

NOTE BRÈVE

ACCROISSEMENT DE LA FÉCONDITÉ
CHEZ LA TORTUE D'HERMANN *TESTUDO HERMANNI HERMANNI*
EN CONDITION INSULAIRE : UN CONTRE-EXEMPLE DU SYNDROME INSULAIRE ?Albert BERTOLERO^{1,2}, Marc CHEYLAN¹ & Jean-Pierre NOUGARÈDE¹

SUMMARY. — *Increase of the fecundity in Hermann's Tortoise Testudo hermanni hermanni in insular conditions: an opposite case of the insular syndrome?* — The reproductive parameters of the Hermann's Tortoise *Testudo hermanni* were studied by radiography in Corsica (Porto-Vecchio –island population–) and in Provence (Maures Massif –mainland population–). The following parameters were measured: number of eggs per clutch, clutch frequency, annual fecundity (eggs produced per female per year) and size of the eggs. There was a significantly higher fecundity in the island area, i.e. more eggs per clutch (4 against 3), a higher clutch frequency (1.9 against 1.4) and a global fecundity of 7.7 eggs/female/year as compared to 4.2 eggs/female/year in the mainland area. This increase in fecundity did not change also after taking into account the size of the females, which were larger in the island area. Indeed, female size does not influence the size of the eggs. The observed increase in fecundity contradicts the theory of the insular syndrome which predicts a decrease in fecundity in insular conditions. This dissension may be the result of the originality of tortoises at the ecophysiological level (long lifetime herbivore species) or may partially depend on distinct local adaptations.

La vie en condition insulaire amène généralement de profondes modifications des traits d'histoire de vie des espèces, modifications que Blondel (1991, 2000) a réunies sous le terme de "syndrome insulaire". Les composantes de ce syndrome concernent la plupart des traits d'histoire de vie des espèces ; tout particulièrement la morphologie, la démographie et le comportement (e.g. van Valen, 1973 ; Case, 1978 ; Williamson, 1981 ; Hasegawa, 1994 ; Adler & Levins, 1994 ; Burness *et al.*, 2001). Sur le plan démographique, le syndrome insulaire se traduit généralement par une réduction de la fécondité, un allongement de l'âge à la maturité et une augmentation des durées de vie, en réponse notamment à un abaissement des pressions de prédation (glissement d'une stratégie de type « r » vers une stratégie de type « k »). Ces adaptations ont été observées chez des oiseaux (Crowell & Rothstein, 1981 ; Blondel, 1991), des lézards (Schoener & Schoener, 1978 ; Hasegawa 1994, Molina-Borja & Rodriguez-Dominguez, 2004), des serpents (Schwaner, 1985) et des mammifères (Fons *et al.*, 1997 ; Cheylan, 1999). Dans le cas particulier de la Corse, une réduction de la fécondité a été mise en évidence chez deux espèces d'oiseaux (Blondel, 1985 ; Blondel *et al.*, 1992) et deux espèces de mammifères

¹ Ecole Pratique des Hautes Etudes, CEFÉ-CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France

² Auteur pour la correspondance : Albert Bertolero (abertolero@univ-montp2.fr)

(Fons *et al.*, 1997 ; Cheylan, 1999). Compte tenu de ces éléments, il nous a paru intéressant de voir si un tel phénomène pouvait également concerner la Tortue d’Hermann *Testudo hermanni*, espèce dont les caractéristiques démographiques sont très éloignées de celles des espèces précédemment étudiées. Cet article se propose d’analyser de façon comparative les paramètres de la reproduction (taille de la ponte, nombre de pontes, fécondité annuelle et taille des œufs) de la Tortue d’Hermann en situation continentale (population des Maures –Provence–) et insulaire (population de Porto-Vecchio –Corse–) afin de vérifier les prédictions énoncées par le paradigme du syndrome insulaire (MacArthur & Wilson, 1967 ; Williamson, 1981).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données de reproduction pour la population insulaire proviennent de suivis réalisés par l’un de nous (J.P. Nougarede) en 1998 et 1999 dans la région de Porto-Vecchio (pour plus de détails, voir Bertolero *et al.*, 2007 et sous-presse). Les données continentales sont extraites de la bibliographie. Elles concernent la population du massif des Maures (Provence), étudiée par Fertard (1992). Dans les deux cas, les paramètres reproducteurs ont été obtenus à partir d’individus captifs de provenance locale, conservés en enclos extérieurs sur les sites de vie de l’animal. La principale différence entre les deux études tient à ce que, dans le cas de la population continentale, les femelles étaient maintenues ensemble dans un grand enclos où elles étaient nourries et abreuvées, tandis que les femelles de la population insulaire étaient maintenues dans des enclos individuels, sans apport de nourriture et d’eau (Bertolero *et al.*, 2007). Les paramètres de la reproduction ont été obtenus par radiographie, méthode la plus couramment employée chez les chéloniens (Hinton *et al.*, 1997). Parmi les différents paramètres reproducteurs pris en compte dans les deux situations, nous avons retenu la taille de la ponte (TP), la fréquence annuelle de ponte (FP), la fécondité annuelle (FA) et la taille des œufs (TO). Dans ce qui suit, nous n’avons pas inclus les femelles non reproductrices dans l’estimation de la fréquence de ponte et de la fécondité annuelle. La valeur TO exprime dans les deux cas la moyenne des mesures de tous les œufs d’une même ponte. La mesure corporelle utilisée pour qualifier les femelles est le poids (g). Pour comparer la taille de ponte entre populations, nous avons utilisé une ANCOVA avec le poids comme covariable. Toutefois, dans le cas de la population continentale (Maures), il n’a pas été possible d’éviter la pseudoréplication entre la première et la seconde ponte du fait que celles-ci ne sont pas distinguées dans la figure 4 de Fertard (1992). Pour la population insulaire (Corse), nous avons pu éviter ceci en sélectionnant au hasard une seule ponte pour chacune des femelles à partir de nombres aléatoires générés sous Excel. Préalablement à la réalisation des ANCOVA, il a été vérifié que les données remplissaient les conditions nécessaires à l’application de ce test, suivant les indications de Sokal & Rohlf (1995) et de Quinn & Keough (2002). Les fréquences de pontes ont été comparées à l’aide du G-test. Ces analyses ont été faites avec STATISTICA 6.0. Dans la population continentale, le calcul de la fécondité annuelle moyenne repose sur la multiplication de la valeur TP moyenne par la valeur FP moyenne. Pour déterminer si la valeur obtenue dans la population continentale peut être comparée à la valeur calculée pour la population insulaire, nous avons utilisé le test sur échantillon aléatoire simple selon les recommandations de Manly (1997, chapitre 6). Pour son calcul, nous avons utilisé le programme RT (Manly, 1996) avec 10 000 tirages aléatoires. Pour comparer la largeur des œufs entre populations, nous avons utilisé une ANCOVA robuste, selon les indications de García Pérez (2002), du fait qu’aucune transformation des données ne permet l’application des méthodes paramétriques. Pour effectuer les calculs, nous avons utilisé les modules de robustesse et de rééchantillonnage développés sous R par le département de statistique de l’Universidad Nacional de Educación a Distancia -UNED- Spain.

RÉSULTATS

La taille de la ponte varie significativement entre les deux populations, avec prise en compte du poids des femelles (ANCOVA : $F_{[1,98]} = 7,166$, $p = 0,009$; Tableau I). Ainsi, à poids égal, les femelles insulaires produisent 0,6 œufs de plus par ponte que les femelles continentales. Concernant le nombre de pontes réalisé annuellement par une femelle, celui-ci est au maximum de deux dans la population continentale (Fertard, 1992 ; Cheylan, 2001) alors qu’il est de trois dans la population insulaire (Bertolero *et al.*, 2007). Par ailleurs, une forte proportion de femelles produisent au moins deux pontes dans la population insulaire (moyenne 1,9 pontes) tandis que, dans la population continentale, la plupart des femelles n’en réalisent qu’une (moyenne 1,4 pontes ; $G_{adj} = 4,797$, $p = 0,029$; Tableau I). Tout ceci se traduit par une fécondité annuelle significativement plus forte en Corse que dans la population continentale (test de Fischer significatif à 0,01 ; voir Tableau I). La différence entre les deux populations étant de 44,7 % (pour cette comparaison, la FA en Corse a été calculée de la même façon que pour les Maures : $FA_{\text{Corsica}} = TP * FP = 4,0 * 1,9 = 7,6$ œufs, voir Tableau I). En revanche on

TABLEAU I

Valeurs des paramètres reproductifs (moyenne \pm ES) chez la Tortue d'Hermann en condition insulaire (Corse) et continentale (massif des Maures). TP : taille de la ponte, FP : fréquence annuelle de ponte, FA : fécondité annuelle, TO : taille des œufs, N : effectif (en Corse, nombre de femelles ; dans les Maures, nombre de pontes pour 54 femelles)

Population	TP	Poids (g)	FP	FA	TO (mm)	N
Corse ¹	4,0 \pm 0,2	1 048 \pm 46	1,9 \pm 0,1	7,7 \pm 0,6	27,8 \pm 0,4	27
Maures ²	3,0 \pm 0,1	893 \pm 24	1,4 \pm 0,1	4,2 ³	27,3 \pm 0,2 ⁴	74

¹ : à partir des données de Bertolero *et al.* (2007) ; ² : à partir des données de Fertard (1992) ; ³ : dans les Maures FA = TP * FP ; ⁴ : N = 36 femelles (comme dans le cas de la Corse à partir de la valeur moyenne de chacune des pontes).

ne note pas de différence significative sur la taille des œufs, le poids des femelles étant pris comme covariable (ANCOVA robuste : masse corporelle située entre 600 et 1 200 g, tous les tests se révèlent inférieurs au seuil critique de 3,349).

DISCUSSION

Les résultats obtenus indiquent que le potentiel reproducteur des Tortues d'Hermann est significativement plus fort en Corse qu'en Provence (Maures). La fécondité moyenne annuelle y est en effet de 7,7 œufs par femelle et par an, contre 4,2 œufs/femelle/an dans les Maures. Ceci est dû à deux choses : à un plus grand nombre d'œufs par ponte et à un plus grand nombre de pontes annuelles. En première analyse, cette plus grande fécondité pourrait être attribuée à la plus grande taille des Tortues d'Hermann insulaires (1 048 g en moyenne en Corse contre 893 g dans les Maures). Cette hypothèse doit cependant être rejetée puisque les comparaisons prennent en compte l'effet taille. De façon surprenante, l'accroissement du nombre d'œufs par ponte observé en Corse n'entraîne pas de réduction dans la taille des œufs (poids des femelles pris en compte). La taille des œufs apparaît donc comme un paramètre fixe, peu influencé par la taille des femelles et leur fécondité.

Ces résultats s'opposent aux résultats habituellement obtenus en condition insulaire, qui vont généralement dans le sens d'une baisse de fécondité (Williamson, 1981 ; Blondel, 1985 ; Blondel *et al.*, 1992 ; Hasegawa, 1994 ; Fons *et al.*, 1997). Plusieurs hypothèses peuvent être mises en avant pour expliquer cette contradiction : l'hypothèse climatique, l'hypothèse historique, l'hypothèse écologique ou énergétique et l'hypothèse phylogénétique.

L'hypothèse climatique ne semble pas devoir être retenue. Les deux régions d'étude (Porto-Vecchio –Corse– et la plaine des Maures –Provence–) possèdent en effet un climat extrêmement similaire (voir Kessler & Chambraud, 1986) qui se traduit par une végétation quasi identique sur les deux sites étudiés (série du chêne-liège de l'étage méditerranéen inférieur). Quoique les hivers soient légèrement plus froids dans les Maures, on ne trouve pas de différences significatives entre les deux sites pour les températures moyennes mensuelles durant la période d'activité des tortues (mars-octobre : test *t* pour échantillons appariés $t = -2,031$, $p = 0,081$), ni pour la pluie mensuelle (toute l'année : test *t* pour échantillons appariés $t = 0,955$, $p = 0,360$).

L'hypothèse historique semble également peu soutenue. Dans les deux cas, la présence de l'espèce est en effet très ancienne (Pléistocène inférieur pour la Provence : Cheylan, 1981 ; Pléistocène moyen pour la Corse : Hervet & Salotti, 2000) ce qui s'oppose à l'idée d'une réponse adaptative récente des populations corses (population en expansion suite à une introduction).

L'hypothèse écologique mérite d'être prise en considération. Chez les mésanges, Blondel *et al.* (1992) attribuent en effet la baisse de fécondité de la Mésange bleue *Parus caeruleus* de Corse à la moindre productivité des chênaies insulaires. Dans le cas des tortues terrestres, on

a affaire à des reptiles herbivores longévifs, peu exigeants sur le plan métabolique comparativement aux vertébrés insectivores à courte durée de vie que sont les musaraignes, les mésanges ou les lézards. La recherche de processus évolutifs communs à des groupes zoologiques aussi éloignés d'un point de vue écologique et physiologique peut donc se révéler inopérante. Sur le plan climatique, on a pu constater chez la Tortue d'Hermann que la pluviosité avait une influence significative sur la fécondité (fréquence annuelle de ponte, fécondité annuelle et taille des œufs), du fait sans doute de son influence sur les ressources végétales (Bertolero *et al.*, 2007). Dans le cas présent, ces différences ne peuvent cependant pas expliquer les résultats obtenus, puisque ceux-ci vont dans le sens d'une moindre fécondité pour la population ayant un accès à l'eau et à la nourriture illimité (population continentale).

L'hypothèse phylogénétique enfin. La comparaison faite ici porte sur deux populations rattachées à un même ensemble (lignée *hermanni hermanni*), mais qui comporte des spécificités régionales non négligeables, sur le plan morphologique (Joubert & Cheylan, 1989 ; Guyot & Devaux, 1997) et génétique (van der Kuyl *et al.*, 2002 ; Fritz *et al.*, 2006). Sur le plan phylogénétique, plusieurs divergences ont en effet été identifiées entre les populations de Corse, de France continentale et d'Italie : les populations de Provence (Maures) diffèrent ainsi des populations italiennes par deux nucléotides pour le gène mitochondrial 12S RNA (il n'y a pas de différence entre la Corse et l'Italie pour ce gène ; van der Kuyl *et al.*, 2002); les populations de Corse montrent un haplotype spécifique pour le gène mtDNA du cytochrome *b*, inconnu des populations des Maures et d'Italie (Fritz *et al.*, 2006). Sur la base de ces résultats encore préliminaires, on peut donc faire l'hypothèse que notre comparaison porte sur deux lignées distinctes, ayant des caractéristiques originales sur le plan reproducteur. Les populations italiennes n'ayant pas été étudiées sur le plan de la reproduction, il n'est pas possible aujourd'hui d'envisager des comparaisons entre la Corse et les populations qui leur font face géographiquement. Ceci étant, il est peu probable que les populations corses se révèlent dans le futur moins fécondes que les populations italiennes puisqu'elles se situent déjà parmi les plus fécondes à l'échelle de l'aire de distribution de l'espèce (Cheylan, 2001).

Ces différences de fécondité observées entre la Corse et le massif des Maures pourraient pour partie expliquer pourquoi la situation actuelle de l'espèce apparaît satisfaisante en Corse (Cheylan, 1995) alors qu'elle est catastrophique dans le massif des Maures (Stubbs & Swingland, 1985). L'action d'un même facteur négatif d'origine anthropique pourrait en effet avoir une répercussion plus forte sur la population continentale que sur la population insulaire, toutes choses égales par ailleurs. Pour confirmer cela, il sera toutefois nécessaire de prendre en compte l'ensemble des paramètres démographiques propres à ces deux populations.

Compte tenu de ce qui précède, quatre lignes de travail peuvent être dégagées : étudier la biologie de la reproduction des populations continentales italiennes (préférentiellement les plus proches géographiquement –Toscane–) afin de voir comment celles-ci se situent par rapport aux populations de Corse et du massif des Maures ; mesurer la part respective de l'environnement et de l'appartenance génétique dans le déterminisme des traits reproductifs à partir d'élevages en condition standard ; améliorer nos connaissances sur l'appartenance et la différenciation génétique des populations insulaires et continentales et compléter nos connaissances sur la dynamique démographique comparée de ces populations.

REMERCIEMENTS

A. Bertolero a réalisé ce travail dans le cadre d'une bourse post-doctorale du ministère espagnol de l'Éducation et de la Science. M. Cheylan a bénéficié d'une aide financière de l'EPHE dans le cadre du PPF « Populations fragmentées et insulaires » et du CNRS dans le cadre du programme ABIME (ANR Biodiversité) ; J.P. Nougarede d'un soutien financier de la part du ministère de l'Écologie et du Développement Durable (contrat Diren Corse n° 237539900004). Nous remercions Luca Luiselli et un rapporteur anonyme pour leurs suggestions.

RÉFÉRENCES

- ADLER, G.H. & LEVINS, R. (1994). — The island syndrome in rodent populations. *Q. Rev. Biol.*, 69: 473-490.
- BERTOLERO, A., NOUGARÈDE, J.P., CHEYLAN, M. & MARÍN, A. (2007). — Reproductive traits in two Western populations of Hermann's Tortoise. *Amphibia-Reptilia*, 28: 77-85.
- BERTOLERO, A., NOUGARÈDE, J.P. & CHEYLAN, M. (sous presse, b). — Female reproductive phenology from a population of Hermann's Tortoise *Testudo hermanni hermanni* in Corsica. *Herpetol. J.*
- BLONDEL, J. (1985). — Comparative breeding ecology of the Blue Tit and the Coal Tit in mainland and island Mediterranean habitats. *J. Anim. Ecol.*, 54: 531-556.
- BLONDEL, J. (1991). — Birds in biological isolates. Pp. 45-72, in: C.M. Perrins, J.D. Lebreton & Hiron G. (eds.). *Bird Populations Studies, their relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- BLONDEL, J. (2000). — Evolution and ecology of birds on islands: trends and prospects. *Vie et Milieu*, 50: 205-220.
- BLONDEL, J., PRADEL, R. & LEBRETON, J.D. (1992). — Low fecundity insular Blue Tits do not survive better as adults than high fecundity mainland ones. *J. Anim. Ecol.*, 61: 205-213.
- BURNES, G.P., DIAMOND, J. & FLANNERY, T. (2001). — Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 98: 14518-14523.
- CASE, T.J. (1978). — A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology*, 59: 1-18.
- CHEYLAN, G. (1999). — Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*. Pp. 83-103, in: J.A. Alcover (coord.). *Ecologia de les illes*. Monografies de la Societat d'Historia Natural de les Balears, 6. Institut d'Estudis Balearics, Palma de Mallorca.
- CHEYLAN, M. (1981). — Biologie et écologie de la Tortue d'Hermann *Testudo hermanni* Gmelin, 1789. Contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires de la France. *Mém. Trav. Institut Montpellier, (E.P.H.E.)*, vol 13.
- CHEYLAN, M. (1995). — Les Tortues d'Hermann et cistude en Corse, situation actuelle et mesures de sauvegarde. Pp. 69-93, in: D. Ballasina (ed.). *Red data book on Mediterranean Chelonians*. Edagricola, Bologna.
- CHEYLAN, M. (2001). — *Testudo hermanni* Gmelin, 1798 - Griechische Landschildkröten. Pp. 179-289 in: U. Fritz (ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/III A: Schildkröten (Testudines) I (Bataguridae, Testudinidae, Emydidae)*. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- CROWELL, K.L. & ROTHSTEIN, S.I. (1981). — Clutch-size and breeding strategies among Bermudan and North American passerines. *Ibis*, 123: 42-50.
- FERTARD, B. (1992). — Etude des caractéristiques radiographiques et chronologiques de la ponte chez *Testudo hermanni* en semi-liberté. Pp. 190-199, in: *First International Congress of Chelonian Pathology*. SOPTOM, Gonfaron.
- FONS, R., POITEVIN, F., CATALAN, J. & CROSET, H. (1997). — Decrease in litter size in the shrew *Crocodyrus suaveolens* (Mammalia, Insectivora) from Corsica (France): evolutionary response to insularity? *Can. J. Zool.*, 75: 954-958.
- FRITZ, U., AUER, M., BERTOLERO, A., CHEYLAN, M., FATTIZZO, T., HUNSDÖRFER, A., MARTÍN SAMPAYO, M., PRETUS, J., ŠIROKÝ, P. & WINK, M. (2006). — A rangewide phylogeography of Hermann's Tortoise, *Testudo hermanni* (Reptilia : Testudines : Testudinidae) : implications for taxonomy. *Zool. Scr.*, 35: 531-543.
- GARCÍA PÉREZ, A. (2002). — *Métodos avanzados de estadística aplicada. II Métodos robustos y de remuestreo*. Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid.
- GUYOT, G. & DEVAUX, B. (1997). — Variation in shell morphology and color of Hermann's Tortoise, *Testudo hermanni*, in Southern Europe. *Chel. Conserv. Biol.*, 3: 390-395.
- HASEGAWA, M. (1994). — Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces akadae* in the Izu Islands, Japan. *Copeia*, 3: 732-747.
- HERVET, S. & SALOTTI, M. (2000). — Les tortues pléistocènes de Castiglione (Oletta, Haute-Corse) et la preuve de leur indigénat en Corse. *C.R. Acad. Sci. Paris, série Ila*, 330: 645-651.
- HINTON, T.G., FLEDDERMAN, P.D., LOVICH, J.E., CONGDON, J.D. & GIBBONS, J.W. (1997). — Radiographic determination of fecundity: is the technique safe for developing turtle embryos? *Chel. Conserv. Biol.*, 2: 409-414.
- JOUBERT, L. & CHEYLAN, M. (1989). — La Tortue d'Hermann de Corse. *Trav. Sci. Parc Nat. Rég. Res. Nat. Corse*, 22: 1-54.
- KESSLER, J. & CHAMBRAUD, A. (1986). — *La météo de la France*. Lattès.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MANLY, B.F.J. (1996). — *RT, a program for randomization testing, version 2.0*. Centre for Applications of Statistics and Mathematics. University of Otago, Dunedin.
- MANLY, B.F.J. (1997). — *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. 2nd edition. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida.
- MOLINA-BORJA, M. & RODRIGUEZ-DOMINGUEZ, M.A. (2004). — Evolution of biometric and life-history traits in lizards (*Gallotia*) from the Canary Islands. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 42: 44-53.
- QUINN, G.P. & KEOUGH, M.J. (2002). — *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

- SCHOENER, T.W. & SCHOENER, A. (1978). — Estimating and interpreting body size growth in some Anoles lizards. *Copeia*, 1978: 390-405.
- SCHWANER, T.D. (1985). — Population structure of black Tiger Snakes, *Notechis ater niger*, on offshore islands of South Australia. Pp. 34-46. in : G. GRIGG, R. SHINE & H. EHMANN.(eds.). *Biology of Australian frogs and reptiles*. Surrey Beatty & Sons Pty Limited. NSW.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1995). — *Biometry*. Freeman, New York.
- STUBBS, D. & SWINGLAND, I.R. (1985). — The ecology of a Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): a declining population. *Can. J. Zool.*, 63 : 169-180.
- VAN DER KUYL, A.C., BALLASINA, D.L.P., DEKKER, J.T., MAAS, J., WILLEMSEN, R.E. & GOUDSMIT, J. (2002). — Phylogenetic relationships among the species of the genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae) inferred from mitochondrial 12S rRNA gene sequences. *Mol. Phyl. Evol.*, 22: 174-183.
- VAN VALEN, L. (1973). — Pattern and the balance of nature. *Evol. Theory*, 1: 31-49.
- WILLIAMSON, M. (1981). — *Island populations*. Oxford University Press, Oxford.