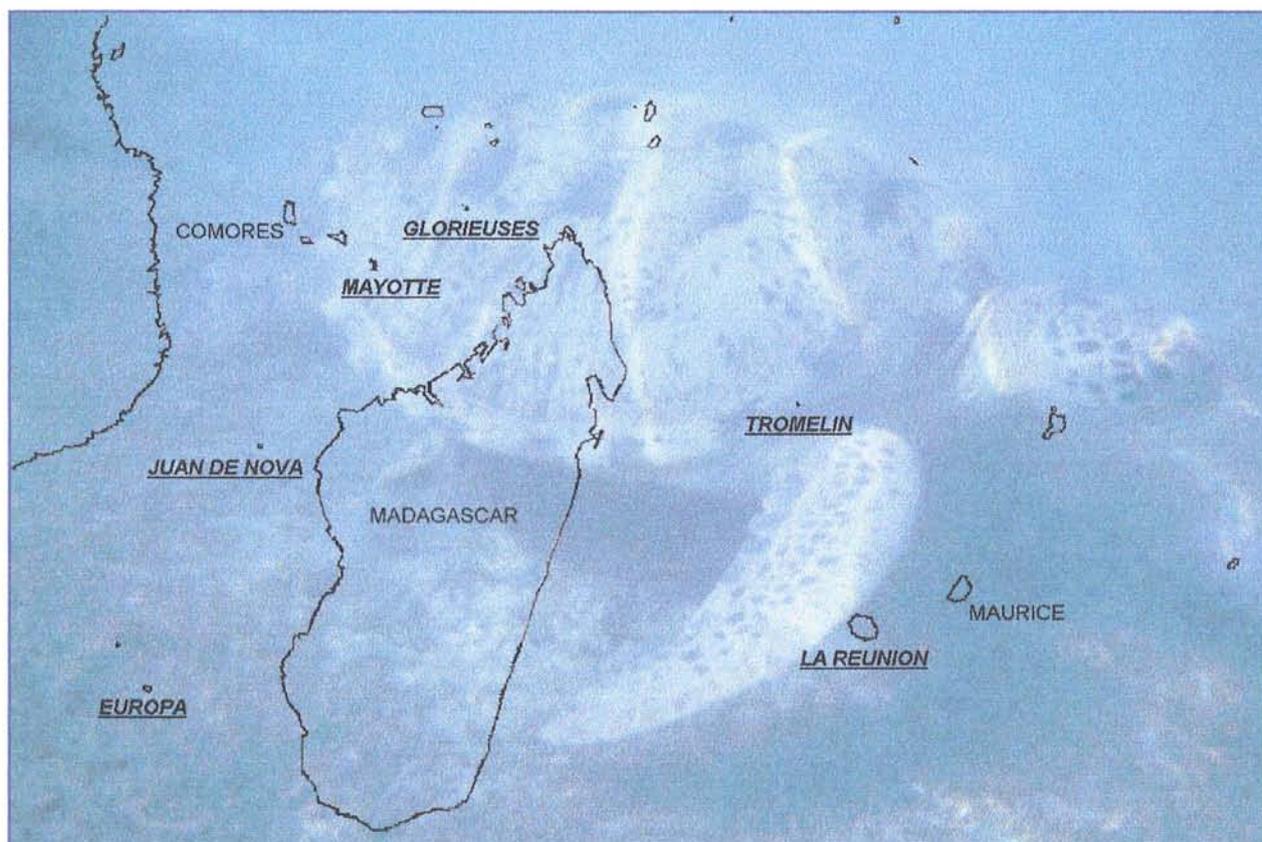


# ETUDE ET SUIVI DES POPULATIONS DE TORTUES VERTES (*Chelonia mydas*) DANS LES ILES FRANCAISES DE L'OCEAN INDIEN.

Populations - Migration - Génétique



David ROOS<sup>1</sup>, Dominique PELLETIER<sup>2</sup>, Fabrice RENE<sup>3</sup>

Mai 1998

**Financement CORDET**



Délégation de La Réunion, Océan Indien

<sup>1</sup> Station IFREMER Réunion

<sup>2</sup> Laboratoire MAHERA, IFREMER Nantes

<sup>3</sup> Université d'Orsay, Paris

# SOMMAIRE

<b>I. INTRODUCTION.....</b>	<b>3</b>
<b>II. ESTIMATION DES POPULATIONS DE TORTUES VERTES FEMELLES NIDIFIANTES A EUROPA.....</b>	<b>5</b>
II.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	5
II.1.1. <i>Présentation du site d'étude.....</i>	5
II.1.2. <i>Données disponibles.....</i>	6
II.1.3. <i>La collecte de données.....</i>	6
II.1.4. <i>L'analyse des données.....</i>	10
II.2. PRÉSENTATION ET ANALYSE DES RESULTATS.....	14
II.2.1. <i>Validité des données et des résultats.....</i>	14
II.2.2. <i>Estimation du nombre total de traces de tortues vertes femelles nidifiantes à Europa.....</i>	15
II.2.3. <i>Estimation du nombre de femelles nidifiantes par la méthode de marquage-recapture multiple (Jolly-Seber, 1965).....</i>	16
<b>III. SUIVI SATELLITAIRE DES DEPLACEMENTS DE TORTUES VERTES.....</b>	<b>18</b>
III.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	20
III.1.1. <i>Choix de la balise et des réglages.....</i>	20
III.1.2. <i>Marquage.....</i>	22
III.1.3. <i>Fonctionnement, acquisition et représentation des données de positions.....</i>	27
III.2. RÉSULTATS, ANALYSE ET INTERPRÉTATION DU SUIVI SATELLITAIRE DES DÉPLACEMENTS DE TORTUES VERTES.....	28
III.2.1. <i>Déplacements observés à Mayotte.....</i>	31
III.2.2. <i>Déplacements observés à La Réunion.....</i>	35
III.2.3. <i>Déplacements observés à Tromelin.....</i>	37
<b>IV. ETUDE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE TORTUES VERTES DE LA ZONE OUEST DE L'OCÉAN INDIEN.....</b>	<b>38</b>
IV.1. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.....	40
<b>V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....</b>	<b>46</b>
<b>VI. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>48</b>

## I. INTRODUCTION

Initié en 1970 par G. HUGHES sur le site d'Europa, le programme d'études des tortues vertes dans les îles Eparses a été poursuivi dans le cadre des activités du Service Météorologique de La Réunion entre 1973-74 par SERVAN sur Europa et BATORI sur Tromelin. Dès 1977, le programme a été repris dans le cadre de l'ISTPM/IFREMER. Il a été amplifié jusqu'en 1985 par J.Y. LEGALL, en relation avec les prélèvements de nouveaux-nés utilisés pour le ranching à l'île de La Réunion.

Les principales acquisitions dans le cadre de ces programmes ont porté sur :

- les migrations inter-sites,
- la périodicité du rythme inter annuel de ponte,
- l'estimation du nombre de nouveaux-nés par saison de ponte,
- l'estimation du nombre de femelles adultes par site et par saison,

En 1984, une proposition de programmation pluriannuelle (1985-1989), fondée sur les bilans de ces acquisitions a été élaborée. Nous avons considéré que, parmi l'ensemble des paramètres recueillis pour les évaluations de populations, certains étaient suffisamment stables et bien connus, pour ne pas justifier d'un effort d'investigation constant dans le cadre d'un programme de surveillance. Il s'agit notamment de paramètres intermédiaires comme les estimations du nombre de montées efficaces ou du nombre d'œufs par nid. En revanche, d'autres paramètres comme l'estimation du nombre de traces de montées quotidiennes, peuvent subir de fortes variations suivant les années. C'est pourquoi, il avait été jugé opportun, dans le cadre de ce programme à moyen terme, d'interrompre pendant cinq années le recueil des paramètres intermédiaires et de ne maintenir qu'une estimation des traces de montée de tortues. Au terme de ces cinq années, soit à partir de 1989, une nouvelle phase d'observation plus intense devait être mise en place.

Le présent programme a été initié lors de la réunion du Comité scientifique des îles Eparses, sous l'autorité de la Direction Régionale de l'Environnement (DIREN) le 3 avril 1995. Il a été établi pour répondre à la demande exprimée par la DIREN, Le Conseil Régional, le Conseil Général, les associations écologiques, et surtout, à la demande instante de Monsieur J. PERRAN-ROSS (Union International pour la Conservation de la Nature), de Monsieur A. BONNEAU (Ministère de l'Environnement) et de Madame BLANQUIE (Ministère des DOM-TOM) suite à une expertise réalisée en juin 1994 lors de la mission CITES (Convention sur le Commerce International des espèces menacées d'extinction).

Ce programme permet également de répondre aux diverses attentes des instances locales, nationales et internationales en matière de protection et d'étude des populations de tortues vertes dans les îles Eparses. Par ce biais, ce programme est susceptible de légitimer fortement la présence française sur ces territoires à travers un rôle de connaissance et de protection d'espèces menacées au niveau mondial tel que le suggère la nouvelle convention du droit de la mer. Cette légitimité est d'autant plus nécessaire que les ZEE attachées à ces îles recèlent d'importantes ressources pélagiques qui sont d'ores et déjà exploitées par les flottilles de pêche palangrière réunionnaises.

C'est donc dans cette perspective que ce programme permettra de réestimer les populations de tortues vertes à Europa, site majeur de ponte de l'ouest de l'océan Indien. Le programme innovant de marquages ARGOS et l'analyse génétique des populations apporteront de nouvelles précisions sur les populations de tortues vertes, leurs trajets et leurs lieux de migration.

Enfin, sous la pression de la communauté internationale, l'ensemble des pays de la sous région se mobilisent actuellement pour la protection des tortues marines. Ce programme a aussi pour but, de développer la coopération scientifique et technique sur ce sujet entre les différents pays de la zone, notamment avec la République Sud Africaine, les Seychelles, Mayotte, les Comores, Madagascar et la Réunion à partir des îles Eparses.

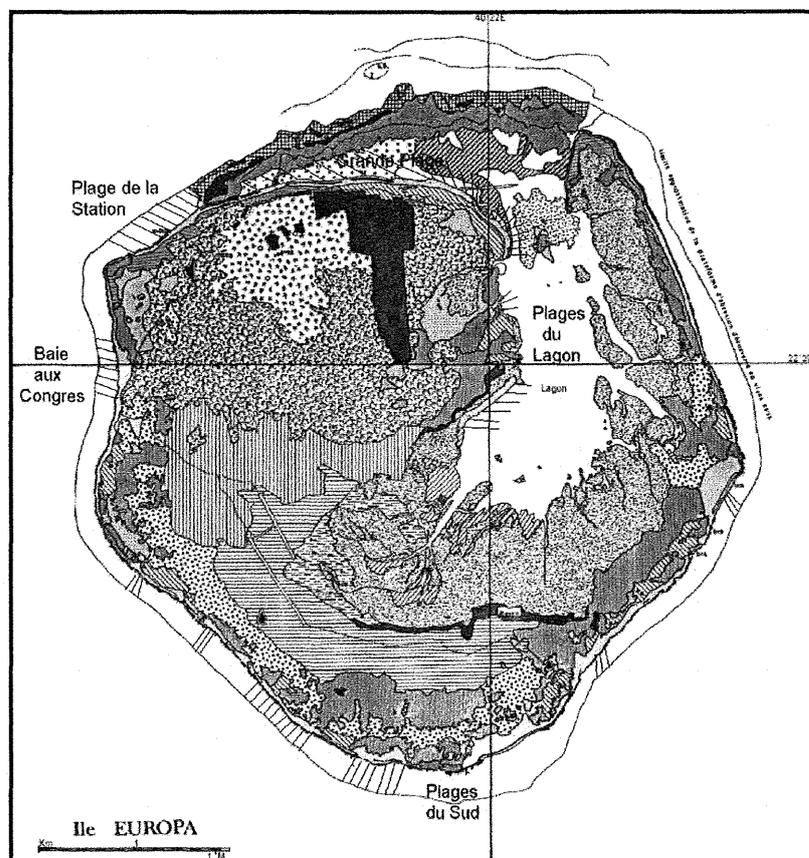
## II. ESTIMATION DES POPULATIONS DE TORTUES VERTES FEMELLES NIDIFIANTES A EUROPA

### II.1. MATERIELS ET METHODES

#### II.1.1. Présentation du site d'étude

Situé au sud du Canal de Mozambique, par 22°21'sud et 40°21' Est, distante d'un peu moins de 300 km de Madagascar, Europa est une île basse et sablonneuse, de forme arrondie (7 km de diamètre est-ouest). Un lagon peu profond mais très étendu occupe son centre (Fig. 1).

A Europa, 5 plages (ou groupes de plages) de dimension, de densité et de fréquentation variables ont été délimitées comme strates spatiales pour l'échantillonnage du nombre de traces de montées en ponte : Plage de la Station, Grande Plage Baie aux Congres, Lagon, et Plages du Sud. De part sa proximité et donc sa facilité d'accès, la plage de la Station a été retenue comme plage de référence dans le cadre de l'estimation du nombre de femelles de tortues vertes en ponte.



*Figure 1* : Localisation des plages de ponte à Europa

### II.1.2. Données disponibles

Les données de suivi des populations de tortues marines à Europa, récoltées par le personnel des Forces Armées de la Zone sud-ouest de l'océan Indien (FAZSOI), sont saisies, traitées et analysées par le laboratoire IFREMER de La Réunion. Elles rassemblent dans des fichiers informatiques, les relevés de marquages-recaptures de décembre 1995 à juillet 1996. Les différentes informations relevées comprennent :

- Date et N° de marque de chaque tortue marquée ou relue (période 1995/1996)
- Nombre de traces de montées journalières sur chaque plage identifiée
- Mesures individuelles de la longueur courbe (Lc)

Les données ont été saisies sous une base de données ACCESS, afin de faciliter leur tri et leur analyse. Les traitements statistiques ont été réalisés à partir des logiciels EXCEL et S+.

### II.1.3. La collecte de données

#### *a) Opération diurne : Le comptage des traces*

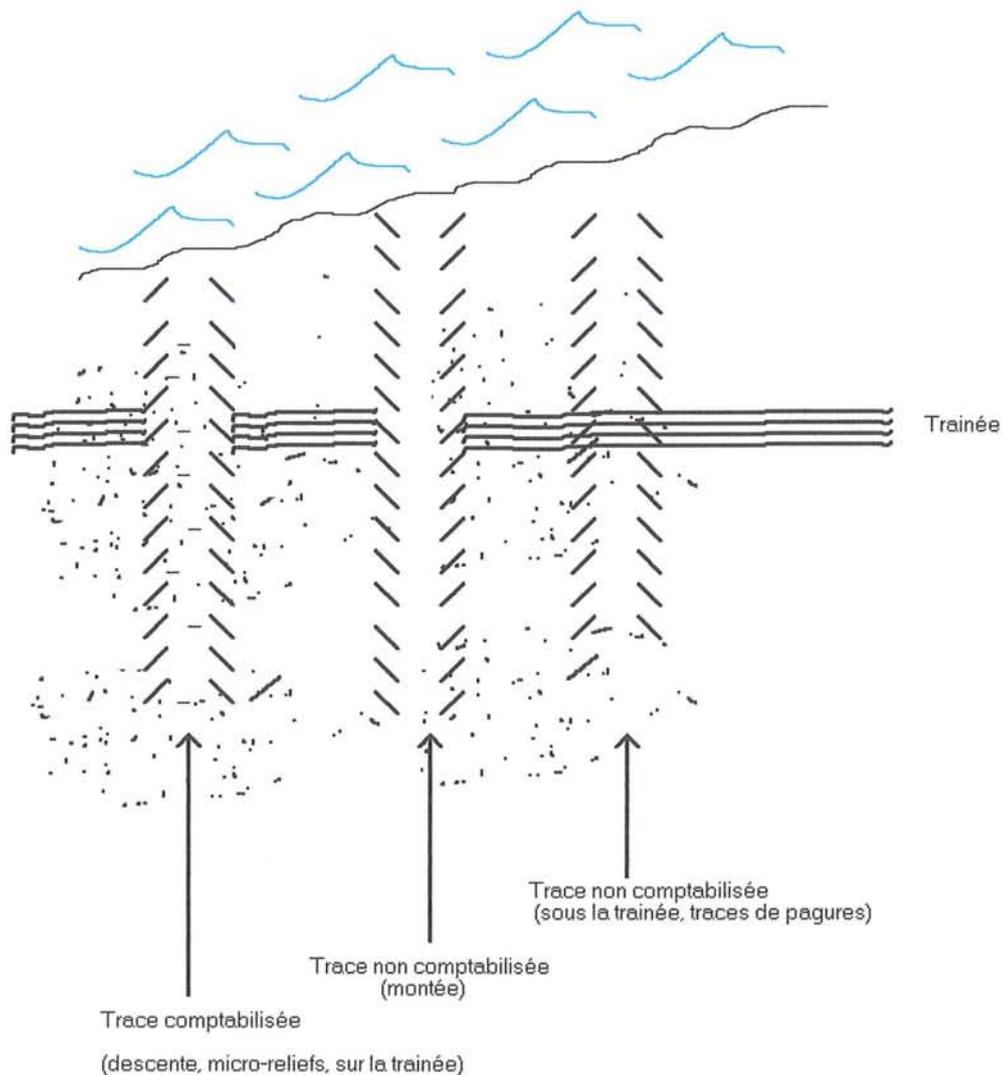
Sur Europa, les différentes plages ont été échantillonnées selon les fréquences indiquées ci-dessous (Tab. 1)

PLAGES JOURS	Station ST	Grande Plage GP	Baie Aux Congres BAC	Plage Lagon PL	Plage Sud PS
1	x	x			
2	x		x		
3	x	x			
4	x			x	
5	x	x			
6	x		x		
7	x	x			
8	x				x
9	x	x			
10	x		x		
11	x	x			
12	x			x	
13	x	x			
14	x		x		
15	x	x			
16	x				x
17	x	x			
18	x		x		
19	x	x			
20	x			x	
21	x	x			
22	x		x		
23	x	x			
24	x				x
25	x	x			
26	x		x		
27	x	x			
28	x			x	
29	x	x			
30	x		x		

*Tableau 1* : Fréquences d'échantillonnage des plages d'Europa pour la période 1995-96

Pour chaque plage échantillonnée, le protocole d'observation est le suivant :

- la plage est parcourue d'un bout à l'autre,
- les observations ont lieu le matin afin que le vent ou la pluie n'estompe pas les reliefs, surtout pour les sables fins,
- seule la trace de descente est comptabilisée (chevron orienté vers la mer). On a ainsi directement un recensement du nombre de tortues venues sur la plage (Fig. 2).
- les traces fraîches sont distinguées des traces anciennes de deux manières :
  - ✓ lorsque la texture du sable est trop grossière, les traces fraîches et anciennes sont très semblables. En traînant derrière lui, après le comptage matinal, un «râteau» qui lisse le sable, l'observateur peut au matin suivant distinguer les traces fraîches qui ont traversé l'empreinte du râteau,
  - ✓ soit en remarquant les micro-reliefs (marque de la carapace, de la queue) qui n'existe que sur les traces récentes et disparaissent rapidement (importance du comptage de traces le matin). Les traces plus anciennes sont érodées par les passages successifs des pagures (bernard-l'ermite).



**Figure 2** : Distinction des traces pour le comptage.

## b) Opérations nocturnes : marquages et mensurations

Du fait des contraintes logistiques, les opérations de marquages, relectures et mensurations ne sont réalisées que sur la plage de la Station (Fig. 3).

L'existence d'un platier et d'un marnage relativement important, oblige à tenir compte des marées. Les sorties nocturnes ont été synchronisées avec les marées hautes et les heures de coucher et de lever du soleil, la nuit tombante vers 19h00, le jour se levant vers 5h30.

Les sorties ont donc eu lieu à la nuit tombée un peu avant l'heure de haute mer. Elle dure de 3h00 à 6h00.

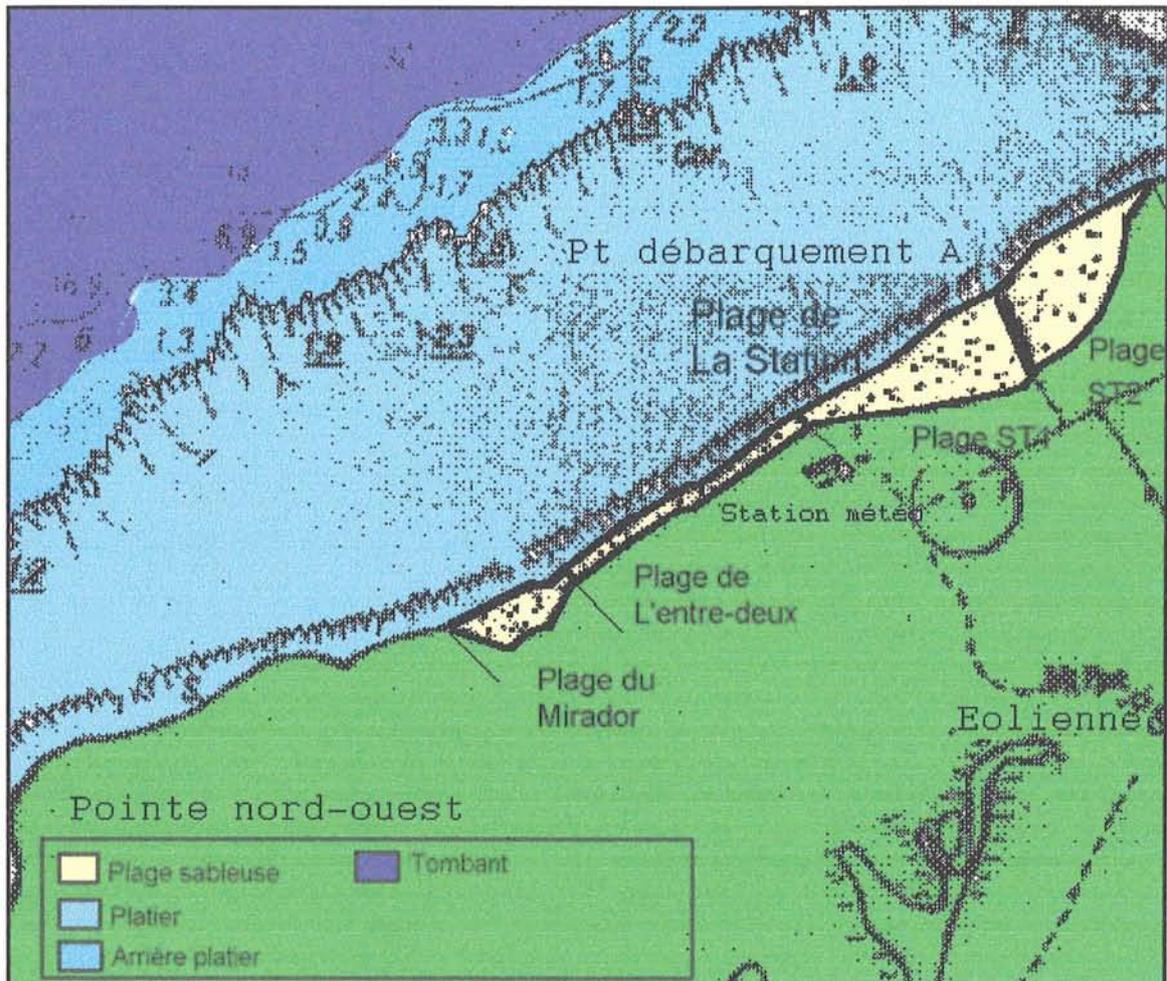


Figure 3 : La Plage de la Station

### Le marquage :

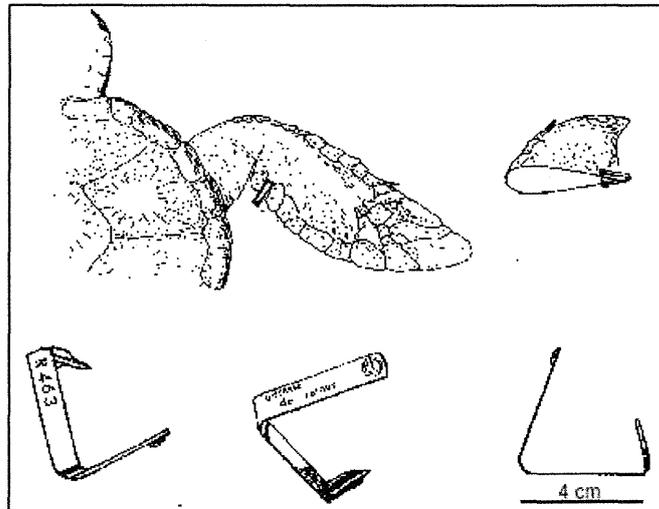
Les tortues sont repérées soit visuellement, soit par le bruit de leur approche, soit encore en identifiant une trace de montée fraîche.

Après s'être assuré que la tortue n'est pas déjà marquée, on procède au marquage :

- choix d'un numéro de marque dans l'ordre chronologique des marquages, ex : C430 - C 431 - C432 ;
- positionnement de la marque sur la pince ;
- marquage, sur la bordure postérieure de la rame avant droite entre le premier et le

deuxième « lobe », la pression sur la pince n'est pas relâchée tant que le déclic n'a pas été entendu. Il faut donc s'efforcer de suivre les mouvements de la tortue (Fig.4);

- vérification de la bonne fixation de la marque.



*Figure 4* : Présentation et positionnement d'une marque métallique type « Monel »

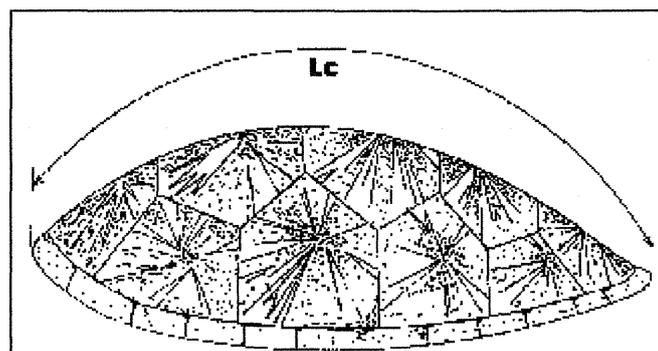
Plusieurs essais sont parfois nécessaires pour marquer une tortue. Pour une marque bien posée, il peut y avoir jusqu'à 3 marques utilisées à perte (tordues, ...). Celles-ci sont ramassées de façon à ne pas les confondre avec les marques trouvées de temps en temps sur les plages, qui correspondent à des pertes par des tortues précédemment marquées.

Tous les animaux déjà marqués et revus ont été répertoriés chaque jour.

#### Prise des mensurations :

Elle ne concerne que les tortues nouvellement marquées ou celles qui ont été marquées les années précédentes et que l'on revoit pour la première fois à cette saison (marques d'une série différente).

Pour des raisons pratiques, seule la longueur courbe (Lc) a été mesurée (Fig.5). Elle permet de suivre l'évolution des classes de taille de la population.



*Figure 5* : Mensuration de la longueur courbe

#### II.1.4. L'analyse des données

##### a) *Estimation du nombre de traces (nombre de montées).*

On souhaite disposer d'une estimation par saison (période de l'été austral) du nombre de tortues femelles nidifiantes sur l'île. A cet effet, on utilise les comptages de traces dont le protocole d'observation a été décrit dans le § II.1.a., et notamment dans le Tableau 1.

##### (1) *La Méthode des rapports (Le Gall et al, 1985)*

Elle consiste à comparer les nombres de traces comptabilisées le même jour sur les différentes plages, aux comptages effectués sur la plage de la Station. Cette dernière représente la plage de référence. En effet, les comptages y ont lieu quotidiennement d'une part, et d'autre part, les marquages et recaptures n'ont lieu que sur cette plage.

Cette méthode calcule pour chaque plage un coefficient d'extrapolation spatiale défini comme le rapport du nombre de traces comptées sur chaque plage, au nombre de traces comptées sur la plage de la Station le même jour. L'estimation du nombre total de traces sur l'ensemble des plages est obtenue en extrapolant les comptages réalisés sur la plage de la Station à partir de ces coefficients d'extrapolations (voir Le Gall et al, (1985) pour une description plus précise de la méthode).

La méthode des rapports fournit une première estimation de la population de femelles nidifiantes sur l'ensemble des plages d'Europa.

##### (2) *La méthode basée sur l'échantillonnage aléatoire stratifié des plages : validité et adaptabilité de la méthode*

Cette méthode tient compte du fait que l'échantillonnage est aléatoire stratifié par plage.

Il semble intéressant de comparer l'estimation obtenue en considérant un échantillonnage aléatoire stratifié, à celle obtenue à partir d'un coefficient d'extrapolation spatiale (voir méthode des rapports ci-dessus). A priori, on peut penser que ce type de coefficient présente un intérêt si :

- a) La plage de référence a une abondance très élevée en termes de remontées de tortues nidifiantes et cette abondance est représentative de l'abondance totale sur l'île. Les comptages de cette plage seraient alors utilisés pour estimer les remontées sur les autres plages, ce qui *in fine* améliorerait la précision de l'estimation totale. Cet argument apparaît cependant discutable, car la plage de la Station à Europa est celle où le nombre de remontées est le plus faible.
- b) On souhaite pouvoir modifier le protocole expérimental dans le futur, en n'échantillonnant que cette plage, et en déduisant le nombre de remontées sur l'île.

Les estimateurs de la taille de la population et l'estimation de leur variance sont présentés ci-après.

**Les paramètres :**

$\hat{N}_{plage}^T$  = Nombre de traces estimées par plage

$N_{obs}^T$  = Nombre de traces observées

$f_{plage}$  = Taux d'échantillonnage

$\hat{S}_{plage}^2$  = Variance estimée du nombre de traces observées

$V(\hat{N}_{plage}^T)$  = Variance du nombre de traces estimées par plage

$\bar{N}^T$  = Nombre de traces moyennes

$n$  = Nombre de jours échantillonnés

$N$  = Nombre de jours totaux sur la période étudiée

Estimation pour une plage :

Le nombre de traces dans la saison sur une plage donnée est estimé par :

$$\hat{N}_{plage}^T = \frac{1}{f_{plage}} N_{obs}^T$$

où

$$f_{plage} = \frac{\sum \text{Jours Echantillonnés dans Saison}}{\sum \text{Jours Saison}}$$

est la fréquence d'échantillonnage de la plage

La variance de cet estimateur est :

$$V(\hat{N}_{plage}^T) = N_{jours} \hat{S}_{plage}^2 \frac{(1 - f_{plage})}{f_{plage}}$$

où

$$\hat{S}_{plage}^2 = \frac{1}{n-1} [\sum (N_{obs}^T)^2 - n(\bar{N}^T)^2] \text{ ou } \hat{S}_{plage}^2 = \frac{1}{n-1} (N_{obs}^T - \bar{N}^T)^2$$

Estimation à l'ensemble de l'île :

Puisqu'il s'agit d'estimer un total, cette estimation s'obtient en additionnant les estimations relatives à chaque plage :

$$\hat{N}_{ile}^T = \sum N_{plage}^T$$

Du fait de l'indépendance des strates, la variance de cet estimateur est :

$$V(\hat{N}_{ile}^T) = \sum V(\hat{N}_{plage}^T)$$

## **b) Estimation du nombre de femelles nidifiantes**

### **(1) La méthode de marquage-recapture multiple (Jolly-Seber, 1965)**

Elle fournit une estimation journalière du nombre de femelles nidifiantes à partir des données de marquages recaptures multiples.

Dans cette estimation, les méthodes de Seber (1965) et de Jolly-Seber (1965) ont été utilisées. Seule la méthode de Jolly-Seber, plus robuste, a été finalement retenue pour l'estimation du nombre de femelles nidifiantes sur la plage de la station d'Europa.

L'estimation ponctuelle obtenue par cette méthode a été couplée avec une procédure de bootstrap (Efron, 1982) qui présente les avantages suivants :

- elle fournit des estimateurs qui tiennent compte de la variabilité d'échantillonnage ;
- elle associe à chaque estimation, un calcul de la précision sous forme d'une variance ou d'un intervalle de confiance ;
- elle ne requiert aucune hypothèse sur la distribution des données, contrairement à certaines méthodes d'estimation.

Cette procédure a ainsi été préférée à la Méthode de Manly (1984) qui propose des formules pour calculer la variance de l'estimateur de Jolly-Seber.

Le bootstrap (Efron, 1982) est une procédure de rééchantillonnage où les paramètres de la distribution simulée sont estimés d'après l'échantillon. On cherche à reproduire la variabilité d'échantillonnage de manière cohérente avec l'information contenue.

A cet effet, on simule un grand nombre de rééchantillons. Chaque rééchantillon est obtenu comme suit :

- a) Pour chaque jour  $i$  : si on a capturé «  $n_i$  » tortues ( $1, 2, \dots, n_i$ ), on simule un rééchantillon avec remise de taille  $n_i$  suivant une multinomiale de taille  $n_i$  avec équiprobabilité des tortues. Cette opération est répétée pour chaque jour échantillonné dans les données de base.
- b) L'ensemble des rééchantillons journaliers obtenus constitue un rééchantillon qui reproduit les données de base. Une estimation est donc obtenue pour ce rééchantillon.

A l'issue de la simulation, on dispose donc d'un grand nombre d'estimations correspondant chacune à un rééchantillon. Les estimations bootstrap consistent à calculer la moyenne et la variance de ces estimations, et éventuellement un intervalle de confiance à partir de la distribution empirique (histogramme) des estimations. L'avantage de cette méthode est que les estimations obtenues sont plus robustes que des estimations ponctuelles et qu'elles intègrent la variabilité due à l'échantillonnage.

Nota : La méthode de Jolly-Seber permet également d'estimer la mortalité ( $\phi_i$ ) et le recrutement nets ( $b_i$ ) entre deux dates d'observations. Ces estimations ne seront pas considérées dans cette étude.

**Les paramètres :**

$m_i$  = Nombre de tortues marquées de l'échantillon au jour  $i$

$n_i$  = Nombre de tortues capturées de l'échantillon au jour  $i$  (déjà marquées ou pas)

$z_i$  = Nombre de tortues marquées qui ne sont pas dans l'échantillon mais qui seront capturées par la suite

$R_i$  = Nombre de tortues marquées qui ont été vues dans l'échantillon  $i$  la dernière fois et qui seront capturées par la suite

$S_i$  = Nombre de tortues marquées et relâchées après l'échantillon  $i$

$\hat{M}_i$  = Nombre de tortues marquées dans la population au temps du  $i^{\text{ème}}$  échantillon

$\hat{\alpha}_i$  = Proportion de tortues marquées dans la population

$\hat{N}_i$  = Nombre de tortues dans la population au jour  $i$

Hypothèses :

La probabilité de recapture est identique pour chaque tortue marquée

Dans ce cas,  $m_i$  équivaut à  $s_i$  donc  $M_i - m_i$  équivaut à  $z_i$

La proportion de recapture est égale que l'animal ait été ou non dans l'échantillon  $i$

Estimation pour la plage échantillonnée.

$$\frac{R_i}{m_i} \cong \frac{z_i}{\hat{M}_i - m_i} \text{ ou } \hat{M}_i = \frac{(S_i + 1)Z_i}{R_i + 1} + (m_i + 1)$$

$$\hat{\alpha}_i = \frac{m_i + 1}{n_i + 1}$$

$$\hat{N}_i = \frac{\hat{M}_i}{\hat{\alpha}_i}$$

Estimation à l'ensemble de l'île par extrapolation.

Les marquages-recaptures n'ayant été réalisés que sur la plage de la Station, l'estimation du nombre total de femelles nidifiantes à Europa pour la période de décembre 1995 à mars 1996 a été obtenue à partir du rapport du nombre total de traces sur l'ensemble de l'île au nombre total de traces sur la plage de la Station, et ce pour la période de référence (saison estivale, c'est à dire de décembre à mars). Ce coefficient a permis d'extrapoler le nombre de femelles nidifiantes estimé sur la plage de la Station à l'ensemble de l'île.

$$\hat{N}_{Europa}^{Femelles} = \hat{N}_{Station}^{Femelles} \times \frac{\hat{N}_{Europa}^{Traces}}{\hat{N}_{Station}^{Traces}}$$

Noter que le nombre de traces sur la plage de la Station est parfaitement connu (aux erreurs de mesures près), puisque cette plage est observée chaque jour (en fait, il s'agit d'un recensement et non d'un échantillonnage).

Du fait de l'indépendance de l'échantillonnage pour compter les traces et des marquages-recaptures, la variance se déduit aisément par :

$$V(\hat{N}_{Europa}) = \frac{V(\hat{N}_{Station}^{Femelles})}{(N_{Station}^{Traces})^2} \times V(\hat{N}_{Europa}^{Traces})$$

## II.2. PRESENTATION ET ANALYSE DES RESULTATS

### II.2.1. Validité des données et des résultats.

Dans le cas présent, les faibles moyens humains disponibles (1 homme à chaque mission pour l'ensemble de l'île) n'ont pas permis la réalisation d'un échantillonnage suffisant du nombre de montées (traces) sur les plages éloignées de la Station tel que la plage du Sud et la plage du Lagon, auxquelles correspondent pourtant une part importante du nombre de remontées sur l'île.

Dans le cadre d'une estimation de population de tortues marines, l'expérience des chercheurs a montré qu'il est essentiel que les calculs soient basés initialement sur un échantillonnage journalier permanent, c'est à dire constant et régulier sur toute la durée de l'étude. A partir de ces résultats pilotes, il est ensuite possible de faire varier le taux d'échantillonnage en fonction des résultats, et selon les moyens disponibles et les objectifs recherchés. L'intérêt d'un échantillonnage permanent est de calculer avec précision les différents estimateurs (nombre moyen de ponte, intervalle de temps entre deux pontes, nombre de traces amenant à une ponte, ...), permettant d'estimer le nombre de reproducteurs femelles fidélisés à une zone donnée (plage ou ensemble de plages). Un relevé de traces régulier sur les autres plages permet ensuite d'estimer de façon plus fiable la population annuelle de femelles reproductrices sur l'ensemble de l'île.

Une estimation du nombre de tortues femelles en ponte a pu être ainsi réalisée pour la période 95/96, à partir des différentes méthodes présentées précédemment.

## II.2.2. Estimation du nombre total de traces de tortues vertes femelles nidifiantes à Europa

### a) *Résultats basés sur la stratification des plages et le taux d'échantillonnage.*

Le nombre de traces de montées en ponte a été estimé à 15631 ( $\pm$  2792) pour la période allant du mois de décembre 1995 à mars 1996 (Tab. 2).

	Grande Plage	Baie au congré	Lagon	Plage Sud	Station	Europa
		ETE Austral				
Nbre Jours échant	51	30	11	7	106	
Nbre Jours Total	106	106	106	106	106	106
Taux Echant	0.481132075	0.283018868	0.10377358	0.066037736	1	
NT Observé	2890	623	315	234	845	
<b>NT Plage Estim</b>	<b>6006.666667</b>	<b>2201.266667</b>	<b>3035.45455</b>	<b>3543.428571</b>	<b>845</b>	<b>15631.8165</b>
NT Moy	56.66666667	20.76666667	28.6363636	33.42857143	7.97169811	
NT Moy <sup>2</sup>	3211.111111	431.2544444	820.041322	1117.469388		
SOM NT <sup>2</sup> obs	241294	17975	13367	11620		
S <sup>2</sup> plage obs	1550.546667	173.7022989	434.654545	632.952381		2791.85589
<b>V(NT plage)</b>	<b>177248.766</b>	<b>46644.85732</b>	<b>397906.479</b>	<b>948886.0408</b>		<b>1570686.14</b>

*Tableau 2* : Résultats de l'estimation du nombre total de montées (nombre de traces) à Europa. Noter que le nombre de traces sur la plage de la Station correspond à la vraie valeur et non à une estimation, puisque la plage est échantillonnée chaque jour.

### b) *Comparaison des estimations annuelles du nombre de traces obtenues par les méthodes dites de « l'échantillonnage aléatoire stratifié » et des « rapports »*

La comparaison des résultats obtenus à partir de la méthode basée sur l'échantillonnage aléatoire stratifié et de la méthode des rapports montre une différence significative (Tab. 3). En effet, l'estimation du nombre de traces annuelles obtenu par la méthode des rapports est significativement plus faible avec une variance associée largement supérieure. Les arguments pouvant conduire à l'adoption de cette méthode (voir § avant) n'étant donc pas justifiés ici, cette méthode sera désormais délaissée au profit de la méthode basée sur l'échantillonnage aléatoire stratifié.

Année	Nbre de jour Echant	Nbre traces Estimées (TE)	Var NT (TE)	Ecart-type (TE)	Estim Legall (Rapports)	Var Legal (Rapports) <sup>l</sup>	Ecart-type (Rapport)
1982/83	111	<b>32513</b>	<i>317816.998</i>	563.75	<b>28833</b>	<i>16903 10<sup>6</sup></i>	130011,538
1983/84	119	<b>48361</b>	<i>624667.2396</i>	790.35	<b>39600</b>	<i>11.9 10<sup>6</sup></i>	3449,63766
1984/85	105	<b>15635</b>	<i>190149.4988</i>	436.06	<b>12836</b>	<i>1.4 10<sup>6</sup></i>	1067,70783
1995/96	106	<b>15631</b>	<i>1570686.143</i>	1253.27	<b>14973</b>	<i>3.182 10<sup>7</sup></i>	5640,92191

*Tableau 3* : Evolution de l'estimation saisonnière du nombre total de traces à Europa. Comparaison des méthodes des rapports et du taux d'échantillonnage (TE).

La variabilité inter-annuelle très importante du nombre de traces de montées en ponte ne permet pas actuellement de conclure sur l'évolution du nombre de femelles nidifiantes à Europa. Seul un suivi régulier à long terme sur l'ensemble de l'île ou sur

une plage suffisamment représentative permettra d'appréhender la dynamique des populations de tortues vertes femelles nidifiantes à Europa. Ce constat est également valable pour l'ensemble des sites de ponte.

### II.2.3. Estimation du nombre de femelles nidifiantes par la méthode de marquage-recapture multiple (Jolly-Seber, 1965)

#### *a) Estimation du nombre de femelles nidifiantes sur la plage de la Station*

L'analyse des données (estimation du nombre de tortues femelles par l'estimateur de Jolly-Seber, annexe1) fait apparaître une période durant laquelle le nombre estimé de femelles nidifiantes sur la plage de la Station reste stable à des valeurs élevées (Tab. 4). Cette période correspond au pic de ponte annuel observé sur cette île. On supposera que cette fenêtre située sur une durée de 24 jours, correspond à la stabilisation de la population de tortues autour de l'île, c'est à dire qu'il n'y a pas plus d'immigration vers l'île et pas encore d'émigration loin de l'île. On a estimé le nombre de femelles nidifiantes ayant fréquenté la plage de la Station en prenant la moyenne des estimations journalières sur la période étudiée. Un intervalle de confiance approché peut-être évalué en considérant cette moyenne  $\pm 2$  écart-types.

Jour	Estimation moyenne (bootstrap) de Jolly-Seber	Erreur quadratique moyenne	Estimation corrigée	Ecart-type	Coefficient de variation
9	81.5036	0.6859	118.8272343	1.457938475	
10	111.0492	0.6679	166.2662075	1.497230124	
11	118.91	0.6693	177.6632302	1.494098312	
12	152.1905	0.8815	172.6494611	1.134429949	
13	116.89	0.6223	187.8354491	1.606941989	
14	124.0033	0.526	235.7477186	1.901140684	
15	85.8336	0.3074	279.2244632	3.253090436	
16	89.3045	0.4331	206.1983376	2.308935581	
17	113.6405	0.453	250.8620309	2.207505519	
18	134.6347	0.5422	248.3118775	1.844337883	
19	119.0467	0.4502	264.4306975	2.221235007	
20	91.759	0.5511	166.5015424	1.814552713	
21	144.8328	0.5771	250.9665569	1.732801941	
22	121.8527	0.3819	319.0696517	2.618486515	
23	118.0071	0.4702	250.9721395	2.126754573	
24	144.6222	0.6011	240.5959075	1.663616703	
25	127.0376	0.5175	245.483285	1.93236715	
26	114.1123	0.452	252.4608407	2.212389381	
27	140.7764	0.4945	284.6843276	2.022244692	
28	119.7327	0.5095	235.0003925	1.962708538	
29	129.2261	0.5762	224.2729955	1.735508504	
30	102.7842	0.5536	185.6651012	1.806358382	
31	115.5227	0.5631	205.154857	1.775883502	
32	147.6521	0.6917	213.4626283	1.44571346	
Résultats	119.3718542		<b>224.2627889</b>	<b>45.77627001</b>	<b>0.03020454</b>

*Tableau 4* : Estimation journalière du nombre de femelles par l'estimateur de Jolly-Seber

Le nombre de femelles nidifiantes sur la plage de la Station d'Europa pour la période de l'été austral 1995-96 a été de 224 individus ( $\pm 92$ ). Le coefficient de variation de 3% indique une faible variance de cette estimation.

**b) Estimation du nombre total de femelles nidifiantes à Europa par extrapolation.**

Le nombre de femelles nidifiantes sur l'ensemble des plages à Europa pour la période de décembre 1995 à mars 1996 a été de 4144 individus ( $\pm 68$ ).

$$\hat{N}_{Europa}^{Femelles} = 224 \times \frac{15632}{845}$$

$$\hat{N}_{Europa}^{Femelles} = 4144$$

avec une variance estimée à :

$$V(\hat{N}_{Europa}) = \frac{(45.77)^2}{(845)^2} \times 1570686.14$$

$$V(\hat{N}_{Europa}) = 4608.268$$

### III. SUIVI SATELLITAIRE DES DEPLACEMENTS DE TORTUES VERTES

L'étude et la conservation des populations de tortues marines, passent par une meilleure connaissance de sa biologie mais aussi de ses migrations océaniques entre les sites de ponte et les aires d'alimentation.

Dans la plupart des pays de l'océan Indien occidental, les informations concernant les habitats et la dynamique des populations de tortues marines sont incomplètes. Nos connaissances sur les sites de ponte sont beaucoup plus importantes que celles concernant les sites de croissances (zone de pâturage) et leur vie pélagique en général. Cette dernière partie, qui représente plus de 90 % de la vie de l'animal, est encore peu étudiée. Parallèlement, nos informations sont incomplètes sur l'étendue et l'impact des actions humaines aux différents stades de leur vie. Ces informations sont pourtant fondamentales à leur préservation et à leur gestion. Il était donc essentiel de déterminer les techniques et les moyens d'étude et de suivi des migrations océaniques et des déplacements sur les aires d'alimentation de tortues vertes adultes. L'évolution technologique de ces dernières années a permis la mise au point de nouveaux outils d'étude et de suivi, notamment de marques « actives », utilisables en milieu marin. Pour cela, le choix s'est porté sur l'utilisation de balises ARGOS, matériels qui bénéficient d'avancées technologiques considérables et qui permet de suivre les déplacements journaliers d'animaux marins par satellite.

Plusieurs éléments ont figuré dans le choix du système de suivi : les distances importantes que les tortues marines sont susceptibles de parcourir ont imposé un système de suivi global (à grande échelle), capable de s'adapter au comportement de l'animal (vie en mer, plongées fréquentes, montées à terre), robuste et autonome pour pouvoir suivre l'animal sur une période de sa vie assez longue (de l'ordre de plusieurs mois). Le système de localisation par balisage ARGOS, s'est avéré être le moyen le plus efficace pour répondre à ces contraintes.

Dans le cadre de ce programme, nous avons obtenu trois financements pour le suivi des migrations des tortues marines (Ministère de l'Outre Mer, la Région Réunion et la Collectivité Territoriale de Mayotte). Sur les six balises commandées seules trois ont été placées à ce jour, ce qui a permis de réaliser le suivi de trois tortues vertes, une à partir de Mayotte, une sur l'îlot de Tromelin et une provenant du Ranch de St-Leu (La Réunion).

Dans le cadre d'une mission effectuée à Mayotte, « *Ilana* » une tortue verte femelle nidifiante a été marquée et suivie par cette méthode (financement Collectivité Territoriale de Mayotte). Il s'agissait là du premier essai de balisage ARGOS d'une tortue marine réalisé à Mayotte, et le deuxième dans la zone (une expérience similaire a été menée en Afrique du Sud). La pose de la balise a eu lieu le 15 septembre 1997.

Le second suivi est actuellement réalisé dans le cadre général de la reconversion du Ranch de St-Leu en Centre de Découverte et d'Etude des Tortues Marines qui est d'assurer la préservation des tortues marines dans leur milieu naturel. Pédagogique grâce au parrainage des tortues relâchées par des scolaires qui suivent le protocole de réacclimatation à la vie sauvage et qui sont sensibilisés à la préservation des espèces de tortues marines et de leurs milieux de vie. Le suivi scientifique doit confirmer la

capacité tortues vertes semi-adultes (4 à 6 ans), nées à Tromelin mais grossies en captivité (ranching de la ferme CORAIL de La Réunion), à se réacclimater aux conditions du milieu naturel et à participer au renouvellement naturel des populations sauvages.

Le protocole suivi doit garantir à terme :

- 1) la réacclimatation des individus relâchés, en tenant compte des caractéristiques géographiques de La Réunion et de la biologie de l'espèce concernée dans la zone sud-ouest de l'océan Indien;
- 2) le suivi par des techniques de marquage et de tracking satellitaire sur une grande zone géographique.

L'intérêt écologique de réintroduire dans le milieu naturel des animaux captifs n'est réel que dans la mesure où sont assurées la survie des animaux et leur capacité à participer au renouvellement de l'espèce. Cela implique que ces animaux soient :

- aptes à s'alimenter de façon autonome,
- aptes à échapper à leurs prédateurs naturels,
- aptes à participer au renouvellement de l'espèce, et qu'ils aient donc conservé ou acquis le comportement de reproduction

Dans le cas d'espèces migratrices, comme la tortue franche, la capacité à participer à la reproduction naturelle de l'espèce est étroitement liée au comportement migratoire.

Il est communément admis que les paramètres naturels du milieu qui permettront aux tortues franches de revenir après plusieurs années sur des sites de ponte favorables, sont enregistrés au cours des premières semaines de vie.

Les tortues vertes captives depuis plusieurs années peuvent-elles acquérir le comportement migratoire qui doit leur permettre de :

- rejoindre les sites d'alimentation pour se nourrir?
- revenir pour se reproduire sur des sites de pontes favorables?

Le suivi des tortues relâchées dans le temps doit permettre de répondre à ces questions.

Le 25 mars 1998, une balise ST-10 a été placée à la carapace de « Mars », une tortue verte âgée de 5 ans, qui a été relâchée sur la plage de St-Leu (La Réunion). Un second individu sera relâché en hiver austral.

Le troisième suivi a été réalisé le 7 avril 1998 à partir de Tromelin. « Reine », une tortue verte sauvage adulte a été marquée avec une balise ST-6.

*En 1998, trois autres balises (1 ST-6 et 2 ST-10) seront placées sur deux tortues vertes femelles nidifiantes à Europa et sur une tortue verte d'élevage à La Réunion. Les résultats de ces suivis feront l'objet d'un complément au présent rapport.*

## III.1. MATERIELS ET METHODES

### III.1.1. Choix de la balise et des réglages

Le principe de la localisation satellitaire par balise ARGOS est utilisé depuis plusieurs années pour le suivi d'animaux susceptibles de présenter des déplacements importants, à une échelle spatiale que seul le suivi satellitaire permet d'appréhender (suivi global).

Une balise ARGOS est un dispositif d'émissions de fréquences vers les satellites qui couvrent la zone géographique suivie (susceptible d'être le terrain d'évolution de l'animal marqué). Les réceptions des satellites permettent alors d'estimer les coordonnées (Latitude, Longitude) de la balise lors des émissions. Ces positions sont transmises à la société CLS ARGOS à Toulouse, qui les fournit alors aux utilisateurs. A noter que pour les animaux aquatiques, la balise ne peut émettre que lorsque son dispositif de transmission (antenne et capteur SWS) est hors de l'eau.

Les balises retenues sont les modèles ST-10 et ST-6 proposée par la société Telonics, leader mondial dans la conception de dispositifs ARGOS appliqués au suivi d'animaux. Ces balises sont des modèles adaptés au milieu marin : Elles mesurent environ 11 x 4 x 2 cm, pour un poids d'environ 350 g (Fig. 6). Elles sont composées d'un dispositif électronique dans un boîtier étanche en matériaux composites, d'une antenne d'émission, de deux vis en métal en contact avec le milieu extérieur servant de commutateur d'eau de mer (la balise ne peut émettre que lorsque ces deux vis ne sont plus en contact électrique, c'est-à-dire quand elles sont à l'air libre) et d'un aimant séparable qui sert d'interrupteur de mise en marche.



Figure 6 : Deux modèles de balise (ST-6 à gauche et ST-10 à droite)

Des réglages des caractéristiques d'émission de la balise sont possibles. L'autonomie en énergie du dispositif d'émission dépend de la fréquence des émissions. Le « paramétrage » de la balise doit donc être défini selon les caractéristiques biologiques de l'animal suivi et des caractéristiques des informations que l'on souhaite obtenir (fréquence d'observations, durée du suivi).

La région occidentale de l'océan Indien est couverte par trois satellites de localisation (NOAA-11, NOAA-12 et NOAA-14), qui effectuent des passages réguliers au dessus de la zone. Les horaires de la journée où cette couverture est maximale sont déterminées en fonction des horaires de passage (Tab.5).

		JOURS (1-10 octobre 1997)									
		(Days)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
HEURES (Hours)	0	D	D	D					D	D	D
	1										
	2	C			C	C	C		C	C	C
	3	C	C	BC	B	B	C				C
	4	B	B	C	C	C		B	BC	BC	B
	5		BD	B	B	B					B
	6	B						B	B	B	
	7										
	8										
	9	D	D								D
	10					D	D	D	D	D	
	11	D	D						D	D	D
	12					D	D	D			
	13				C					C	
	14	C	C	C			C	C	C		
	15	B	B	BC	C			B	BC	BC	B
	16		BC	B	B	B	BC	C			
	17	B					B	B	B	B	B
	18			B		B					
	19										
	20										
	21										
	22	D	D	D	D				D		D
	23			D	D			D		D	

B = NOAA-11  
C = NOAA-12  
D = NOAA-14

**Distribution des passages satellites (NOAA-11, 12, 14) pour la zone de Mayotte (12°S et 45°E) à partir d'une élévation comprise entre 8 et 75°**

**Tableau 5:** Passages satellitaires et heures choisies pour la mise en marche de la balise

Dans le cadre du suivi d' « Ilana » à Mayotte, la balise a été réglée pour fonctionner de manière discontinue (pour augmenter l'autonomie de ses batteries électriques), il a fallu choisir des cycles de fonctionnement en accord avec ces passages maximaux (heures encadrées dans le Tableau1). Il a donc été choisi de la mettre en marche à 10 heures du matin (heure GMT), avec des cycles de fonctionnement-mise en veille de 6 heures alternativement. La balise pouvait émettre durant des plages horaires de 6 heures,

espacées de périodes d'arrêt de 6 heures également. Les localisations obtenues durant les plages d'émissions correspondent à des périodes où la tortue est en surface (respiration ou nage en surface) ou hors de l'eau (sur des plages de pont). Chaque émission est espacée de 45 secondes, intervalle minimum autorisé par les services Argos.

Pour les cas de La Réunion (ST-10) et de Tromelin (ST-6), les balises ont été réglées de façon à émettre en permanence, dès que les tortues émergent. Le choix de ce réglage a été adopté, afin d'augmenter le nombre de positionnements journaliers et d'améliorer ainsi la précision du suivi au détriment de la durée de vie de la balise.

Les points GPS sont calculées à partir d'une moyenne de positions qui est transmise, moyenne établie à partir des messages successifs (toutes les 45 secondes) captés par le satellite. La précision des données récoltées est donc dépendante du nombre et de la qualité de ces messages, ce qui oblige à établir un tri dans les positions recueillies (Tab.6).

Localisation	Classe	Précision estimée en latitude et longitude
Standard (au moins 4 messages reçus durant le passage satellite)	3	<150 m
	2	150 m = précision < 350m
	1	350 m =précision < 1000 m
	0	> 1000 m
Service Plus (moins de 4 messages reçus) ■ 3 messages reçus ■ 2 messages reçus	A	pas d'estimation de précision
	B	
Localisations invalides (1 message)	Z	pas d'estimation de précision

Tableau 6 : Classification des positions transmises à l'utilisateur selon la qualité des données (source ARGOS)

### III.1.2. Marquage

La procédure de fixation de la balise à la carapace de la tortue a été inspirée de celle présentée dans l'article de Balazs et *al.* (1996).

Avant la fixation du transmetteur, de petits morceaux de ruban adhésif ont été collés sur les deux têtes des vis en métal situées sur la partie antérieure de la balise, ceux-ci servant de contacts électriques pour l'interrupteur d'eau de mer. L'aimant qui active le transmetteur avait déjà été enlevé après détermination du temps optimal de marche de la balise.

La technique de fixation choisie est basée sur l'utilisation de matériaux composites (fibre de verre et résine époxy pour la fixation, silicone élastomère pour le positionnement de la balise). Cette technique requiert des précautions pour la manipulation des produits et la pose sur la carapace, qui doit être rapide, définitive et

présenter le minimum de perturbations pour l'animal (manipulations, attaques chimiques des produits sur la carapace).

#### **a) Immobilisation de la tortue**

Une caisse en contre-plaqué de dimensions 125x85x60cm a été fabriquée. Son rôle est de maintenir la tortue dans la position idéale pour la fixation de la balise (caisse ouverte en haut et en bas, afin d'immobiliser la tortue sur le sable et permettre un accès par le haut). Les dimensions avaient été définies en fonction de la moyenne des mesures biométriques (longueur, largeur de la carapace). L'intérieur de la caisse en bois avait été poli. La surface intérieure de la boîte ne devait pas permettre à la tortue de faire demi-tour. Cette technique a l'avantage de permettre à la tortue de se calmer et de la maintenir en place, les quelques mouvements faits ne devant pas gêner la fixation de la balise, ni laisser l'animal se blesser.

Un tissu humide a été placé sur les yeux de la tortue pour la maintenir dans l'obscurité et réduire ses mouvements.

Il y avait plusieurs avantages à utiliser une caisse en bois pour la procédure de pose de la balise. Le premier, et le plus important, est que la tortue est dans position naturelle sans cordage ou bande adhésive pour éviter les coups de nageoires. Le second avantage est que la caisse laisse une accessibilité totale à la carapace. Le troisième avantage est que cette méthode permet de rassurer le public présent sur les conditions de maintien de l'animal.

#### **b) Préparation de la carapace**

La première opération consiste à débarrasser la carapace des bernacles, algues et autres encroûtements ont été retirées de la carapace où la balise devait être fixée (Fig. 7).



Figure 7 : Préparation de la carapace.

Pour une tortue verte adulte, la seconde écaille centrale est le site idéal pour fixer la balise, le secteur de la carapace d'où part l'antenne de la balise devant correspondre au point maximum émergeant lors de l'émersion de la tortue pour respirer. La fibre de verre (servant à la fixation de la balise) se fixant aussi sur la première, la troisième écaille centrale et les secondes écailles latérales, toutes ces parties ont été dépolies légèrement au papier de verre et minutieusement nettoyées et rincées à l'eau douce. Une fois sèche, la zone est dégraissée avec un tissu imbibé d'acétone.

### **c) Positionnement de la balise sur la carapace**

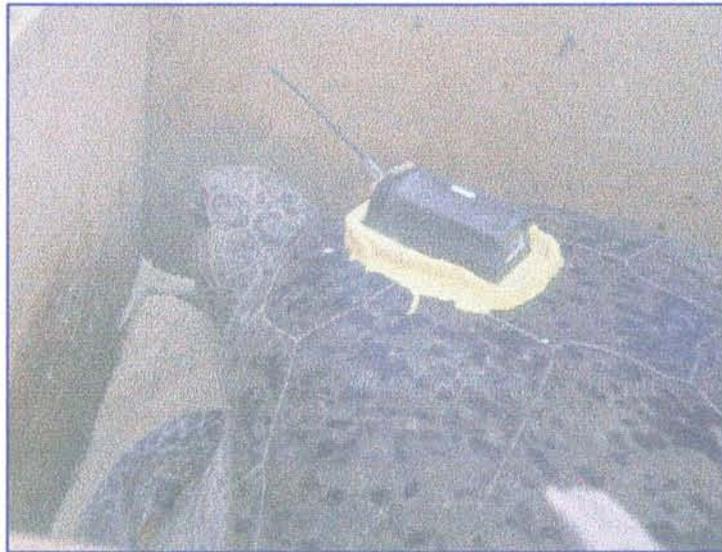
Une semelle de silicone permet de positionner correctement la balise sur la carapace et améliore la stabilité et la résistance aux chocs.

On a ainsi mélangé 115 g de silicone élastomère à 10 ml de catalyseur dans un récipient en plastique, puis remué le mélange minutieusement pendant environ 30 minutes, jusqu'à ce qu'il commence à prendre en masse. Puis on a étalé en couches sur la carapace à l'endroit préparé, en évitant que la couche ne s'y répande trop. Une bordure souple de pâte élastique collante évite au silicone de couler durant la polymérisation (Fig. 8).



Figure 8 : Application du silicone sur la carapace à l'intérieur du «coffrage ».

La balise est posée sur la semelle de silicone élastomère avant que celle-ci ne soit complètement polymérisée. L'antenne de la balise est orientée vers l'avant et le haut de l'animal, pour garantir une orientation optimale à 45° (Fig. 9).



*Figure 9* : Positionnement de la balise sur le socle de silicone

Lorsque le silicone a complètement durci, l'excès de silicone est découpé au cutter et éliminé (Fig. 10). On a ensuite poncé de nouveau doucement la carapace aux endroits ainsi dégagés, et les a nettoyé avec précaution à l'aide d'un tissu imbibé d'acétone (de même pour le pourtour de la balise).



*Figure 10* : Prélèvement des excédents de silicone

Aucune chaleur n'est dégagée pendant le durcissement du silicone. Il n'y a ainsi aucune conséquence à craindre quant à l'échauffement de la carapace, même si de grandes quantités sont utilisées. Le silicone élastomère est initialement utilisée en médecine humaine comme agent d'attelles, c'est un produit biologiquement inerte. L'élastomère a aussi l'avantage de s'agglomérer directement à lui-même quand du nouveau produit est appliqué sur du produit durci. On doit tout de même noter que l'élastomère n'est pas un adhésif. Ainsi, une attention particulière doit être apportée à

ne pas déloger le transmetteur une fois que l'élastomère a durci. La fibre de verre et la résine Epoxy servent à fixer la balise à la carapace, comme décrit dans les étapes suivantes.

La balise ne doit pas être manipulée avant le durcissement complet du silicone, soit environ 45 minutes.

#### **d) Fixation de l'ensemble à la carapace**

La fixation définitive de la balise est obtenue grâce à la résine époxy et à la fibre de verre.

Des essais préliminaires avaient été réalisés pour déterminer la quantité de catalyseur optimale en fonction des conditions ambiantes (température hydrométrie), afin que la résine ne durcisse pas trop vite ou au contraire ne polymérise pas. Ce paramètre est important, car une polymérisation trop rapide s'accompagnerait d'un dégagement de chaleur qui peut entraîner des brûlures de la carapace et un dysfonctionnement de la balise. On réduit encore ce risque en imbibant successivement la fibre de verre par de fines couches de résines époxy.

Afin d'optimiser cette dernière opération, des bandelettes de fibres de verre sont découpées à l'avance (Fig. 11). Les bandes ont été placées alternativement longitudinalement et transversalement à la balise, en croisant les couches. Chaque bande recouvre la balise et déborde d'environ 5 cm sur la carapace. On prend soin d'éviter de recouvrir les têtes de vis, à l'avant de la balise.



*Figure 11* : Application de la résine et de la fibre de verre.

Une fois les bandelettes de fibres posées, on applique une dernière couche de résine au pinceau pour parfaire l'imprégnation de la fibre, en faisant attention à ne pas laisser couler de résine sur la peau de la tortue. On s'est assuré de travailler rapidement avant que la résine ne prenne masse, afin de pouvoir bien imprégner le tissu jusqu'à ce qu'il soit devenu «transparent ». Le «temps de travail » d'un bon mélange de résine, c'est-à-dire le temps où la résine pénètre correctement la fibre de verre, est de 5 minutes environ. On a laissé cette couche initiale se durcir à partir du moment où n'apparaissent plus les fines aspérités en surface sur la surface collante. Le

durcissement prend idéalement 30 minutes à partir de ce moment, mais il a été légèrement plus long (1 heure) dans notre cas (sans doute à cause de l'humidité ambiante).

La fixation doit être suffisamment solide pour résister aux chocs éventuels lors des accouplements ou des déplacements des tortues dans des anfractuosités rocheuses ou coralliennes.

Afin d'identifier la tortue, les coordonnées de l'IFREMER sont insérées sous la dernière couche de fibre (Fig. 12). Cette adresse peut permettre un retour d'information après l'arrêt de la balise, si la tortue est capturée.



*Figure 12* : La balise fixée

On s'assure enfin, que les vis métalliques sont dégagés en retirant le ruban adhésif et les éventuels résidus de résine.

Les tortues ont alors été remises en liberté. L'action catalytique des plusieurs couches de résine a continué dans l'eau de mer et a dû normalement atteindre un état de dureté complet après une douzaine d'heures.

### **III.1.3. Fonctionnement, acquisition et représentation des données de positions .**

Une fois la balise mise en route, elle transmet régulièrement les positionnements lors des émergences de la tortue, en fonction de la configuration de la mise en marche/arrêt. Les positions GPS (latitude, longitude), stockées par le Centre de Localisation Satellitaires (CLS ARGOS) de Toulouse sont récupérées par la station IFREMER à partir d'interrogations informatiques à distance sur le réseau téléphonique Transpac. Après un tri des données en fonction de leur qualité et de leur vraisemblance (vitesse de déplacement d'une tortue), elles ont été représentées sous forme cartographique sous le logiciel MAPINFO (le fond de carte de Mayotte et de la zone nous a été fourni par le service géologique du BRGM de La Réunion).

### III.2. RESULTATS, ANALYSE ET INTERPRETATION DU SUIVI SATELLITAIRE DES DEPLACEMENTS DE TORTUES VERTES

Les premiers résultats du suivi des déplacements de trois tortues vertes sont présentées ci-après (Fig.13 et § III.2.1 à III.2.3). L'opération innovante de marquage par balise Argos de tortues vertes immatures et de femelles nidifiantes à partir des sites de ponte, permettra à terme :

- de mettre en évidence les voies migratoires principales empruntées par les tortues adultes (mâle et femelles) entre leurs lieux de reproduction et d'alimentation
- de localiser précisément les aires d'alimentation côtière (zone d'herbiers où se nourrissent les tortues vertes adultes) et océanique (localisation de zones de convergence et divergence où l'important flux trophique serait à la base de l'alimentation de tortues vertes immatures),
- d'étudier le comportement pélagique, côtier et terrestre des animaux durant les phases de migration, d'alimentation et de reproduction

Les connaissances actuelles sur l'orientation des tortues juvéniles et adultes ont été extrapolées à partir des études réalisées sur des nouveau-nés (existence d'un compas d'inclinaison). Ainsi, les tortues seraient capables de percevoir les champs magnétiques terrestres de deux façons :

- Détection de l'angle d'inclinaison magnétique formé par les lignes de champs magnétiques et la surface de la terre (Lohman and Lohman, 1994). Ceci permettrait aux tortues d'avoir une approximation de la latitude.
- Détection de la variation de l'intensité des champs magnétiques à la surface de la Terre (Lohman and Lohman, 1996).

Ces deux systèmes de perception permettraient aux tortues de reconstituer une carte magnétique (bi-coordonées non orthogonale). Cette théorie expliquerait la capacité qu'ont les tortues à effectuer leur migration avec une grande précision.

La découverte de l'utilisation des clefs olfactives chez les saumons pour retrouver leurs lieux de naissance a amené l'idée d'un mécanisme de reconnaissance similaire chez les tortues pour retrouver leurs plages natales. L'hypothèse est que les nouveaux-nés seraient capable d'enregistrer l'empreinte chimique spécifique à leurs plages de naissance et que ces informations leur permettraient des années plus tard de retrouver la même aire de reproduction et d'alimentation (Grassman, 1993). Peu de preuves ont pu conforter ou réfuter cette hypothèse. Expérimentalement, il a été prouvé que les tortues vertes peuvent détecter de faibles concentrations chimiques dans l'eau, mais les rôles de cette reconnaissance chimique dans la navigation longue distance vers les plages de pontes restent encore mal connus.

Les données océanographiques sur les courants marins ont infirmé cette hypothèse. En effet, dans de nombreux cas, les tortues sont dans l'impossibilité de percevoir à longue distance toutes traces chimiques spécifiques du fait de l'orientation des courants (Brown, 1990). De plus, les récents résultats de tracking par satellites (Papi *en al*, 1995)

ont mis en évidence le fait que les tortues prennent une direction fixe lors de leurs migrations, quelle que soit la direction des courants, alors qu'une tortue se dirigeant suivant une trace chimique, aurait de nombreux changements de direction en fonction des courants, ce qui ne s'observe jamais (Papi and *al*, 1996 ; Baker, 1985 ; Dusenbery, 1992). Il semble désormais acquis que les tortues ne se servent pas de l'empreinte chimique durant leurs navigations longue distance.

Toutefois, des expériences de conditionnements d'œufs et de nouveaux-nés à des composés chimiques ont mis en évidence que les tortues sont capables d'acquérir des préférences pour des substances chimiques spécifiques (Grassman and Owens, 1987). Cependant, l'imprégnation expérimentale des tortues doit être d'au moins 5 mois (2 mois d'incubation suivi de 3 mois dans l'eau) et la préférence ne persisterait que pendant deux mois, ce qui ne correspond pas aux conditions naturelles (Frick, 1976 ; Salmon and Wyneken, 1987 ; Witheington, 1995).

Ces résultats prouvent que les tortues durant une certaine période de leur développement peuvent acquérir une mémoire des composés chimiques. Les expériences faites sur les jeunes montrent néanmoins que cette préférence ne persiste que peu de temps (environ deux mois). L'ensemble des expériences faites sur ce sujet ne permettent pas de tirer des conclusions définitives car, d'une part, aucune expérimentation n'a pu être faite sur des individus adultes en âge de faire appel à ce type de perception. Par ailleurs, il serait peut-être intéressant de tester l'ensemble des composés chimiques susceptibles de constituer une signature chimique reconnaissable et mémorisable par les tortues.

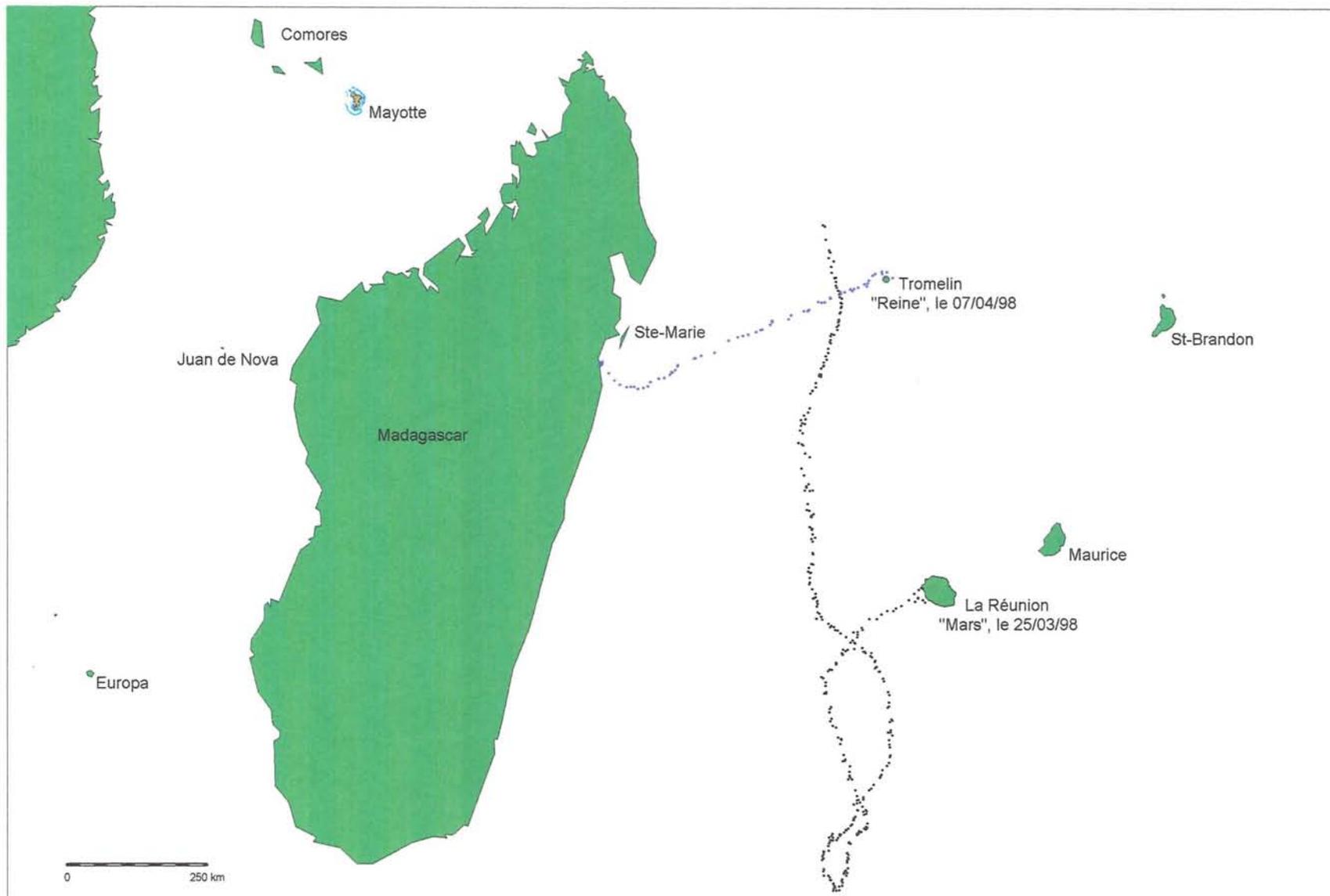
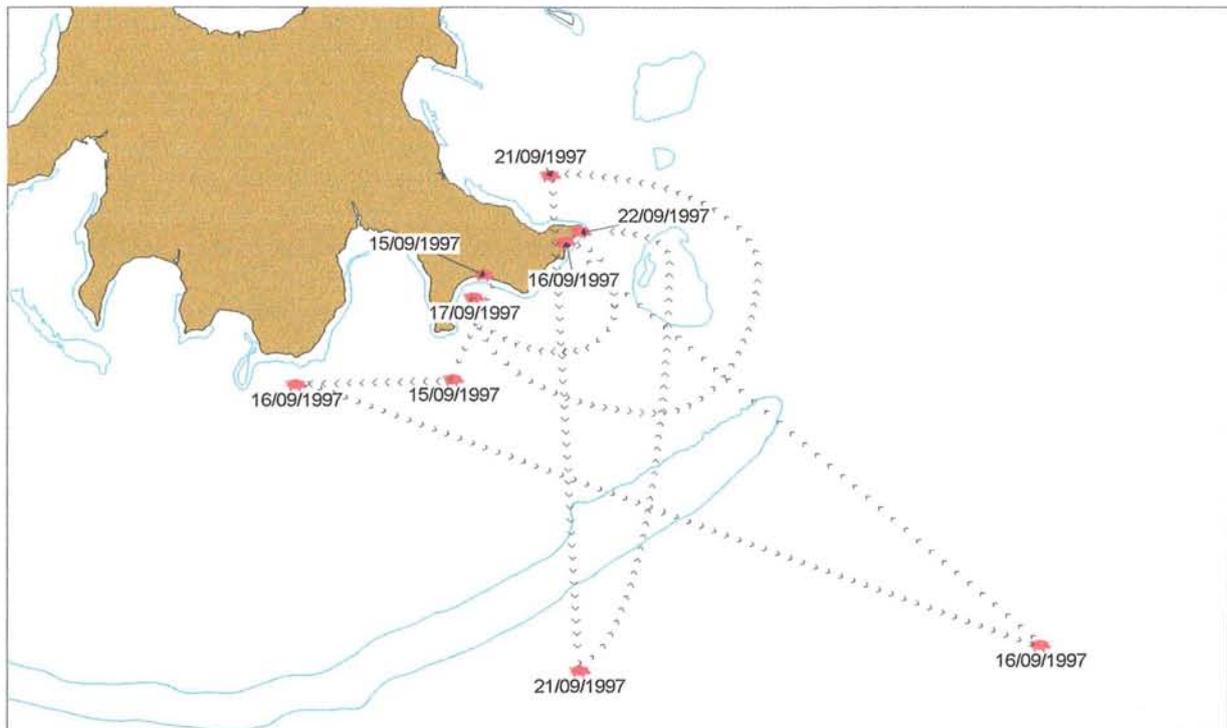


Figure 13 : Présentation général du suivi satellitaire des déplacements de tortues vertes dans la zone ouest de l'océan Indien.

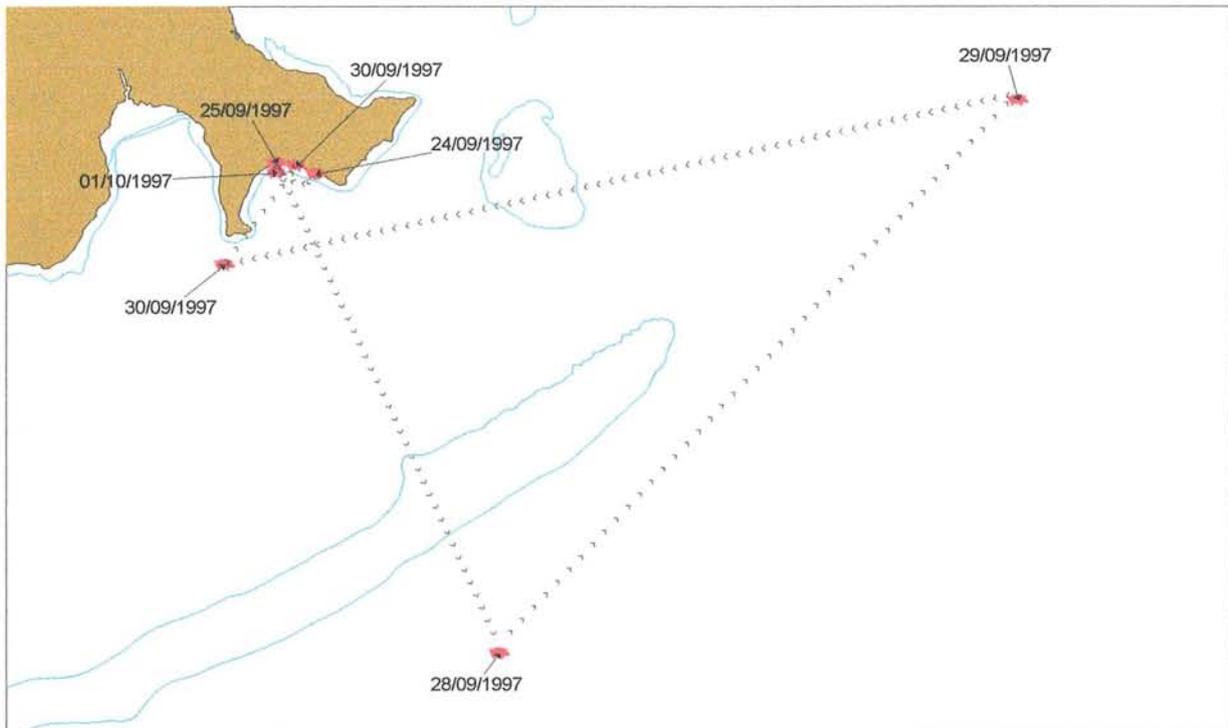
### III.2.1. Déplacements observés à Mayotte

Après le marquage, effectué à l'occasion de la « première » montée (enregistrée de fait comme la première montée observée pendant l'expérience), la tortue marquée a fait preuve d'un comportement net d'éloignement des côtes. En une journée (du 15 au 16 septembre), les positions transmises par la balise montrent qu'elle a quitté le lagon de Mayotte (jusqu'à une distance de 14,7 km vers le large, en direction du sud-est de l'île), puis est revenue sur la presqu'île de Saziley. Les déplacements sont localisés entre les plages de Chariffou et la pointe de Maghikhavo, avec des aller-retours sur la pente externe de la barrière de corail délimitant le lagon.



**Figure 14** : Première semaine, du 15 septembre (date de marquage) au 22 septembre

*Malgré la proximité de certaines positions par rapport aux plages (par exemple le 16 et le 22/09/97), il est peu vraisemblable que la tortue soit montée sur la plage, vu le faible nombre de messages reçus pour ces localisations (2 ou 3 messages seulement).*



*Figure 15* : Deuxième semaine, du 23 septembre au 1 octobre

Les déplacements observés pendant la première semaine semblent se répéter pendant cette deuxième semaine (Fig. 15). Il est vraisemblable que des montées aient eu lieu sur la plage de Saziley le 24 septembre (5 messages reçus), et avec plus de certitude la nuit du 30 septembre au 1 octobre (16 messages reçus en 1 nuit avec un degré de précision inférieure à 150 mètres). De ce fait, l'hypothèse d'une ponte peut être avancée. De plus, 10 messages ont été reçus dans la journée du 30 septembre, résultant en un positionnement de « faible précision » (> 1000 mètres), significatif de déplacements entre les messages. On peut interpréter ce point comme une forte activité de nage en surface, peut-être liée à la recherche de la plage pour la montée (Fig. 15 et 16). Du 25 au 29 septembre, les positions transmises étaient en pleine mer, jusqu'à une distance de 17,7 km des côtes de Saziley. En mer, la tortue s'est déplacée à une vitesse moyenne observée de 0,45 km/h (37,4 kilomètres parcourus en 82 heures).

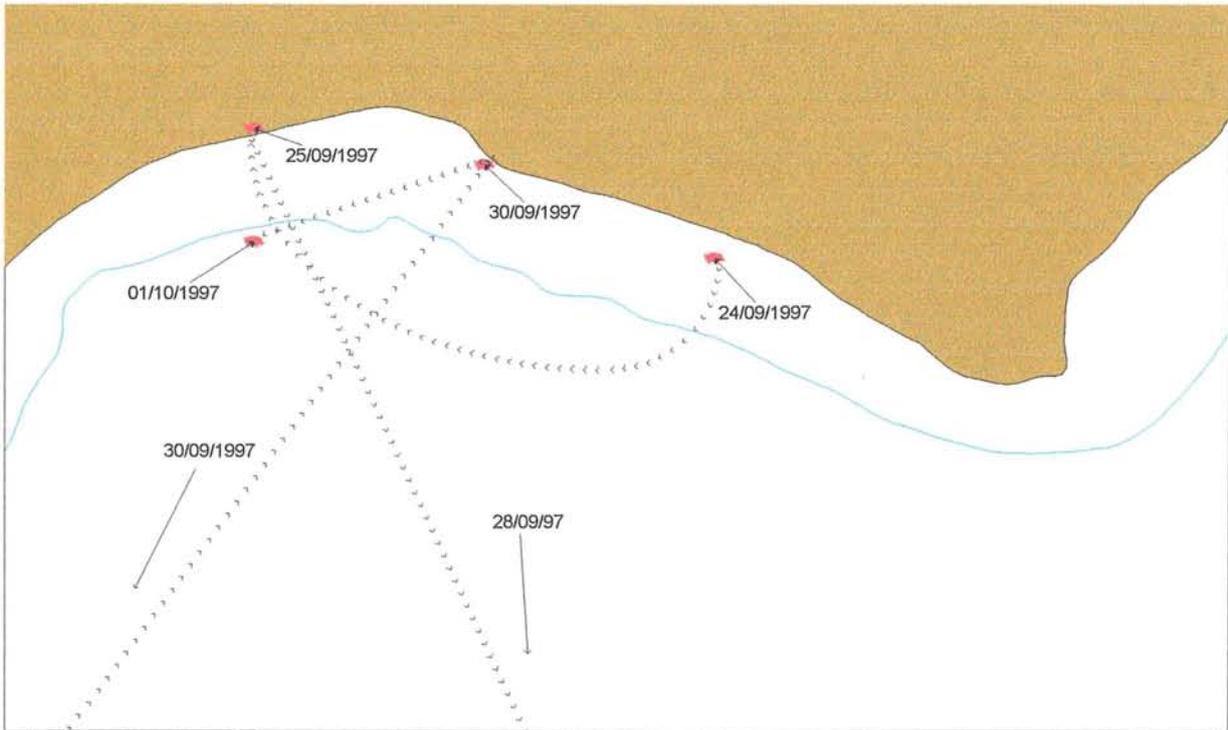


Figure 16 : Deuxième semaine, zoom sur la plage de Saziley, avec 3 montées de plage possibles

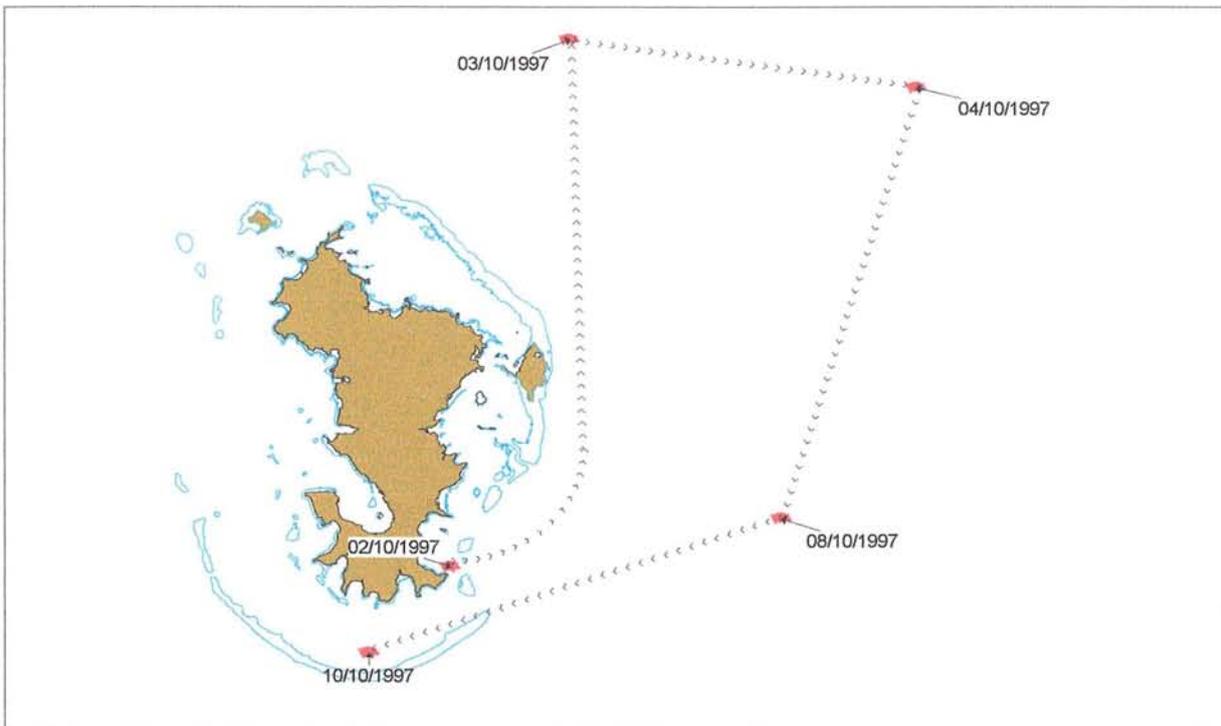
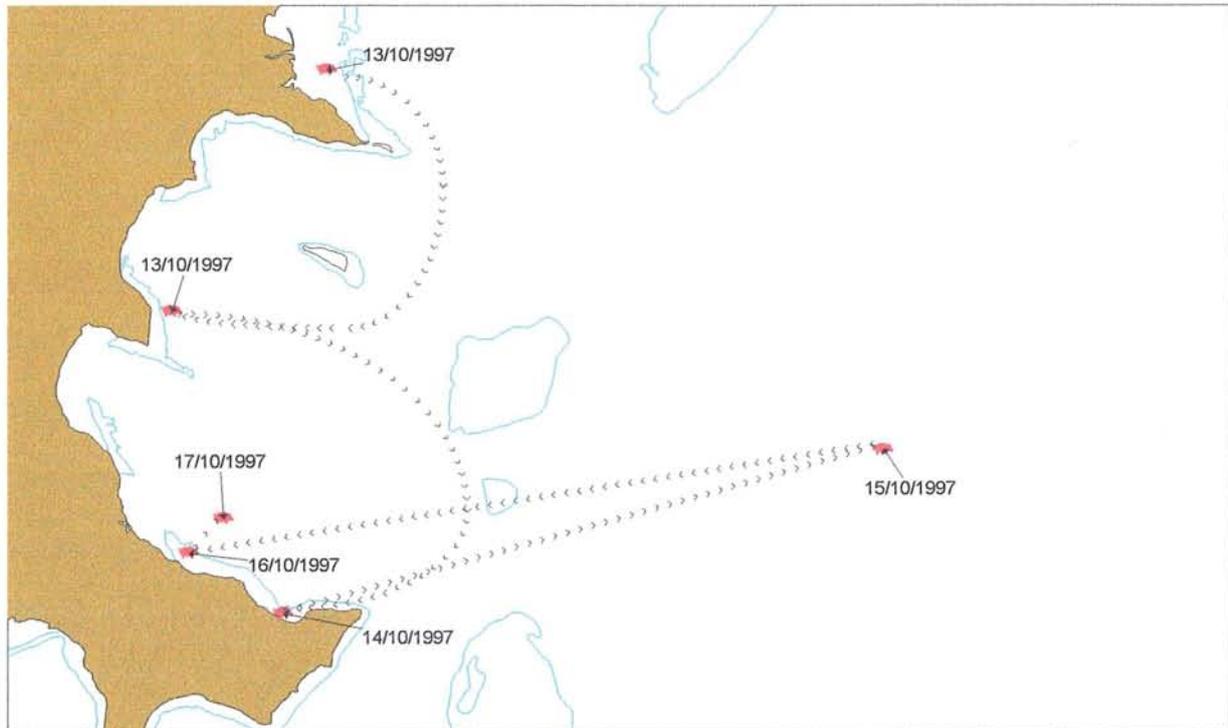


Figure 17 : Troisième semaine, du 2 octobre au 10 octobre

Le 2 octobre, la position transmise par la balise indique la présence de la tortue dans le lagon, près de la plage de Saziley Bé sur la presqu'île de Saziley, le surlendemain de la montée sur la grande plage de Saziley.

Le reste de la semaine, les positions transmises indiquent que la tortue s'est fortement éloignée de l'île. Elle n'est retournée dans le lagon que le 10 octobre, ayant vraisemblablement passé 7 jours au large (pas de positions intermédiaires dans le

lagon transmises, distances importantes excluant la possibilités d'aller-retours journaliers). La tortue semble ainsi avoir parcouru 182 km en 8 jours (la vitesse moyenne ainsi observée est de l'ordre de 1 km/h). Ce « périple » pourrait être la conséquence de l'hypothétique ponte du 30/09. Le faible nombre de messages reçus étaye cette hypothèse, selon laquelle une tortue qui vient de pondre passerait de nombreuses heures à se « reposer » sous l'eau (observations visuelles comparables à Europa et à Tromelin).



*Figure 18* : Quatrième et dernière semaine, du 11 octobre au 17 octobre.

A part une position en dehors du lagon (le 15 octobre, en face de la presqu'île), les dernières transmissions de la balise indiquent que la tortue s'est essentiellement déplacée dans le lagon, et est montée vraisemblablement sur une autre plage le 13 septembre (7 messages), soit Miambani ou Bambo est (précision > 1000 mètres). Après une semaine au large, la tortue est retournée sur Mayotte à proximité de la presqu'île de Saziley, peut-être pour une autre ponte.

### III.2.2. Déplacements observés à La Réunion

Le programme de réintroduction mis en place dans le cadre de la reconversion de la Ferme Corail en Centre d'Etude et de Découverte des Tortues Marines, doit à terme permettre d'acclimater une cinquantaine de tortues vertes immatures (5 à 6 ans) aux conditions du milieu naturel. Le programme de marquage par balise Argos a pour objectif de suivre les déplacements et étudier le comportement de deux tortues (ayant suivi un programme d'acclimatation), afin de vérifier la capacité d'adaptation de ces animaux grossis en élevage et d'avoir des informations sur l'intérêt d'une opération de réintroduction. Cette action prévoit le parrainage des tortues par des scolaires. L'objectif est de les sensibiliser à la protection des tortues marines par la conservation de leurs milieux de vie (site de ponte, site d'alimentation, voie migratoire,...)

Une première tortue de 5 ans équipée d'une balise Argos a été relâchée le 25 mars 1998. Baptisée « Mars » par ses parrains, cette jeune tortue a été suivie jusqu'au 18 mai 1998, date à laquelle, les satellites ont cessé de capter les messages de la balise. Les déplacements de cette tortue durant les semaines qui ont suivi son relâché sont repris dans la carte ci-dessous (Fig. 19).

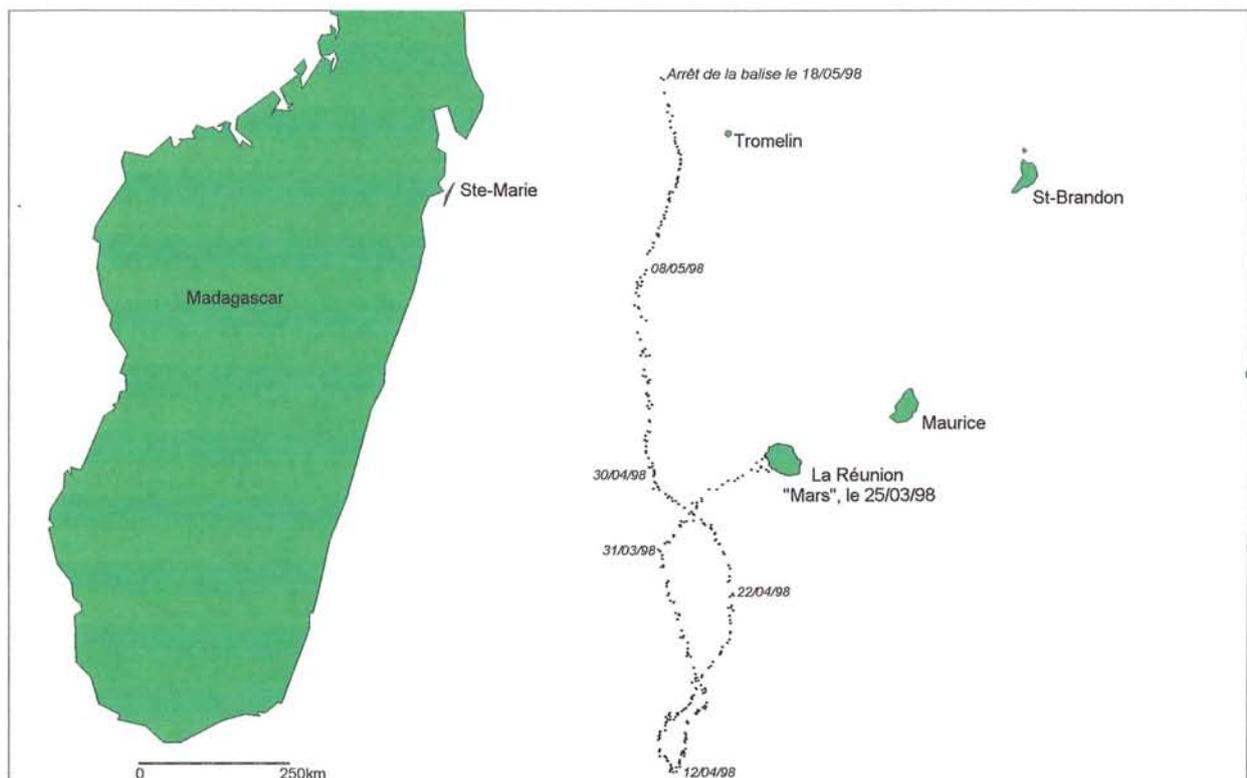


Figure 19 : Suivi des déplacements de « Mars »

Les tortues sélectionnées parmi le cheptel captif de l'ancien ranch de St-Leu sont de jeunes tortues âgées de 5 ans, en raison de leur régime alimentaire carnivore, voire omnivore (Bjorndal, 1985), plus favorable à une réintroduction. Ces tortues sont préalablement adaptées à une alimentation naturelle mobile variée (poissons, calmar, algues).

L'analyse des déplacements de *Mars*, si elle ne permet pas de tirer des conclusions

définitives, montre qu'elle s'est éloignée du littoral de l'île dans les heures qui ont suivi sa réintroduction. Si au cours de la première semaine, *Mars* suit le sens des courants dominants, elle infléchit son déplacement par la suite, nageant même à contre courant. La distance parcourue (2000 km) et la vitesse de déplacement constante (1,2 km/heure) laisse supposer que la tortue conserve une bonne vitalité. La mobilité d'une tortue de cette taille en captivité, se réduit après 6 à 8 jours de jeun, alors que leur dépense énergétique est à priori moins importante (faible déplacement). Il est donc vraisemblable que *Mars* a pu trouver à se nourrir. Par ailleurs, les risques de prédation (essentiellement les gros requins) ou de captures accidentelles par engin de pêche ont été écartés durant les deux mois de suivi.

La direction des déplacements est également intéressante. Si le trajet de *Mars* durant la première semaine (jusqu'au 31/03/98) suit la direction des courants dominants dans la zone, il est indéniable que cette tortue se déplace ensuite selon d'autres facteurs. Ses déplacements ne sont pas ceux d'un animal perdu qui se dirigerait aléatoirement (effet de Yo-Yo) ou tournerait en rond. Ils suivent des voies relativement stables, à l'exception du changement de direction observé le 12/04/98, qui peut être lié à la rencontre d'un front froid au sud de la zone.

Ce déplacement selon une ligne nord-sud puis sud-nord tient la tortue éloignée des côtes malgaches et des Mascareignes. Ce comportement correspondrait à la phase pélagique du développement des juvéniles, qui peut durer plusieurs années. Leur déplacement s'effectuerait alors sous la forme de circumnavigation à l'intérieur de bassins océaniques (Carr, 1987 ; Bowen et *al.*, 1995 ; Lahanas et *al.*, 1998 ; et Bolten et *al.*, 1998), tel que l'océan Indien.

Après cette phase pélagique, les tortues encore immatures résideraient sur des zones peu profondes, à plusieurs centaines, voir milliers de kilomètres de leur lieux de naissances (Blowen et *al.*, 1992 ; Broderick et *al.*, 1994 ; Lahanas et *al.*, 1998). Les tortues pourraient changer d'habitat lors de leur croissance, mais les études de marquages indiquent qu'elles seraient fidèles à une zone jusqu'à la maturité sexuelle, avant d'entamer leur migration vers leurs plages de naissances pour se reproduire (Carr et *al.*, 1978 ; Mortimer et Potier, 1989 ; Meylan et *al.*, 1990). Ainsi, les tortues appartenant à la même population reproductrice, peuvent provenir de zones d'alimentation très éloignées les unes des autres (Broderick et *al.*, 1994 ; Lahamas et *al.*, 1998). Réciproquement, chaque aire d'alimentation peut comprendre des tortues provenant de plusieurs populations reproductrices.

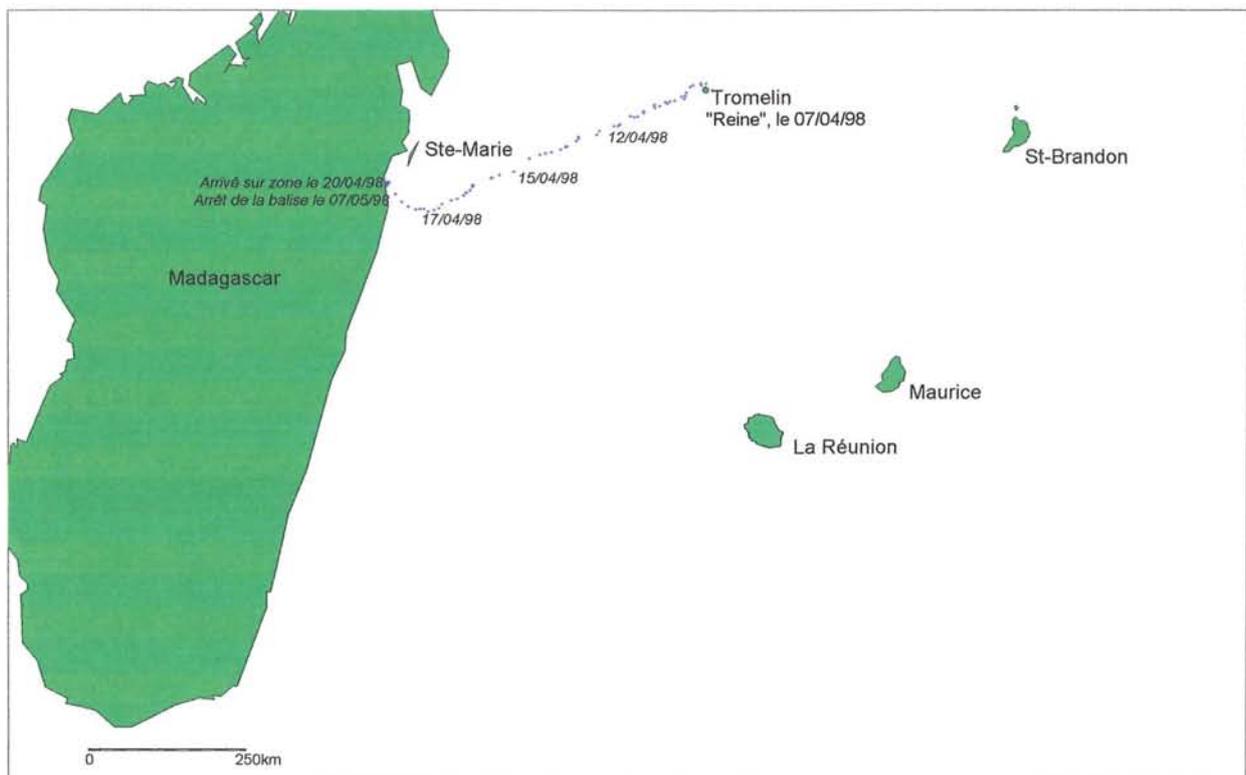
Le marquage et le suivi par balise Argos de juvéniles sauvages (génétiquement identifiés) apporterait des informations intéressantes sur la vie pélagique des tortues franches dans la zone de l'océan Indien. Nous pourrions par la même occasion comparer et peut-être expliquer, les déplacements des tortues captives de même âge.

### III.2.3. Déplacements observés à Tromelin

Les premiers résultats obtenus à partir du suivi de « Reine », tortue verte femelle adulte en ponte à Tromelin, a permis de confirmer la rapidité et la précision du trajet réalisé entre le site de ponte et d'alimentation. En effet, cette tortue a parcouru plus de 650 km en moins de 15 jours à une vitesse moyenne de 2,2 km/heure. Arrivée près des côtes (moins d'un kilomètre), « Reine » a été localisée systématiquement sur la même zone durant les 15 derniers jours du suivi (Fig. 20). Cette observation permet d'avancer l'hypothèse que les tortues femelles adultes pourraient être fidèles à une aire d'alimentation relativement restreinte. Le suivi par balise Argos de plusieurs femelles nidifiantes à partir de Tromelin permettra de confirmer cette information, à l'avenir.

La fréquence des émissions et les types de messages captés montrent clairement une différence de comportement chez « Reine », selon qu'elle se trouve près des côtes ou en pleine mer :

- Près des côtes, la tortue passe peu de temps en surface (émissions moins fréquentes) et y reste peu de temps (nombre de messages successifs faible). La tortue a des apnées plus longues et passe l'essentiel de son temps au fond que se soit pour se reposer ou se nourrir.
- Dès qu'elle s'éloigne des côtes, les émissions sont plus fréquentes et les messages successifs plus nombreux. La tortue étant plus active (nage), les apnées sont plus courtes et il est probable que la tortue se repose en surface.



*Figure 20* : Suivi des déplacements de « Reine ».

#### **IV. ETUDE GENETIQUE DES POPULATIONS DE TORTUES VERTES DE LA ZONE OUEST DE L'OCEAN INDIEN.**

Dans le cadre général de l'étude génétique des tortues vertes des îles Françaises de l'ouest de l'océan Indien, en collaboration avec l'Université du Queensland, nous nous attachons à tester deux hypothèses:

1°) Dans l'ouest de l'océan Indien, Arabie non incluse, il y aurait au moins deux stocks indépendants de tortues vertes

2°) Concernant les sites de ponte, les tortues qui pondent durant le pic du milieu d'année (hiver austral) pourraient être génétiquement différentes de celles qui pondent durant le pic de l'été austral (janvier, février) et constitueraient donc des sous-populations différentes.

Les bénéfices immédiats sont :

- La définition des marqueurs génétiques uniques qui caractérisent chacune des populations de l'ouest de l'océan Indien ;
- L'identification du nombre de colonies indépendantes, différentes par leur aire de répartition dans la zone ouest de l'océan Indien ;
- La localisation des sites de ponte et d'alimentation de chaque colonie.

Une fois les marqueurs génétiques qui caractérisent un stock définis, nous serons capables lors de futures recherches, de tester les échantillons des tortues capturées sur des zones d'alimentations distantes (exemples : Kenya, Madagascar, etc.) et d'identifier la proportion des captures originaires de chaque stock.

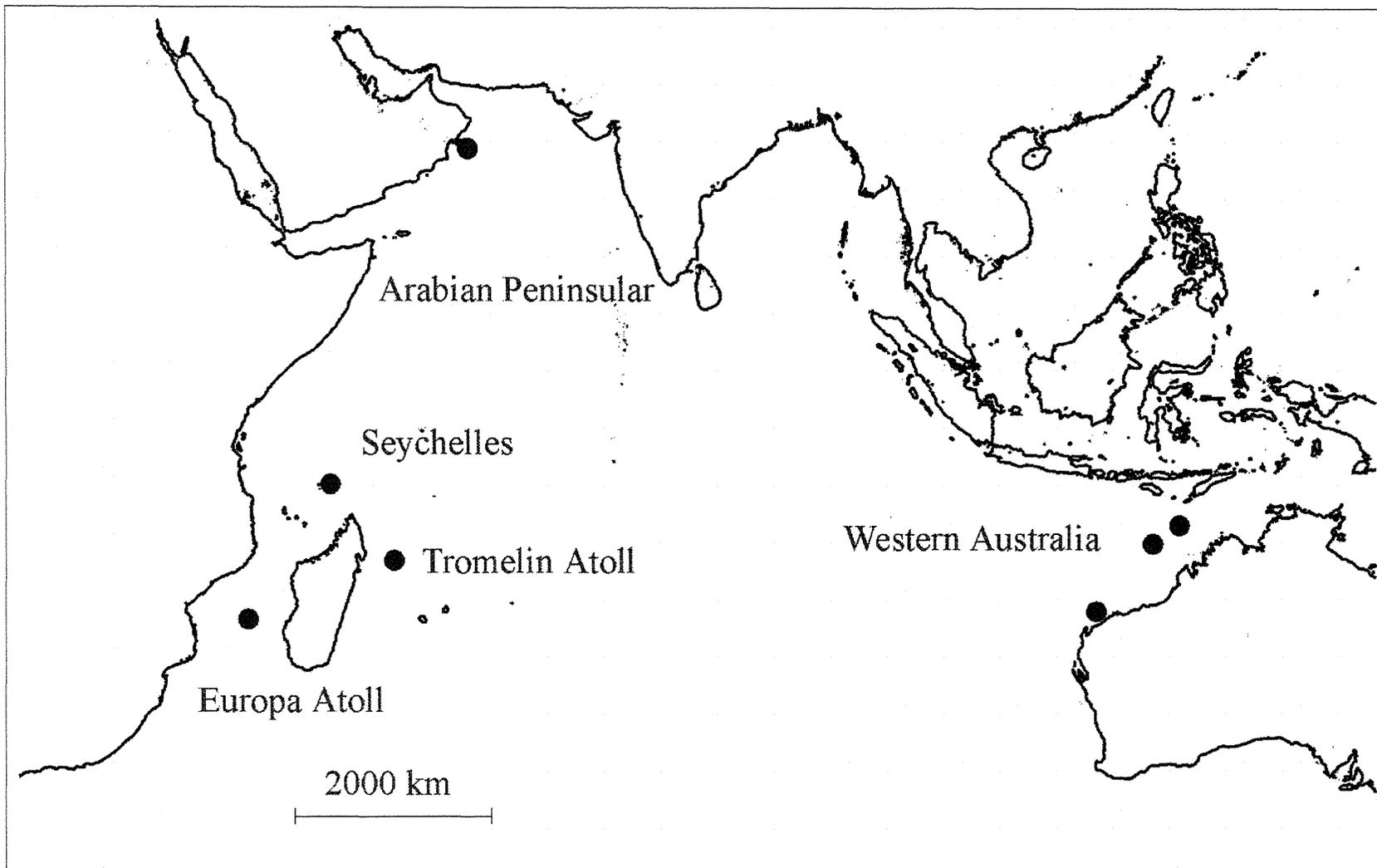
Deux séries d'échantillons doivent être collectées sur chaque site. Une première série est constituée de trente femelles nidifiantes différentes provenant de la période de la ponte d'hiver et une seconde série de trente femelles différentes d'été austral.

Chaque série d'échantillon est analysée à deux niveaux :

- analyse de l'ADN mitochondrial, pour déterminer la séquence qui caractérise chaque colonie. Cela fourni des informations sur la lignée matriarcale.
- analyse de l'ADN nucléique par l'utilisation des microsatellites. Cela fourni une discrimination supplémentaire sur l'isolation génétique entre sites de pontes et permettra de mieux savoir dans quelle mesure les femelles s'accouplent avec une population unique ou plusieurs populations séparées de mâles.

Cette analyse permettra de mettre en évidence l'existence ou non de barrières au croisement entre chaque stock d'une même région.

Dans un premier temps, des échantillons de Tromelin et d'Europa ont été récoltés et analysés. D'autres échantillons ont été également récoltés dans l'océan Indien, plus particulièrement aux Seychelles et des comparaisons sont envisagées (Fig.21).



*Figure 21* : Situation géographique des colonies de tortues vertes échantillonnées dans cette étude

## IV.1. RESULTATS ET INTERPRETATION

*D'après Damien Broderick, Helene Johanson, Craig Moritz et Colin Limpus ; Université du Queensland*

*Est-ce que les populations nidifiantes des périodes d'hiver et d'été austral représentent des stocks différents à Tromelin ?*

A Tromelin, la variation d'ADN mitochondrial (ADNmt) de 14 échantillons de la période hivernale et des 27 échantillons de la période estivale a été analysée. L'analyse a trouvé seulement 2 types d'ADNmt différents, C3 et Aa. Le premier a été le plus fréquemment trouvé (89%) parmi les géniteurs d'été et d'hiver, alors que le second apparaissait moins fréquemment dans les deux échantillons (Tab.7). Tous les tests appliqués pour identifier la subdivision de population n'ont pas mis en évidence une distinction génétique significative entre les deux périodes ( $P > 0,145$ ). Nous concluons donc que les tortues nidifiant à des périodes différentes de l'année appartiennent au même pool génétique (stock) de Tromelin.

*Est-ce que les tortues vertes venant pondre à Tromelin et à Europa appartiennent à des stocks distincts de reproducteurs ?*

L'analyse génétique des tortues vertes nidifiant à Europa (N=25) et à Tromelin (N=42) ont révélé 3 ADNmt distincts (Aa, C3 et CM-8 ; Tab.7). Le type C3 est commun aux trois populations, mais apparaît avec une fréquence élevée dans la population de Tromelin. Le type Aa représenté par 5 individus a été trouvé uniquement à Tromelin, alors que le type CM-8 a été trouvé en fréquence élevée, exclusivement sur Europa. Les tests effectués pour la subdivision de la population ont tous montré que les différences génétiques trouvées entre les géniteurs de Tromelin et d'Europa sont très significatives ( $P < 0,001$ ). Nous reconnaissons alors que les tortues vertes nidifiant dans ces deux îles appartiennent à des stocks distincts, effectivement isolées les unes des autres écologiquement et lors de l'évolution de l'espèce dans le temps.

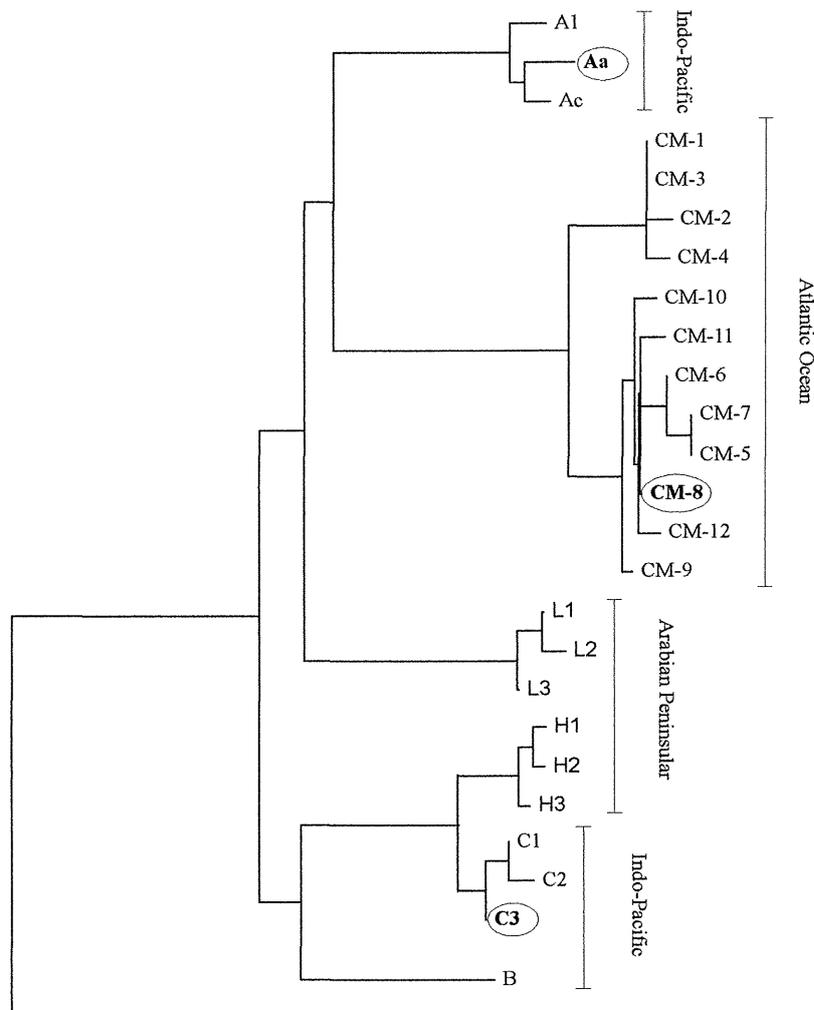
	Country	Location	A1	Aa	Ac	B	C1	C2	C3	H1	H2	H3	L1	L2	L3	CM-1	CM-2	CM-3	CM-4	CM-5	CM-6	CM-7	CM-8	CM-9	CM-10	CM-11	CM-12	Analysed
Australia	Australia	North West Cape					17	1	2																			20
	Australia	Lacepedes		1		1	25		2																			29
	Australia	Ashmore Reef		1	7		3	1	7																			19
	Australia	Scott Reef		1			5		11																			17
Central-west	Chagos		1					2																			3	
Indian Ocean	Seychelles		3	12					45																			60
	Reunion	Europa Atoll							1															23				24
	Reunion	Tromelin Atoll(s)		2					25																			27
	Reunion	Tromelin Atoll(w)		3					11																			14
Atlantic Ocean	Arabian Peninsular									10	6	3	18	1	4													42
	West Caribbean/ Mediterranean	several rookeries														18	1	21	1	1								42
	East Caribbean	several rookeries																1		20	1	1						23
	South Atlantic/ west Africa	several rookeries																					43	6	3	1	2	55
			3	21	7	1	50	2	106	10	6	3	18	1	4	18	1	22	1	21	1	1	66	6	3	1	2	<b>375</b>

**Tableau 7** : Différents types d'ADNmt identifiés parmi les populations de tortues vertes de l'océan Indien

Avec les localisations des types de l'océan Atlantique, identifiés par Encalada et al. (1996)

Quelles sont les relations entre les populations de Tromelin et d'Europa avec les autres populations de la zone ?

La répartition génétique des tortues vertes nidifiantes (N=25) et de Tromelin (N=42) a été comparée avec 191 tortues de 8 autres populations de l'océan Indien, caractérisées par une étude plus large (avec la collaboration de J. Mortimer et J. Miller). Cette comparaison a révélé 13 types d'ADNmt (Tab.7). Ces types d'ADNmt entrent dans trois classes distinctes, chacune étant séparée en moyenne par une séquence divergente de 3 à 4 % (Fig.22). Des trois types d'ADNmt trouvés parmi les géniteurs de Tromelin et d'Europa, deux (Aa et C3) sont connus pour apparaître dans plusieurs autres colonies de l'Indo-pacifique (dont les Seychelles, l'ouest australien mais pas la péninsule arabe). Mais c'est la première fois que le type CM-8 a été enregistré parmi les populations nidifiantes de l'Indo-pacifique. Le type CM-8 est très divergent des autres types rencontrés dans l'océan Indien (2,89% au type B et 5,77 à 7,09 % pour tous les autres types). Mais, le type Cm-8 est commun aux colonies du sud et d'ouest de l'Afrique (océan Atlantique), (Encalada et al, 1996).



**Figure 22 :** Phylogénie des différents types d'ADNmt identifiés à partir des colonies de tortues vertes considérées dans cette étude. Les types identifiés à partir d'Europa et de Tromelin sont encadrés.

L'analyse des divergences nucléotidiques parmi les populations observées a montré que les

populations des Seychelles et de Tromelin sont génétiquement plus proches des populations australiennes (0,009 à 0,32 % de séquences divergentes) que des populations de la péninsule arabe (1,49%) et en faible relation avec celle d'Europa (3,9 à 4,66 %) et de l'atlantique (5,09 à 6,01%). Réciproquement, la population d'Europa est plus similaire aux populations de l'Atlantique (0,0 à 1,52% ; plus proche des populations du sud de l'Atlantique et de l'Afrique de l'ouest) qu'à n'importe quelle autre population de l'océan Indien (4,16 à 5,94%).

Les tests effectués pour la subdivision des populations de l'océan Indien et les tests de  $\chi^2$  ont été très significatifs ( $P < 0,018$ ), à l'exception des populations des Seychelles et de Tromelin. Aucun des tests n'a détecté de différences significatives entre les populations des Seychelles et de Tromelin ( $P < 0,201$ ) et elles sont donc considérées comme appartenant au même pool génétique. Nous reconnaissons donc que les tortues vertes reproductrices de l'ouest australien, de la péninsule arabe, des Seychelles-Tromelin et d'Europa appartiennent à des pools distincts, isolés les uns des autres. Les affinités génétiques proches parmi les géniteurs d'Europa et les populations de l'Atlantique nous incitent à rechercher plus précisément la nature de cette relation. Les fréquences d'ADNmt relevées parmi les géniteurs d'Europa ont été comparées avec celles de neuf autres colonies de l'océan atlantique, précédemment décrites par Encalada et al (1996). Tous les tests de subdivision de population aboutissent à une distinction entre les tortues nidifiantes sur l'atoll d'Europa et celles nidifiant en Guinée Bissau de la côte ouest de l'Afrique (à 8400 km). Les fréquences d'ADNmt identifiées parmi les populations nidifiantes de l'île d'Ascension (distant de 6700 km) sont peu différenciées de celles des géniteurs d'Europa et plusieurs tests pour la subdivision génétique le confirment ( $0,582 > P > 0,0152$ ). L'évidence génétique suggère que ces populations sont essentiellement panmictiques (grande diversité génétique), connectées par l'échange de plusieurs femelles migrantes par génération. Cependant, les données génétiques de cette nature ne permettent pas de distinguer lisiblement des événements récents de nouvelle colonisation, d'un flux génétique continu contemporain (Avisé, 1995).

Les études de marquage dans la région (Hughes, 1991, Le Gall, 1987) sont cohérentes avec l'observation générale, selon laquelle la majorité des migrations de tortues marines adultes s'effectuent sur des distances inférieures à 1000 km et peu sont supérieures à 2600 km (Miller, 1996). Nous ne pouvons donc pas préjuger qu'Europa et les autres populations de l'Atlantique soient jointes par le flux de gènes continus via des femelles coupées de leur philopatrie. Les études réciproques de marquage auraient probablement détectées ces mouvements depuis longtemps. Cependant, il y a du y avoir un flot de gène reliant ces deux bassins océaniques récemment. Affiner ces études par des marqueurs nucléaires, comme les microsatellites, préciserait ces faits et pourrait ainsi révéler des détails spécifiques des effets intermédiaires des mâles sur les femelles (Karl et al, 1992 ; Fitzsimmons et al, 1997a). L'aptitude des tortues marines à migrer et leur potentiel de dispersion sur de grandes distances, spécialement pendant la phase pélagique (juvéniles), a clairement une influence sur la structure génétique de leur population dans la région.

Les études précédentes (Bowen et al, 1992) ont identifié une rupture phylogénétique majeure entre les géniteurs de l'atlantique et de l'océan Indo-pacifique et conclu que les extrémités de l'Afrique du sud et de l'Amérique du sud ont été une barrière pour le flux de gène durant les deux derniers millions d'année de l'évolution des tortues. Dans l'océan atlantique, Encalada et al (1996), ont trouvé un type d'ADNmt (CM-8) commun à plusieurs colonies de l'Atlantique sud, qui est ainsi l'ancêtre de tous les autres types d'ADNmt trouvés dans cet océan. Basé sur la distribution courante de cet allèle, Encalada et al (1996), ont avancé que

toutes les populations de l'Atlantique sont issues d'un ancêtre du pool du sud de l'océan atlantique. Le type CM-8 est ainsi trouvé en plus grande fréquence parmi les géniteurs d'Europa dans l'océan Indien. Le type de dispersion du CM-8 et de ses variants (haute en Atlantique et basse à Europa) indique que la colonisation s'est effectuée de l'océan Atlantique vers Europa. Contrairement à ce que nous savions précédemment sur les mouvements des tortues vertes, cette étude montre, pour la première fois, que les tortues vertes sont capables de migrer autour de la pointe sud de l'Afrique.

Les tortues vertes nidifiant à Europa sont en moyenne plus large en taille que dans plusieurs autres colonies de la région, Tromelin notamment (Frazier 1994, Van Buskirk et al, 1994), mais sont remarquablement similaire en taille à celles de l'île de l'Ascension. Alors que cette similitude pouvait purement être due à des facteurs écologiques, à la lumière des données génétiques fournies ici, les autres caractéristiques reproductrice et écologique des géniteurs d'Europa et de l'océan Atlantique sud devraient être comparées afin de refléter les détails communs de leur histoire.

#### *D'où viennent les tortues nidifiant à Europa et à Tromelin ?*

Dans l'étude parallèle des populations seychelloises de juvéniles sur leurs aires d'alimentation (Broderick et Mortimer, données non publiées), 149 individus ont été étudiés pour leur type d'ADNmt. Les fréquences des types d'ADNmt trouvées parmi les tortues vertes seychelloises sur leur site d'alimentation ne peuvent être distinguées de celles trouvées dans le stock commun des Seychelles et de Tromelin ( $P < 0,7097 \pm 0,0045$ ) mais différent de celles trouvées dans les autres stocks échantillonnés de l'océan Indien ( $P < 0,0001$ ). Ceci implique que le stock de tortues vertes juvéniles des Seychelles aurait été recruté principalement à partir de celles des Seychelles et de Tromelin, durant leur phase de croissance. Ceci ne doit pas exclure la possible présence d'autres stocks adjacents, seulement leur contribution est probablement mineure comparé au stock des Seychelles-Tromelin. En effet, le type CM-8 trouvé en haute fréquence chez les géniteurs d'Europa est présent à basse fréquence (1,34%, deux individus) parmi le stock de juvéniles aux Seychelles.

Cet échantillonnage génétique ne considère que les populations de juvéniles des Seychelles durant leur phase de croissance et ne prend pas en compte les populations des zones adjacentes, comme Madagascar ou plusieurs autres sites du continent Africain. Il est fort probable que les tortues nidifiant sur l'atoll d'Europa et de Tromelin se dispersent largement sur les sites et les habitats environnants entre les périodes de ponte. En effet, les données de marquage recapture (Hughes, 1981, Le Gall, 1987) indiquent que ces sites environnant (ex : Madagascar) fournissent d'importantes zones d'alimentation pour les géniteurs d'Europa et de Tromelin. Les études futures de marquages et de génétiques peuvent nous aider à mieux définir les relations entre site de reproduction et site d'alimentation. Néanmoins, la répartition géographique des tortues vertes des îles Eparses englobe de vastes zones d'habitats qui sont d'une magnitude plus importante que les foyers de reproduction de chacun de ces stocks.

*En résumé, les tortues vertes nidifiant sur les atolls d'Europa et de Tromelin appartiennent à des stocks génétiques différents. Ces deux colonies doivent être gérées comme des unités indépendantes. Les tortues d'Europa dérivent des stocks de l'océan Atlantique tandis que celles de Tromelin ont des affinités avec l'océan Indien.*

*Nous n'avons pas trouvé d'évidence génétique pour suggérer que les géniteurs de Tromelin et des Seychelles appartiennent à des stocks différents, les données de marquages à venir devant préciser la nature des relations entre ces deux populations.*

*En admettant que les populations des Seychelles et de Tromelin appartiennent à un même pool génétique, leur aire d'alimentation est largement distribuée dans l'ouest de l'océan Indien.*

*Les processus « critiques » qui agissent à chaque stade de la vie des tortues, tout au long de leurs déplacements géographiques, doit d'être identifiés et pris en compte. On peut alors envisager, grâce à une gestion coordonnée au niveau régional et international d'assurer la durabilité des stocks de tortues marines des îles Eparses.*

## V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le programme d'étude et de suivi des populations de tortues marines dans les îles Eparses et dans la zone ouest de l'océan Indien prend une envergure nouvelle grâce à la prise de conscience réelle, des instances locales, nationales, régionales et internationales pour la protection des populations de tortues et pour le respect des engagements pris lors de la ratification des conventions internationales pour la protection de ces espèces et de leurs milieux. Tous les pays de la zone s'accordent aujourd'hui pour mettre en place des programmes de recherche et de protection communs, afin de bénéficier et de faire bénéficier les acquis de chacun (Workshop Sodwana Bay, décembre 1995). Les tortues marines, symbole des régions côtières de la zone, sont un atout économique non négligeable et valorisable grâce à l'écotourisme. La Région Réunion, la Collectivité Territoriale de Mayotte mais aussi l'Afrique du Sud, les Seychelles et l'Australie l'ont très bien compris et s'investissent fortement dans le financement de programme d'étude et dans la mise en place de moyens de communication grand public (Centre d'Etude et de Découverte des Tortues Marines à La Réunion, Maison de la Mer à Mayotte, ...).

La stratégie de recherche actuelle est basée sur la récolte et l'analyse de données essentielles à la mise en place d'un programme régional commun de gestion pour la conservation des différentes espèces de tortues marines. Il est nécessaire d'homogénéiser les protocoles d'étude et de suivi des populations de tortues marines entre les différents groupes de scientifiques de la zone. La France, par l'ancienneté et la pertinence des programmes mis en œuvre dans la zone, doit jouer un rôle moteur dans le cadre de la coopération régionale, notamment grâce à sa présence permanente sur les principaux sites de reproduction de tortues franches (vertes) que sont les îles françaises de la zone (îles Eparses et Mayotte). Depuis le Symposium de Sodwana Bay en 1995, une réelle coopération existe entre les différents pays de la zone et plus particulièrement entre la Réunion, Mayotte, l'Afrique du Sud et l'Australie. Les premiers résultats de l'analyse génétique confirme, s'il en est besoin, l'intérêt de cette coopération.

En collaboration avec les pays de la zone, le programme actuel d'étude et de conservation des populations de tortues marines doit être amplifié dans les années à venir grâce, et nous l'espérons, à l'aide des instances locales (Conseil Régional, Diren,...), régionales (Environnement COI, Collectivité Territoriale de Mayotte) et nationales (Ministère de l'Environnement, Ministère de l'Outre-Mer, Ministère de la Recherche). Dans le cadre global de nos études sur l'estimation des populations, le suivi des migrations par balise Argos et l'identification génétique des colonies et de leur répartition dans la zone, on s'attachera à :

- Identifier les sites de ponte et d'alimentation (côtières et océaniques) des différentes espèces de tortues marines dans la zone océan Indien ;
- Estimer les populations de mâles et femelles nidifiantes dans chaque colonie, identifier leurs voies migratoires principales et quantifier leur répartition sur les aires d'alimentation
- Etudier les migrations des juvéniles lors de la phase pélagique en fonction des paramètres environnementaux
- Approfondir nos connaissances sur la biologie des espèces : la reproduction, la

croissance, la mortalité naturelle et accidentelle (activités humaines) à différents stades. Ce dernier paramètre essentiel, reste encore difficile à quantifier.

La finalité de ces études est, grâce à une meilleure connaissance de la biologie des tortues marines, de proposer et d'aider à la mise en œuvre de modèle de développement garantissant la sauvegarde du patrimoine naturel régional que constitue les tortues marines et leurs biotopes.

Dans ce cadre, il est important de connaître les aires de répartition des différents stocks et d'y définir des zones de conservation prioritaire, incluant les sites de ponte, d'alimentation et les voies de migration.

Enfin, il faudra tenir compte de la capacité de chaque pays de la zone, à mobiliser les moyens nécessaires pour la conservation et pour la gestion durable des populations de tortues marines.

## VI. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrue-Grobois F.A., A.L. Bass, P.H.Dutton and S.E. Encalada, 1996. PCR-RFLP analysis of sea turtle populations in the era of DNA sequencing: is it still useful? In Bowen, B.W. and W.N. Witzell (Eds), "Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Conservation Genetics". NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-396. 173p.
- AIRDOI, 1985. Les Tortues Marines dans les Iles du Sud-Ouest de l'Océan Indien. Rapport de l'Atelier Régional « Ressources Biologiques Aquatiques de l'AIRDOI », Saint Denis, Réunion, 21-24 Octobre 1985. B. Bonnet, Ed. 69 p. + annexes.
- Allard, M.W., M.M. Miyamoto, K.A. Bjorndal, A.B. Bolten, and B.W. Bowen, 1994. Support for natal homing in green turtles from mitochondrial DNA sequences. *Copeia* 1(1): 34-41.
- Avise, J.C., 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman and hall, New York.
- Baker, T. C., 1985. Chemical control of behaviour, in *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*, Vol. 9, Behaviour, Kerkut, G. and Gilbert, L. I., Eds., Pergamon Press, Oxford, 621p.
- Balazs G. H., 1980. - Synopsis of biological data on the green turtle in the Hawaiian island. NOAA-TM-NMFS-SWFC-7.
- Balazs, G. H., 1983. Recovery records of adult green turtles observed or originally tagged at French Frigate Shoals, northwestern Hawaiian Islands, NOAA Tech. Memo. NMFS-SWFC-36,42,
- Batori G., 1974. Rapport d'activité. Ile Tromelin. Centre de Prévision météorologique, La Réunion. Note ronéotypée, 15 p.
- Bjorndal, K. A., 1985. Nutritional ecology of sea turtles, *Copeia.*, 736-985.
- Bolten, A. B., K. A. Bjorndal, H. R. Martins, T. Dellinger, M. J. Biscoito, S. E. Encalada, and B. W. Bowen., 1998. Transatlantic developmental migrations of loggerhead sea turtles demonstrated by mtDNA sequence analysis. *Ecological Applications*. Feb 8, 1-7.
- Bonnet B., J.Y. Le Gall, G. Lebrun, 1985. Tortues Marines de La Réunion et des Iles Eparses. Université de La Réunion/IFREMER/ADA Eds., Saint-Denis, 25 p.
- Bowen, B. W., J. C. Avise, J. I. Richardson, A. B. Meylan, D. Margaritoulis and S. R. Hopkins-Murphy, 1993. Population structure of loggerhead turtles (*Carreta carreta*) in the northwestern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea, *Conserv. Biol.*, 7, 834.
- Bowen B.W., A.B. Meylan, J.P. Ross, C.J. Limpus, G.H. Balazs and J.C. Avise, 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal

phylogeny. *Evol.* 46(4); 865-881.

- Bowen B.W., A.L. Bass, A. Garcia-Rodriguez, C.E. Diez, R. Van Dam, A. Bolten, K.A. Bjorndal, M.M. Miyamoto, R.J. Ferl, 1996. The origin of Hawksbill turtles in a Caribbean feeding area as indicated by genetic markers. *Ecol. Appl.* 6; 566-572.
- Bowen B.W., F.A. Abrue-Grobois, G.H. Balazs, N. Kamezaki, C.J. Limpus and R.J. Ferl., 1995. Trans-Pacific Migrations of the loggerhead sea turtle demonstrated by mitochondrial DNA markers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92:3731-3734.
- Broderick D., in prep. Looking on a local scale at a global resource: subsistence harvesting of marine turtles in the Solomon Islands. PhD Thesis. Department of Zoology, University of Queensland, Australia.
- Broderick D., C. Moritz, J.D. Miller, M. Guinea, R.I.T. Prince and C.J. Limpus, 1994. Genetic studies of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata*: evidence for multiple stocks in Australian waters. *Pac. Cons. Biol.* 1:123-131.
- Brown C. W., 1990. The significance of the south Atlantic equatorial countercurrent to the ecology of the green turtle breeding population of Ascension Island, *J. Herpetol.*, 24-81.
- Carr A., 1963. Orientation problems in the sea travel and terrestrial movements of marine turtles, in *Bio-Telemetry*, Slater, L. E., Ed., MacMillan, New York, 179 p.
- Carr A., 1982. Notes on the behavioral ecology of sea turtles, in *Biology and Conservation of Sea Turtles*, Bjorndal, K. A., Ed., Smithsonian Institution Press, Washington, DC.; 19 p.
- Carr A., 1987. New perspectives on the pelagic phase of sea turtle development. *Conservation Biology.* 1(2): 103.
- Carr A.F., M.H. Carr, and A.B. Meylan, 1978. The ecology and migration of sea turtles. 7. The west Caribbean green turtle nesting colony. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 162:1-46.
- Cochran W.G., 1977. *Sampling techniques*, 3<sup>rd</sup> edition. Wiley and Sons, New York, 413 p.
- Dusenbery D. B., 1992. *Sensory Ecology*, W.H. Freeman, New York.
- Dutton P.H., 1996. Methods for Preservation of Samples for Sea Turtle Genetic Studies. In Bowen, B.W. and W.N. Witzell (Eds), "Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Conservation Genetics". NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-396, 173 p.
- Encalada, S. E., P. N. Lahanas, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, M. M. Miyamoto, and B.W. Bowen, 1996. Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas*: a mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Molecular Ecology* 5, 473-483.
- Excoffier L., P.E.S. mouse and J.M. Quattro, 1992. Analysis of molecular variance inferred from

- metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131, 479-491.
- Fitzsimmons, N. N., C. Moritz, C. J. Limpus, L. Pope et R. Prince, 1997a. Geographic structure of mitochondrial and nuclear gene polymorphisms in Australian green turtle populations and male-biased gene flow. *Genetics* 147, 1843-1854.
- Fitzsimmons N. N., C. J. Limpus J. A. Norman, A. R. Goldizen, J. D. Miller et C. Moritz, 1997b. Philopatry of male marine turtles inferred from mitochondrial DNA markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 8912-8917.
- Frazier N.B., 1984. A model for assessing mean age specific fecundity in sea turtle populations. *Herpetologica*, 40 (3) : 281-290.
- Frazier, J., 1984. Marine turtles in the Seychelles and Adjacent Territories. In Stoddart, D.R. (Ed), *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston Lancaster. Printed in the Netherlands.
- Frazier J., 1985. *Marine Turtles in the Comoro Archipelago*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New-York, 1985. 177 p + annexes.
- Frick, J., 1976. Orientation and behaviour of hatchling green sea turtles (*Chelonia mydas*) in the sea, *Anim. Behav.*, 24, 849.
- Goff, M. D., Salmon, M., and Lohmann, K. J., in press. The magnetic compass of loggerhead sea turtle hatchlings: Calibration by surface waves, NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC.
- Granda, A. M. and P. J. O'Shea, 1972. Spectral sensitivity of the green turtle (*Chelonia mydas mydas*) determined by electrical responses to heterochromatic light, *Brain Behav. Evol.*, 5, 143.
- Grassman, M. and D. Owens, 1987. Chemosensory imprinting in juvenile green sea turtles, *Chelonia mydas*, *Anim. Behav.*, 35, 929.
- Grassman, M., 1993. Chemosensory orientation behaviour in juvenile sea turtles, *Brain Behav. Evol.*, 41, 224.
- Higgins, D.G., A.J. Bleasby, and R. Fuchs, 1992. Clustal V: improved software for multiple sequence alignment. *Cabios B*:189-191.
- Hirth H.F., 1971. Synopsis of biological data on green turtle. *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries synopsis, 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., 1991. Conservation of Sea Turtles in South Africa Region. In Bjorndal, K.A. (Ed),

Biology and Conservation of Sea Turtles. Smithsonian Institute Press, Washington D.C.

- Karl, S. A., B. W. Bowen, & J. C. Avise, 1992. Global population genetic structure and male-mediated gene flow in the green turtle (*Chelonia mydas*): RFLP analyses of anonymous nuclear loci. *Genetics* 131, 163-173.
- Lahanas P. N., K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, S. E. Encalada, M. M. Miyamoto, R. A. Valverde, and B. W. Bowen, 1998. Genetic composition of a green turtle (*Chelonia mydas*) feeding ground population: evidence for multiple origins. *Marine Biology*. Feb 130: 345-352.
- Le Gall J.Y. et G.R. Hughes, 1987. Migration de la tortue verte *Chelonia mydas* dans l'océan Indien sud-ouest observées à partir des marquages sur les sites de ponte Europa et Tromelin (1970-1985). *Amphibia-Reptilia* 8 ; E.J. Brill, Leiden : 277-282
- Le Gall J.Y., D. Château et P. Bosc, 1985. Rythme de reproduction internannuel des tortues vertes *Chelonia mydas* sur les sites de ponte de Tromelin et Europa (océan Indien) C.R. Acad. Sc., Paris, 301, série III, 5 : 195-200.
- Le Gall J.Y., A. Lebeau and J. Kopp, 1984. Monitoring green turtles at Tromelin and Europa (Indian ocean) 1970-1984. *Marine Turtles Newsletter*, n°29 : 2-5.
- Le Gall J.Y., A. Lebeau and J. Kopp, 1985. Evaluation de la production de tortues vertes *Chelonia mydas* nouveau-nés sur les sites de ponte Europa et Tromelin (océan Indien) *Océanogr. Trop.* 20 (2) : 117-133.
- Lebeau A., G. Biais, J.L. Durand et B. Gobert, 1979. La tortue verte, *Chelonia mydas* des îles Tromelin et Europa (océan Indien) : peuplement et reproduction. Note ronéotypée, 89 p. ISTPM-Réunion.
- Lebeau A., B. Gobert et J.L. Durand, 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-Réunion.
- Light, P., M. Salmon, and K. J. Lohmann, 1993. Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass, *J. Exp. Biol.*, 182, 1.
- 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. Bjorndal K. A. (Ed.), Smithsonian Institution Press Books, Washington : 297-303.
- Limpus C. J., 1992. The hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, in Queensland: population structure within a southern Great Barrier Reef feeding ground, *Wild. Res.*, 19, 489p.
- Limpus C. J., 1993. The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: breeding males, *Wild. Res.*, 20, 513p.

- Limpus C. J., P.J. Couper, and Reed, M. A., 1994. The green turtle *Chelonia mydas* in Queensland: Population structure in a warm temperate feeding area, Mem. Queensl. Mus., 35(1), 139p.
- Limpus C.J., J.D. Miller, C.J. Parmenter, D. Reimer, N. Mclachlan, R. Webb, 1992. Migration of green (*Chelonia mydas*) and Loggerhead (*Caretta caretta*) turtles to and from east Australian Rookeries. Wildlife Research, 19, 347p.
- Lohman K. J. and Lohman C. M. F., 1994. Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude, J. Exp. Biol., 194, 23p.
- Lohman K. J. and Lohman C. M. F., 1996. Detection of magnetic field intensity by sea turtles, Nature, 380, 59p.
- Lohman K. J. and Lohman C. M. F., 1996. Orientation and open -sea navigation in sea turtles, J. Exp. Biol., 199, 73p.
- Lohmann K. J., Swartz A.W., and Lohmann C. M. F., 1995. Perception of ocean wave direction by sea turtles, J. Exp. Biol., 198, 1079.
- Lougnon A., 1958. Sous le signe de la tortue . Voyage anciens à l'île Bourbon (1611-1725). Larose ed., Paris, 199 p.
- Marquez R. M., 1990. F.A.O. Species catalogue, vol 11 Sea Turtle of the world , Roma, Italia : 25-30.
- McElroy D., P. Moran, E. Bermingham and I. Kornfield., 1992. REAP: an intergrated environment for the manipulation of phylogenetic analysis of restriction data. J.Heredity 83:15p.
- Meylan A., 1982. Estimation of population size, in sea turtles in Biology on Conservation of Sea Turtles Proc. World Conference on Sea. Turtle Conservation. Washington, Nov. 1979. Bjorndal K. A. (Ed.), Smithonian Institution Press Books, Washington : 135-138.
- Meylan A., 1982. Behavioral ecology of the west Carribbean green turtle (*Chelonia mydas*) in the interesting habitat, in Biology and Conservation of Sea Turtles, Bjorndal, D., Ed., Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 67 p.
- Meylan A.B., 1992. Sea Turtle migration - evidence from tag returns. In K.Bjorndal (Ed) Biology and Conservation of Sea Turtles. Smithsonian Institute Press, Washington DC : 91-100.
- Meylan A.B. and Meylan P.A., 1994. Description of a mighty fleet of green turtles. in Proc. 13th Ann. Symp. Sea Turtle Biology and Conservation, Schroeder, B. A. and Witherington, H. E., Compilers, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-341, 107 p.
- Meylan, A.B., Bowen, B.W. and J.C. Avise, 1990. A genetic test of the natal homing vrs. Social facilitation model for green turtle migrations. Science 248 : 724.

- Miller, 1996. Reproduction in Sea turtles. In Lutz, P.L. and Musick, J.A. (Eds), The Biology of Sea Turtles. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc.
- Mortimer J. A. & Portier, K. M., 1989. Reproductive homing and interesting behavior of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic Ocean. *Copeia* 1989 : 962-977.
- Mrosovsky N., 1972. The water-finding ability of sea turtles, *Brain Behav. Evol.* 5, 202.
- Mrosovsky (N.), 1983. *Conserving Sea Turtles*. Publication of the British Herpetological Society. London, 171 p.
- Mrosovsky N. and Kingsmill S. F., 1985. How turtles find the sea, *Z. Tierpsychol.* : 67-237.
- Mrosovsky N. and Shettleworth S. J., 1974. Further studies on the sea finding mechanism in green turtle hatchlings, *Behaviour* : 51-195.
- Mrosovsky N. and Shettleworth S. J., 1975. On the orientation circle of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, *Anim. Behav.* : 23-568.
- Musik J. A. and Limpus C.J., 1996. Habitat utilisation and migration in juvenile sea turtles, in *Biology of sea turtles*, Lutz, P. and Muzick, J. A., CRC Press, Boca Raton, FL.
- Norman J.A., C. Moritz and C.J. Limpus, 1994. Mitochondrial DNA control region polymorphisms. Genetic markers for ecological studies of marine turtles. *Mol. Ecol.* 3(4) : 363-373.
- Papi F., Liew H. C., Luschi P., and Chan E. H., 1995. Long-range migratory travel of the green turtle tracked by satellite: evidence for navigational ability in the open sea, *Mar. Biol.*, 122-171.
- Papi, F. and Luschi, P., 1996. Pinpointing 'Isla Meta' : the case of sea turtles and albatrosses *J. Exp. Biol.*; 199, 65p.
- Raymond M. and F. Rousset, 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49 : 1280-1283.
- Roff D.A. and P. Bentzen, 1989. The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphisms: X2 and the problem of small samples. *Molecular Biology and Evolution.* 6:539-545
- Salmon M. and Wyneken J., 1987. Orientation and swimming behaviour of hatchling loggerhead turtles (*Caretta caretta* L.) during their offshore migration, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109, 137p.
- Salmon M., Wyneken J., Fritz E., and Lucas M., 1992. Sea-Finding by hatchling sea turtles: role of brightness, silhouette and beach slope as orientation cues, *Behaviour*, 122, 56p.
- Schneider S., Kueffer J., Roessli D. And Excoffier L., 1997. ARLEQUIN: A software for population genetic analysis. University of Geneva, Switzerland.
- Servan J., 1976. Ecology de la tortue verte à l'île Europa, Canal du Mozambique. *La Terre et la Vie*, 30 (3) : 421-464.

Shaver D. J., 1996. Head-started Kemp's Ridley turtles nest in Texas, Marine Turtle Newsletter, N°74, 5-7.

Swofford D.L., 1990. PAUP:Phylogenetic analysis using parsimony. Illinois Natural History Survey, Champaign.

Van Buskirk J. & Crowder L. B., 1994. Life-history variation in marine turtles. Copeia 1994, 66-81.

Witherington B.E., 1992. Sea-Finding Behaviour and the Use of Photic Orientation Cues by Hatchling Sea Turtles, Ph. D. dissertation, University of Florida, Gainesville.

Witherington B.E., 1995. Observations of hatchling loggerhead turtles during the first few days of the lost year(s), NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFC-361, 154p.

Woody J. B., 1990. Is 'headstarting' a reasonable conservation measure? « On the surface, yes; in reality, no », Marine Turtle Newsletter, N° 50 : 8-11.

Woody J.B., 1991. It's time to stop headstarting Kemp's Ridley, Marine Turtle Newsletter, N°55: 7-8.