexe II de la directive européenne « Habitats ». En France, elle bénéficie d'un Plan national d'actions depuis 2011 (Thienpont, 2011).

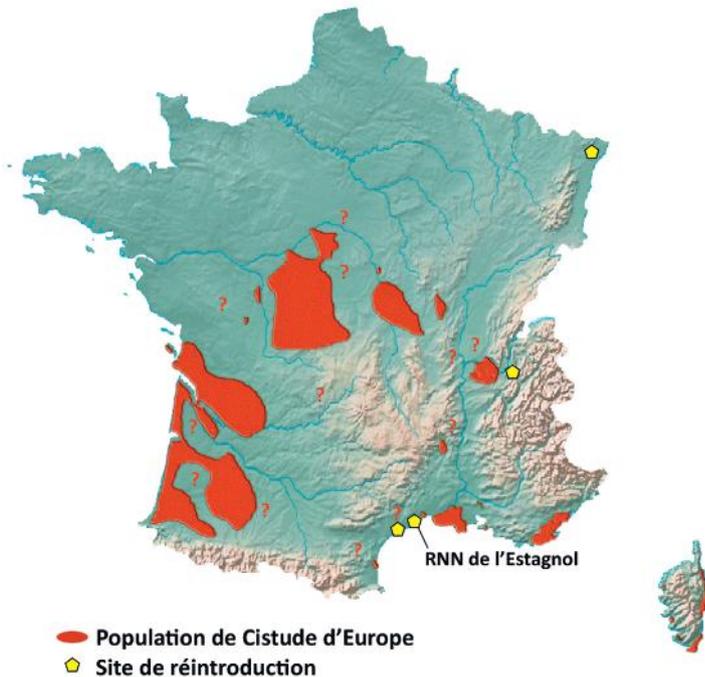
Le Languedoc-Roussillon était autrefois amplement occupé par cette tortue (Geniez & Cheylan, 2012). Actuellement, elle n'y subsiste que très localement, hormis en Camargue gardoise où se trouve l'essentiel des effectifs régionaux.

Face à ce constat, un projet de réintroduction a été envisagé dès 2005, à l'initiative conjointe du Laboratoire « Biogéographie et Écologie des vertébrés » de l'École pratique des hautes études (EPHE), du Conservatoire des espaces naturels (CEN) du Languedoc-Roussillon et de deux réserves naturelles nationales (RNN) : celle de l'Estagnol (commune de Villeneuve-lès-Maguelone) et celle du Bagnas (commune d'Agde) dans l'Hérault (*figure 1*).

Une réintroduction en deux phases

Les tortues destinées à la réintroduction ont été prélevées, après autorisation du Conseil national de protection de la nature (CNPN), dans deux populations camarguaises connues pour l'importance de

Figure 1 Répartition géographique des populations de cistude d'Europe et des sites de réintroduction en France.



leurs effectifs : la population des marais du Vigueirat (Bouches-du-Rhône) et la population d'Aigues-Mortes (Gard). À cela s'est ajouté le prélèvement de pontes (marais du Vigueirat), qui ont fait l'objet d'une incubation suivie de l'élevage des jeunes en captivité dans un centre spécialisé sur la commune de Vergèze.

La réintroduction dans la RNN de l'Estagnol s'est déroulée en deux étapes, avec un premier lâcher de 30 individus adultes (10 mâles et 20 femelles) en 2008 et en 2009, puis un second lâcher de 35 individus juvéniles issus d'élevage en

2012. Avant leur relâcher, les tortues avaient été maintenues durant environ 10 mois dans un enclos d'acclimatation construit spécialement sur le site. De 2008 à 2010, les 30 adultes ont fait l'objet d'un suivi par télémétrie (VHF), permettant de conclure à leur bonne sédentarisation sur le site (Mignet *et al.*, 2014). Des preuves de reproduction (pontes, juvéniles) ont par ailleurs été observées dès la première année, puis de façon régulière au cours des années suivantes. Ces premiers éléments laissent envisager un bon succès de l'opération.

Pour s'en assurer à moyen et long terme, un protocole de capture-marquage-recapture (CMR) a été mis en place à partir de 2013 sur l'ensemble de la réserve de l'Estagnol, afin de mieux comprendre les tendances démographiques de la population et d'adapter les mesures de gestion en conséquence (**encadré 1**). La reconnaissance individuelle des animaux utilise un code d'entailles sur les écailles marginales, doublé de photos ventrales et dorsales permettant l'identification grâce à la présence de signes distinctifs.

Description du protocole mis en place à partir de 2016

Le protocole de CMR ainsi qu'une base de données ont été élaborés en 2014, en lien avec le Plan national d'action « Cistude d'Europe ». Le piégeage des cistudes s'effectue à l'aide de nasses ou de cages selon la profondeur d'eau. En effet, le piège doit toucher le fond vaseux, où les individus se déplacent le plus souvent, et avoir une partie à l'air libre pour permettre la respiration.

Les pièges sont appâtés avec des morceaux de sardines. De façon à couvrir l'ensemble du site, ils sont posés tous les 150 m, puis déplacés de 50 m lors du piégeage suivant et à nouveau de 50 m lors du 3^e piégeage. Ceci conduit à une couverture de la zone échantillonnée tous les 50 m sur l'ensemble de la période d'étude. Compte tenu des déplacements des animaux, étudiés préalablement par radiopistage, cette distance a été jugée suffisante pour avoir une bonne probabilité de détection des individus présents.

► Encadré 1 • La méthode de capture-marquage-recapture (CMR)

La méthode de CMR (Pollock *et al.*, 1990 ; Lebreton *et al.*, 1992) permet d'estimer la taille d'une population, ainsi que ses paramètres démographiques (survie, dispersion, recrutement...), à l'aide de modèles spécifiques qui gèrent le fait que tous les individus ne sont pas capturés à chaque session de terrain (**figure 2**). Ces modèles peuvent être ajustés sur les données avec différents logiciels, comme MARK par exemple (White & Burnham, 1999). Cette méthode nécessite un marquage individuel et pérenne des individus. Ceci est possible dans notre étude car le marquage réalisé par des encoches sur les carapaces des tortues est stable dans le temps.

Deux types d'analyses sont possibles :

- si les intervalles entre les sessions de piégeage sont courts (répétées pendant le cycle annuel de l'espèce par exemple), la population est considérée comme fermée aux échanges démographiques. On considère alors qu'il n'y a pas de perte ou de gain d'individus (mortalité, reproduction) au cours de la période d'étude,

et des modèles spécifiques permettent d'estimer la taille de la population ;

- si les sessions de piégeage sont effectuées tous les ans, il est possible de tenir compte de l'existence de gains et de pertes d'individus dans la population : elle est considérée comme ouverte. On peut alors calculer, entre autres, les taux de survie interannuelle de la population.

Figure 2 Représentation schématique de la technique de CMR.

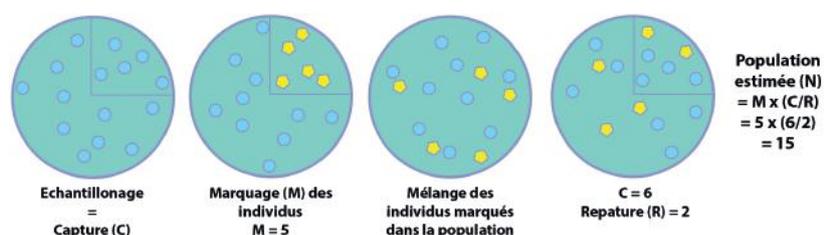
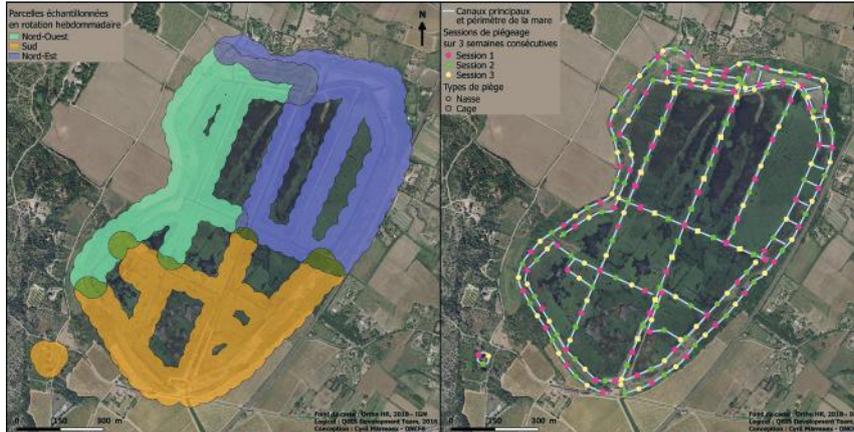


Figure 3 Localisation des parcelles (à gauche) et des sites de piégeage (à droite).



Pour des raisons logistiques, un tiers de la réserve est piégé chaque semaine (**figure 3**) avec, à chaque fois, entre 24 et 29 pièges posés. Une semaine de piégeage comprend 2 à 3 jours de pose pour conserver le même effort d'échantillonnage en fonction des niveaux d'eau. Dans ce qui suit, une session correspond à un piégeage sur l'ensemble des trois parcelles (3 semaines de piégeage). En tout, cela représente 18 semaines de piégeage, soit 6 sessions, pour une période allant de mi-avril à mi-août.

Pour chaque tortue capturée, les informations suivantes sont prises : le numéro de l'individu, le sexe, le poids (g), la longueur de la dossière et du plastron (mm) et des photographies en vue dorsale et ventrale. La gravidité des femelles est évaluée par palpation. En cas de capture d'un nouvel individu, celui-ci est marqué directement sur le terrain à l'aide d'encoches sur les écailles de la dossière et du plastron (**figure 4**). Son année de naissance est estimée par la lecture des lignes d'arrêt de croissance (Castanet &

Cheyland, 1979). Le sexe est déterminé par l'observation des caractères sexuels secondaires (Zuffi & Gariboldi, 1995). Les sujets âgés de moins d'un an ne sont pas marqués, du fait d'une écaille trop fragile. Pour l'analyse, les individus sont ensuite regroupés en classes d'âge : juvéniles (0-2 ans), subadultes (3-5 ans) et adultes (≥ 6 ans) – (Bertolero, 2010). Ces données permettront de calculer les paramètres démographiques de la population grâce à différents modèles (**encadré 2**).

Prévoir l'évolution de la population sur le long terme

Grâce aux valeurs de survie estimées par CMR, différents scénarios d'évolution de la population sur un horizon à 50 ans (**encadré 3**) peuvent être conçus à l'aide de modèles matriciels implémentés dans le logiciel ULM v.4.1 (Legendre, 2002). Les valeurs utilisées pour les paramètres démographiques non disponibles pour la population concernée (survie juvénile, fécondité) sont issues de la bibliographie (Bertolero, 2010).

Des modèles intégrant une stochasticité environnementale (fluctuations aléatoires de l'environnement affectant les taux de survie indépendamment de la taille de la population) et démographique (prise en compte de paramètres démographiques à l'échelle des individus) ont été réalisés. Cela permet de déterminer les probabilités d'extinction de la population. Ce type de modèle permet d'obtenir des estimations plus réalistes qu'avec un modèle déterministe¹.

► Encadré 2 • Les modèles utilisés pour estimer les paramètres démographiques de la population

Deux types d'analyses ont été utilisés :

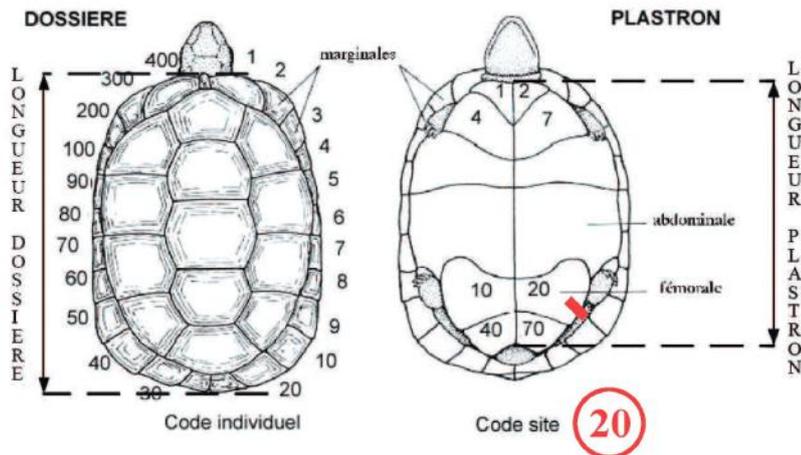
- en population fermée avec les captures de 2017 (6 sessions de piégeage consécutives), afin d'estimer l'effectif de la population adulte (6 ans et plus) et celui de la population subadulte et adulte (3 ans et plus) ;
- en population ouverte depuis le début de la mise en place du suivi des individus (piégeages ponctuels et observations de 2008 à 2015, et piégeages standardisés en 2016 et en 2017), afin d'estimer les taux de survie des individus subadultes et adultes (3 ans et plus). La probabilité de survie interannuelle a également été estimée pour les individus âgés de 3 ans et plus nés sur la réserve, valeur utilisée par la suite dans l'analyse de viabilité.

1. Si on fait varier les hypothèses sur des valeurs déterminées (choisies), on a un modèle « déterministe » ; si on peut varier une ou plusieurs hypothèses de façon totalement aléatoire, on a un modèle dit « stochastique ». Cela nécessite de disposer d'un générateur de variables aléatoires, appelé « randomiseur ».



▲ Les pièges à cistudes utilisés sont des cages (à gauche) ou des nasses (à droite) selon la profondeur d'eau.

Figure 4 Code de marquage utilisé à la RNN de l'Estagnol. (D'après CEN-LR, 2005)



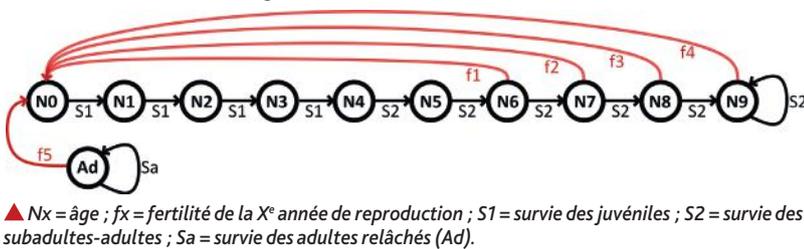
▲ Collecte d'informations sur un individu capturé.

► Encadré 3 • Analyse de viabilité de la population

L'analyse de viabilité d'une population permet d'estimer le taux de multiplication interannuel de la population λ , ainsi que les valeurs d'élasticité¹ des paramètres-clés pour la dynamique de la population. La population croît si $\lambda > 1$. Ce type de modèle structuré en âge est basé sur une matrice de Leslie (Leslie, 1945) où tous les individus du même âge ont le même taux de survie et la même fécondité (figure 5).

On ne considère que les femelles dans les modèles (facteur limitant le nombre de reproductions et de nouveau-nés) et la population est structurée en dix classes d'âge, regroupées selon deux classes possédant des paramètres identiques : les individus juvéniles (0-3 ans) et les individus subadultes-adultes (3 ans et plus) – (figure 5). L'âge de la première reproduction est fixé à 6 ans (Olivier, 2002).

Figure 5 Graphique du cycle de vie de la population de cistudes femelles sur la RNN de l'Estagnol.



1. L'élasticité des paramètres permet d'identifier ceux qui sont les plus importants pour la dynamique de la population : plus la valeur est haute, plus le paramètre contribue à la croissance de la population (e.g. Caswell, 2001 ; Morris & Doak, 2002).

année du lâcher, puis lors du suivi par radiopistage à partir de 2008. Entre 2008 et 2017, 97 individus non issus des relâchers ont été capturés sur le site, preuve d'un bon recrutement dans la population. La répartition chronologique de ces naissances indique une reproduction assez régulière durant ces 10 années, ce qui constitue un indice de la bonne santé de la population. Ceci est confirmé par l'étude des paramètres biométriques et de croissance de l'ensemble des individus nés sur la réserve, qui montrent des tendances similaires à celles des populations naturelles (Olivier, 2002).

Le suivi complémentaire, en 2011, de 14 femelles par radiopistage permet d'en savoir plus sur leurs habitudes de ponte et les paramètres liés à la reproduction. La localisation de 10 sites de ponte montre que ceux-ci se situent à peu de distance du milieu aquatique le plus proche, de 40 à 87 m (N = 14, IC 95 %) si l'on tient compte d'une distance linéaire. Cela représente un parcours de 73 à 305 m



▲ D'après les captures réalisées en 2017, la structure de la population paraît être bien équilibrée.

Un premier état des lieux de l'état de santé de la population

En 2017, 99 captures ont été réalisées pour un total de 66 individus différents (33 mâles, 18 femelles et 15 juvéniles indéterminés), dont 27 individus nouvellement marqués et donc probablement nés sur le site. Seules 5 tortues sur les 30 adultes lâchés en 2008-2009 et 8 sur les 35 juvéniles lâchés en 2012 ont été capturées. Cela représente 20 % de l'effectif initialement réintroduit sur la réserve. Sur l'ensemble des captures de 2017, 8 % des individus étaient des juvéniles (0-2 ans), 41 % des subadultes

(3-5 ans) et 51 % des adultes (6 ans et plus). Bien que les taux de captures soient plus faibles chez les subadultes et les juvéniles, la structure de la population indique un bon équilibre entre les différentes classes d'âge.

Le sex-ratio est fortement biaisé en faveur des mâles (1,8), sans que l'on ait d'explication à ce stade de l'étude.

Une reproduction avérée sur la réserve et ses alentours

La reproduction sur le site et ses alentours a été constatée dès la première

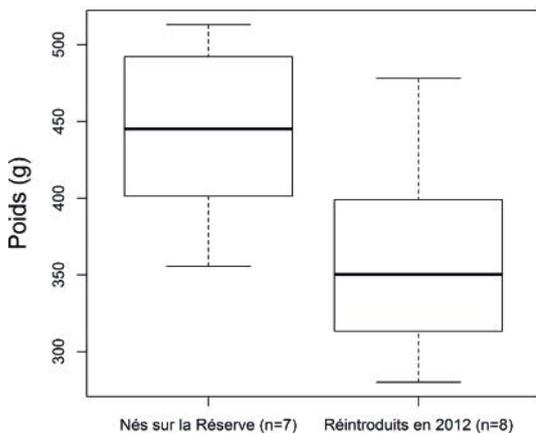
(N = 14, IC 95 %) en milieu terrestre, ce qui semble peu comparativement à d'autres études menées en Europe (Puig, 2011). En revanche, compte tenu de la configuration de la réserve, toutes les pontes observées ont été déposées en dehors du site protégé. La fécondité est satisfaisante puisque la majorité des femelles ont déposé 2 pontes, voire 3 pour 15 % des femelles suivies, durant la saison. Le nombre d'œufs par ponte, de 8 à 12 (N = 8, IC 95 %), semble supérieur à ce qui est connu ailleurs en France.

Une population en bon état de conservation ?

Croissance des individus

La croissance des individus mâles (probablement) nés sur la réserve apparaît meilleure que celle des individus issus du lâcher de 2012 (figure 6). Cette différence est sûrement liée à l'élevage de ces derniers en captivité au cours de leurs premières années de vie. Les individus mâles nés sur la réserve ont ainsi une longueur de dorsale significativement plus élevée que ceux réintroduits en 2012 (test de Mann-Whitney entre les individus mâles de 9 ans et plus, réintroduits en 2012 (n = 8) et nés sur la réserve (n = 7) : W = 49,5 ; p-value = 0,0075). Toutefois, aussi bien pour les individus nés sur la réserve que pour ceux réintroduits, la croissance est conforme à celle enregistrée dans les populations naturelles de Camargue (Olivier, 2002), avec un fort taux d'accroissement jusqu'à 5-6 ans et un ralentissement à l'approche de la maturité sexuelle (figure 7).

Figure 6 Répartition du poids (g) des individus mâles adultes (9 ans et +) capturés en 2017 selon leur origine. (Individus introduits en 2012 : n = 8 ; individus nés sur la réserve : n = 7)



▲ Les paramètres biométriques et de croissance de l'ensemble des cistudes nées sur la réserve montrent des tendances similaires à celles des populations naturelles, signe de bonne santé.

Effectifs de la population adulte

Plusieurs modèles ont été testés, afin d'évaluer quelles estimations correspondent le mieux aux données issues du protocole mis en place en 2017.

Le premier modèle estime la population adulte (6 ans et plus) en tenant compte d'une hétérogénéité de capture entre les individus. La taille de la population est

alors estimée à 58 [45-89] individus. La probabilité de capture individuelle est en moyenne de 0,052 avec un effort d'échantillonnage médian de 198 nuits*pièges par session de capture.

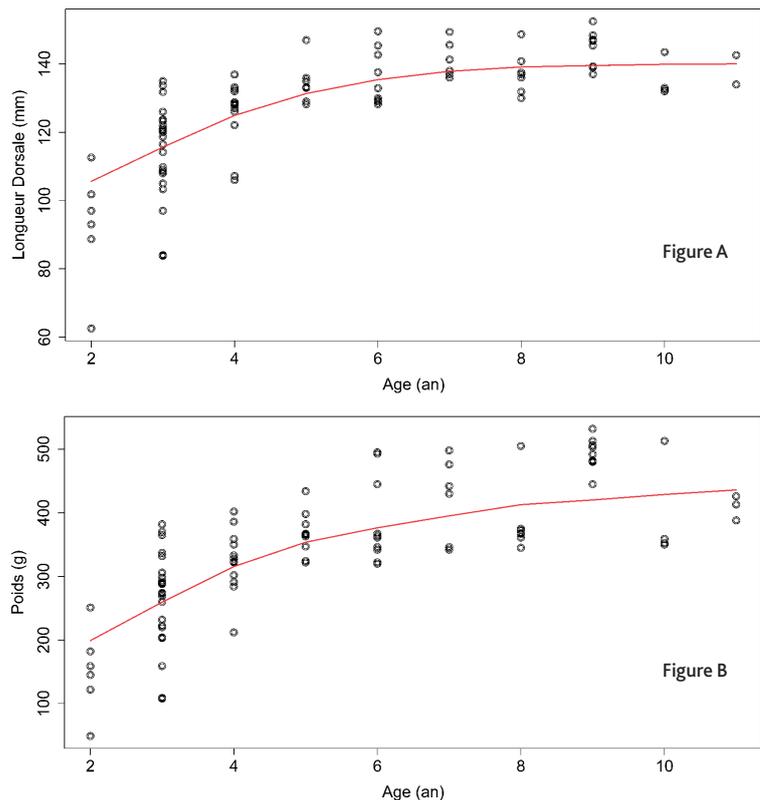
En raison du nombre plus important de mâles que de femelles, un effet de groupe a été incorporé au modèle. Il permet d'estimer la population à 34 mâles adultes [26-58] et à 16 femelles adultes [13-32]. L'effectif des mâles n'est donc pas significativement différent de celui des femelles. Les probabilités de capture moyennes sont respectivement de 0,051 pour les mâles et de 0,071 pour les femelles.

Le second modèle intègre un effet de groupe en fonction de la provenance des animaux (introduits ou nés sur la réserve). Il permet de constater que le taux de capture des tortues nées sur la réserve est plus faible que celui des tortues réintroduites, bien que leur effectif soit significativement plus élevé.

Effectifs et survie des subadultes et adultes

Les subadultes (3-5 ans) représentent 42 % des captures. Le modèle le plus approprié aux individus de 3 ans et plus intègre une hétérogénéité de capture selon les individus. Il estime la population à 123 individus [100-165]. La probabilité de capture moyenne pour cette classe d'âge est estimée à 0,050.

Figure 7 Courbes d'ajustement des moyennes mobiles du poids (A) et de la longueur de la dorsale (B) des individus mâles nés sur la RNN de l'Estagnol.





© R. Gallais/ONCFS

▲ Une reconduction du contrôle de l'évolution de la population par capture-marquage-recapture tous les 3 à 5 ans semble être un laps de temps adapté.

Afin de pouvoir estimer les taux de survie de la population subadulte et adulte (3 ans et plus), une analyse de toutes les données collectées entre 2008 et 2017 avec un modèle en population ouverte a été réalisée.

Le meilleur modèle (formulation Cormack Jolly Sebe – Lebreton *et al.*, 1992) prend en considération une survie constante et un taux de capture variable en fonction du temps. Ce modèle estime une survie subadulte-adulte de 0,89, sans différence significative entre mâles et femelles, ni entre individus réintroduits ou nés sur la réserve.

Une population viable sur le long terme

Avec la valeur de survie estimée par CMR en 2017 des individus subadultes et adultes introduits et nés sur la réserve ($S_2 = 0,95$), la population est viable sur un horizon de 10 à 20 ans (**figure 8**). Le taux d'accroissement est largement positif ($\lambda = 1,33$ sur 20 ans). Les paramètres influençant le plus la croissance de la population sont la survie adulte (S_2), puis la survie juvénile (S_1).

En intégrant une stochasticité environnementale ou démographique sur la population née en liberté, la population est viable sur un horizon de 50 ans avec une probabilité d'extinction faible ($p_{\text{ext}} = 0,053$ avec une stochasticité démographique, $p_{\text{ext}} = 0,049$ avec une stochasticité environnementale). Par rapport au modèle déterministe, le taux de croissance de la population diminue mais reste positif ($\lambda_{\text{stoch}} = 1,03$ avec une stochasticité démographique et 1,02 avec une stochasticité environnementale). La taille minimale de population viable en-dessous de laquelle une extinction rapide est probable est de 32 individus (écart-type : 0,72).

Bien entendu, ce taux d'accroissement ne prend pas en considération certains facteurs de régulation tels que la densité-dépendance, d'où des valeurs à 20 ans peu réalistes (supérieures à 2000 individus).

Une reconduction du suivi recommandée

Le protocole de suivi réalisé durant deux années consécutives, moins de 10 ans après la première réintroduction, permet de dresser un premier état des lieux fiable de l'état de la population de cistudes dans la RNN de l'Estagnol. La longévité de l'espèce oblige toutefois à rester prudent dans le diagnostic et l'interprétation de ces premiers résultats, qui devront être confortés dans le futur. De nouvelles années de suivis permettraient d'avoir une meilleure vision de la situation et d'atténuer les effets de la trap-dépendance² liés au protocole de piégeage fixe. En outre, elles permettraient d'améliorer la qualité des estimations de survie, actuellement basées sur les données collectées entre 2008 et 2015 selon un protocole non standardisé. Il convient toutefois de garder à l'esprit qu'un suivi plus fréquent ne permettrait pas le recensement des individus nés entre deux années de captures (les très jeunes individus échappent au piégeage) et pourrait générer des phénomènes de trap-dépendance ou de transcience³. De plus, l'investissement humain et matériel à mettre en œuvre est conséquent. Ceci étant, si l'intervalle de temps entre deux suivis est trop espacé, les variations dans la dynamique de la population risquent de ne pas être détectées suffisamment tôt, ce qui peut compromettre

2. Trap-dépendance : les individus déjà capturés voient leur probabilité de capture diminuer (« trap-shy ») ou augmenter (« trap-happy ») lors de la capture suivante, ce qui entraîne un biais dans l'estimation de la taille de la population.

3. Transcience : certains individus peuvent être capturés une première fois et ne jamais être recapturés par la suite (émigration).

l'adaptation des mesures de gestion. Compte tenu de tous ces éléments, un intervalle de 3 à 5 ans entre deux études par CMR semble être un bon compromis. Ce laps de temps s'accorde à la durée des plans de gestion (5 ou 10 ans) et semble suffisant pour prendre des mesures adaptées aux évolutions de la population.

Conclusion

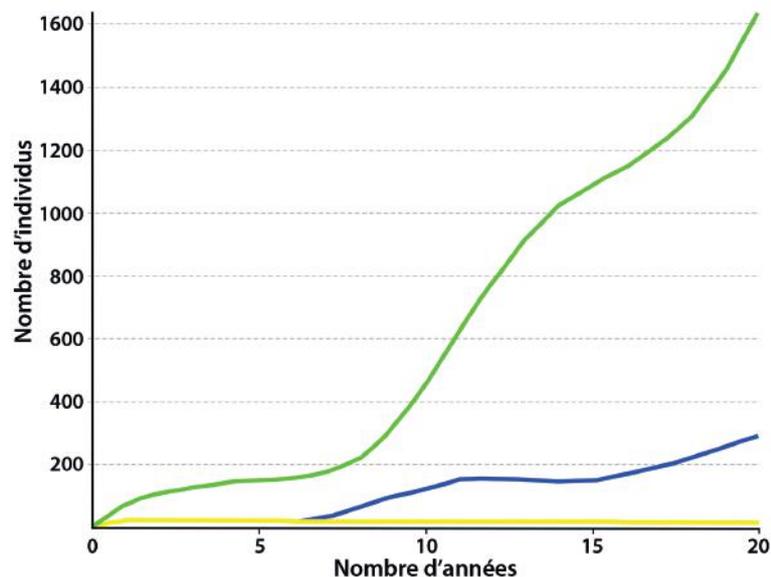
Le protocole mis en place depuis 2016 permet une première évaluation du programme de réintroduction engagé en 2007 sur la RNN de l'Estagnol (**encadré 4**). Il indique :

1°) que les taux de survie des adultes et des subadultes-adultes sont conformes aux valeurs connues dans des populations natives ;

2°) que les estimations de population et les taux d'accroissement offrent des valeurs satisfaisantes, de même que les indices de reproduction et de sédentarisation. La croissance des individus nés sur le site montre qu'il a une bonne capacité d'accueil (ressources alimentaires). Les modèles confirment la viabilité de la population à un horizon de 50 ans.

Sur la base de ces premiers éléments, on peut considérer que la réintroduction de la cistude d'Europe sur la RNN de l'Estagnol est à présent engagée dans une bonne voie. Il conviendra néanmoins de s'assurer de sa durabilité par un suivi à long terme de la population, en vue de réagir en cas d'évolution jugée défavorable. L'objectif ultime de cette réintroduction est aussi la recolonisation des marais proches de la réserve. Dans cette optique, il sera bon de réfléchir, avec les gestionnaires des espaces naturels

Figure 8 Évolution de la taille totale de la population (vert), du nombre de femelles reproductrices nées en liberté (bleu) et du nombre de femelles adultes réintroduites (jaune) sur un horizon de 20 ans.



voisins, à la façon de détecter et d'évaluer la dispersion d'individus issus de la réintroduction.

Deux points négatifs méritent toutefois d'être relevés :

- la médiocre efficacité de l'élevage en captivité d'individus à partir de pontes en vue d'un relâcher – l'incubation puis l'élevage en captivité ne semblent devoir être retenus qu'en dernier recours, s'il y a des difficultés à prélever des sujets adultes dans des populations proches ;
- la mauvaise adéquation des limites de la réserve avec la biologie de l'espèce ; en effet, le suivi des femelles reproductrices a montré que celles-ci quittent la réserve pour pondre. L'intégrité à long terme des sites de ponte n'est de ce fait pas garantie (pratiques agricoles non compatibles avec la période d'incubation). C'est pourquoi une zone tampon autour du site permettrait de sécuriser la reproduction de l'espèce, soit par des accords sur la mise en place de bonnes pratiques avec les exploitants, soit par acquisition des parcelles concernées (veille foncière). ●

► Encadré 4 • Pourquoi analyser les causes de succès ou d'échec d'un projet de réintroduction ?

Un tiers des programmes de réintroduction échoue à former une population viable (Tavecchia *et al.*, 2009). La publication des résultats d'un programme de réintroduction permet de bénéficier d'une expérience pour améliorer la mise en place de nouveaux projets ; il est alors important d'analyser les causes du succès ou de l'échec. Seulement deux suivis à long terme existent à ce jour en France sur les cistudes d'Europe : à la Tour du Valat en Camargue et dans le massif des Maures dans le Var. Le suivi de la présente réintroduction permettra d'acquérir les connaissances nécessaires pour en mener de futures. Il sera également un atout pour les prises de décision en faveur d'une bonne gestion de la réserve.



Bibliographie

- Bernard, P. 1994. *Les zones humides, rapport d'évaluation (1994)*. Comité interministériel de l'évaluation des politiques publiques. Premier ministre-Commissariat du Plan. La Documentation française, Paris.
- Bertolero, A. 2010. *Modélisation démographique des populations de cistude d'Europe (Emys orbicularis L.) réintroduites sur les Réserves naturelles nationales de l'Estagnol et du Bagnas (Hérault, France)*. Rapport d'études. CEN-LR. 14 p.
- Cadi, A. 2003. *Écologie de la cistude d'Europe (Emys orbicularis) : aspects spatiaux et démographiques, application à la conservation*. Thèse Doct., Univ. Lyon 1. 272 p.
- Castanet, J. & Cheylan, M. 1979. Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateur de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). *Canadian Journal of Zoology* 57 (8): 1649-1665.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Inc. Sunderland. Massachusetts : Sinauer Associates.
- CEN-LR. 2005. *Les tortues palustres en Languedoc-Roussillon. État des lieux et perspectives de conservation*. Rapport CEN-LR. 41 p.
- Fritz, U. & Chiari, Y. 2013. Conservation actions for European pond turtles - a summary of current efforts in distinct European countries. *Herpetology Notes* 6: 105.
- Geniez, P. & Cheylan, M. 2012. *Les Amphibiens et les Reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Mèze & Paris : Biotope & MNHN.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118. <https://doi.org/10.2307/2937171>.
- Legendre, S. 2002. *Unified Life Models ULM*. Reference manual version 4.1.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33 (3): 183-212.
- Mignet, F., Gendre, T., Reudet, D., Malgoire, F., Cheylan, M. & Besnard, A. 2014. Short-Term evaluation of the success of a reintroduction program of the european pond turtle : The contribution of space-use modeling. *Chelonian Conservation and Biology* 13: 72-80.
- Morris, W.F. & Doak, D. 2002. *Quantitative conservation biology : theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publish., USA, 480 p.
- Olivier, A. 2002. *Écologie, traits d'histoire de vie et conservation d'une population de cistude d'Europe Emys orbicularis en Camargue*. Thèse Doct. EPHE. 164 p.
- Pollock, K.H., Nichols, J.-D., Brownie, C. & Hines, J.E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107: 3-97.
- Puig, M. 2011. *Étude des comportements de ponte de la cistude d'Europe, Emys orbicularis, suite à sa réintroduction dans la Réserve naturelle nationale de l'Estagnol (Hérault, France) et préconisations pour une meilleure gestion*. Mémoire Master, Univ. Lyon 1 - ONCFS. 96 p.
- Tavecchia, G., Viedma, C., Martinez-Abraín, A., Bartolomé, M.-A., Gomez, J.A. & Oro, D. 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. *Biological Conservation* 142 (12): 3005-3012.
- Thienpont, S. 2011. *Plan national d'actions en faveur de la cistude d'Europe Emys Orbicularis 2011-2015*. Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement. 111 p. + ann.
- White, G.C. & Burnham, K.P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (sup.1): 120-139.
- Zuffell, M.A.L. & Gariboldi, A. 1995. Sexual dimorphism of the European pond terrapin *Emys orbicularis* (L. 1758) from Italy. In: Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X. & Carretero, M.A. (eds). 1995. *Scientia Herpetologica, Sociedad Europea Herpetologica, Barcelona, Spain*: 24-129.