

**Estimation du nombre de tortues vertes
femelles adultes *Chelonia mydas*
par saison de ponte à Tromelin
et Europa (Océan Indien) (1973-1985)**

Jean-Yves LE GALL (1), Pierre BOSCH (2),
Denis CHATEAU (2), Marc TAQUET (2)

RÉSUMÉ

Un programme d'observations sur les populations de tortue verte marine *Chelonia mydas* pendant sur les deux sites de ponte majeurs de l'espèce dans l'océan Indien, Tromelin et Europa, comportait notamment un programme intensif de marquage. L'exploitation de ces données de marquage a permis de réaliser des estimations du nombre de femelles pendant sur chaque site par deux méthodes différentes. La première méthode est celle, classiquement utilisée, du rapport entre le nombre total de pontes déposées pour une période donnée et le nombre moyen de pontes par femelle durant le même temps. On démontre que le nombre moyen individuel de ponte est de l'ordre de 3 à 3,5 pontes par saison. La deuxième méthode est celle des estimations par marquages-recaptures multiples (JOLLY-SEBER, 1965; MANLY, 1984). C'est une utilisation originale de cette méthode pour l'estimation journalière des populations de tortues femelles sur un site de ponte, qui doit pouvoir être appliquée sur d'autres sites pour la même espèce et pour d'autres espèces de tortues marines. Les résultats obtenus par ces deux méthodes différentes sont cohérents. Schématiquement, on peut conclure à deux populations abondantes de 850 à 1 100 femelles sur Tromelin par saison et des estimations moyennes variant de 2 000 à 11 000 tortues par saison pour l'ensemble des plages d'Europa pour les trois mois principaux de ponte par saison : novembre à janvier.

MOTS-CLÉS : Tortue verte — *Chelonia mydas* — Reproduction — Ponte — Population — Femelles — Marquage-recapture — Océan Indien.

ABSTRACT

AN ESTIMATION OF THE NUMBER OF ADULT FEMALE OF GREEN TURTLES *Chelonia mydas* PER NESTING SEASON AT TROMELIN AND EUROPA (INDIAN OCEAN) (1973-1985)

A research program on the marine green turtle *Chelonia mydas* nesting on the two major reproduction sites for the species in the Indian Ocean, conducted over last 15 years, included intensive tagging program. Processing of these tagging data provides estimations of adult female populations for each site and season from two independent methods. First classical method is the ratio of total number of nests produced over a define time on the mean individual number of nests by female during the same time (November, December, January). The computed mean individual number ranges from 3 to 3.5 obtained over 2 to 3 months. The second method is the multiple capture-recapture method (JOLLY, 1965; SEBER, 1965; MANLY, 1984). It is an original tentative of applying this method for the daily estimation of females number on a nesting site. The results obtained suggest this method to be applied for the species on other sites and to other marine turtle species. Population estimates obtained by these two independent methods are coherent.

(1) Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), 66, avenue d'Iéna, 75116 Paris.

(2) Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Station de la Réunion, 97420 Le Port, Ile de la Réunion.

Roughly, the two populations through seasonal nesting activity appear in wealthy state with a mean estimation number of 850 to 1 100 females for Tromelin and more variable estimations ranging from 2 000 to 11 000 females by season for Europa, considering the three major nesting months: November to January.

KEY WORDS : Marine green turtle — *Chelonia mydas* — Reproduction — Nesting — Populations — Tagging — Capture-recapture — Indian Ocean.

INTRODUCTION

Les deux atolls coralliens Europa et Tromelin, dans l'océan Indien Sud-Ouest, sont deux sites de ponte essentiels pour la tortue verte marine *Chelonia mydas*. Initiée en 1970 sur Europa et en 1971 sur Tromelin par HUGHES (1974, a et b), l'étude de ces deux populations a été poursuivie en 1973/74 sur les deux sites (BATORI, 1974; SERVAN, 1976), dans le cadre des activités du Service Météorologique de La Réunion. Dès 1977 le programme a été repris dans le cadre de l'ISTPM/IFREMER (LE BEAU *et al.*, 1979) et amplifié jusqu'en 1985 en relation avec les prélèvements de nouveau-nés utilisés pour l'élevage à l'île de La Réunion (LE GALL *et al.*, 1984) (fig. 1).

Le programme d'études durant les cinq dernières années avait deux objectifs essentiels : l'estimation du nombre de tortues nouveau-nées produites chaque année sur chaque site, et du nombre de tortues femelles présentes sur chacun des deux sites au cours de la saison de ponte.

Le premier problème : estimation du nombre de nouveau-nés a été traité et publié séparément (LE GALL *et al.*, 1985, b). Le présent travail ne concerne donc que le second point : estimation du nombre de femelles.

Les grandes caractéristiques de la biologie de la reproduction de cette espèce dans l'océan Indien Sud-Ouest ont été précisées en utilisant les résultats des marquages et recaptures interannuels. Le rythme de reproduction interannuel est de l'ordre de 4 à 5 années, et les voies de migration en retour des femelles adultes marquées sur les sites de ponte Europa et Tromelin vers les aires de nourrissage côtiers de Madagascar, Afrique du Sud et des Mascareignes (Maurice, Saint-Brandon) (LE GALL *et al.*, 1985, a) ont été précisées. La période de reproduction est centrée sur les mois de novembre à février (50 à 70 % des pontes annuelles). Chaque femelle séjourne sur le site de ponte durant deux à trois mois et monte à terre tous les 12 à 14 jours environ pour creuser un nid. C'est donc au cours de cette montée à terre que les observations et notamment les marquages sont réalisés. On dispose, dès lors, en exploitant ces données de marquage, de deux méthodes pour l'estimation du nombre de femelles adultes. La première méthode est celle, classiquement utilisée, du rapport du nombre total de pontes déposées sur le nombre moyen individuel de pontes par femelle. La deuxième méthode est une approche stochastique

par l'utilisation des données marquages-recaptures multiples, et notamment, dans notre cas, par la méthode de SEBER (1965) et JOLLY (1965). Le calcul des intervalles de confiance des estimations de population a été obtenu par la méthode de MANLY (1984).

ESTIMATION PAR LE NOMBRE DE PONTES ET L'ESTIMATEUR RAPPORT

Calcul du nombre moyen de pontes par femelle à partir des données de marquages

Lors de la première observation, une marque métallique (type Monel Tag) est fichée dans la patte avant droite de la tortue qui sera reconnue par la suite grâce à un numérotage adéquat. Chaque femelle monte plusieurs fois à terre durant la saison de ponte. On dispose donc pour chacune et pour l'ensemble de la population d'une série de marquages-recaptures multiples intra-saisonniers. Disposant, pour chaque femelle, de la durée des intervalles entre deux montées à terre successives, on peut étudier la distribution de ces intervalles (fig. 2). La distribution en est très typique, plurimodale dégageant un premier groupe d'intervalles de durée inférieure à 7 jours, et une série de modes centrés sur 12-14 jours, 25-28 jours, etc. L'ensemble des observateurs (HIRTH, 1971; BALAZS, 1980) s'accordent pour estimer que lorsque deux montées successives sont espacées de moins de 8 jours, la première montée à terre n'a pas conduit à la réalisation d'une ponte. Par ailleurs, la distribution plurimodale des intervalles traduit la caractéristique bien connue pour cette espèce dans d'autres zones géographiques, d'un espacement de 12 à 14 jours entre deux pontes successives. Cette interprétation de la distribution des intervalles entre deux montées à terre successives permet donc de calculer le nombre de pontes à partir du nombre de traces de montées à terre en éliminant les montées sans ponte. D'autre part, cette distribution plurimodale permet d'interpréter chaque intervalle en fonction de sa durée comme un intervalle entre 2, 3, 4 pontes et donc de calculer le nombre moyen de pontes par femelle (tabl. I). Ce nombre moyen individuel de pontes déposées par femelle est variable selon le site, la saison et bien évidemment montre une tendance asymptotique de l'ordre de 3 à 3,5 pour Tromelin et de 2,8 pour la Plage de la Station d'Europa et est atteint au cours du troisième mois d'obser-

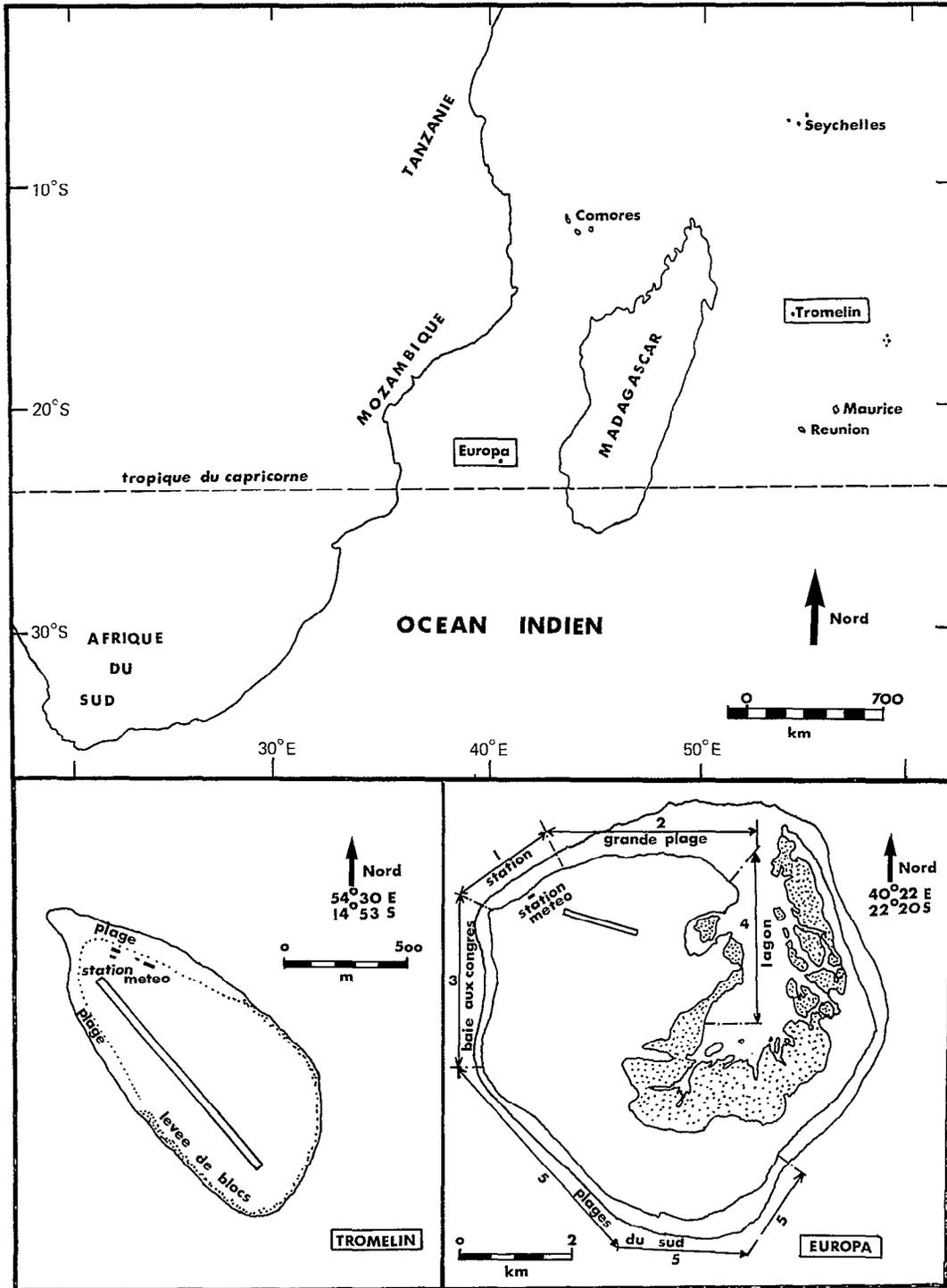


FIG. 1. — Haut : Situation des deux sites de ponte étudiés : Tromelin et Europa dans l'océan Indien Sud-Ouest
 Bas gauche : île de Tromelin, bas droite : île d'Europa localisation des plages échantillonnées et des strates spatiales
 (LE GALL et al., 1985, b)

Top: Geographical localization of the two nesting sites studied Tromelin and Europa in the South-West Indian Ocean
 Bottom left: Tromelin; bottom right: Europa distribution of beaches surveyed and spatial strata (LE GALL et al., 1985, b)

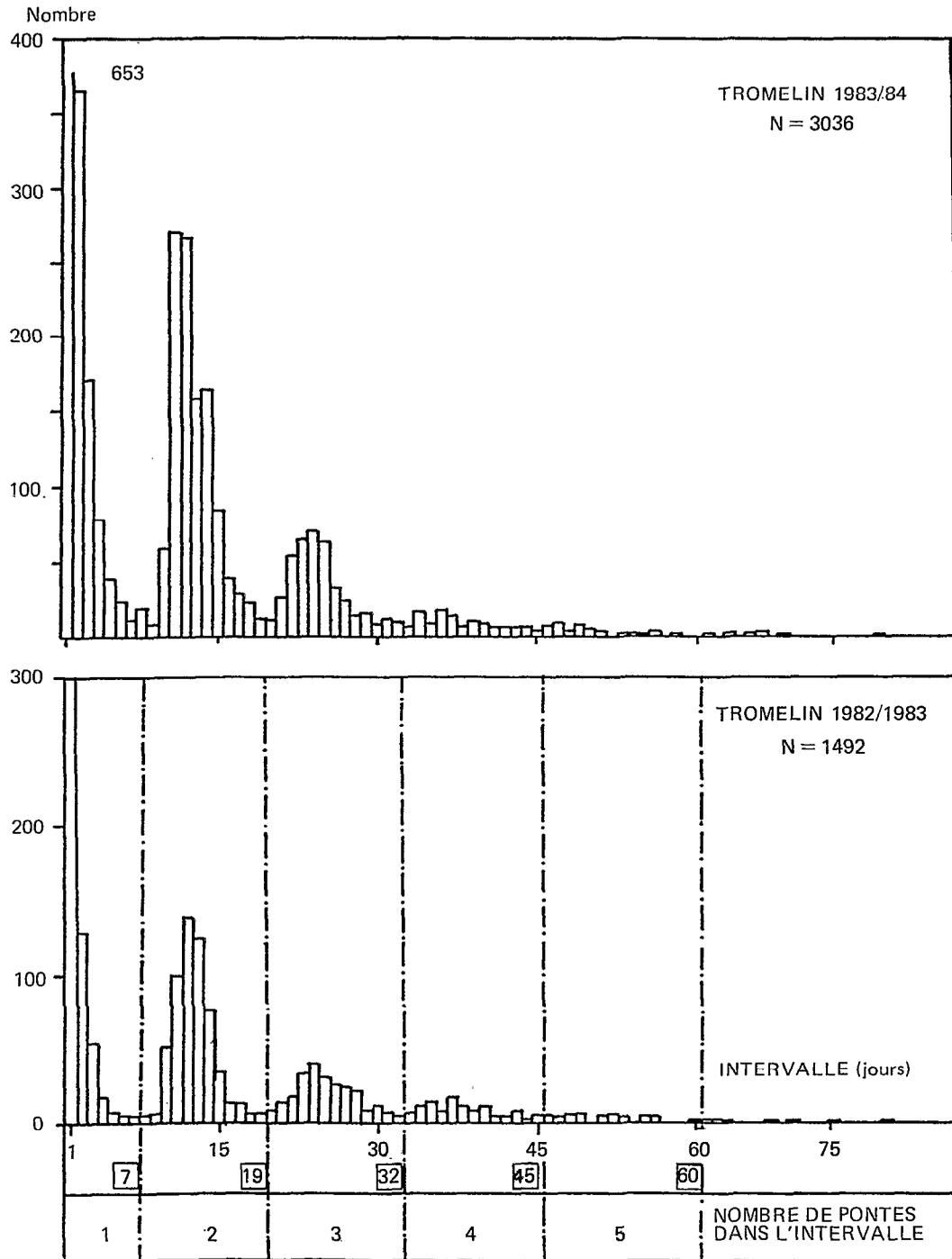


FIG. 2. — Distribution de fréquence des intervalles de nidification (entre deux captures successives) sur l'ensemble de la saison d'observation (4 mois) pour les plages de Tromelin
Frequency distribution of time-intervals between observed nesting emergences for the whole nesting season (4 months) on Tromelin

TABLEAU I

Nombre moyen de montées à terre (M) et de pontes (P) par femelle pour chaque site Tromelin et Europa en fonction de la durée et de la qualité des observations. A Europa, au cours des trois dernières saisons, le calcul a été fait en appliquant une sélection des données marquages-récaptures réalisées uniquement sur la Plage de la Station Météorologique

Mean individual number of emergences (M) and nesting (P) by marine green turtle female on Tromelin and Europa as a function of duration of survey and quality of observations. On Europa, during the last three seasons, computation has been performed using a geographical test such as only capture-recapture data collected on the Meteorological Station Beach are taken into account

| TROMELIN marquées | 1970-71 | | 1973-74 | | 1 1977 | | 1978-79 | | 1979-80 | | | 1980-81 | |
|----------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--|
| | | | (1) | | (2) | | | | | | | | |
| | M | P | M | P | M | P | M | P | M | P | M | P | |
| 1 | | | 115 | 170 | 273 | 425 | | | | | | | |
| 2 | | | 73 | 46 | 135 | 54 | | | | | | | |
| 3 | | | 36 | 53 | 56 | | | | | | | | |
| 4 | | | 35 | 31 | 10 | | | | | | | | |
| 5 | | | 23 | 8 | 2 | | | | | | | | |
| 6 | | | 15 | | 1 | | | | | | | | |
| 7 | | | 6 | | 0 | | | | | | | | |
| 8 | | | 2 | | 2 | | | | | | | | |
| 9 | | | 0 | | | | | | | | | | |
| 10 | | | 2 | | | | | | | | | | |
| 11 | | | | | | | | | | | | | |
| 12 | | | | | | | | | | | | | |
| 13 | | | | | | | | | | | | | |
| Total moyenne | | | 308 2.61 | 308 1.90 | 479 1.65 | 479 1.11 | | | | | | | |
| EUROPA marquées | (5) | | | | | | (7) | | (6) | | | (7) | |
| 1 | 199 | 165 | | | | | 492 | 522 | 183 | 193 | 526 | 547 | |
| 2 | 100 | 141 | | | | | 126 | 67 | 30 | 22 | 66 | 31 | |
| 3 | 71 | 50 | | | | | 45 | 48 | 17 | 12 | 13 | 22 | |
| 4 | 42 | | | | | | 21 | 14 | 5 | 8 | 3 | 6 | |
| 5 | 18 | | | | | | 7 | 28 | 2 | 2 | 1 | 2 | |
| 6 | 12 | | | | | | 1 | 9 | | | | 1 | |
| 7 | 6 | | | | | | 1 | 5 | | | | | |
| 8 | 5 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 2 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 0 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 1 | | | | | | | | | | | | |
| 12 | | | | | | | | | | | | | |
| 13 | | | | | | | | | | | | | |
| Total moyenne | 356 1.67 | 356 2.67 | | | | | 693 1.45 | 693 1.56 | 237 1.36 | 237 1.32 | 609 1.17 | 609 1.17 | |
| TROMELIN marquées | 1981-82 | | 1982-83 | | 1983-84 | | 1984-85 | | | | | | |
| | (3) | | (4) | | (4) | | | | | | | | |
| | 876 | | 771 | | 1 061 | | | | | | | | |
| | M | P | M | P | M | P | M | P | | | | | |
| 1 | 306 | 424 | 242 | 296 | 181 | 261 | | | | | | | |
| 2 | 218 | 118 | 142 | 89 | 182 | 136 | | | | | | | |
| 3 | 144 | 145 | 132 | 65 | 171 | 152 | | | | | | | |
| 4 | 90 | 94 | 89 | 74 | 147 | 171 | | | | | | | |
| 5 | 54 | 58 | 64 | 97 | 131 | 154 | | | | | | | |
| 6 | 30 | 36 | 54 | 100 | 89 | 123 | | | | | | | |
| 7 | 17 | | 23 | 36 | 57 | 43 | | | | | | | |
| 8 | 15 | | 8 | 8 | 44 | 7 | | | | | | | |
| 9 | 5 | | 5 | | 21 | | | | | | | | |
| 10 | 4 | | 1 | | 10 | | | | | | | | |
| 11 | 1 | | 4 | | 7 | | | | | | | | |
| 12 | 1 | | 1 | | 3 | | | | | | | | |
| 13 | | | | | 7 | | | | | | | | |
| Total moyenne | 885 2.63 | 885 2.31 | 765 2.95 | 765 3.09 | 1 050 3.88 | 1 050 3.39 | | | | | | | |
| EUROPA marquées | (7) | | (8) | | (8) | | (8) | | | | | | |
| | 704 (?) | | 779 | | 1 037 | | 350 | | | | | | |
| 1 | 512 | 525 | 137 | 155 | 498 | 538 | 119 | 9 | | | | | |
| 2 | 126 | 62 | 72 | 30 | 228 | 136 | 52 | 30 | | | | | |
| 3 | 49 | 59 | 54 | 46 | 135 | 94 | 34 | 34 | | | | | |
| 4 | 32 | 51 | 43 | 35 | 77 | 88 | 30 | 42 | | | | | |
| 5 | 16 | 27 | 26 | 37 | 45 | 82 | 30 | 28 | | | | | |
| 6 | 0 | 13 | 13 | 39 | 20 | 58 | 6 | 29 | | | | | |
| 7 | 2 | | 6 | 14 | 17 | 33 | 10 | 3 | | | | | |
| 8 | | | 6 | 4 | 5 | 7 | 6 | 1 | | | | | |
| 9 | | | 2 | 2 | 5 | 1 | 5 | | | | | | |
| 10 | | | 0 | | 2 | | 0 | | | | | | |
| 11 | | | 2 | | 1 | | 1 | | | | | | |
| 12 | | | 0 | | 3 | | 0 | | | | | | |
| 13 | | | 1 | | 1 | | 2 | | | | | | |
| Total moyenne | 737 1.53 | 737 1.68 | 362 2.66 | 362 2.92 | 1 037 2.21 | 1 037 2.41 | 295 2.81 | 295 2.71 | | | | | |

(1) Durée 2 mois (53 jours) par BATORI (1974) in LE BEAU et al. 1979 (tableau 7) marquage 19-31/09/1979.

(2) LE BEAU et al. (1979, tableau 7) : marquage et recapture du 02-12 au 23-12.

(3) Trois mois : novembre, décembre, janvier.

(4) Quatre mois : novembre, décembre, janvier, février.

(5) HUGHES (1974) durée de 45 jours du 5-11 au 20-12/1970.

(6) Deux mois (11, 12) toutes plages du Nord ; sans protocole ; sans test sur la Plage de la Station.

(7) Trois mois (11, 12, 01) toutes les plages du Nord ; sans protocole ; sans test sur Plage de la Station ; doutes sur la qualité des données de cette saison 1981-82.

(8) Quatre mois (11, 12, 01, 02) : avec protocole et test sur uniquement Plage de la Station.

vation. Les valeurs obtenues pour la Plage de la Station d'Europa sont inférieures à celles obtenues à Tromelin. Ce décalage systématique est dû aux échanges inter-plages sur Europa qui amènent certaines femelles à pondre quelquefois sur une autre plage proche de celle de la Station. Par contre, sur Tromelin l'estimation est réalisée à partir de marquages et recaptures effectués sur l'ensemble des plages. Ces estimations sont en accord avec les résultats de CARR *et al.* (1978), notamment qui concluaient à un nombre de pontes moyen individuel de 2,4 par femelle et par saison pour les populations de tortues vertes des Caraïbes (fig. 3).

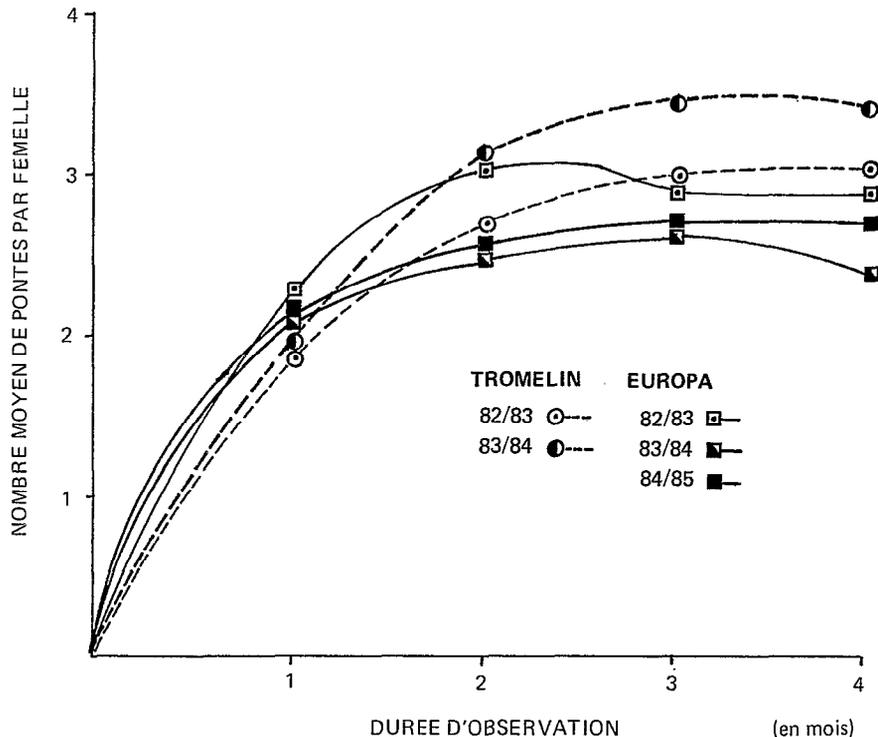


FIG. 3. — Variation du nombre moyen de pontes par femelle, calculé en fonction du temps d'observation.
Variation with survey duration of the individual mean number of successful nestings

proportionnel à l'importance de la plage. La méthodologie du comptage et de l'estimation du nombre de traces de montées à terre a été décrite très précisément dans le travail consacré à la production de nouveau-nés (LE GALL *et al.*, 1985, b). Le rapport d'extrapolation spatiale de la Plage de la Station à l'ensemble des plages est de 10,66 (var. 4,046). On a vu précédemment que l'interprétation de la distribution des intervalles de temps entre deux montées successives permet d'éliminer les montées à terre n'ayant pas donné de pontes et de calculer un coefficient de transformation du nombre de traces en nombre de pontes déposées. Ce coefficient, calculé pour chaque site sur une série pluriannuelle, est de

Calcul du nombre total de pontes à partir du nombre de traces

A chaque montée à terre la tortue femelle laisse sur le sable durant la nuit une trace de montée et de descente que l'on différencie aisément. Il est possible de réaliser chaque matin un inventaire de ce nombre de traces de montées à terre, inventaire exhaustif quotidien sur l'ensemble des plages de Tromelin et sur la Plage de la Station météorologique à Europa (fig. 1). La dimension d'Europa nécessite la mise en place d'un échantillonnage stratifié pour le comptage des traces, avec allocation de l'effort de comptage

0,56 (variance 0,00384) pour Tromelin et 0,66 (variance 0,0095) pour Europa (LE GALL *et al.*, 1985, b). Les résultats de ces estimations de nombre de pontes déposées (et de leur variance) durant les trois mois : novembre, décembre et janvier, par site et par saison de ponte, sont donnés dans les tableaux récapitulatifs (tabl. II et III).

Résultats : estimation du nombre de tortues femelles en ponte

Disposant ainsi du nombre total de pontes déposées (et de la variance) et du nombre moyen de pontes par femelle (sans la variance) pour le même

TABLEAU II

Estimations du nombre de tortues vertes femelles pondant à Tromelin durant les trois mois principaux (novembre à janvier) et pour 12 mois par la technique du simple rapport : nombre de pontes total sur nombre moyen de pontes par femelle

Estimation of marine green turtle nesting on Tromelin during the three main months (November to January) and the 12 months using the ratio-estimator of the total number of nests on individual mean number of nests by female

| | NOMBRE DE PONTES | | NOMBRE DE FEMELLES | |
|-------------|------------------|------------------|------------------------|-----------------------|
| | Total | Individuel moyen | 3 mois 11 + 12 + 01 | 12 mois 1/06-30/05 |
| 1973-74 (1) | 3 260 | 2.93 (2) | 1 112 | 1 660 (3) |
| Variance | 130 204 | | 15 166 | 33 784 |
| Borne sup. | | | 1 358 | 2 027 |
| Borne inf. | | | 865 | 1 292 |
| 1981-82 | 2 857 | 2.31 | 1 236 | |
| Variance | 99 956 | | 18 732 | |
| Borne sup. | | | 1 509 | |
| Borne inf. | | | 962 | |
| 1982-83 | 2 895 | 3.09 | 937 | |
| Variance | 102 679 | | 10 753 | |
| Borne sup. | | | 1 144 | |
| Borne inf. | | | 730 | |
| 1983-84 | 3 193 | 3.39 | 940 | 1 958 (4) |
| Variance | 124 893 | | 10 867 | 47 165 |
| Borne sup. | | | 1 150 | 2 392 |
| Borne inf. | | | 730 | 1 523 |

(1) BATORI : trois mois 17/10/73 au 10/01/74.

(2) Valeur moyenne du nombre de pontes par femelles et par saison = 2,93 = moyenne des valeurs observées en 1981/82, 1982/83, 1983/84.

(3) Extrapolation de 3 à 12 mois d'après BATORI (1974) in LE BEAU (1979) $k = 67\%$.

(4) Extrapolation de 3 à 12 mois $k = 48\%$.

intervalle de temps — les trois mois principaux d'activité de ponte (novembre à janvier) —, il est possible de calculer par simple rapport le nombre de femelles (et la variance) ayant fréquenté le site durant cette période (tabl. II et III) et de comparer ces estimations annuelles.

TROMELIN

On dispose pour ce site de 4 estimations annuelles dont les valeurs moyennes varient de 940 à 1 236 femelles pour trois mois (fig. 4, tabl. II). A chaque valeur moyenne est associée une variance assez réduite qui limite les bornes des estimations possibles sur l'ensemble des quatre années de 730 à 1 350 femelles pour un intervalle de confiance de 95 %. Compte tenu de la place disponible et du taux de fréquentation de l'espace disponible, on peut dire qu'il s'agit là d'une population abondante et apparemment stable, la variabilité du rythme inter-annuel de reproduction, soit des retours entre deux saisons de pontes espacées de 2 à 5 années.

EUROPA

La dimension de l'atoll conduit à réaliser des travaux intensifs de marquage — recapture sur la Plage de la Station météorologique et à ne réaliser sur les autres plages que le décompte du nombre de traces de montées. On disposera donc d'une estimation de la population qui fréquente la Plage de la Station. A partir du système d'échantillonnage stratifié pour l'estimation du nombre de traces et de pontes sur l'ensemble de l'île, on réalise par extrapolation spatiale une estimation du nombre total de femelles sur l'ensemble des plages (tabl. III; fig. 5, bas), à partir des paramètres calculés sur la Plage de la Station, notamment le nombre moyen de pontes individuels. Rappelons que le rapport d'abondance entre le nombre de femelles du reste de l'île d'Europa et le nombre de celles fréquentant la Plage de la Station est de 10,66 (variance 4,046) (LE GALL *et al.*, 1985, b).

On obtient ainsi 7 estimations du nombre de femelles ayant fréquenté la Plage de la Station (de 1973/74 à 1984/85) durant les trois mois principaux

TABLEAU III

Estimations du nombre de tortues vertes femelles pondant à Europa durant les trois mois principaux (novembre à janvier) et pour 12 mois par la technique du simple rapport : nombre de pontes total sur nombre moyen de pontes par femelle

Estimation of marine green turtle nesting on Europa during the three main months (November to January) and the 12 months using the ratio-estimator for the total number of nest on individual mean number of nests by female

| | NOMBRE DE PONTES | | | NOMBRE DE FEMELLES | | |
|------------|---------------------|------------------------|------------------|----------------------------|------------------------|-------------------------|
| | Plagè de la Station | Ensemble des Plages | Individuel moyen | 3 mois Plage de la Station | 3 mois Ensemble Europa | 12 mois Ensemble Europa |
| | | (1) (2) | | | | (3) |
| 1973-74 | 475 | 5 548 | 2,68 | 177 | 2 070 | 4 140 |
| Variance | 70 | 1 267 | (5) | 687 | 0.223 10 ⁶ | 0.892 10 ⁶ |
| Borne sup. | 615 | 8 084 | | 230 | 3 016 | 6 028 |
| Borne inf. | 334 | 3 012 | | 124 | 1 123 | 2 251 |
| 1978-79 | 1 283 | 14 967 | 2,68 | 478 | 5 584 | |
| Variance | 35 938 | 11 698 10 ⁶ | (5) | 5 003 | 1.628 10 ⁶ | |
| Borne sup. | 1 662 | 21 808 | | 619 | 8 136 | |
| Borne inf. | 904 | 8 127 | | 336 | 3 031 | |
| 1980-81 | 730 | 8 518 | 2,68 | 272 | 3 178 | |
| Variance | 11 641 | 3.789 10 ⁶ | (5) | 1 620 | 0.527 10 ⁶ | |
| Borne sup. | 946 | 10 467 | | 352 | 4 630 | |
| Borne inf. | 516 | 6 570 | | 191 | 1 725 | |
| 1981-82 | 765 | 8 919 | 2,68 | 285 | 3 327 | |
| Variance | 12 761 | 4.154 10 ⁶ | (5) | 1 776 | 1.550 10 ⁶ | |
| Borne sup. | 990 | 12 995 | | 369 | 5 817 | |
| Borne inf. | 539 | 4 842 | | 201 | 838 | |
| 1982-83 | 1 349 | 15 729 | 2,92 | 462 | 5 386 | |
| Variance | 39 690 | 12 920 | | 4 655 | 1.515 10 ⁶ | |
| Borne sup. | 1 750 | 22 918 | | 600 | 7 748 | |
| Borne inf. | 950 | 15 730 | | 325 | 2 924 | |
| 1983-84 | 2 115 | 26 136 | 2,41 | 877 | 10 844 | 15 491 |
| Variance | 97 584 | 20 203 | | 1 680 | 3.478 10 ⁶ | 7.097 10 ⁶ |
| Borne sup. | 2 740 | 35 125 | | 1 136 | 14 574 | 20 819 |
| Borne inf. | 1 490 | 17 146 | | 618 | 7 113 | 10 165 |
| 1984-85 | 644 | 8 471 | 2,71 | 237 | 3 125 | 7 812 |
| Variance | 9 068 | 2.072 10 ⁶ | | 1 234 | 0.282 10 ⁶ | 1.762 10 ⁶ |
| Borne sup. | 835 | 11 351 | | 307 | 4 187 | 10 467 |
| Borne inf. | 454 | 5 592 | | 166 | 2 062 | 5 157 |

(1) Rapport Plage Station/autres plages calculé sur 1970/1985 $k_1 = 10,66$; var $k_1 = 4,046$ (LE GALL *et al*, 1985-b).

(2) Rapport Plages du Nord/ensemble autres plages calculé en 1983/84 $r = 2,5$; var $r = 0,63$ (LE GALL *et al*, 1985-b).

(3) Extrapolation de trois mois à l'ensemble de l'année en 1983/84 à partir de SERVAN (1976) $k = 50$ % ; 1983/84 $k = 70$ % ; en 1984/85 $k = 40$ % (voir texte).

(4) Source SERVAN (1976, tableau 9 ; comptage de traces) application du coefficient de transformation nombre de traces en nombre de pontes 1970-1985 : $k_2 = 0,66$; var $k_2 = 0,0095$.

(5) Valeur du nombre moyen de pontes par femelle pour trois mois 2,68 = moyenne des valeurs observées de 1982/83 à 1984/85.

(novembre, décembre, janvier), variant pour les valeurs moyennes de 177 à 877 individus (tabl. III ; fig. 5, haut). L'intervalle de confiance à 95 % pour l'ensemble de ces estimations est compris entre 125 à 1 136 individus. Pour l'ensemble de l'île d'Europa, les valeurs moyennes des estimations pour la période 1973/74 à 1983/84 varient sans tendance de 2 070 à 10 844 individus (tabl. III ; fig. 5, bas). La variance associée à ces estimations provient de la technique d'extrapolation spatiale, ou de l'échantillonnage

stratifié. Cependant le protocole expérimental est suffisamment cohérent au long des 6 dernières estimations pour que l'on puisse parler de variation interannuelle d'abondance de l'ordre de 1 à 3, éventuellement sur deux saisons de ponte successives (1983/84 à 1984/85). Cette variation interannuelle importante du nombre de femelles fréquentant Europa a été constatée sur les populations de tortue verte d'Australie (LIMPUS, 1982) et des Caraïbes (MEYLAN, 1982). Cette variation pourrait s'expliquer

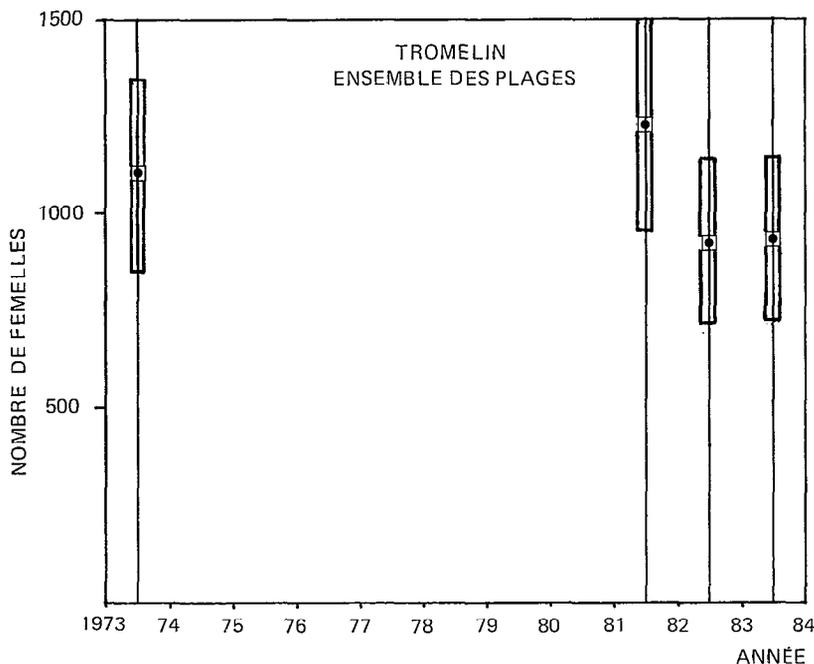


FIG. 4. — Nombre de tortues femelles pour trois mois de ponte (novembre, décembre, janvier) à Tromelin. Chaque valeur est accompagnée d'un intervalle de ± 2 écart-types

Green Turtle females numbers for the three main nesting months (November, December, January) at Tromelin. Each value is given with ± 2 standard-deviation intervals

par le caractère peu cyclique du rythme interannuel de reproduction, tel que l'a suggéré HUGHES (1982, b) et comme le confirment nos observations sur l'étalement des retours sur 2 à 5 années suivant le marquage.

Compte tenu de cette caractéristique biologique, non nécessairement périodique, il est donc hasardeux d'extrapoler l'estimation de la population de tortues femelles dans son ensemble à partir des taux de fréquentation saisonniers. On peut néanmoins constater une fréquentation de ce site de ponte sur un effectif variable de 2 000 à 11 000 femelles par saison selon les années.

ESTIMATION PAR MARQUAGES-RECAPTURES MULTIPLES

Fondements biologiques et applicabilité de la méthode

Chaque tortue est marquée, lors de sa première rencontre avec l'observateur, et identifiée par son numéro de marque, lors de chaque rencontre ultérieure. On se trouve donc dans une situation typique de marquages-recaptures multiples. Précédemment, en interprétant la distribution des intervalles de temps écoulés entre deux montées successives observées, on s'intéressait exclusivement aux montées ayant donné des pontes. Par contre, dans le

cas présent de la collecte d'une série de données de marquages-recaptures multiples, toutes les montées à terre, avec ou sans ponte, apportent une information exploitable. Le nombre de recaptures réalisées sur une femelle est fonction de deux facteurs. Le premier est la durée du séjour des observateurs sur le site et le second la capacité de la femelle à réussir sa ponte. Il y a là une grande source de variabilité individuelle. Ainsi certaines femelles ont été rencontrées jusqu'à 13 fois (tabl. I) au cours de 4 mois d'observation. D'autres, au contraire, ne sont vues qu'une fois. Deux raisons peuvent expliquer cette rencontre (et marquage) unique. Il peut s'agir d'une femelle ayant terminé son séjour au moment de l'arrivée des observateurs et dont c'était la dernière ponte ou d'une femelle pondant régulièrement sur une autre plage que celle de la Station, et qui a fait une incursion exceptionnelle sur cette plage. Enfin CARR *et al.* (1978) proposent une dernière possibilité : la première migration de la tortue femelle nouvellement mature pourrait n'être qu'une migration d'orientation et de repérage visuel et olfactif, ne se traduisant que par une seule montée à terre. Compte tenu de l'interprétation de la distribution des intervalles entre deux montées successives (fig. 2), on admet que lorsque deux montées à terre successives sont espacées de moins de 8 jours, la première montée

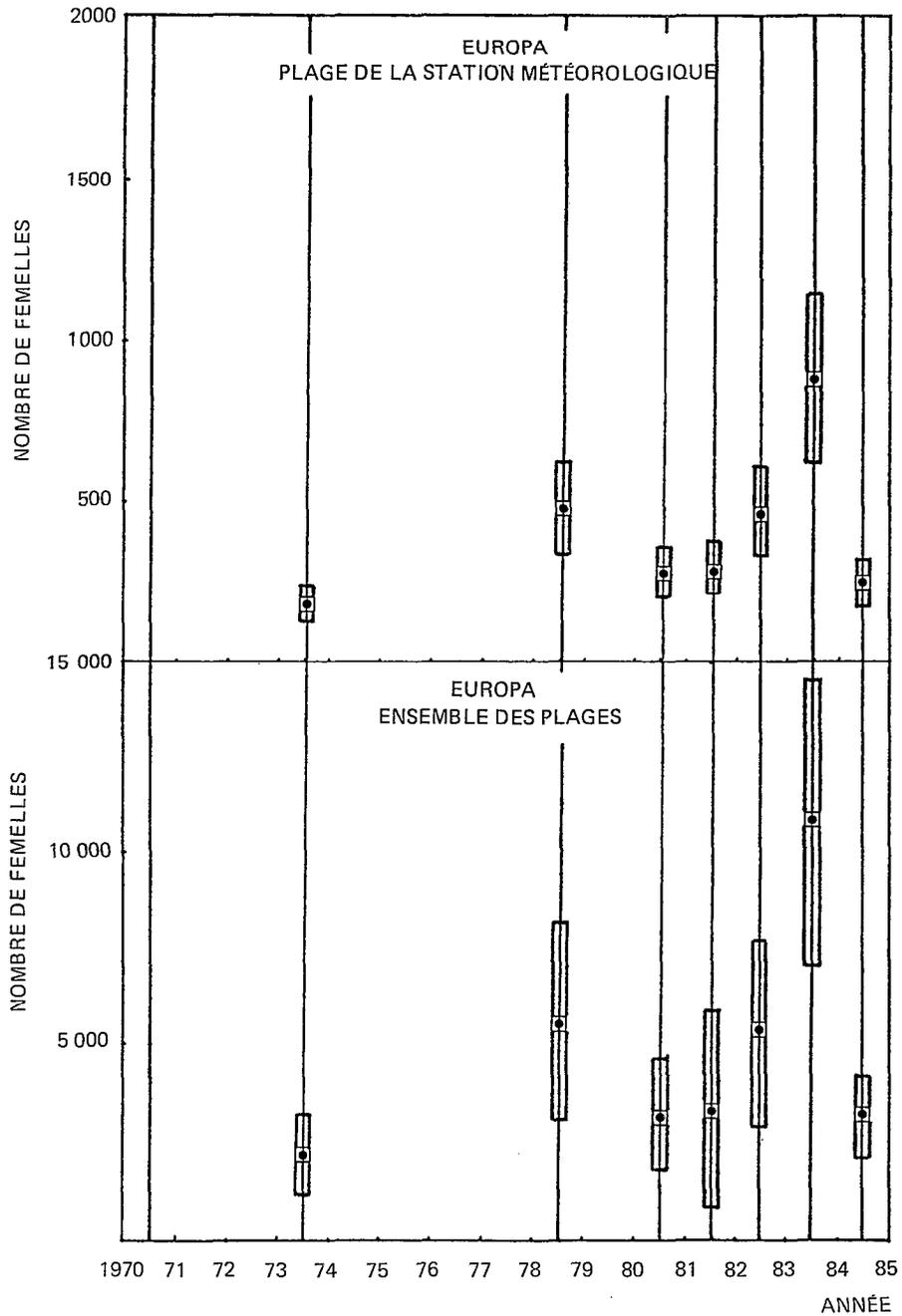


FIG. 5. — *Haut*: Nombre de tortues femelles pour trois mois de ponte (novembre, décembre, janvier) sur la Plage de la Station d'Europa
Bas: nombre de tortues femelles pour trois mois de ponte (novembre, décembre, janvier) pour l'ensemble des plages d'Europa.
 Chaque valeur est accompagnée d'un intervalle de ± 2 écart-types.
 Top: Number of green turtle females for the three main nesting months (November, December, January) on the Meteorological Station Beach of Europa
 Bottom: Number of green turtle females for the three main nesting months (November, December, January) for all beaches of Europa
 Each value is given with ± 2 standard-deviation intervals

n'a pas donné lieu à une ponte. Par contre, si la ponte a eu lieu, la prochaine montée à terre se fera en moyenne 12 à 14 jours plus tard. Cela signifie que chaque femelle fournira deux types de données marquages-recaptures : une série d'intervalles courts sans ponte, abondante si la femelle est « malhabile » et une série moins abondante d'intervalles longs entre pontes réussies (tabl. I).

Selon SEBER (1965) et JOLLY (1965) l'estimation de la population de femelles par la méthode des marquages/recaptures multiples ne peut être appliquée sur une série de données qu'à deux conditions :

1. l'équiprobabilité de capture pour ces animaux marqués et non-marqués; sur ce point l'application de la marque métallique de 2 cm n'entraîne aucune modification de comportement, l'équiprobabilité est conservée;

2. il doit y avoir redistribution de la fraction marquée de la population dans l'ensemble (ce qui rejoint le point 1) et assurer que la recapturabilité est égale pour tous les individus de la population. Ce deuxième point, pose un problème, et on peut même dire que cette seconde condition n'est pas totalement respectée. En effet, une tortue marquée en début de nuit peut présenter à l'issue de son séjour sur terre deux états : (a) — la tortue a vraiment pondu et elle ne sera capturable (visuellement sur terre) que 12 à 14 jours plus tard en moyenne; (b) — elle n'a pas pondu lors de sa première montée à terre (à cause d'un bruit sur la plage ou d'un effondrement de l'ébauche du nid); dans ce deuxième cas la probabilité de recapturer cette femelle au cours de la nuit ou des nuits suivantes est forte, presque totale. Cette forte proportion de montées « ratées » (54 à 44 %) a une conséquence importante. En effet, cela entraîne le fait que la population n'est pas synchrone au sens des montées à terre. Plusieurs facteurs interviennent pour cette désynchronisation : (a) — le processus de recrutement (immigration) et de départ (émigration) est très progressif, car les arrivées de tortues sur site se produisent tout au long de l'année, avec un accroissement à partir de novembre; (b) — le rythme moyen de ponte tous les 12 à 14 jours présente une certaine variabilité individuelle autour de la valeur modale, pour une même tortue au cours de la même saison; (c) — une tortue peut monter et ne pas pondre durant 3 ou 4 nuits successives (tabl. I); (d) — il existe une forte variabilité individuelle autour du nombre moyen de pontes par femelle (de l'ordre de 3); (e) — la présence de l'observateur sur la plage augmente le nombre de montées à terre sans ponte, surtout en début de saison lorsqu'on procède au marquage.

Tous ces facteurs créent un « bruit » autour du signal périodique individuel dont la période est de l'ordre de 12 à 14 jours, et créent une population

asynchrone au sens de la capturabilité sur la plage. Cet asynchronisme se traduit notamment par le fait que le nombre de femelles rencontrées d'une nuit à l'autre est assez régulier et correspond au développement saisonnier de l'activité de ponte sur les quatre mois (fig. 6 à 10, bas).

Il faut donc laisser à la tortue marquée le temps d'être recapturée 1, 2, 3 fois ou plus, après la première ponte. Cela explique que seuls les longs séjours des observateurs, de 3 à 4 mois, sur les sites permettent la collecte de données marquages-recaptures multiples exploitables (fig. 2).

Adaptation de la méthode de SEBER (1965) et JOLLY (1965) au cas de la tortue

Rappelons brièvement que la méthode d'estimation de la population est fondée sur la combinaison de quelques caractéristiques essentielles :

— $\alpha_i = \frac{m_i}{n_i}$, estimation de la proportion d'animaux

marqués dans la population à partir de la proportion observée sur l'échantillon, où m_i est le nombre d'animaux marqués et n_i la taille de l'échantillon;

— $\hat{M}_i = \frac{s_i Z_i}{R_i} + m_i$, estimation du nombre d'ani-

maux marqués dans la population au temps i , où Z_i est le nombre d'animaux marqués avant le temps i , non capturés au temps i , mais qui seront capturés lors des opérations suivantes; s_i le nombre d'animaux relâchés à partir de l'échantillon i après marquage; R_i le nombre d'animaux parmi les s_i qui seront recapturés lors des opérations suivantes;

— $\hat{N}_i = \frac{\hat{M}_i}{\alpha_i}$, estimation de la population totale du

temps i .

SEBER (1965, p. 240) a bien évoqué la nécessité de considérer chaque problème capture/recapture comme spécifique et les possibilités d'application de la méthode, notamment :

— il n'y a pas d'objection à ce que $s_i = n_i$, c'est-à-dire que tous les individus de l'échantillon soient marqués et relâchés, ce qui est notre cas en raison de la faible taille de l'échantillon,

— la proportion d'animaux marqués dans la population α_i peut être estimée, soit à partir du rapport $\frac{m_i}{n_i}$ de l'échantillon dont seront extraits les s_i , soit à partir d'un échantillon totalement indépendant de s_i .

Nous avons utilisé cette dernière possibilité en estimant

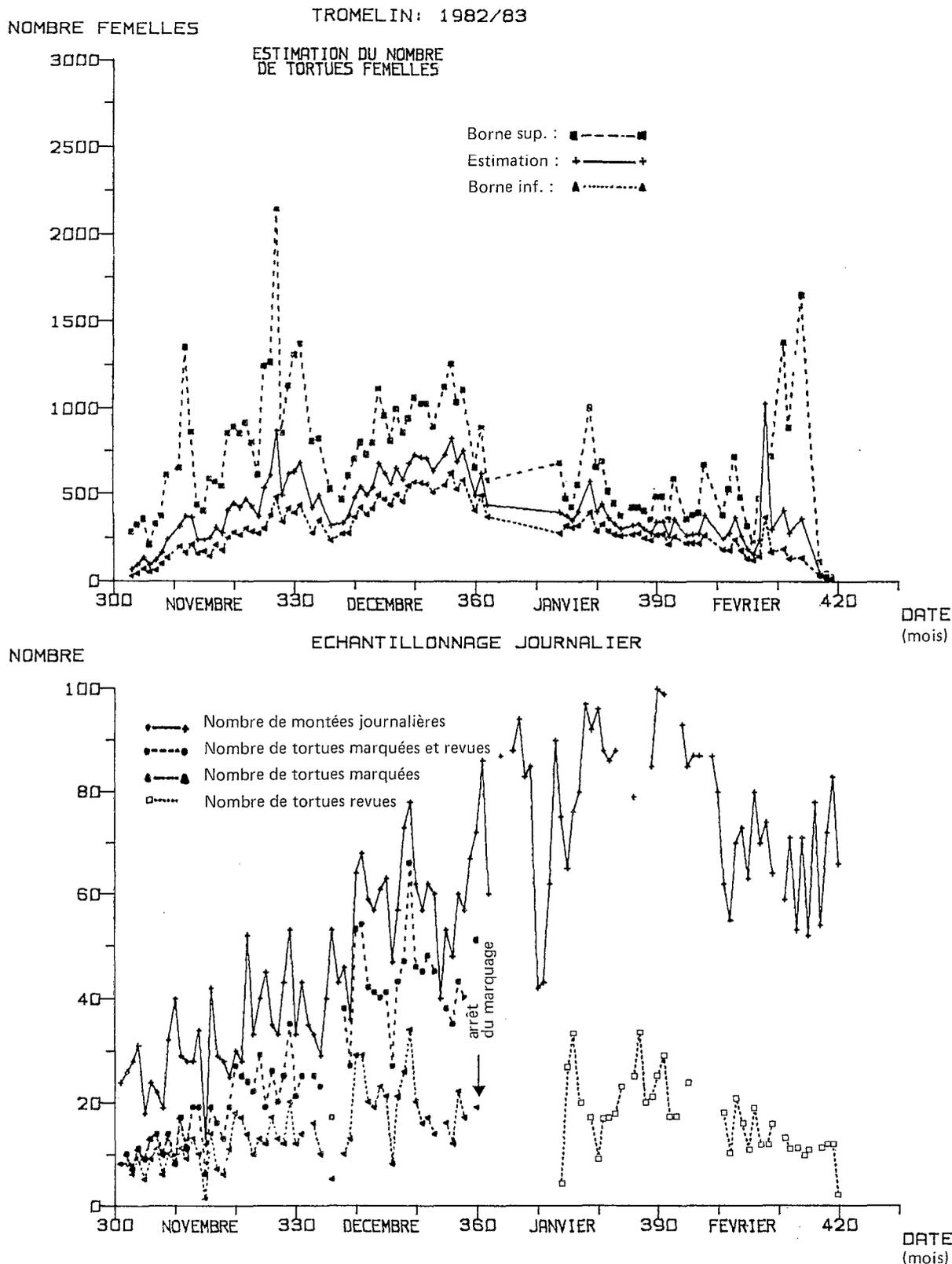


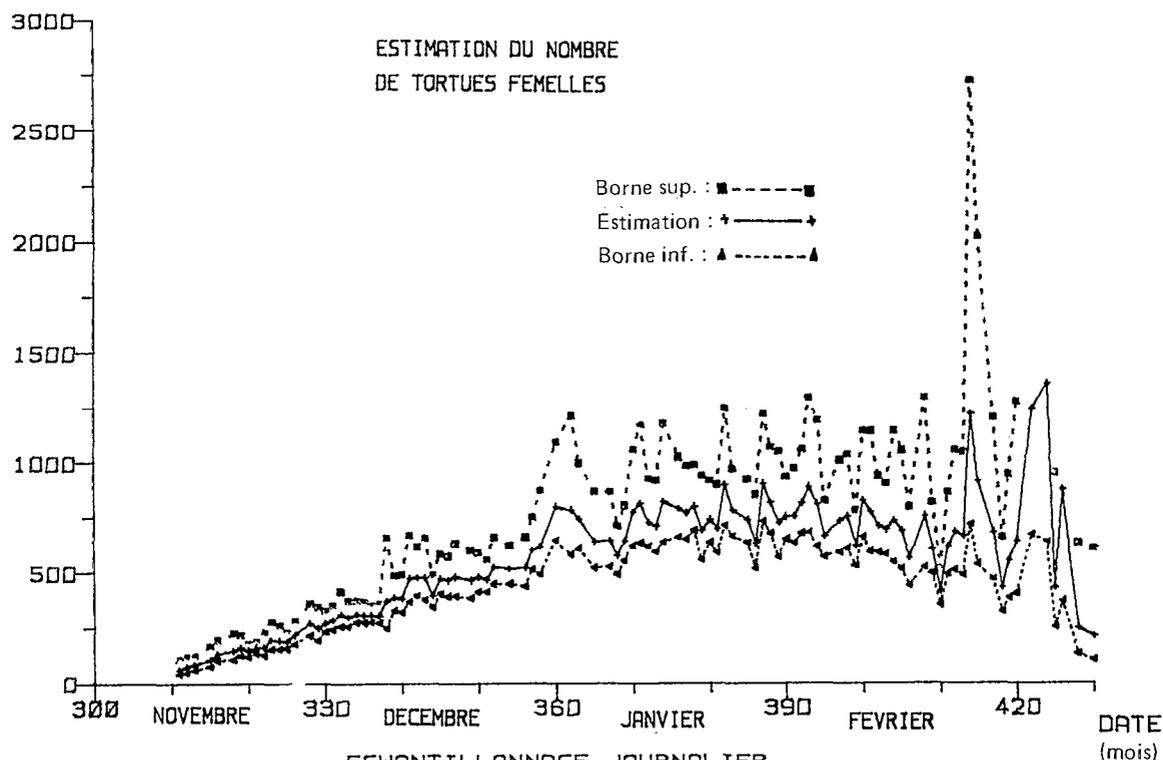
FIG. 6. — *Haut*: Estimation journalière du nombre de tortues femelles à Tromelin durant la saison de ponte 1982-83 par la méthode des marquages-recaptures multiples (SEBER-JOLLY); l'intervalle de confiance à 95 % est calculé par la méthode de MANLY
 Top: Daily estimation of green turtle females at Tromelin during the nesting season 1982-83 using the capture-recapture method (SEBER-JOLLY), with confidence limits 95 % (MANLY)

FIG. 6. — *Bas*: Évolution saisonnière du nombre journalier de traces de montées à terre, de tortues marquées et revues au cours de la saison de ponte 1982/83 à Tromelin

Bottom: Seasonal evolution of daily numbers of emergence tracks, captured and recaptured females during the nesting season 1982/83 on Tromelin

TROMELIN: 1983/84

NOMBRE FEMELLES



NOMBRE

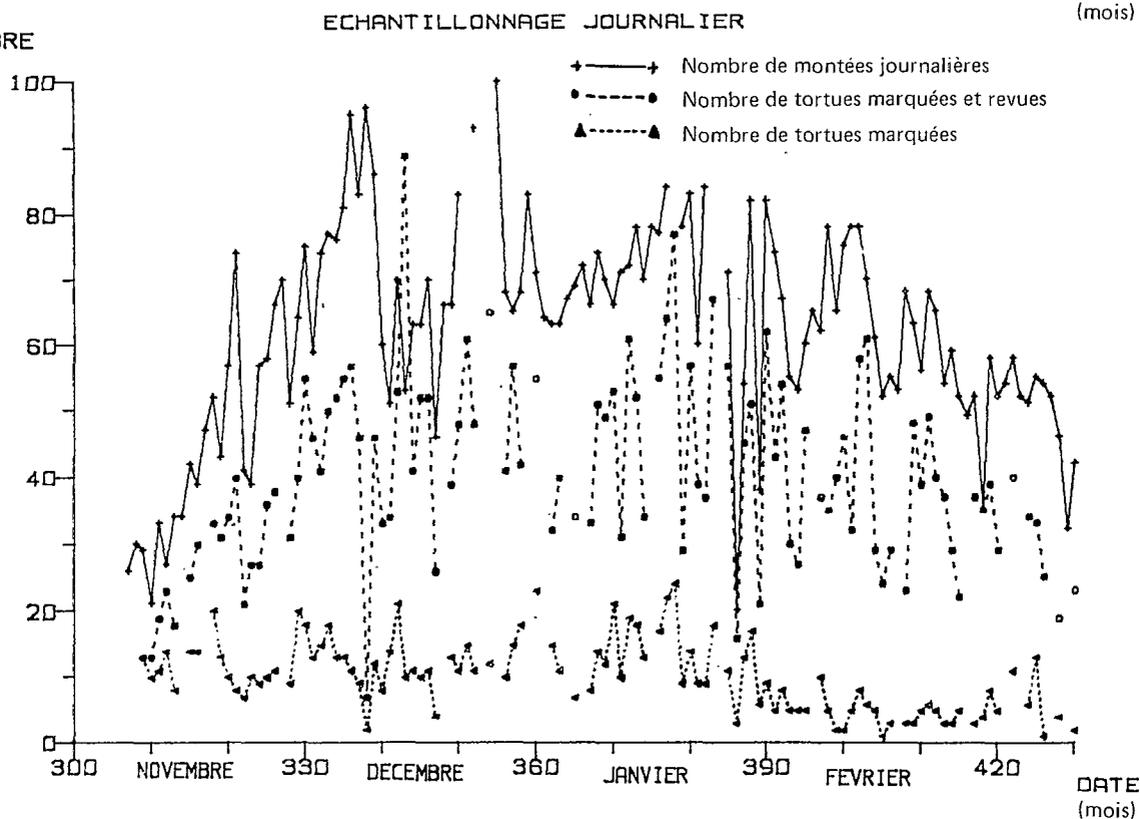


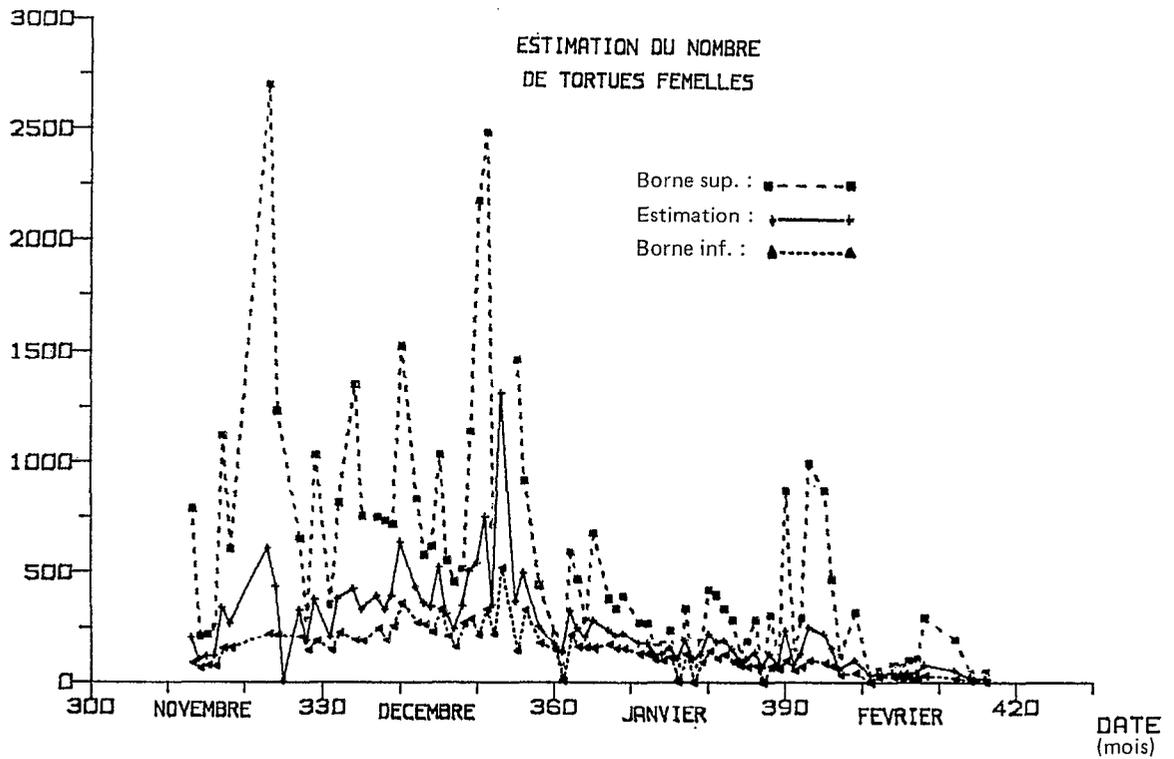
FIG. 7. — Haut: Estimation journalière du nombre de tortues femelles à Tromelin durant la saison de ponte 1983/84 par la méthode des marquages-recaptures multiples (SEBER-JOLLY); l'intervalle de confiance à 95 % est calculé par la méthode de MANLY
 Top: Daily estimation of green turtle females at Tromelin during the nesting season 1983/84 using the capture-recapture method (SEBER-JOLLY), with confidence limits 95 % (MANLY)

FIG. 7. — Bas: Évolution saisonnière du nombre journalier de traces de montées à terre, de tortues marquées et revues au cours de la saison de ponte 1983/84 à Tromelin

Bottom: Seasonal evolution of daily numbers of emergence tracks, captured and recaptured females during the nesting season 1983/84 on Tromelin

NOMBRE FEMELLES

PLAGE DE LA STATION EUROPA : 1982/83



NOMBRE

ÉCHANTILLONNAGE JOURNALIER

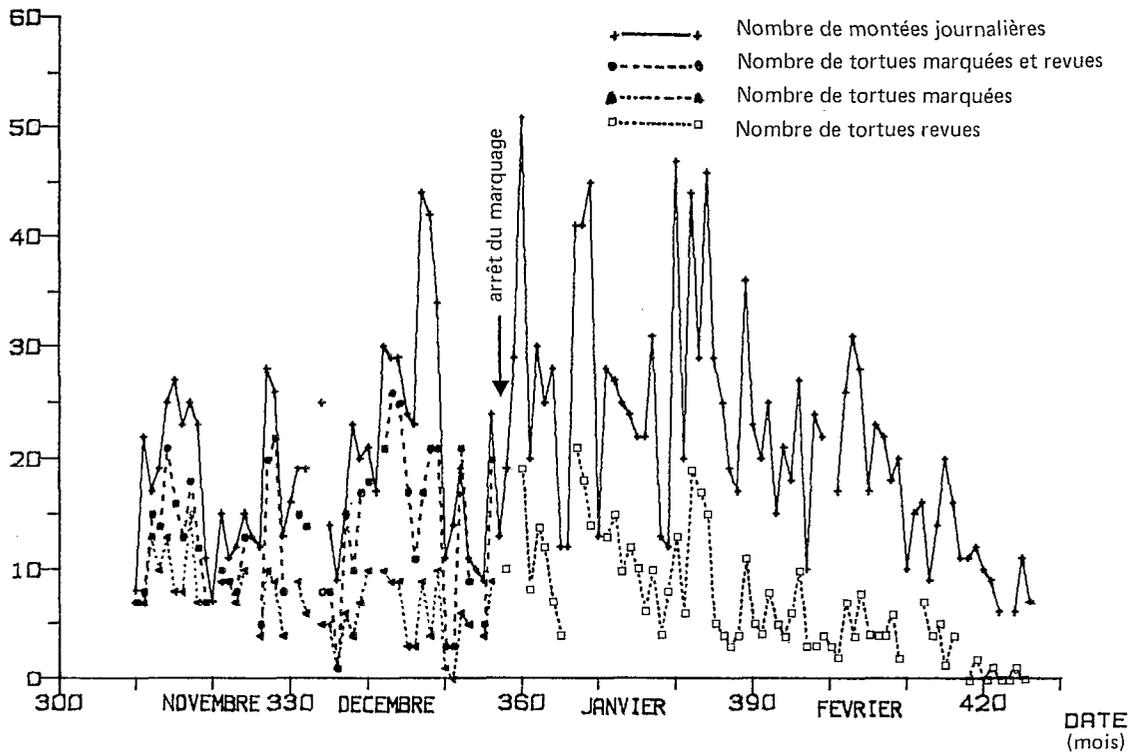


FIG. 8. — *Haut*: Estimation journalière du nombre de tortues femelles sur la Plage de la Station Météorologique à Europa durant la saison de ponte 1982/83 par la méthode des marquages-recaptures multiples (SEBER-JOLLY); l'intervalle de confiance à 95 % est calculé par la méthode de MANLY

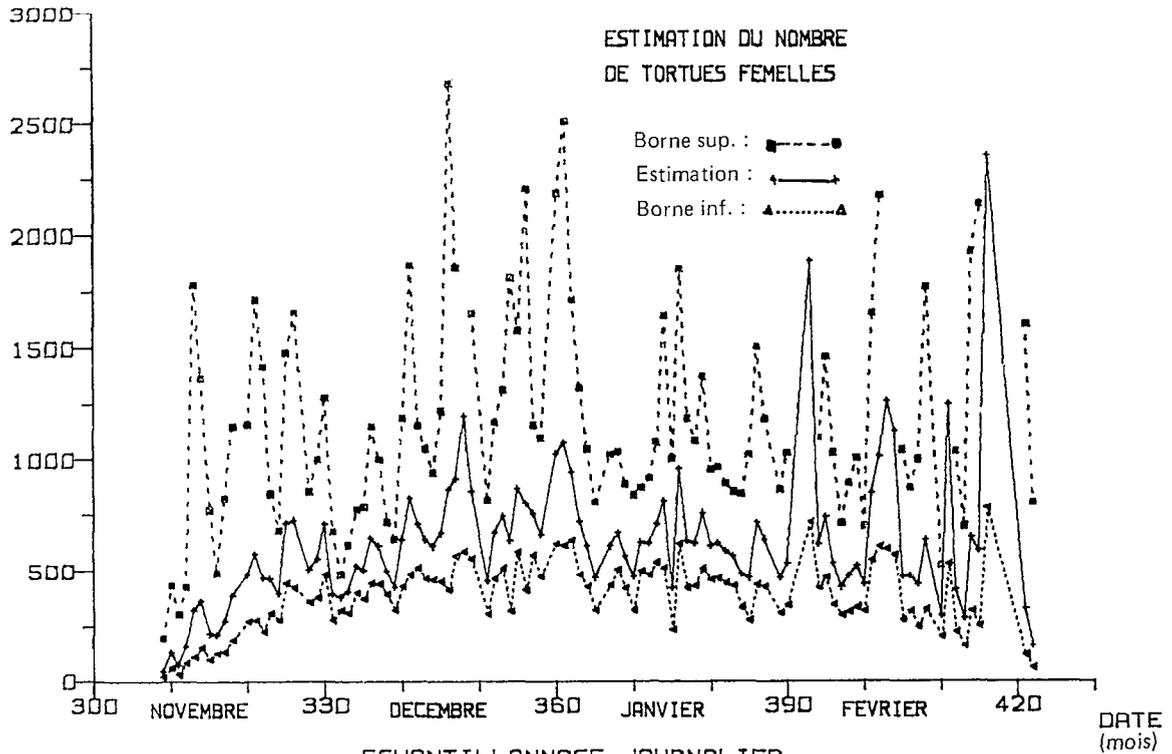
Top: Daily estimation of green turtle females on the Meteorological Station Beach on Europa during the nesting season 1982/83 using the capture-recapture method (SEBER-JOLLY), with confidence limits 95 % (MANLY)

FIG. 8. — *Bas*: Évolution saisonnière du nombre journalier de traces de montées à terre, de tortues marquées et revues au cours de la saison de ponte 1982/83 sur la Plage de la Station Météorologique à Europa

Bottom: Seasonal evolution of daily numbers of emergence tracks, captured and recaptured females during the nesting season 1982/83 on the Meteorological Station Beach on Europa

PLAGE DE LA STATION EUROPA: 1983/84

NOMBRE FEMELLES



ECHANTILLONNAGE JOURNALIER

NOMBRE

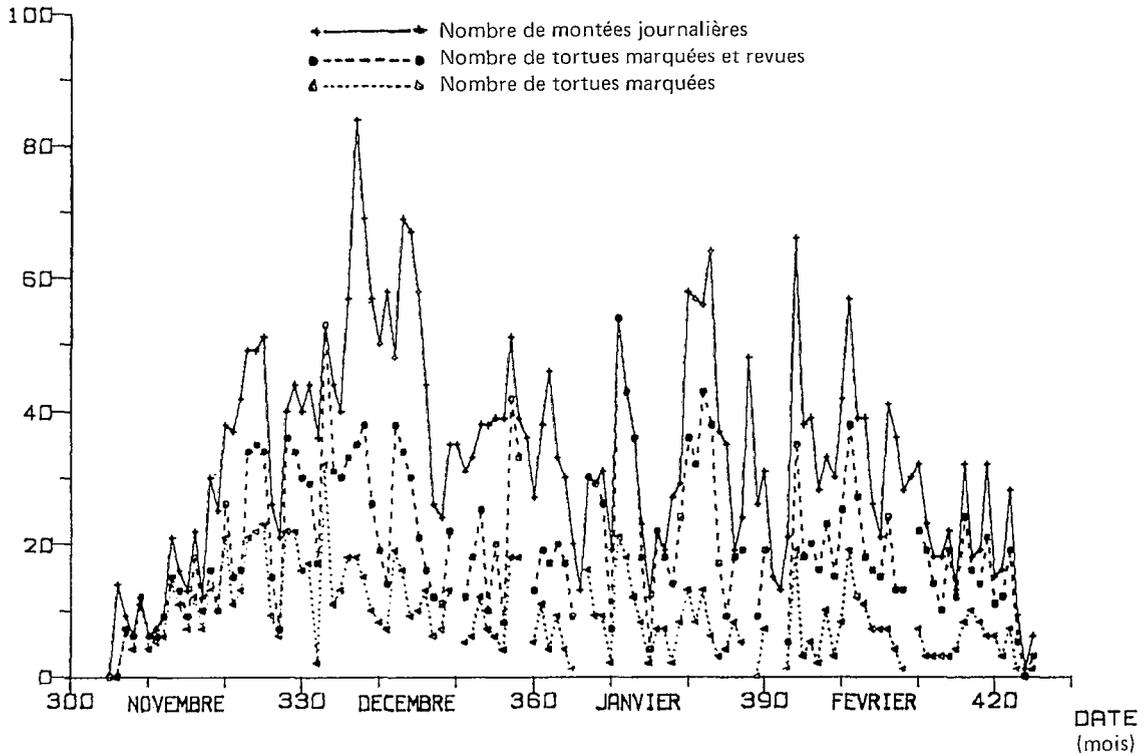


FIG. 9. — Haut: Estimation journalière du nombre de tortues femelles sur la Plage de la Station Météorologique à Europa durant la saison de ponte 1983/84 par la méthode des marquages-recaptures multiples (SEBER-JOLLY); l'intervalle de confiance à 95 % est calculé par la méthode de MANLY

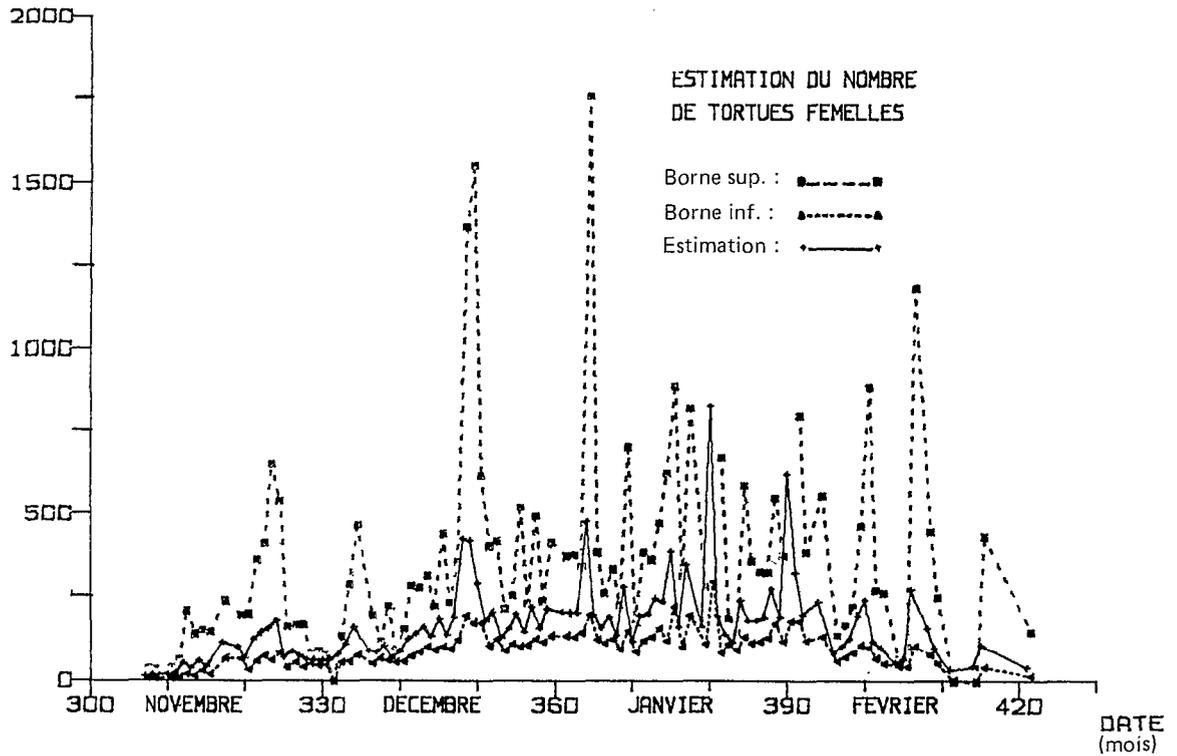
Top: Daily estimation of green turtle females on the meteorological Station Beach on Europa during the nesting season 1983/84 using the capture-recapture method (SEBER-JOLLY), with confidence limits 95 % (MANLY)

FIG. 9. — Bas: Évolution saisonnière du nombre journalier de traces de montées à terre, de tortues marquées et revues au cours de la saison de ponte 1983/84 sur la Plage de la Station Météorologique à Europa

Bottom: Seasonal evolution of emergence tracks, captured and recaptured females during the nesting season 1983/84 on the Meteorological Station Beach on Europa

NOMBRE FEMELLES

PLAGE DE LA STATION EUROPA: 1984/85



NOMBRE

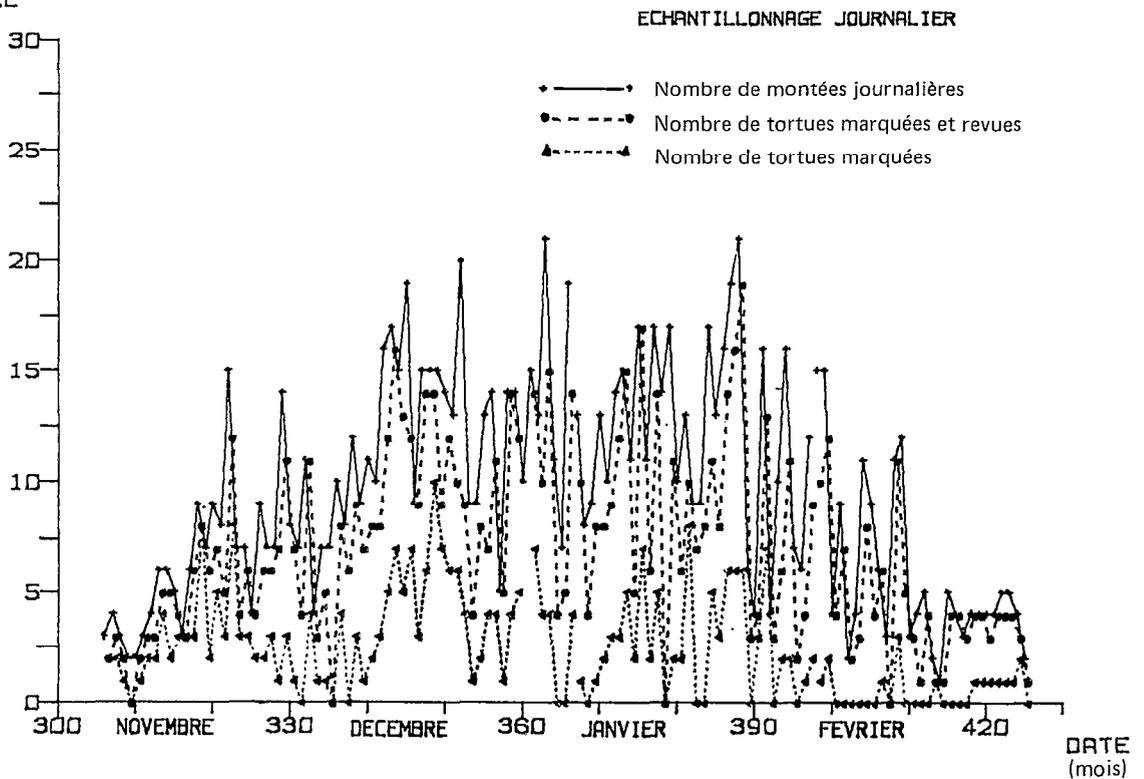


FIG. 10. — *Haut*: Estimation journalière du nombre de tortues femelles sur la Plage de la Station Météorologique à Europa durant la saison de ponte 1984/85 par la méthode des marquages-recaptures multiples (SEBER-JOLLY); l'intervalle de confiance à 95 % est calculé par la méthode de MANLY

Top: Daily estimation of green turtle females on the meteorological Station Beach on Europa during the nesting season 1984/85 using the capture-recapture method (SEBER-JOLLY), with confidence limits 95 % (MANLY)

Bas: Évolution saisonnière du nombre journalier de traces de montées à terre, de tortues marquées et revues au cours de la saison de ponte 1984/85 sur la Plage de la Station Météorologique à Europa

Bottom: Seasonal evolution of daily numbers of emergence tracks, captured and recaptured females during the nesting season 1984/85 on the Meteorological Station Beach on Europa

$$\hat{\alpha}_i = \frac{\sum_1^3 m_i + m_{i-1} + m_{i-2}}{\sum_1^3 n_i + n_{i-1} + n_{i-2}}$$

Cette modification tient compte de la faible taille des échantillons journaliers n_i qui varient de quelques individus sur la Plage de la Station d'Europa en début et fin de saison (fig. 8, 9, 10, bas) à quelques dizaines (jusqu'à 60) à Tromelin (fig. 6 et 7, bas). Cette moyenne mobile sur trois jours tient compte de la caractéristique biologique de cette espèce qui amène 54 à 64 % des tortues à monter sur la même plage 1, 2, 3 nuits successives pour réussir une ponte. Il est donc biologiquement fondé de recourir à cette moyenne mobile sur trois jours pour lisser cette série α_i .

Calcul des intervalles de confiance de \hat{N}_i par la méthode de MANLY (1984)

Les formules de calcul de la variance de \hat{N}_i proposées par JOLLY (1965) ne sont pas utilisables pour le calcul direct des intervalles de confiance des valeurs des paramètres. MANLY (1984) a proposé des formules de calcul de ces intervalles de confiance de N_i (pour des seuils de 95 % et 99 %), que nous avons directement appliquées aux données de saisons de reproduction à Tromelin en 1982/83 et 1983/84 (fig. 6 et 7, haut) et Europa 1982/83, 1983/84 et 1984/85 (fig. 8, 9, 10, haut). Il est intéressant de noter, comme le suggérait MANLY (1984, p. 757), les limites asymétriques pour cet intervalle de confiance des estimations de la taille de la population N_i .

Limites de la méthode

La méthode de SEBER/JOLLY et MANLY fournit une estimation de la population pour chaque jour. Cependant, il est évident que la forme de la courbe reliant les \hat{N}_i journaliers obtenus est la combinaison de trois composantes :

1. le développement saisonnier du processus de ponte, résultat des deux processus d'immigration et d'émigration des femelles non synchrones ;
2. la durée de la collecte des données marquages/recaptures qui est, fort heureusement dans les 5 cas étudiés, développée sur 4 mois (novembre à février inclus) ;
3. le rythme biologique de ponte de la tortue, soit 3 pontes en moyenne, espacées de 12 à 14 jours.

Cela signifie que, pour obtenir une série de captures/recaptures multiples sur une tortue, il faut lui laisser le temps de monter, et donc la possibilité d'être recapturée 3 fois, soit un intervalle de 45 jours. Considérant un effort de marquages/recaptures intensif des femelles à partir de début novembre, seules les estimations \hat{N}_i obtenues à partir de la deuxième

quinzaine de décembre doivent être considérées. De même, à l'autre extrémité de la saison, en février, la probabilité de recaptures des femelles marquées avant la mi-février est faible ou nulle. C'est la raison pour laquelle les estimations \hat{N}_i et les bornes de l'intervalle de confiance sont extrêmement variables d'un jour à l'autre durant la dernière quinzaine de jours (fig. 6 à 10, haut).

Le développement des marquages/recaptures multiples sur quatre mois (novembre à février) ne fournit donc d'estimations fiables de N_i que pour les deux mois centraux : de la mi-décembre à la mi-février.

Résultats

Afin de permettre une comparaison interannuelle, et pour tenir compte de la durée moyenne du cycle de ponte de l'ordre de 14 jours, on choisira la fenêtre temporelle de 15 jours (ainsi les mêmes tortues ne sont pas comptabilisées 2 fois, sauf pour les montées successives sans ponte) située au moment le plus favorable du 15 au 31 décembre.

Tromelin : dans les deux saisons successives 1982/83 (fig. 6) et 1983/84 (fig. 7), les estimations du nombre de femelles ayant fréquenté l'île pendant cette quinzaine est de l'ordre de 750 individus, l'intervalle de confiance dissymétrique des estimations à 95 % variant de 550 à 1 250 individus pour l'ensemble de l'île.

Ces estimations sont à rapprocher et concordent avec les estimations faites par la première méthode d'estimation où le nombre de femelles présentes sur trois mois (décembre, janvier, février) était de l'ordre de 940 individus, avec une variance de 10 800 (tabl. II).

Europa : on dispose de trois estimations, 1982/83-1983/84-1984/85, pour la population fréquentant la Plage de la Station Météorologique. Considérant la même fenêtre temporelle (deuxième quinzaine de décembre), les estimations varient d'une saison à l'autre : de l'ordre de 500 (350 à 1 000) en 1982/83 (fig. 8), de 750 (600 à 1 500) en 1983/84 (fig. 9), 300 (200 à 400) en 1984/85 (fig. 10).

Les estimations sont proches de celles réalisées sur les mêmes sites par la première méthode d'estimation pour les trois mois de ponte principaux (novembre à janvier), soit respectivement 462 (var. 4 655) en 1982/83, 877 (var. 1 680) en 1983/84 et 237 (var. 1 234) en 1984/85 (tabl. III).

Rappelons que par extrapolation spatiale de la Plage de la Station à l'ensemble des plages d'Europa, les estimations moyennes des populations par la première méthode pour l'ensemble des plages d'Europa étaient respectivement de 5 386, 10 844 et 3 125 en 1982/83, 1983/84, 1984/85 (tabl. III).

DISCUSSION

Comparaison des estimations de population par les deux méthodes

Le point important est que ces deux méthodes d'estimation : (1) par le nombre de pontes, (2) par marquages/recaptures multiples, sont totalement différentes et n'ont en commun que les données de marquage et de recapture. Il est donc très satisfaisant de constater que les estimations obtenues du nombre de femelles fréquentant les sites sur une période de 15 jours (méthode 2) ou sur une période de trois mois (méthode 1) sont concordantes et proches.

Le cas de Tromelin est particulièrement démonstratif et cohérent en raison de l'accessibilité de toutes les plages, tous les jours : environ 940 tortues femelles en 1982/83 et 1983/84 pendant trois mois pondant de 3 à 3,5 fois en moyenne, et environ 750 femelles présentes durant la deuxième quinzaine de décembre.

A Europa, par contre, aux trois estimations disponibles et cohérentes par marquages-recaptures pour la Plage de la Station, soit de 300 à 750 tortues femelles durant la deuxième quinzaine de décembre selon la saison (1982/83 à 1984/85) correspondent respectivement les estimations par le nombre de pontes de 240 à 880 femelles pour trois mois de ponte, et, par extrapolation pour l'ensemble de l'île à des estimations allant de 3 125 à 10 844 femelles selon les années.

Le rapprochement des résultats des deux méthodes d'estimation est très cohérent pour Tromelin, moins satisfaisant pour la Plage de la Station d'Europa. Ces résultats moins cohérents pour Europa tiennent au fait que la population fréquentant la Plage de la Station ne concerne environ qu'un dixième de la population totale d'Europa et qu'il existe des échanges inter-plages. Une tortue peut pondre sur la plage d'Europa une fois et se fixer sur une autre plage distante de quelques centaines de mètres pour les autres pontes ou, au contraire, venir faire une seule incursion accidentelle sur la Plage de la Station. Le taux d'échange entre plages est inconnu. Il n'est donc pas possible d'évaluer le biais apporté par cet échange inter-plages dans les deux méthodes.

Par ailleurs, l'exploitation des données marquages-recaptures multiples par la méthode de SEBER et JOLLY suppose fondamentalement que la probabilité de capture soit la même pour tous les individus de la population à chaque opération de marquage. On a vu que cette équiprobabilité de capture/recapture n'est pas strictement respectée si l'on considère des intervalles entre deux événements marquages courts de l'ordre de 1 à 7 jours. Par contre sur 120 jours de suivi quotidien sans relâche, et compte tenu du rythme de ponte centré sur 14 jours, la probabilité de recapture individuelle est forte : 3 à 4 recaptures obligées en moyenne par femelle, égale pour toutes les

femelles, et répartie régulièrement tout au long des 120 jours que durent les marquages-recaptures. Ce sont ces caractéristiques biologiques particulièrement exceptionnelles et favorables qui rendent la méthode applicable sur cette espèce, apparemment sans biais important.

Comparaison avec les estimations déjà existantes

HUGHES (1982, a) a réalisé une revue des estimations de populations de tortue sur Tromelin et Europa (HUGHES, 1970; BATORI, 1974; SERVAN, 1976; VERGONZANNE *et al.*, 1976; LE BEAU *et al.*, 1978, 1979). Les protocoles d'observation très hétérogènes entre les observateurs, les durées de mission variables et les méthodes d'extrapolation de la période d'observation à l'ensemble de l'année, rendent difficile la comparaison interannuelle de ces estimations. Afin de permettre l'extrapolation des estimations obtenues par 3 ou 4 mois d'observation à l'ensemble de l'année, un comptage de traces est réalisé tous les jours sur l'ensemble de l'année depuis juin 1983. Cet inventaire systématique a permis de calculer un coefficient d'activité saisonnière (novembre à janvier ou février) exprimé en pourcentage par rapport à l'ensemble de l'année (LE GALL *et al.*, 1985, b) :

| Site | 1973-74 | 1983-84 | 1984-85 |
|--|---------|---------|---------|
| Tromelin | | | |
| 3 mois 11 à 01 | 67 | 48 | 66 |
| 4 mois 11 à 02 | — | 63 | 77 |
| sources BATORI (1974) in LE BEAU (1979, p. 20) | | | |
| Europa | | | |
| 3 mois 11 à 01 | 50 | 70 | 40 |
| 4 mois 11 à 02 | 61 | 86 | 57 |
| sources SERVAN (1976) | | | |

Ce tableau montre bien la variabilité interannuelle pour un même site de ponte du coefficient saisonnier d'activité de ponte, la nécessité pour extrapoler à l'ensemble de l'année de disposer d'un coefficient annuel propre à chaque site et chaque saison, et la difficulté de réaliser des comparaisons interannuelles sur les données historiques. Néanmoins les estimations de population présentées dans cette étude sont en accord avec celles proposées pour Tromelin par LE BEAU *et al.* (1978) soit 3 000 femelles en 1973/74 et une estimation « du même ordre de grandeur » en 1977-78 (tabl. II).

De même, à Europa, les estimations disponibles pour 1970 (45 jours) de 4 000-5 000 (HUGHES, 1970), et de 12 000 (intervalle 9 000-18 000) pour 1978-79 (LE BEAU *et al.*, 1979) sont compatibles avec nos estimations (3 000 à 11 000), compte tenu de la

variabilité du coefficient d'activité saisonnière (40 à 70 % pour trois mois de ponte) (tabl. III).

Selon SERVAN (1976), 1 500 femelles auraient fréquenté les plages d'Europa durant 13 mois, de février 1973 à février 1974, soit 1 290 (86 %) pendant 4 mois de ponte, 129 (10 %) sur la plage de la Station. Cette estimation extrêmement basse qui entre dans l'intervalle de confiance à 95 % (125-1 136) calculé pour cette plage, provient du fait que l'auteur a estimé à 7 le nombre moyen de pontes par femelle et par saison. Si l'on utilise le nombre moyen calculé par femelle sur la Plage de la Station pour les trois saisons observées de 1983 à 1985, la réévaluation est de 2 070 femelles (intervalle 95 % : 1 123-3 016) pour trois mois et compte tenu du coefficient saisonnier (3 mois sur 12) de 50 %, un effectif de 4 140 pour 12 mois (fig. 5).

De même l'estimation de LE BEAU *et al.* (1978), soit 1 500 femelles à Europa en 1977/78, paraît également basse et tient probablement à la qualité des données (interruption des observations du 23/12/1977 au 06/02/1978) et au manque total d'éléments chiffrés pour l'extrapolation à l'ensemble de l'année. Il nous paraît donc préférable de ne pas prendre en compte cette estimation.

Que ce soit pour nos estimations récentes, homogènes au sens méthodologique et cohérentes par les deux méthodes indépendantes, ou pour certaines estimations anciennes, il apparaît notamment à Europa des variations du nombre de femelles entre deux saisons successives pouvant atteindre un ordre de grandeur de 1 à 3. Cette variabilité interannuelle dans le taux de fréquentation d'un site de ponte par une population de tortue verte avait été mise en évidence en Australie (LIMPUS, 1982) et dans les Caraïbes (MEYLAN, 1982), allant jusqu'à des facteurs de 1 à 5 entre deux années successives, sans que cela puisse être interprété comme un signe de déséquilibre de la population.

CONCLUSIONS

Le marquage intensif de tortues vertes femelles durant les trois ou quatre mois principaux de ponte au cours de plusieurs saisons sur Tromelin et Europa apporte des éléments originaux dans deux domaines : d'une part, au plan méthodologique, sur les techniques d'estimation de populations et, d'autre part, par l'application de ces techniques au nombre de femelles présentes sur les sites de ponte à chaque saison.

La technique d'estimation du nombre de femelles classiquement utilisée est le rapport du nombre total de pontes déposées sur le nombre moyen de pontes par femelle. Cette technique a été appliquée à la

période couvrant les trois mois principaux de ponte de novembre à janvier inclus.

Il apparaît, lorsque l'observation et les marquages-recaptures durent trois mois, que le nombre moyen de pontes, par femelle, par saison, est bien estimé et est de l'ordre de 3. La deuxième méthode utilisée dans cette étude, et pour la première fois pour l'estimation d'une population de tortues marines, est celle de la méthode stochastique des marquages-recaptures multiples. En conjugant les caractéristiques biologiques du rythme de reproduction de l'espèce et un effort de marquage-recapture soutenu pendant 4 mois, on parvient à une estimation journalière de la taille de la population, accompagnée d'un intervalle de confiance de l'estimation (au seuil de 95 %, dans notre cas). Pour quatre mois d'observations, et en raison du cycle de reproduction centré sur 12-14 jours, on obtient des estimations fiables durant les deux mois centraux (décembre et janvier). L'intérêt essentiel de cette étude réside dans le fait que les deux méthodes différentes conduisent à des estimations de taille de population très cohérentes. La méthode la plus classique (celle du rapport) valide l'emploi original de la seconde (marquages-recaptures multiples) sur les populations de femelles de tortues vertes. Compte tenu de l'identité des caractéristiques biologiques des différentes espèces de tortues marines pour les processus de reproduction, cette méthode doit être applicable sur d'autres stocks de données disponibles sur la même espèce pour d'autres sites de ponte et pour d'autres espèces.

Au plan de l'évaluation des populations de tortues vertes femelles adultes pondant à Tromelin et Europa, on peut conclure à la présence de deux populations abondantes dont le niveau de fréquentation saisonnier interannuel varie peu, sur la période observée, à Tromelin, et peut montrer des variations entre deux années successives de l'ordre de 1 à 3 à Europa. Cette variation interannuelle a été observée avec un caractère encore plus marqué pour d'autres populations de tortue verte dans d'autres sites de ponte dans l'océan Pacifique Est et dans la zone des Caraïbes (Atlantique Est). En ce qui concerne Europa et Tromelin ces variations ne peuvent être actuellement interprétées dans le sens d'une évolution numérique de la population, en raison du manque actuel de précision sur l'éventuelle périodicité du rythme interannuel de reproduction, de l'ordre de 4 à 5 années pour les deux populations étudiées.

Enfin, il paraît important de retenir que le nombre de traces de montée ou de descente sur les plages constitue un indice d'abondance du nombre de femelles très simple à suivre, particulièrement si l'on se contente de chercher dans quel sens évolue le stock soumis à prélèvement de tortues nouveau-nées pour l'élevage.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'ensemble des observateurs qui ont contribué physiquement à la collecte des données sur les sites de ponte depuis 15 années : le Dr HUGHES, initiateur

du programme et centralisateur des données de recaptures jusqu'en 1983, MM. SERVAN et BATORI, continuateurs du programme dans le cadre de la Météorologie Nationale, et l'ensemble du personnel ISTPM/IFREMER : MM. BIAIS, DEGROTTE, DURAND, GOBERT, KOPP et LE BEAU.

BIBLIOGRAPHIE

- BALAZS (G. M.), 1980. — Synopsis of biological data on the green turtle — the Hawaiian islands. NOAA-TM-NMFS-SWFC-7.
- BATORI (G.), 1974. — Rapport d'activité. Ile Tromelin. Note ronéotypée, Centre de Prévision Météorologique, La Réunion, 15 p.
- CARR (A.), CARR (M. J.) and MEYLAN (A.), 1978. — The ecology and migrations of sea turtles. 7. The west caribbean green turtle colony. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 162 (1), 45 p.
- HIRTH (H. F.), 1971. — Synopsis of biological data on the green turtle *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries synopsis n° 85 : pag. var.
- HUGHES (G. R.), 1970. — The status of sea turtles in South East Africa, Madagascar and the Mascarenes (1). Europa Island. *Roneo. Rept, Oceanogr. Inst. Durban* : 1-47.
- HUGHES (G. R.), 1974, a. — The sea turtles of South East Africa. I — Status, morphology and distribution. Oceanographic Research Institute. *Investigational Report*, 35, 144 p., Durban, South Africa.
- HUGHES (G. R.), 1974, b. — The sea turtles of South East Africa. II — The biology of the Tongaland Loggerhead Turtle *Caretta caretta* L. with comments on the Leatherback Turtle *Dermochelys coriacea* L. and the Green Turtle *Chelonia mydas* L. in the study region. Oceanographic Research Institute. *Investigational Report*, 36, 96 p., Durban, South Africa.
- HUGHES (G. R.), 1982, a. — Conservation of sea turtles in the Southern Africa Region. *In Biology and Conservation of Sea Turtles. Proc. World conference on Sea Turtle Conservation. Washington, Nov. 1979. BJORNDALE K. A. (Éd.)* : 397-404. Smith. Inst. Press Books, Washington.
- HUGHES (G. R.), 1982, b. — Nesting Cycles in sea turtles : Typical or Atypical. *In Biology and Conservation of Sea Turtles. Proc. World Conference on Sea Turtle Conservation. Washington, Nov. 1979. BJORNDALE K. A. (Éd.)* : 81-89. Smith. Inst. Press Books, Washington.
- JOLLY (G. M.), 1965. — Explicit estimates from capture recapture data with both death and immigration stochastic model. *Biometrika*, 52 (1 and 2) : 225-247
- LE BEAU (A.), BIAIS (G.), DURAND (J. L.) et GOBERT (B.) 1979. — La tortue verte, *Chelonia mydas* des Ile-Tromelin et Europa (Océan Indien) : peuplement et reproduction. Note ronéotypée, 89 p. ISTPM, La Réunion.
- LE BEAU (A.), GOBERT (B.) et DURAND (J. L.), 1978. — Rapport sur l'étude de la tortue de mer *Chelonia mydas*. Peuplement, reproduction et biologie des populations des îles Tromelin et Europa. Note ronéotypée, 23 p. ISTPM, La Réunion.
- LE GALL (J.-Y.), LE BEAU (A.) and KOPP (J.), 1984. — Monitoring green turtles at Tromelin and Europa (Indian Ocean) 1970-1984. *Marine Turtles Newsletter*, 29 : 2-5.
- LE GALL (J.-Y.), CHATEAU (D.) et BOSC (P.), 1985, a. — Rythme de reproduction interannuel des tortues vertes *Chelonia mydas* sur les sites de ponte Tromelin et Europa (Océan Indien). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 301, sér. III (5) : 195-200.
- LE GALL (J.-Y.), LE BEAU (A.) et KOPP (J.), 1985, b. — Évaluation de la production de tortues vertes *Chelonia mydas* nouveau-nés sur les sites de ponte Europa et Tromelin 1970-1985. *Océanogr. trop.*, 20 (2) : 117-133.
- LIMPUS (C. J.), 1982. — The status of Australian Sea Turtles Populations. *In Biology and Conservation of Sea Turtles. Proc. World Conference on Sea Turtle Conservation. Washington, Nov. 1979. BJORNDALE K. A. (Éd.)* : 297-303. Smith. Inst. Press Books, Washington.
- MANLY (B. F. J.), 1984. — Obtaining confidence limits on parameters of the JOLLY-SEBER model for capture-recapture data. *Biometrics*, 40, 749-758.
- MEYLAN (A.), 1982. — Estimation of Population Size of Sea Turtles. *In Biology and Conservation of Sea Turtles. Proc. World Conference on Sea Turtle Conservation. Washington, Nov. 1979. BJORNDALE K. A. (Éd.)* : 135-138. Smith. Inst. Press Books, Washington.
- SEBER (G. A. F.), 1965. — A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52 (1 and 2) : 249-259.
- SERVAN (J.), 1976. — Écologie de la tortue verte à l'île Europa, Canal du Mozambique. *La Terre et la Vie*, 30 (3) : 421-464.
- VERGONZANNE (G.), SERVAN (J.) et BATORI (G.), 1976. — Biologie de la tortue verte sur les îles : Glorieuses, Europa et Tromelin. *In Biologie marine et exploitation des ressources de l'océan Indien occidental. Trav. et doc. de l'ORSTOM*, 47 : 193-208.