

THESE

Présentée à

L'UNIVERSITE LOUIS PASTEUR – STRASBOURG I

FACULTE DES SCIENCES DE LA VIE

- Spécialité : ECOLOGIE -

en vue de l'obtention du titre de
DOCTEUR D'UNIVERSITE

par

Sandra FERRAROLI

Etude des déplacements en mer des tortues luths nidifiant sur le plateau
des Guyanes : contribution à leur conservation.

Soutenue le 12 mars 2004 devant la commission d'examen :

François GAUER Professeur, Université Louis Pasteur, Strasbourg	Rapporteur interne
Jean LESCURE Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Rapporteur externe
Charles-André BOST Chargé de recherche, CNRS, Chizé	Rapporteur externe
Yvon LE MAHO Directeur de recherche, CNRS, Strasbourg	Directeur de thèse
Graeme HAYS Docteur, Université de Wales, Royaume-Uni	Examineur



Qu'Alexis Nouailhat me pardonne cette très libre adaptation...

A
Mes parents
et à mon frère

A

Bara, Manu, Ron, Sly,
et Alain,

les souvenirs défilent, les mots s'envolent et mes yeux se voilent à l'idée de voir nos chemins se séparer un jour.

Aux

Chefs Coutumiers d'Awala
et Yalimapo,

ils m'ont appris à connaître un peuple, les Kalina qui se battent pour la survie de leur identité et de leur culture. Ils m'ont acceptée au sein de leur communauté avec une remarquable gentillesse et leur soutien a été sans faille.

A

Lucien Gomot,

c'est lui, qui par ses enseignements de biologie animale, a su me transmettre cette envie d'apprendre, de savoir... tout simplement ce désir d'aller plus loin dans la connaissance.

Jacques Fretey,

car un jour, il m'a écrit « bienvenue dans le monde mystérieux des tortues marines » et il ne m'a pas menti, ce monde est aussi mystérieux que fascinant. Il m'a raconté trente ans de sa plus grande passion comme on conte une histoire à une petite fille, alors que sans son exceptionnelle carrière, il n'y aurait peut-être déjà plus de tortues marines sur les plages de Guyane.

Yvon Le Maho,

c'est à lui que je dois cette belle et grande Aventure semée d'embûches et de défis qui m'ont rendue plus forte. Mais, je lui dois aussi cette découverte du flou artistique de l'enfer vert où se mêlent une symphonie de couleurs, le froissement des ailes d'insectes, les rencontres tant inattendues que surprenantes au détour des chemins. C'est lui qui m'a appris à valoriser mes travaux de recherche et à le faire au-delà de la communauté scientifique.

Guy Guth,

de cette belle et grande Aventure, il n'aura vu que le défilé incessant des montagnes de projets financiers, tracasseries administratives et autres, il aura subi les humeurs des périodes de doute... et pourtant ses paroles n'ont été que réconfort et encouragements.

Jean-Yves Georges,

il a rejoint la pirogue en route, juste avant l'abordage des analyses et de la rédaction. Il a repris la barre, méthodiquement, patiemment, et miles après miles, nœuds après nœuds, nous sommes enfin arrivés ! Même si j'achève cette thèse avec un pincement au cœur, je suis heureuse que la poursuite de ce projet lui soit confiée car Jean-Yves saura lui donner l'ampleur qu'il mérite. Je sais aussi que Jean-Yves appréciera les charmes de la Guyane et respectera la culture Kalina.

A tous

les enfants et adolescents
dont les yeux brillaient

... quand ils seront grands.

Et à
Stéphane.

Messieurs les membres du jury,

Alexandre Zahariev - Alexis Billes - Alexis Tiouka - Alfred Zaegel - Amhed Turki - André Agullo - André Ancel - André Bach - André Berthelot - Animateurs du musée et agents d'entretien de la Réserve : Frédéric, Muriel, Daniel, Olivier, Maryline, etc... - Anita Wulgué - Anne Marie Bréonce - Argos CLS - Arnaud Colin - Arnoud Shouten - Arthur Boissard de ¾ bleu - Astolfo & Hilda - Ateliers du CNRS - Axelle Poteau - Bart Djin - Biotopic - Bernard & Cécile Cressens - Caroline Habold - Cécile Hansen - Cécile Thouzeau - Céline Lebohec - CEPE CNRS - Claire Joanny - Claudine Chevalie - CNES - Corderie Weiss - CSG - Daniel Williams et sa famille - Danièle de Staerke - David Gremillet - Delphine Picamelot - Denis Girou - DIREN Guyane - Ecovolontaires, étudiants, stagiaires et bénévoles : Evy, Marianne, Guytan, 120, Aline, Rudy, Stéphanie, Emilie, P'tit Bouchon, Vincent L., Stéphanie K., Anaconda, Cécilia, Charles, Audrey, Gamin, Anselme, Teddy, Cricri, Benoit, Alexandra, Marion, Benoit V., Clém, Rachel, Flore, Médéric, Eve, Véro, Marine, Djé, Stéphane, Julie, Tombeur, Eve, Thibaud, Mag, Stan, Duga, l'Intermittant du spectacle, LN, Clo, Olivia, Caro, etc - Edo Godverse - Eliane Mioskowski - Emilie Dumont Dayot - Equipes de patrouille du Guyana - Equipes de patrouille du Suriname - Eric Hansen - Equipe de Mayumba - Fabrice Bertile - Fabrice Mercier - Familles d'Awala et Yalimapo - Félix Tiouka et sa famille - Fanny Bourgeot - Florent Massé - Franck Marcesse - François Criscuolo - François Royer - Freddy Sehoe - Gaëlle Fornet - Grégory Talvi - Guy Guth - Hélène Gachot - Habitants, d'Awala - Yalimapo - Henk Reichard - Hideji Tanaka - Hubb Sea - Hubert Casenave - Hugues Oudard - Isabelle Delafosse - Isabelle Nolibos - Jacqueline Brencklé - Jacques Fretey - Jean Lecure - Jean Hervé Lignot - Jean Mehn - Jean Patrice Robin - Jean Paul Gendner - Jean Philippe Zébu - Jean Yves Georges - Jocelyn Thérèse - Kevin Lay - Koejac - Kulalasi : Alfred T., Alfred M., Sancho, Refino, Patrick, Pierre, Yanjee, Nicolas, Sylvain, Dominique, Raymond, etc - Kwata - Laura Sarti - Laurent & Christèle Kelle - Laurent Debas - Laurent Polidori - Luc Laurent - Manfred Enstipp - Marc Girondot - Martine Schneider - Martjee Hiltermann - Mathieu Boos - Matthew Godffrey - Michel Dejean - Michel Gauthier Clerc - Michel Petit - Michel Thérèse et sa famille - Michelet Fontaine - Mike James - Municipalités d'Awala et Yalimapo - Nathalie Greslier - NIPR - Noémie Morgenstern - ONCFS , BMI Guayne - Paolo Luschi - Pascal Canceill - Pavine Lefevre - Peter Pritchard - Phare et Balise - Philippe Combes - Philippe et Angélique de Schenker BTL - Philippe Gaspar - Pierre Jean - Piroguiers - Prof., instit. et élèves rencontrés en Guyane et en métropole - René Grocolas - Robert Seyller - Roger Leguen - Scott et Karen Eckert - Sébastien Samtmann - Sepanguy - Serge et Jeanine Kilinan - Servane Bernard - Sophie Bourgeon - SIVU de l'Amara - Stephen Morreale - Stinasu Studinal - Suzanne Dunel Erb - Sylvia Lochon - Sylvain de l'Eldorado - Sylvie Massemin - Thierry Montford - Thierry Raclot - Thomas Grüninger et Raphael Blanc d'Artémis - Vanessa Soulières - Vincent Schumacher - WWF France et son équipe de Cayenne - WWF Suriname - Xavier Desbois - Yvon Le Maho - et enfin, les visages de ceux et celles dont le nom m'échappe...

merci,

*pour ce que vous garderez dans votre souvenir, c'est ce qui m'a tant aidée
et permis de mener à bien mes travaux de recherche.*

Avant propos

J'ai eu la chance de réaliser ma thèse sur la tortue luth, espèce emblématique de la Guyane et menacée au niveau international. De plus, cette étude s'est déroulée sur le plus important site mondial de ponte de l'espèce : la plage d'Awala-Yalimapo, au sein de la Réserve Naturelle de l'Amana. Mais j'ai aussi eu la chance d'utiliser des technologies de pointe comme celles liées aux balises Argos et à l'océanographie spatiale. Certes, c'était un projet de recherche captivant, mais c'était aussi une belle Aventure.

S'il y a une soirée de 1997 dont je me souviens, c'est bien celle où Yvon Le Maho m'a proposé d'équiper des tortues luths avec des balises Argos en Guyane. Je connaissais l'originalité des travaux de son équipe sur les manchots, mais là... il venait bel et bien de me proposer de mener un projet de recherche dans un pays tropical tout de même surnommé l'enfer vert, sur la plus vieille et la plus grosse des tortues marines et il fallait utiliser une technologie dont j'ignorais tous les secrets !

Quelques années plus tard, lorsque l'avion amorça enfin sa descente sur Cayenne, collée au hublot, je vis tout d'abord que l'océan ressemblait à une immense nappe de chocolat. Puis, je découvris, à perte de vue, un tapis vert émeraude entrecoupé de lacets sinueux marron...

Quelques heures après, à la lueur d'une lampe frontale, j'ai gardé quelques mètres de distance face à cette tortue qui envoyait du sable à plusieurs mètres avec ses immenses pattes avant. Puis, méticuleusement, elle a commencé à creuser son nid, alternativement, ses pattes arrière remontaient à la surface de petites quantités de sable. Elle s'est ensuite immobilisée et des dizaines d'œufs se sont échappés de son cloaque. J'ai été ensuite surprise de la "délicatesse" avec laquelle cette femelle a recouvert ses œufs de sable. Puis, avec puissance, elle a de nouveau balayé le sable qui se trouvait autour d'elle avant de regagner l'océan. Quelques jours après, en équipant pour la première fois une tortue luth avec Scott Eckert, l'aventure fut très différente. Tout en veillant à ne pas déranger la femelle lors de sa ponte, nos gestes devaient être précis et rapides, l'équipement parfaitement positionné. L'aventure scientifique que j'avais tant attendue venait de commencer.

Au fil du temps, j'ai pu découvrir que la Guyane n'était pas tout à fait un enfer vert mais un pays d'une grande richesse culturelle, à la faune diversifiée et à la végétation luxuriante. Je n'ai pas eu la chance de travailler sur une espèce aussi photogénique que le manchot. Néanmoins, j'ai découvert que la tortue luth était une espèce non moins médiatique et tout aussi fascinante tant du point de vue biologique qu'écologique. Et malgré le temps, je reste en admiration devant les prouesses technologiques du domaine spatial qui permettent de lever une part du mystère entourant la vie des animaux sauvages.

Si je peux aujourd'hui présenter les résultats de ce projet de recherche captivant, c'est grâce au soutien financier et logistique de nombreux partenaires : Argos CLS, le CEPE-CNRS, le CNES, la Communauté Européenne, la DIREN-Guyane, l'ONCFS-Guyane, le SIVU de l'Amana, le WWF-France, ainsi que le Stinasu et le WWF-Suriname. Mais, c'est aussi grâce à ceux et celles qui m'ont aidée et soutenue lors des campagnes de terrain. Je pense en particulier aux gardes de la Réserve Naturelle de l'Amana, aux écol volontaires, aux patrouilleurs de Kulalasi, au staff WWF, à la communauté Kalina d'Awala-Yalimapo et aux patrouilleurs de l'Est et du Suriname. Au début de ma thèse, j'ai pu me rendre compte de la mauvaise lisibilité (et parfois de l'incompréhension) des travaux de recherche par tous ces gens qui pourtant nous aident et nous soutiennent. C'est pourquoi, tout au long de ces années je me suis investie dans la vulgarisation de mes travaux. La plus belle récompense fut de voir les yeux brillants des enfants et adolescents auxquels j'ai pu exposer mes recherches.

Tout en étant bien consciente que l'objectif d'un mémoire de thèse diffère d'un ouvrage de vulgarisation scientifique, j'ai essayé de le rendre accessible à un public plus vaste que celui de la communauté scientifique. Ainsi, dans l'introduction, j'ai tout d'abord tenté de mettre en évidence pourquoi les tortues marines étaient aujourd'hui si menacées et quelle était la législation en vigueur pour les protéger. J'ai aussi essayé de replacer mon projet dans ce contexte. Puis, j'ai présenté les particularités de la tortue luth avant d'aborder dans la partie des méthodes, le système de localisation Argos et les contraintes auxquelles j'ai dû faire face. Ensuite, sont présentés les trajets effectués par les femelles entre les pontes successives d'une même saison et ceux réalisés une fois la saison de ponte terminée. Les principales conclusions et les perspectives envisageables achèvent ce manuscrit.

Liste des travaux

Articles originaux :

Ferraroli, S., Georges, J.Y., Gaspard, P., Le Maho, Y. Where sea turtles meet fisheries (*soumis à Nature*).

Rivalan, P., Briane, JP., Caut, S., de Dijn, B., **Ferraroli, S.**, Goverse, E., Gratiot, J., Hilterman, M., Johannesen, E., Langin, S., Lieutenant, S., Macé, F., Maros, A., Merton, Y., Morison, M., Nolibos, I., Viseux, B., Girondot, M. Modeling marine turtles nesting season: a meta - analysis for 16 nesting beaches covering 600 km of coast line for 3 species in the Guianas region during the 2002 nesting season (*en pep*).

Ouvrage scientifique :

Ferraroli, S., Le Maho, Y. & Georges, J.Y. (2003). Les tortues marines. Dans : Impact de la pêche sur l'environnement et impact de l'environnement sur la pêche. La surexploitation des ressources marines. *Rapports sur la science et la technologie* : 319-328.

Communications orales :

Ferraroli, S., J - Y. Georges & Y. Le Maho (2003). Foraging ecology of female leatherback sea turtles in relation to oceanographic processes in the Atlantic Ocean: concurrent use of ARGOS satellite tracking and satellite altimetry. International Symposium on Biologging Science - National Institute of Polar Research. Tokyo (Japan), 18 - 22 mars 2003.

Ferraroli, S., J - Y. Georges & Y. Le Maho (2002). Conservation and spatial oceanography, the case of leatherback turtles. The 6th Sea Turtle Symposium of the Guianas. Cayenne (Guyane), 18 - 20 novembre 2002.

Ferraroli, S. & Y. Le Maho (2001). Satellite tracking to preserve endangered sea turtles. Satellite Navigation and Positioning World Show. Nice (France), 13 - 15 novembre 2001.

Ferraroli, S., H. Tanaka, A. Poteau, Y. Naito, N. Arai & Y. Le Maho (2001). Marine behavior of leatherback turtles during internesting season 2001. The 5th regional Marine Turtle Symposium for the Guianas. Paramaribo (Suriname), 25 - 27 septembre 2001.

Ferraroli, S. & Y. Le Maho (2000). Suivi Argos et conservation de la tortue luth (2000). Conférence Utilisateurs Argos. Strasbourg (France), 20 - 21 septembre 2000.

Ferraroli, S. & Y. Le Maho (2000). Update on the satellite tracking of leatherback turtles nesting in French Guiana. The 4th Sea Turtle Symposium of the Guianas. Georgetown (Guyana), 7 - 9 août 2000.

Ferraroli, S., S. Eckert, J. Chevalier, M. Girondot, L. Kelle & Y. Le Maho (1999). Movements at sea of leatherback turtles nesting in French Guiana for conservation strategy – preliminary results. Séminaire conservation des tortues marines sur le plateau des Guyanes. Mana (Guyane), 15 - 16 juillet 1999.

Girondot, M., **S. Ferraroli**, P. Rivalent, J. Chevalier & Y. Le Maho (2000). Structuration des

populations de tortues luths en Guyane française et application à la dynamique des populations. Colloque de la Société Française de Biologie du Comportement. Lyon (France), 17 mai 2000.

Chevalier, J., S. Lochon, J. L. Swinkels, **S. Ferraroli** & M. Girondot (2000). Driftnet fishing in the Maroni estuary : the major reason for the Leatherback turtle's decline in the Guianas ? The 20th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. Orlando (USA), 28 février - 4 mars 2000.

Posters :

Picamelot, D., **S. Ferraroli**, H. Dreysse & Y. Le Maho (2001). Wild animal satellite tracking as an educational tool. The 52th International Astronautical Congress of ISSAT, ISU & IAF. Toulouse (France), 3 - 4 octobre 2001.

Ferraroli, S., S. Eckert & Y. Le Maho (2001). Satellite tracking of leatherback turtles nesting in French Guiana. The 20th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. Orlando (USA), 28 février - 4 mars 2001.

Ferraroli, S., Y. Le Maho, D. Michard, J. Schnepf, & M. Cazenave (2000). Satellite tracking of wildlife, Argos as an educational tool. International Astronautical Federation specialists symposium Bringing Space into Education. Bischenberg (France), 3 - 5 avril 2000.

Ferraroli, S., S. Eckert, J. Chevalier, M. Girondot, L. Kelle & Y. Le Maho (2000). Marine behavior of leatherback turtles nesting in French Guiana for conservation strategy. The 21th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. Philadelphie (USA), 24 - 28 février 2000.

Ouvrages de vulgarisation :

Ferraroli, S. & Georges, J.Y. Le système Argos. Dans : les tortues marines de Guyane. Eds : Plume verte (sous presse).

Ferraroli, S. & Le Maho, Y. (2002). Les balises Argos. Dans : Guyane ou le voyage écologique. Eds : R. Le Guen, C. Richard Hansen : 296 - 299.

Sommaire

I. CONSERVATION DES TORTUES MARINES ET OBJECTIFS SCIENTIFIQUES.....	1
A. Interactions homme-tortues marines	3
1. Contexte international	3
2. Contexte guyanais	6
B. Réglementation protégeant les tortues marines.....	7
1. Réglementation internationale.....	7
2. Réglementation en Guyane	8
C. Contexte scientifique.....	8
II. MODELE D'ETUDE	13
A. Généralités communes des tortues marines	15
B. Particularités de la tortue luth.....	18
1. Adaptations morphologiques et physiologiques	18
a. Adaptations morphologiques.....	18
b. Adaptations physiologiques	18
2. Répartition des plages de ponte et taille des populations.....	19
3. Dispersion en mer.....	21
a. Déplacements inter-pontes	21
b. Déplacements post-pontes.....	22
III. METHODES	25
A. Le système Argos	27
1. Principe de fonctionnement.....	27
2. Contraintes du suivi Argos.....	28
a. Liaison balise/satellite et précision des positions.....	28
b. Taille, forme et poids de la balise	30
B. Systèmes de fixation.....	30
1. Description de la mise en place d'un harnais.....	32
2. Description de la fixation directe sur la carène centrale	34
C. Analyse des données	35
1. Données biologiques	35
2. Sélection des positions reçues	35
3. Analyse des trajets.....	35
a. Trajets inter-pontes.....	35
b. Trajets post-pontes	37
4. Données océanographiques	37
5. Analyses statistiques	38
IV. RESULTATS.....	41
A. Trajets inter-pontes.....	43
1. Caractéristiques des trajets inter-pontes.....	43
a. Durée du séjour en mer	43
b. Distance parcourue	45
c. Vitesse de déplacement	45
d. Eloignement du site de ponte	47
e. Cap	47
f. Trajectoire	49
2. Schémas de déplacement.....	49
a. Trajets de type I.....	51
b. Trajets de type II	51
c. Trajets de type III	53
d. Trajets de type IV	55
3. Délimitation de la zone de répartition en mer des femelles	57

B.	Déplacements post-pontes.....	58
1.	Description générale.....	58
2.	Influence des facteurs océaniques.....	61
a.	Température de surface de l'eau de mer (SST).....	61
b.	Bathymétrie (profondeur de l'eau).....	61
c.	Concentration en chlorophylle.....	61
d.	Courants.....	63
e.	Anomalies du niveau de surface de la mer.....	66
V.	DISCUSSION.....	69
A.	Déplacements inter-pontes.....	71
1.	Distribution en mer.....	71
2.	Schémas de déplacement.....	72
3.	Implication en terme de conservation.....	75
B.	Déplacements post-pontes.....	78
1.	Stratégie de déplacement.....	78
2.	Stratégie de déplacement et reproduction.....	79
3.	Influence des facteurs océaniques et orientation.....	80
4.	Implication en terme de conservation.....	82
VI.	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	85
A.	Conclusions.....	87
B.	Perspectives.....	88
1.	Du point de vue fondamental.....	88
a.	Comportement inter-pontes.....	88
b.	Comportement post-pontes.....	90
2.	Du point de vue de la conservation.....	91
VII.	REFERENCES CITEES.....	93
VIII.	ANNEXE 1.....	105
IX.	ANNEXE 2.....	109
X.	ANNEXE 3.....	117

I. CONSERVATION DES TORTUES MARINES ET OBJECTIFS SCIENTIFIQUES

Les tortues marines ont été témoins de l'extinction des dinosaures. Par rapport à elles, l'homme n'est donc sur la planète que depuis très peu de temps. Les relations qui se sont établies entre l'homme et les tortues marines sont du type prédateur-proie (Whiterington et Frazer, 2003). Ainsi, aujourd'hui, du fait des activités humaines, trois des sept espèces de tortues marines sont considérées en danger critique d'extinction à court terme (IUCN, 2003) : la tortue luth (*Dermochelys coriacea*), la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*), la tortue de Kemp (*Lepidochelys kemp*). Trois sont considérées en danger d'extinction à moyen terme (IUCN, 2003) : la tortue verte (*Chelonia mydas*), la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*), la tortue caouanne (*Caretta caretta*). Faute d'informations suffisantes, le statut des populations de la tortue à dos plat (*Natator depressus*) n'est pas connu (IUCN, 2003).

A. Interactions homme-tortues marines

1. Contexte international

Des découvertes archéologiques en péninsule arabe ou encore au Sud de la Floride ont mis à jour des ossements brûlés ou entaillés de tortues marines, preuves de prélèvements à des fins alimentaires 4000 à 2000 ans avant J-C. La taille des os témoigne que les prélèvements ne concernaient pas que des adultes trouvés sur les plages mais aussi des juvéniles capturés en mer. Selon les époques, les carapaces étaient utilisées comme boucliers, conteneurs ou encore pour les cérémonies mortuaires. Les écailles de certaines espèces étaient taillées en hameçons et la graisse était utilisée pour la protection des embarcations. Des textes anciens témoignent d'un commerce de tortues marines dans les régions sumériennes, dans le Sud-Est des Etats-Unis et au Mexique. Les effigies découvertes montrent que les tortues marines avaient aussi envahi l'imaginaire de l'homme. Elles avaient probablement un rôle de « gardiennes des maisons mortuaires » dans le Sud de la Floride. Pour les Mayas, elles représentaient le thème central de la renaissance symbolisé par des effusions de sang.

Depuis des millénaires et pour de nombreuses civilisations les tortues marines ont donc joué un rôle nutritionnel, économique et spirituel. L'impact réel de ces prélèvements sur les populations de tortues marines fait encore l'objet de débats, mais ces prélèvements ont de



toute évidence permis la survie de peuplades isolées vivant dans les régions côtières (Frazier, 2003).

Aujourd'hui, les tortues marines ont toujours un rôle culturel important pour de nombreuses communautés. En dépit de la réglementation en vigueur, la liste des pays consommant de la viande de tortue est encore longue et comprend des pays pourtant signataires des conventions de protection des tortues marines (Campbell, 2003). Les œufs ne correspondent plus à un besoin alimentaire fondamental mais gardent une valeur économique importante, sans doute en raison des vertus aphrodisiaques qui leur sont attribuées (Campbell, 2003). La peau des tortues olivâtres est utilisée pour la création d'objets de mode à destination de nombreux pays notamment européens (Campbell, 2003).

Cependant, la majorité des interactions hommes-tortues n'est désormais plus intentionnelle mais résulte de l'intensification des activités humaines en mer (Lutcavage *et al.*, 1997). En effet, on assiste aujourd'hui à la destruction de sites de ponte pour l'implantation d'infrastructures touristiques ou militaires, la dégradation des plages de ponte et zones d'alimentation en raison de l'accumulation de déchets non dégradables. Mais aussi, et surtout, la mortalité en mer des tortues augmente du fait des activités de pêcheries (*e.g.* Hays *et al.*, 2003a). Tous les engins de pêche provoquent des captures accidentelles de tortues marines. Les chaluts crevettiers sont responsables d'une plus grande mortalité que toutes les autres causes anthropiques réunies et représentent 90% de la mortalité totale attribuée à l'ensemble des pêcheries (revue dans Ferraroli *et al.*, 2003).

La mortalité survenant dans les engins de pêche est soupçonnée être à l'origine du déclin de plusieurs populations majeures de tortues luths. En effet, les populations nidifiant dans le Pacifique ont chuté de 80 à 90 % au cours des vingt dernières années du fait des activités des pêcheries (Lewison *et al.*, 2004 ; Spotila *et al.*, 2000 ; Eckert, 1997). La situation est d'autant plus préoccupante que les pêcheries ciblées sur le thon et l'espadon auraient capturé, pour la seule année 2000, entre 20 000 et 40 000 tortues luths dans le Pacifique et entre 30 000 et 60 000 dans l'Atlantique (Lewison *et al.*, 2004).

Aujourd'hui, la plage d'Awala-Yalimapo en Guyane (Figure 1) est le principal site de ponte mondial pour la tortue luth (Spotila *et al.*, 1996). Son importance est donc



internationale en terme de conservation et a amené la création de la Réserve Naturelle de l'Amana en 1998 (Figure 2).

2. Contexte guyanais

L'exploitation des tortues marines (viande, œuf, huile) a représenté une pratique courante tout au long de l'histoire coloniale de la Guyane, s'inscrivant parfaitement dans le contexte économique de l'époque. Aujourd'hui, la viande de tortue marine n'est que très rarement consommée. L'emploi salarié des hommes et les revenus sociaux associés à la nationalité française assurent un certain pouvoir d'achat. Celui-ci permet notamment l'acquisition de moteurs et filets rendant la pratique de la pêche plus accessible (consommation et vente de poissons). Par conséquent, pour les communautés locales, la consommation des œufs ne rentre plus dans une économie de subsistance, mais elle persiste à travers un usage traditionnel (Collomb et Williams, sous presse).

Actuellement, trois espèces de tortues marines nidifient régulièrement sur le littoral guyanais. Il s'agit des tortues luths, des tortues vertes et des tortues olivâtres. Les tortues imbriquées et les tortues caouannes se rencontrent également, mais beaucoup plus rarement.

Sur la plage d'Awala-Yalimapo, bien que les chiens errants se comptent par dizaines, les lampes et appareils photos par centaines et que les braconnages d'œufs défraient la chronique plusieurs fois par saison, **la principale menace qui pèse sur la survie des tortues marines est l'augmentation des activités de pêche (légal ou non) sur le plateau continental**. En effet, Henwood *et al.* (1992) ont estimé à 1574 le nombre de tortues marines capturées accidentellement chaque année par les pêcheries crevettières guyanaises et à 365 le nombre de tortues noyées. D'autres auteurs montrent que les captures accidentelles et la mortalité annuelle de tortues marines dans les filets maillants côtiers sont loin d'être négligeables (Chevalier, 2001 ; Chevalier et Girondot, 2000 ; Laurent, 1999).

La réglementation relative à l'utilisation de dispositifs d'exclusion des tortues marines (TEDs), mise en place aux Etats-Unis entre 1987 et 1994, a permis de réduire presque de moitié la mortalité des tortues caouannes dans les chaluts crevettiers (Lutcavage *et al.*, 1997). Cependant, la Communauté Européenne ne contraint pas les chaluts crevettiers à



utiliser des TEDs. En Guyane, la réglementation actuelle visant à interdire le chalutage en deçà de la ligne des 30 m n'est pas respectée. **Dans les eaux communautaires de Guyane, les stocks de crevettes sont donc exploités par des méthodes de pêche connues pour être à l'origine d'une mortalité importante de tortues marines.**

B. Réglementation protégeant les tortues marines

1. Réglementation internationale

Les principales conventions protégeant les tortues marines sont :

- la Convention sur la conservation des Espèces Migratrices (CMS ou Convention de Bonn) visant notamment à assurer la protection des espèces migratrices, de leurs habitats et à contrôler les facteurs gênant les migrations ;
- la Convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel en Europe. Les tortues marines sont identifiées comme espèces d'intérêt communautaire dont l'habitat naturel doit être protégé ;
- la Convention de Washington (ou CITES : Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction) visant à interdire le commerce des tortues marines ;
- la Convention de Carthagène visant à la protection totale et la restauration des espèces marines ou côtières menacées ou en voie d'extinction : le commerce des tortues marines est interdit et elles doivent bénéficier d'un dérangement minimum pendant les phases critiques de leur cycle de vie (reproduction, migration, etc.) ;
- la Convention Interaméricaine pour la Protection et la Conservation des Tortues Marines (seul traité international consacré exclusivement aux tortues marines), définit les normes pour la préservation de ces animaux et de leurs habitats. Cette convention est ouverte à la signature de tous les Etats de l'Amérique (Nord, Sud et Centrale), des Caraïbes et des états qui ont des territoires continentaux ou insulaires



dans la région (France, Pays-Bas et Royaume-Uni). Au moins huit pays doivent ratifier cette Convention pour qu'elle soit appliquée. Or, à ce jour, il n'y a que six signatures (Etats-Unis, Venezuela, Costa Rica, Nicaragua, Brésil et Pérou).

2. Réglementation en Guyane

La France s'est engagée à protéger les tortues marines à travers les différentes conventions précédemment citées (*via* des arrêtés ministériels ou préfectoraux). De plus, la Réserve Naturelle de l'Amana est située dans la région de la Basse Mana qui fait partie de la convention RAMSAR (Convention internationale pour la conservation et l'utilisation rationnelle des zones humides) et bénéficie donc à ce titre d'une attention particulière afin de maintenir son intégrité écologique. Par ailleurs, le site de ponte d'Awala-Yalimapo est protégé par des règlements locaux : interdiction d'allumer des feux, de camper en dehors des emplacements, d'utiliser des lampes, flashes, de déranger les tortues marines, de laisser divaguer les chiens et d'abandonner les ordures sur la plage. **La Réserve Naturelle de l'Amana a été créée par le décret du 13 mars 1998 et son statut prévoit les moyens nécessaires à la protection de la faune.**

C. Contexte scientifique

Pendant des décennies, les connaissances acquises sur la phase du cycle terrestre des tortues marines ont contribué à la mise en place de mesures de conservation visant à protéger les sites de ponte, les femelles à terre et leurs œufs. Cependant, l'actuel statut critique des tortues marines signifie que de telles **stratégies de conservation sont insuffisantes voire inadéquates puisqu'elles ne prennent pas en compte les 99 % du cycle de vie des tortues marines qui se déroulent en mer** (Morreale, 1999).

En effet, en Guyane, dès les années 1970, de nombreux travaux ont été réalisés sur les plages (revue dans Fretey et Lescure, 1998 et dans Chevalier *et al.*, 1998). Ces études ont porté sur la délimitation des plages de ponte, la biologie des tortues luths, l'effet de la température d'incubation des œufs sur la différenciation sexuelle, l'incubation artificielle en écloserie, la "sex-ratio" à l'éclosion dans la nature, la prédation sur les nouveaux-nés, la croissance, les migrations (à partir des re-captures d'individus bagués), l'impact des



touristes et le suivi démographique de la population de tortues luths. Sur la plage d'Awala-Yalimapo, le nombre de nids de tortues luths montre une grande variabilité inter-annuelle avec près de 60.000 nids en 1992 contre moins de 30 000 depuis 1993 (Figure 3). La tendance globale de la population n'est pas connue. Cependant, plusieurs auteurs soupçonnent les activités de pêcheries d'être à l'origine du déclin observé à partir de 1993 (Chevalier, 2001 ; Laurent, 1999 ; Chevalier et Girondot, 2000).

Jusqu'en 1999, l'essentiel des informations concernant les déplacements en mer provenait des recaptures de femelles baguées. Il avait ainsi été mis en évidence qu'au cours de la saison de ponte les femelles peuvent utiliser plusieurs sites de ponte distants d'une cinquantaine de kilomètres et situés de part et d'autre de l'estuaire du Maroni (*e.g.* Pritchard, 1973 ; Chevalier *et al.*, 1998 ; Fretey et Lescure, 1998). Par ailleurs, des femelles baguées en Guyane ont été observées dans tout l'océan Atlantique Nord (Figure 4) et certains auteurs ont suggéré que les femelles se déplaçaient en suivant les principaux courants de surface (Bleakney, 1964 ; Duguy, 1983). Cependant, aucune information n'était disponible quant à la distribution en mer des femelles lors de la saison de ponte ou quant à leur trajectoire précise une fois la saison de ponte terminée.

L'objectif de mon étude était donc d'apporter de nouvelles connaissances sur la biologie en mer des tortues luths et de savoir comment elles se dispersent et interagissent avec les pêcheries.

Cette étude se place dans le cadre scientifique de l'écologie comportementale. Domaine dans lequel l'acquisition des ressources constitue un thème central (Stephens et Krebs, 1986). Selon l'approche évolutive, les stratégies mises en jeu dans l'acquisition des ressources résultent de processus sélectifs permettant aux individus d'optimiser leur gain d'énergie et leur reproduction de manière ultime (*e.g.* Margalef, 1980). De nombreux naturalistes ont suggéré que les **organismes seraient intimement liés à l'environnement** dans lequel ils vivent. Toutefois **l'environnement évolue continuellement**. Les changements d'origine naturelle et/ou anthropique qui surviennent alors, peuvent avoir des effets directs sur les organismes (par exemple une mortalité massive suite à un cyclone) ou



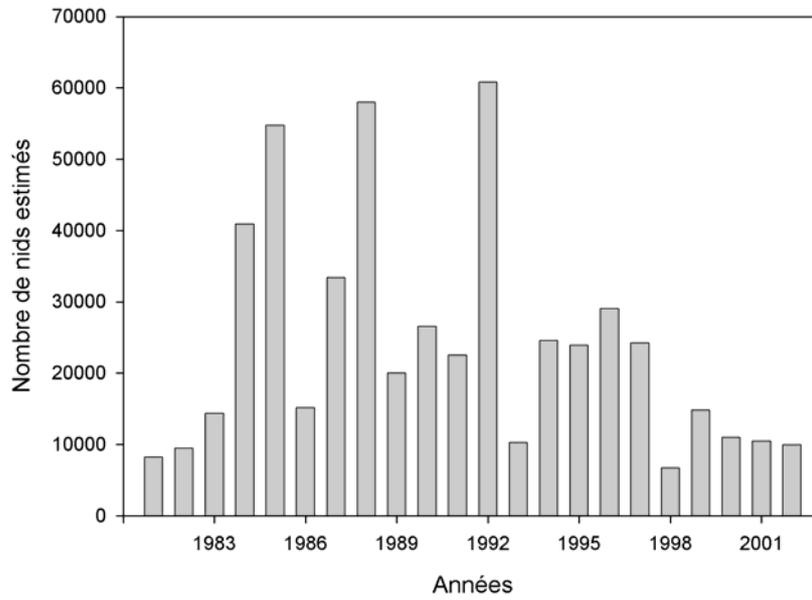


Figure 3 : Estimations annuelles du nombre de nids de tortues luths sur la plage d'Awala-Yalimapo entre 1981 et 2002 (M. Girondot, comm. pers.).

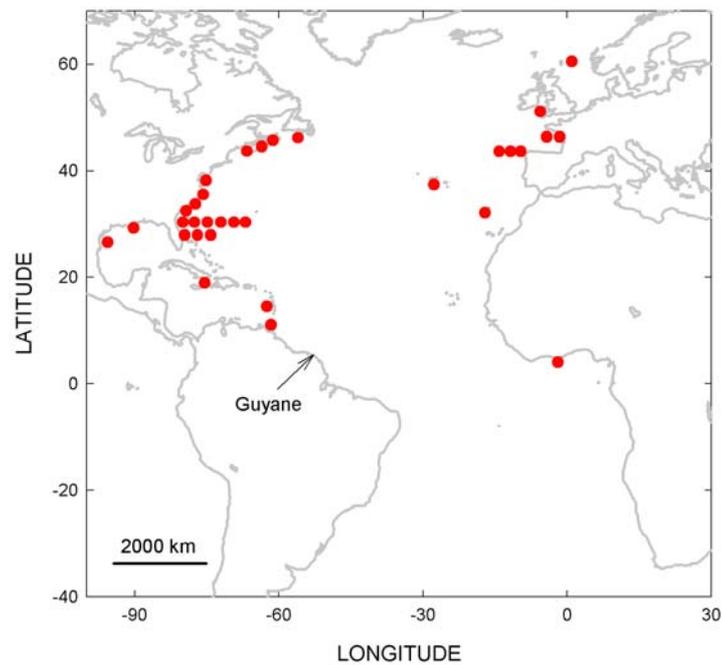


Figure 4 : Lieux de re-capture de tortues luths baguées en Guyane dans l'océan Atlantique Nord. Ces lieux sont représentés par des cercles rouges (d'après Girondot et Fretey, 1996 ; Goff et Lien, 1988 ; Pritchard, 1976).

des effets indirects (par exemple en affectant l'abondance et la disponibilité des ressources). Les populations intègrent ces phénomènes sur plusieurs années. Dans le cas de vertébrés longévifs à maturité sexuelle tardive, comme les tortues marines, **les réponses comportementales individuelles reflètent les conditions environnementales**, comme par exemple l'abondance des ressources (*e.g.* Hays, 2000).

L'étude des relations entre les tortues marines et leur environnement est particulièrement intéressante car les niches écologiques occupées par ces espèces sont très variées. **L'étude du comportement marin de ces reptiles peut donc contribuer à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes et des changements qui les affectent.**

Parmi les tortues marines, **la tortue luth est soumise à une contrainte majeure liée à la ségrégation spatio-temporelle des épisodes de reproduction en zone tropicale et d'alimentation en zone tempérée ou boréale** (Den Hartog et Van Nierop, 1984 ; Bleakney, 1964). Cette espèce est donc un **modèle privilégié pour étudier la relation entre ses déplacements et les facteurs océaniques**. De plus, elle présente un régime alimentaire essentiellement composé de méduses, qui, elles-mêmes, se nourrissent d'organismes planctoniques dont la disponibilité est influencée par les conditions climatiques. **La tortue luth s'inscrit donc dans une chaîne trophique relativement courte, ce qui pourrait faire d'elle un bon bio-indicateur des ressources océaniques disponibles.**

Dans ce contexte et d'après les informations disponibles sur les re-captures de femelles baguées, **j'ai tenté par le présent travail de répondre aux questions suivantes :**

- **Lors de la saison de ponte, quelle est la distribution des femelles par rapport à la bathymétrie ?**
- **Les femelles utilisent-elles plusieurs couloirs de migration ? Si oui, les déplacements des femelles sont-ils reliés aux conditions océanographiques et en particulier aux courants de surface ?**
- **Existe-t-il des changements de comportement qui pourraient être attribués à une prospection alimentaire ?**



II. MODELE D'ETUDE

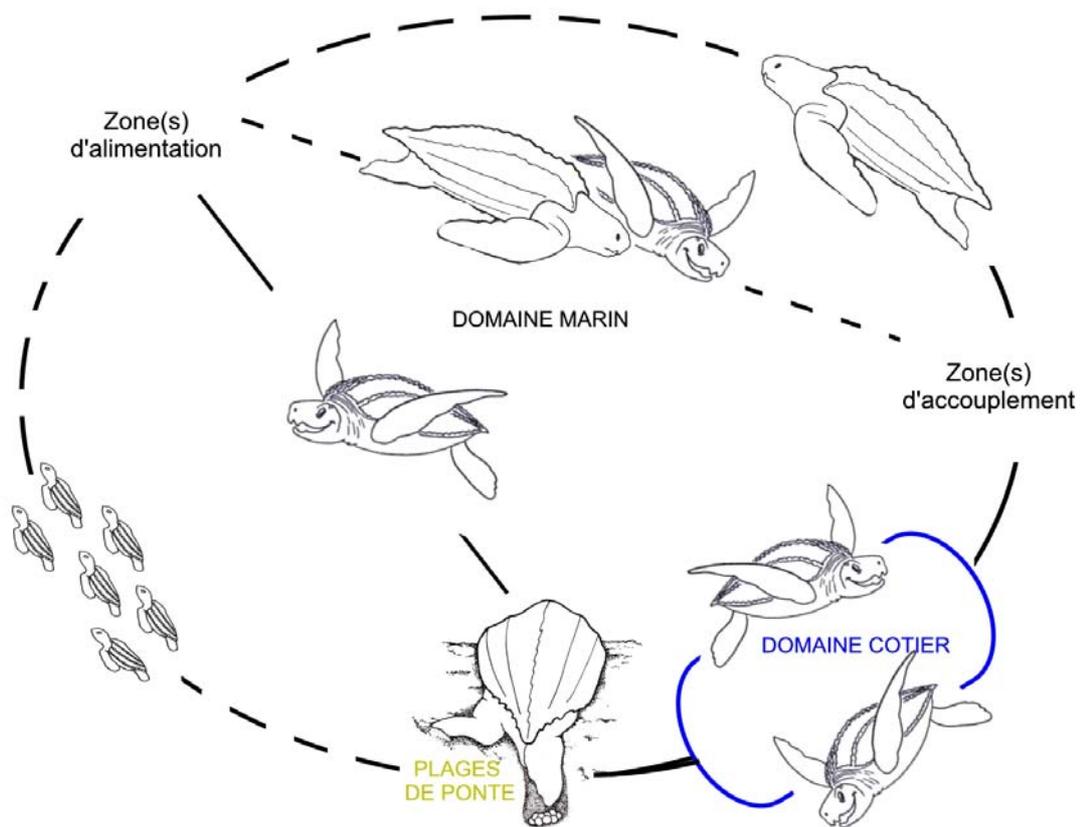


Figure 5 : Cycle de vie des tortues marines. Les tortues marines passent 99 % de leur cycle de vie dans le domaine marin. Seules les femelles s'observent sur les plages lors de la saison de ponte (d'après Miller, 1997).

Du point de vue évolutif, les tortues sont des reptiles d'origine terrestre. La carapace, qui caractérise le groupe des tortues, a rendu impossible toute propulsion par simple ondulation du corps comme chez les autres reptiles. Cependant, la forme allongée du corps et les extrémités palmées des membres constituaient une remarquable pré-adaptation à la colonisation de la niche aquatique (Pritchard, 1997).

La tortue luth, *Dermochelys coriacea*, est la seule survivante de la famille des Dermochelyidae, qui aurait divergé des autres tortues il y a 100-150 millions d'années. Les six autres espèces de tortues marines appartiennent à la famille des Cheloniidae et ont probablement évoluées à partir d'un ancêtre commun, il y a 35 à 50 millions d'années (e.g. Dutton *et al.*, 1999 ; Bowen et Karl, 1997 ; Zangerl *et al.*, 1980).

A. Généralités communes des tortues marines

L'histoire de vie des tortues marines est complexe car elle s'inscrit à la fois dans l'écosystème terrestre (lieu de ponte et de développement embryonnaire) et l'écosystème marin (lieu d'alimentation, de croissance et d'accouplement).

Les sept espèces de tortues marines présentent un cycle de vie comparable (Figure 5). Les jeunes éclosent six à treize semaines après la ponte et gagnent directement la mer. Il s'écoule alors plusieurs années dont on ignore tout ("the lost year", Bolten et Balazs, 1995) jusqu'au moment où les juvéniles sont observés dans les zones côtières. Concernant les adultes, les connaissances sur l'accouplement sont anecdotiques et on ignore quasiment tout du comportement des mâles. Après l'accouplement, les femelles retournent pondre dans la région de leur naissance. Les sites de ponte sont situés essentiellement dans la frange inter-tropicale et subtropicale. Les femelles gravides restent alors plusieurs semaines à plusieurs mois dans la région de ponte et alternent des séjours en mer (9 à 30 jours) avec de brèves montées à terre nocturnes (1 à 7 par saison) d'environ deux heures pour y déposer entre 50 et 130 œufs (à chaque ponte). Une fois la saison de ponte terminée, les femelles regagnent les zones d'alimentation et préparent la prochaine période de reproduction (1 à 3 ou 4 années plus tard).



Bien que toutes les espèces de tortues marines présentent un cycle de vie globalement identique, chacune présente des habitats spécifiques selon son régime alimentaire :

- la tortue verte (herbivore) et la tortue imbriquée (omnivore) utilisent des zones d'alimentation côtières bien délimitées et présentant une faible variabilité inter-annuelle (*e.g.* Seminoff *et al.*, 2003 ; Cheng, 2000 ; Papi *et al.*, 1995 ; Balazs *et al.*, 1997 ; Parmenter *et al.*, 1983) ;
- la tortue à dos plat (carnivore), la tortue de Kemp dont le régime alimentaire est à base de crustacés, la tortue caouanne et certaines populations de tortues olivâtres (Atlantique Ouest et Australie), se nourrissent de mollusques. Elles utilisent des zones néritiques très productives du plateau continental, généralement très vastes et relativement peu variables dans le temps et dans l'espace (*e.g.* Gitschag, 1996 ; Keinath *et al.*, 1989 ; Mendonca et Pritchard, 1986) ;
- la **tortue luth**, dont le **régime alimentaire est essentiellement composé de cnidaires** (Den Hartog et Van Nierop, 1984 ; Bleakney, 1964) ainsi que les populations de tortues olivâtres du Pacifique Est se nourrissent dans des zones océaniques très productives. Ces zones, comme par exemple les zones de convergence et de fronts océaniques présentent une grande variabilité spatio-temporelle (*e.g.* James et Herman, 2001 ; Grant *et al.*, 1996 ; Collard, 1990 ; Leary, 1957). Les tortues olivâtres se limitent aux eaux tropicales (*e.g.* Plotkin et Spotila, 2002 ; Polovina *et al.*, 2000 ; Plotkin *et al.*, 1994) alors que les tortues luths se répartissent de façon beaucoup plus vaste (*e.g.* Morreale *et al.*, 1996 ; Pritchard, 1973).

La phylogénie suggère que la tortue luth a adopté ce schéma de vie depuis très longtemps (Bolten, 2003) d'où des adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales qui la distinguent des autres espèces de tortues marines.





Tanguy, Awala-Yalimapo, 1999.

B. Particularités de la tortue luth

1. Adaptations morphologiques et physiologiques

a. Adaptations morphologiques

La tortue luth est le plus gros reptile marin et présente le taux de croissance le plus rapide parmi les tortues marines (Zug et Parham, 1996). Sa masse est de 250 à 500 kg (*e.g.* Eckert et Eckert, 1983) et peut atteindre 916 kg (Eckert et Luginbuhl, 1988) alors que les autres espèces de tortues marines ne dépassent pas 250 kg. Sa carapace peut mesurer 180 cm de long (contre 130 cm au maximum pour les autres espèces de tortues marines). Ses nageoires antérieures mesurent plus de la moitié de son corps et peuvent atteindre 270 cm chez les adultes (Eckert, 1995) d'où des muscles pectoraux très puissants permettant une nage à coût réduit (Wyneken et Salmon, 1992).

Contrairement aux autres tortues marines, **sa carapace ne présente pas d'écailles kératinisées** (Wyneken, 2001). Elle est en effet composée par une épaisse couche de tissu conjonctif et graisseux, elle-même recouverte par une mosaïque de petits os plats située juste en regard d'une fine peau de cuir. Sa carapace présente également sept carènes longitudinales qui améliorent le flux laminaire. Son corps, en forme de larme, lui assure un **bon hydrodynamisme**.

b. Adaptations physiologiques

La tortue luth doit relever un défi physiologique : **tolérer les fluctuations de la température environnante**. En effet, au cours de la saison de reproduction, les femelles vivent dans des eaux dont la température est à 30°C environ. Mais, elles partent ensuite pour plusieurs années et vont alors fréquenter des eaux dont la température peut être inférieure à 10°C. Frair *et al.* (1972) ont montré que la tortue luth peut maintenir une température corporelle à 28°C dans des eaux à 10°C. Il semblerait que cette chaleur soit produite de façon interne et non absorbée (Spotila et Standora, 1985). Plusieurs adaptations permettent à la tortue luth de réguler sa température interne dont notamment une épaisse couche de



graisse située au niveau sub-épidermique, un système à contre-courant situé au niveau des 4 nageoires (Greer *et al.*, 1973) et un tissu adipeux brun (Goff et Stenson, 1988).

Lors de ses déplacements, la tortue luth nage presque continuellement le jour et la nuit à faible profondeur et parcourt ainsi entre $0,6 \text{ m.s}^{-1}$ et $2,8 \text{ m.s}^{-1}$ (Eckert, 2002). La majorité de ses **plongées sont inférieures à 100 m de profondeur lors des séjours inter-pontes** (*e.g.* Eckert, 2002 ; Southwood *et al.*, 1999) et **inférieures à 200 m lors des déplacements post-pontes** (Hays *et al.*, 2004 ; Morreale, 1999). Cependant, elle peut atteindre des profondeurs très importantes : 626 m (Hays *et al.*, 2004) voire 1000 m (Eckert *et al.*, 1989) alors que les autres tortues marines ne plongent pas à plus de 300 m (revue dans Lutcavage et Lutz, 1997).

Les adaptations à la plongée développées par la tortue luth sont donc différentes de celles des autres tortues marines. Elle possède notamment des poumons de petite taille, son squelette compte de nombreuses formations cartilagineuses richement vascularisées et sa carapace souple est séparée des côtes. De telles caractéristiques anatomiques permettent aux cavités contenant de l'air d'être comprimées sous l'effet de la pression lors des plongées, sans causer de dommage aux os ni aux tissus. La faible taille des poumons est compensée par un important volume sanguin et une grande densité en globules rouges d'où une grande concentration en hémoglobine dont le transport est facilité. De plus, ses poumons se collapsent totalement lors des plongées ; les réserves d'oxygène utilisées sont alors d'origine sanguine et tissulaire (revue dans Lutcavage et Lutz, 1997). **La tortue luth présente donc des adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales à la plongée sensiblement identiques à celles des mammifères marins** (Lutz, 1988).

2. Répartition des plages de ponte et taille des populations

Les principales plages de ponte sont situées en zones tropicale et subtropicale (Figure 6). L'estimation de la taille de la population mondiale de tortues luths repose sur le nombre de femelles observées sur les plages de ponte. **Pritchard (1982, cité dans Spotila *et al.*, 1996) a estimé la population mondiale de tortues luths à 115 000 femelles adultes. En 1995, Spotila *et al.* (1996) ont révisé ce chiffre pour aboutir à une population comprise entre 26 200 et 42 900, soit moins d'un tiers de l'estimation de Pritchard.**



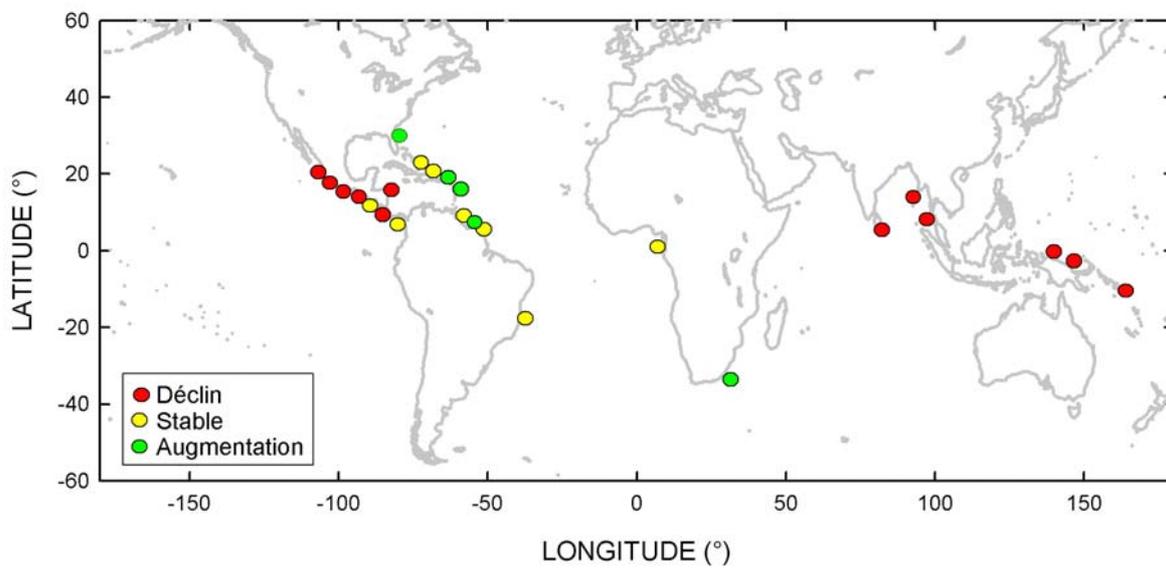


Figure 6 : Répartition et statut des principales populations mondiales de tortues luths.
 Dans l'Atlantique, sur certains sites de ponte (en vert), la population de tortues luths a tendance à augmenter alors que dans le Pacifique certaines populations (en rouge) ont chuté de 80 à 95 % au cours des 20 dernières années (d'après Spotal et al., 1999).

Les tortues marines ont tendance à montrer une grande fidélité en terme d'utilisation des plages de ponte d'une région. En dépit de cette fidélité, il y a de **grandes variations inter-annuelles du nombre de femelles nidifiant** sur un même site. Il est donc souvent **difficile de donner la tendance globale d'une population et c'est le cas pour les tortues luths nidifiant sur la plage d'Awala-Yalimapo en Guyane**. Cependant, la connaissance de la taille des populations est un point fondamental de la biologie de la conservation. Plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter d'expliquer la variabilité inter-annuelle du nombre de pontes, notamment l'influence de facteurs environnementaux comme par exemple la disponibilité des ressources (Broderick *et al.*, 2001 ; Hays *et al.*, 2000), la température de surface de l'eau de mer (*e.g.* Solow *et al.*, 2002 ; Limpus et Nicholls, 1988).

3. Dispersion en mer

La tortue luth présente la plus vaste répartition géographique parmi les reptiles (71°N à 47°S, d'après Pritchard et Trebbau, 1984). Entre les saisons de reproduction, elle est observée fréquemment à des latitudes tempérées et dans les eaux froides de Terre Neuve et du Chili (*e.g.* Chandler, 1991 ; Bleakney, 1964).

Pendant longtemps, **les informations disponibles sur les déplacements en mer des tortues marines provenaient essentiellement des re-captures d'individus bagués**. En plus du taux record de perte de bague des tortues luths (Meylan, 1982), une telle méthode n'apportait **aucune information sur les trajectoires suivies par les femelles** (Meylan, 1982).

a. Déplacements inter-pontes

Les re-captures d'individus bagués ont montré que les femelles qui nidifient sur le plateau des trois Guyanes fréquentent plusieurs pays de la région au cours d'une même saison de ponte (*e.g.* Pritchard, 1973 ; Chevalier *et al.*, 1998 ; Fretey et Lescure, 1998).

En Malaisie, grâce à l'utilisation d'émetteurs permettant de localiser les femelles à courte distance (suivi par radio-téléométrie VHF), il a été mis en évidence qu'au cours de la saison de ponte, **les femelles se répartissent principalement dans une zone côtière d'environ 30**



km de long et 10 km de large. Ces résultats ont été utilisés par les autorités malaisiennes afin de créer une zone de non pêche pour la protection des tortues luths (Chan *et al.*, 1990). Sur l'île de Sainte-Croix, Eckert (2002) a mis en évidence que les femelles de tortues luths passent la plupart de leur temps à moins de 30 km de l'île. Pour ces deux études, la méthodologie utilisée (VHF) n'a cependant pas permis une description détaillée des trajets. Keinath et Musick (1993) ont été les premiers à suivre les trajets inter-pontes d'une femelle équipée d'une balise Argos sur l'île de Sainte-Croix. Cette femelle a été suivie pendant 17 jours et sur 500 km.

b. Déplacements post-pontes

Les re-captures de tortues luths baguées en Guyane ont montré que les femelles se répartissent dans tout l'océan Atlantique Nord entre deux saisons de pontes. Au cours de la dernière décennie, les suivis par satellite ont permis le tracé de ces grandes migrations (Figure 7). On peut citer par exemple, l'observation d'un corridor de migration dans le Pacifique (Morreale *et al.*, 1996).

Plusieurs hypothèses ont été émises quant aux processus impliqués dans l'orientation des tortues marines, comme par exemple l'utilisation du champ magnétique terrestre (Lhomann et Lhomann, 1996), de l'olfaction (*e.g.* Hays *et al.*, 2003 ; Luschi *et al.*, 2001 ; Papi *et al.*, 2000 ; Luschi *et al.*, 1998), des contours bathymétriques (Morreale, 1999), des températures de surface (Plotkins, 1994) et des courants (Luschi *et al.*, 2003a et 2003b ; Nishiruma, 1964).

Les courants et autres facteurs océaniques rencontrés lors de ces déplacements entre les sites de ponte et les zones d'alimentation (et vice-versa) ont vraisemblablement une influence sur les trajectoires suivies par les femelles (revue dans Luschi *et al.*, 2003b). **Cependant, aucune analyse approfondie n'a encore été menée en fonction des caractéristiques simultanées des facteurs océaniques.** Par conséquent, en dépit des nombreuses hypothèses émises, **les processus impliqués dans l'orientation des tortues marines adultes ne sont que spéculation** (Papi *et al.*, 2000 ; Papi et Luschi, 1996).



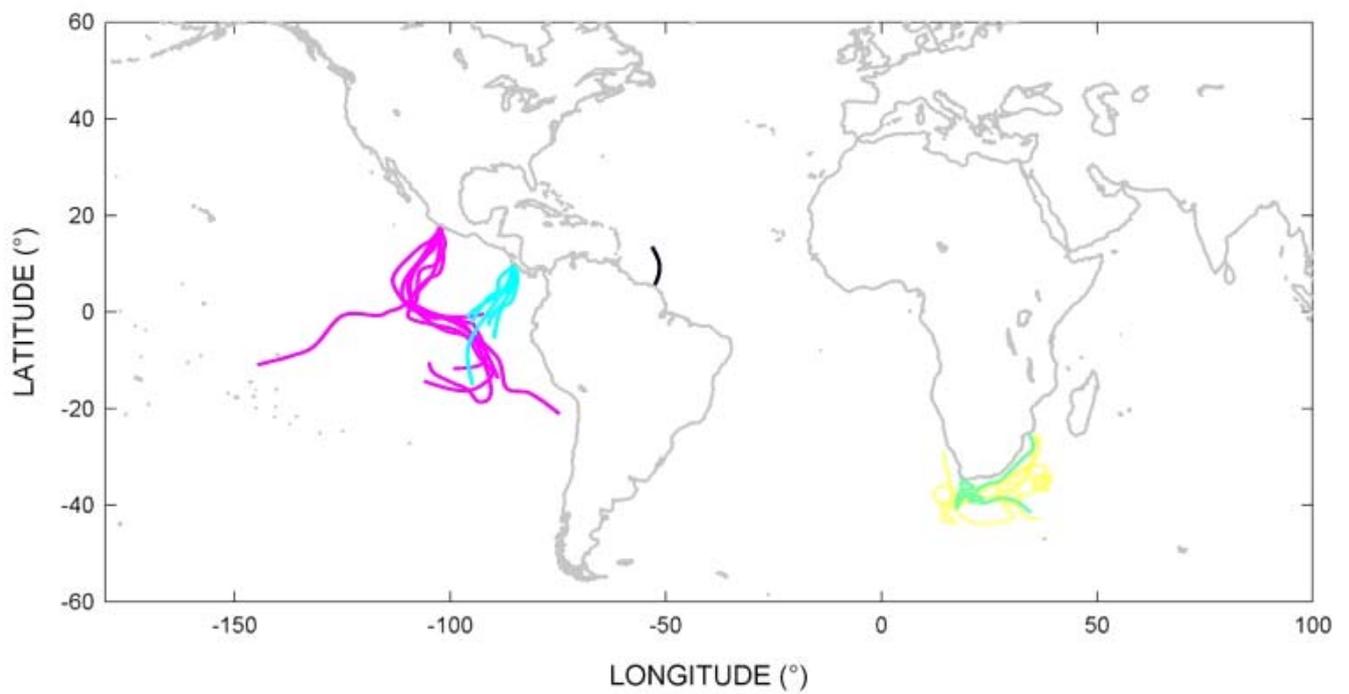


Figure 7 : Représentation schématique des déplacements post-pontes des tortues luths suivies par satellite. (D'après Luschi et al., 2003 ; Hugues et al., 1998 ; Morreale et al., 1996 ; Duron-Dufrenne, 1986).

Les connaissances sur le comportement en mer des tortues marines se sont développées au cours des deux dernières décades. Mais l'écologie en mer de la tortue luth est restée très peu documentée. A notre connaissance, **moins de dix publications portent sur un suivi des déplacements de l'espèce** entre les pontes successives d'une saison de ponte (déplacements inter-pontes) et entre les saisons de ponte (déplacements post-pontes). **Chacune de ces études a de plus concerné un faible nombre d'individus généralement suivis sur de courtes durées. Il n'a par conséquent pas encore été possible de définir un schéma général des déplacements de l'espèce.**



III. METHODES

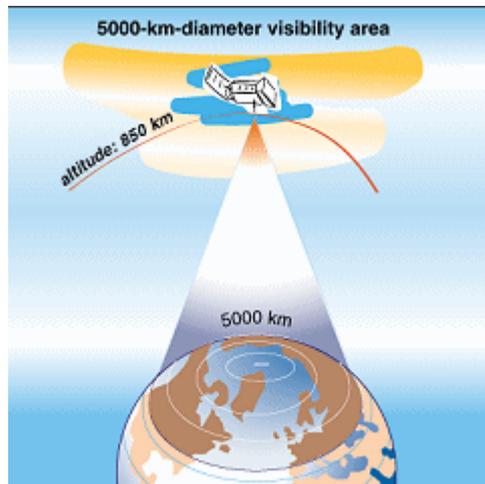


Figure 8 : Localisation par satellite.

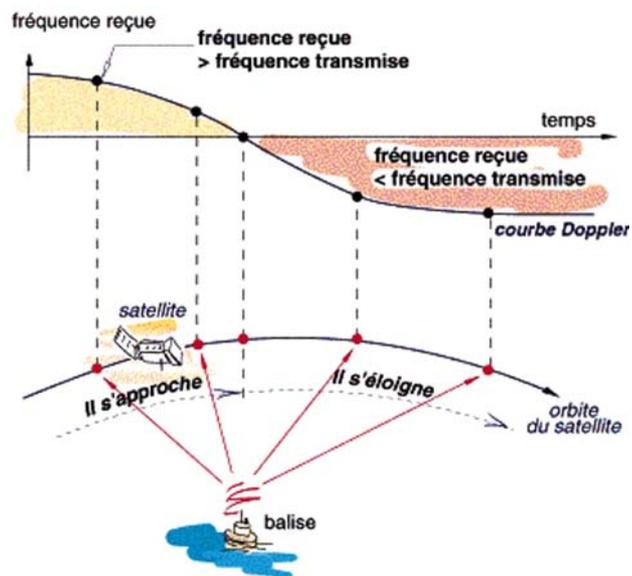


Figure 9 : Calcul de la localisation Argos.

Les positions sont calculées à partir de mesures de l'effet Doppler effectuées sur la fréquence d'émission de la balise. Lorsque le satellite se rapproche de la balise, la fréquence mesurée à bord est supérieure à la fréquence réelle d'émission. Le phénomène s'inverse lorsque le satellite s'éloigne de la balise.

Comme mentionné dans l'introduction, une meilleure connaissance des déplacements des tortues luths était indispensable pour mieux protéger l'espèce dans son habitat marin. Etant donné la vaste répartition des tortues luths que suggèrent les re-captures d'individus bagués, seul un suivi par satellite permettait d'établir une véritable carte des "routes océaniques" utilisées par les femelles.

A. Le système Argos

Argos est un système mondial de localisation et de collecte de données par satellites. Dès le début de l'ère spatiale, les biologistes ont été séduits par ce système, car il offre la possibilité de repérer un animal équipé d'un émetteur quelle que soit sa position à la surface de la planète. Depuis, biologistes et fabricants ont relevé de nombreux défis pour minimiser le poids des balises, maximiser la durée de vie des batteries et concevoir des systèmes de fixation qui perturbent au minimum le comportement naturel des animaux. **Argos est désormais devenu le système de référence utilisé pour le suivi d'animaux sauvages sur de longues distances.**

1. Principe de fonctionnement

Dès sa mise en route, la **balise émet des informations qui sont captées par un instrument spécifique embarqué sur les satellites de la NOAA** (National Oceanic and Atmospheric Administration). Ces satellites sont sur des orbites polaires circulaires à 850 km d'altitude et passent au-dessus des pôles à chaque révolution, dont la durée est d'environ cent minutes. Chaque satellite repère simultanément et à tout moment toutes les balises situées à l'intérieur d'un cône dont le diamètre au sol est d'environ 5000 km (Figure 8). La durée de "visibilité" d'une balise par un satellite est de dix minutes environ.

Les messages émis par chaque balise sont identifiés individuellement par les satellites avant d'être transmis aux centres de traitement Argos-CLS où la position de la balise est calculée à partir de mesures de l'effet Doppler (Figure 9). La précision des positions est estimée en fonction de la quantité et de la qualité des informations reçues par les satellites. Les positions sont alors regroupées en classes 3, 2, 1, 0, A, B dont l'erreur de positionnement est respectivement < 150 m, < 350 m, < 1000 m, > 1000 m et inconnue pour les classes A et B.



2. Contraintes du suivi Argos

Les études de suivi d'animaux sauvages par le système Argos ont toujours été confrontées à des limitations. En premier lieu, l'ensemble de l'équipement (balise et système de fixation) doit être conçu de manière à interférer au minimum avec le comportement naturel de l'animal, en particulier du point de vue hydrodynamique. **Cet équipement doit donc être le plus petit possible.**

a. Liaison balise/satellite et précision des positions

La communication entre la balise et les satellites ne s'établit que lorsque l'antenne d'émission est hors de l'eau et uniquement lorsque la balise est visible par le satellite. **Il faut donc que l'animal fasse surface pendant les dix minutes au cours desquelles le satellite est susceptible de détecter la balise.** Il faut également que l'animal reste suffisamment longtemps en surface pour que tous les messages nécessaires à l'identification et au calcul de la position de la balise soient transmis correctement au satellite. **Le succès d'une liaison balise/satellite est donc plus faible pour les animaux marins que pour les animaux terrestres ou aériens.** Il s'ensuit que les positions reçues appartiennent alors majoritairement aux classes 0, A et B pour les animaux plongeurs (*e.g.* Vincent *et al.*, 2002). De plus, une tortue luth passe moins de 20 % de son temps en surface (Eckert *et al.*, 1989).

J'ai utilisé deux types de balise. Afin d'optimiser le nombre de messages envoyés par la balise, leur émission a été programmée toutes les 45 secondes et uniquement lorsque la balise était en surface (sous l'eau, un interrupteur de conductivité coupait l'émission, permettant ainsi d'allonger la durée de vie des batteries). Malgré cette programmation particulière, 76,1% des positions reçues appartenaient aux classes 0, A, B (Figure 10). L'erreur de ces positions a été estimée d'après des positions de même classe reçues pour des balises posées à terre et dont la position exacte avait été préalablement définie grâce au système GPS (Global Positioning System) qui est précis à quelques mètres. Les résultats montrent que pour une même classe, il n'y a pas de différence significative de précision selon le modèle de balise utilisé (Mann Whitney, $P > 0,05$ dans tous les cas). L'erreur moyenne de positionnement était de $5,2 \pm 0,7$ km ; $2,9 \pm 0,8$ km et $7,9 \pm 1,6$ km, respectivement pour les classes 0, A et B (Figure 11). Pour chaque classe, l'erreur en



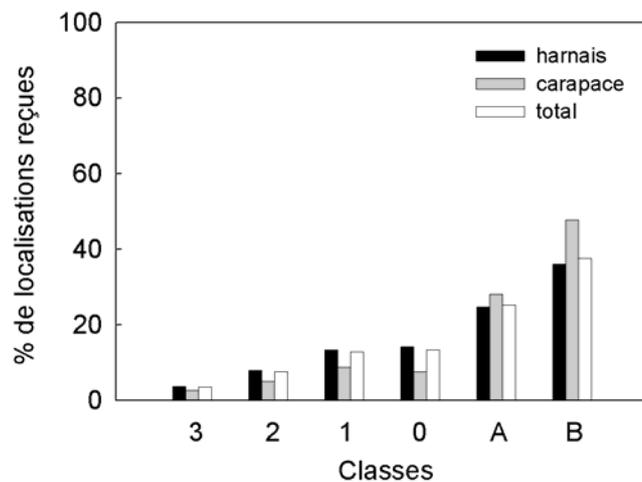


Figure 10 : Pourcentage de localisations reçues par classe en fonction du type de balise (pour fixation avec harnais et pour fixation directe sur carapace).

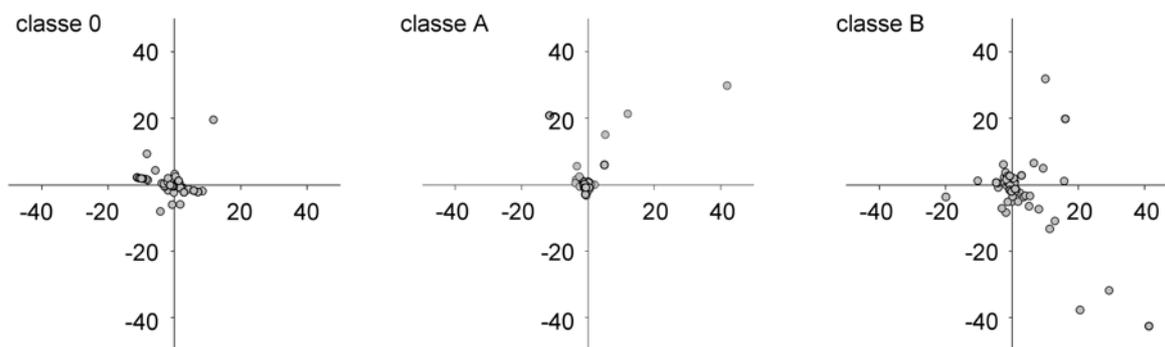


Figure 11 : Distribution des erreurs de positionnement en fonction des classes de localisation. Les positions ont été regroupées par classe et présentées sur une échelle de 0 ± 50 km en latitude (axe des y) et en longitude (axe des x).

longitude est plus importante que l'erreur en latitude, excepté pour la classe A, comme mentionné par Vincent *et al.* (2002).

b. Taille, forme et poids de la balise

Le principe même de la localisation par le système Argos repose sur l'émission de messages par des balises qui sont donc des émetteurs miniaturisés. L'énergie nécessaire à cette émission est fournie par les batteries de la balise. Suivre un animal sur plusieurs mois nécessite un grand nombre de batteries ce qui augmente la taille et le poids de la balise. Il existe donc un **compromis entre utiliser des balises aussi petites que possible et suivre les animaux sur de longues périodes**. Dans le cas des animaux marins plongeurs comme la tortue luth, qui peut effectuer des plongées à plusieurs centaines de mètres de profondeur (Hays *et al.*, 2004 ; Eckert *et al.*, 1989), les balises doivent être blindées pour supporter les pressions élevées, ce qui en augmente encore la taille.

La première tortue luth suivie par satellite (Duron-Dufrenne, 1986) avait été équipée d'une balise pesant plus de 9,5 kg (Figure 12a). Cependant, les avancées technologiques de la dernière décennie dans le domaine de la micro-électronique embarquée ont été remarquables. En effet, les deux modèles de balises utilisés pour cette étude avaient les caractéristiques suivantes :

- modèle KiwiSat 101 C-cell (Sirtrack, N-Z) : moins de 650 g, section frontale inférieure à 20 cm², longueur de 18 cm, durée de vie théorique d'au moins 14 mois (Figure 12b) ;
- modèle KiwiSat 101 AA-cell (Sirtrack, N-Z) : moins de 150 g, section frontale inférieure à 9 cm², longueur de 14 cm, durée de vie théorique de quelques semaines (Figure 12c).

B. Systèmes de fixation

Les chéloniens (ou tortues à écailles) ont une carapace kératinisée permettant d'y fixer directement la balise à l'aide de résines, silicone ou vis (*e.g.* Balzas *et al.*, 1996 ; Renaud,





Figure 12 : Evolution de la miniaturisation des balises Argos. a) balise de 9,5 kg posée en 1986 par M. Duron, b) balise d'environ 650 g que j'ai utilisée pour le suivi des grands trajets océaniques et c) balise d'environ 150 g que j'ai utilisée pour le suivi des trajets entre deux pontes successives au cours d'une même saison.

1994 ; Byles et Keinath 1990). Cependant, **l'utilisation de colles et résines n'est pas envisageable sur la tortue luth en raison de la fragilité du cuir lisse recouvrant sa carapace**. En effet, la chaleur dégagée lors du séchage des colles et résines provoquerait la nécrose des tissus sous-jacents et à terme une perte de l'appareil par déficience de la fixation. Il ne me paraissait pas acceptable sur le plan éthique de procéder à des tâtonnements susceptibles de présenter des risques pour les individus d'une espèce aussi menacée que la tortue luth. J'ai donc initialement opté pour un **harnais**, basé sur les travaux d'Eckert (1986). **Cette méthode de fixation est la plus adaptée pour le suivi des tortues luths sur de longues distances** (Luschi *et al.*, 2003a ; Eckert, 1998 ; Hugues *et al.*, 1998 ; Eckert, 1997 ; Morreale *et al.*, 1996 ; Duron-Dufrenne, 1987).

1. Description de la mise en place d'un harnais

Le harnais est constitué de trois sangles en nylon (type ceinture de sécurité de voiture) cousues entre elles de telle sorte à obtenir un "T" avec une double barre verticale. Les sangles antérieures sont insérées dans des tubes en polyvinyle souple afin de limiter les frottements sur le rebord de la carapace. L'ensemble de l'équipement pèse trois kilogrammes et a une durée de vie théorique d'environ un an.

Les femelles sont équipées lors de la phase de ponte proprement dite, en moins de quinze minutes (Figure 13). Un tunnel est creusé à la main sous la tortue, les sangles antérieures du harnais y sont introduites, puis elles sont ramenées en position dorsale au contact des sangles ventrales. Les quatre extrémités sont alors attachées à des boucles situées à l'extrémité de quatre autres petites sangles maintenues entre elles par des anneaux de sandow et de tube tygon. L'élasticité de cette pièce de jonction permet l'ajustement du harnais à la taille de la tortue et correspond au point de rupture de l'équipement (soit par usure, soit par distension).

Pour l'instant, le harnais est, à notre connaissance, la seule méthode permettant le suivi à long terme des tortues luths (Luschi *et al.*, 2003a ; Eckert, 1998 ; Hugues *et al.*, 1998 ; Eckert, 1997 ; Morreale *et al.*, 1996). Cependant, s'il n'est pas parfaitement ajusté, il peut occasionner des blessures (Keinath et Musick, 1993). En effet, nous avons remarqué que des





Figure 13 : Mise en place d'un harnais. a) creusement du tunnel, b) mise en place des sangles antérieures du harnais et c) fixation de la balise.



Figure 14 : Balise fixée directement sur la carène centrale.

irritations apparaissent sur la carapace ou le plastron, en particulier lors des retours à terre où le frottement du harnais est plus important. Bien que nous n'ayons observé aucune irritation majeure, **l'utilisation d'une balise ayant une autonomie de plus de dix mois et nécessitant un harnais nous est apparue disproportionnée pour les suivis inter-pontes de courte durée.** Par conséquent, **pour les déplacements inter-pontes, une nouvelle technique, basée sur l'utilisation d'une balise encore plus petite et fixée directement sur la carène centrale a donc été mise au point en collaboration avec le "National Institute of Polar Research" de Tokyo.**

2. Description de la fixation directe sur la carène centrale

Pour la tortue luth, les fixations directes sur carapace sont, à notre connaissance, très peu documentées dans la bibliographie. La fixation d'appareils sur la carapace avec des vis est très peu recommandée en raison du risque de perforation des poumons (Eckert, 1999). Toutefois, on peut réaliser des trous sans risque dans la carapace et/ou les carènes pour y attacher divers appareils de taille très réduite à l'aide de vis ou colliers souples (Lutcavage *et al.*, 2002 ; Morreale, 1999 ; Southwood *et al.*, 1999 ; Standora *et al.*, 1984).

Préalablement à l'étape de fixation proprement dite, trois colliers de serrage en plastique sont collés autour de la balise. Lorsque la tortue s'immobilise pour pondre, le sable recouvrant la carapace est retiré et la carène centrale dans le tiers antérieur de la carapace est désinfectée puis anesthésiée à l'aide d'un spray froid. Après quelques minutes, trois trous d'un diamètre de 4 mm sont percés puis désinfectés. Les trois extrémités des colliers en plastique entourant la balise sont alors introduites dans les trous et bloquées de l'autre côté de la carène par un embout stoppant. Afin d'éviter le frottement des embouts en plastique sur le cuir de la carène, une petite pièce de silicone souple est intercalée. Moins de huit minutes sont nécessaires pour la mise en place de la balise (Figure 14).



C. Analyse des données

1. Données biologiques

Entre 1999 et 2002, 23 femelles ont été équipées d'un harnais pour des suivis inter-pontes et post-pontes. Les trajets inter-pontes de onze femelles ont été obtenus et neuf sont exploitables (huit en 2001, un en 2002). Des trajets post-pontes ont été obtenus pour douze femelles dont dix ont été équipées lors de la grande saison de ponte qui s'étend d'avril à juillet et deux lors de la petite saison de ponte qui s'étend de novembre à janvier.

Entre 2002 et 2003, 16 femelles ont été équipées directement sur carapace pour les suivis inter-pontes. Des trajets exploitables ont été obtenus pour neuf femelles en 2002 et deux en 2003.

2. Sélection des positions reçues

Indépendamment de la classe, seules les positions reçues en mer et pour lesquelles la vitesse calculée de l'animal n'excédait pas 10 km.h^{-1} (Eckert, 2002 ; Luschi *et al.*, 2003a) ont été retenues, soit respectivement 96,3 % ; 97,3 % ; 93,7 % ; 85,7 % ; 89,1 % et 84,9 % pour les classes 3, 2, 1, 0, A et B.

3. Analyse des trajets

Le point de départ du trajet a été défini par un point de référence déterminé par système GPS sur la plage de ponte considérée : $53,931^{\circ}\text{O} - 5,749^{\circ}\text{N}$ pour la plage d'Awala-Yalimapo en Guyane ; $54,002^{\circ}\text{O} - 5,793^{\circ}\text{N}$ pour la plage de Baboensanti et $54,128^{\circ}\text{O} - 5,861^{\circ}\text{N}$ pour la plage de Kolukumbo au Surinam (Figure 15).

a. Trajets inter-pontes

Un trajet inter-pontes correspond au trajet réalisé par une femelle entre deux pontes successives d'une même saison.

Pour caractériser ces trajets, plusieurs paramètres ont été calculés :



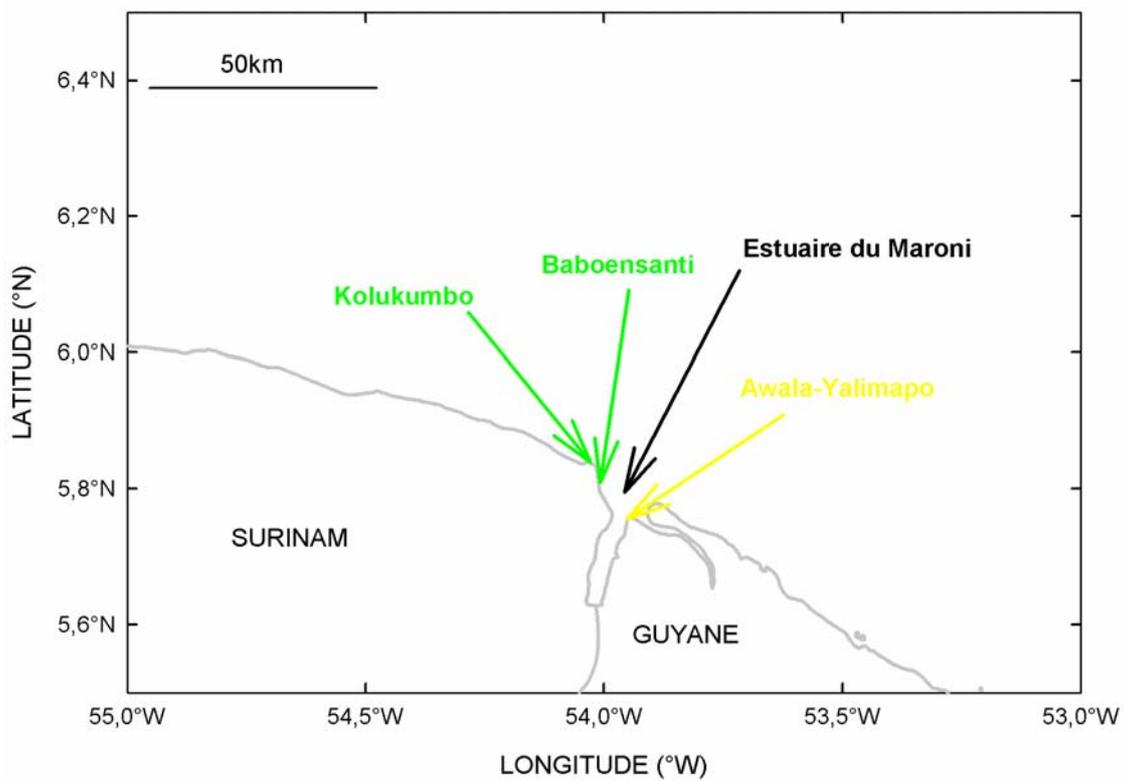


Figure 15 : Situation des plages de ponte où les femelles ont été équipées.

- la durée du trajet : nombre de jours entre deux observations successives de la tortue sur la plage ;
- l'éloignement maximum de la plage : distance loxodromique entre le point de départ et le point du trajet le plus éloigné de la plage de ponte ;
- la distance parcourue sur le trajet : somme des distances loxodromiques calculées entre les positions successives (km) ;
- la vitesse de déplacement : rapport de la distance loxodromique calculée entre deux positions par la durée de l'intervalle de temps qui les séparent (km.h^{-1}) ;
- l'aller : segment de trajet entre le point de départ et le point le plus éloigné de la plage de ponte ;
- le retour : segment de trajet le point le plus éloigné de la plage de ponte et le point de départ.

b. Trajets post-pontes

Un trajet post-pontes est le trajet suivi par une femelle après sa dernière ponte de la saison. Chaque trajet a été divisé en segments en fonction de la sinuosité apparente du tracé. Les segments successifs ont alors été numérotés dans l'ordre croissant à partir de la plage de ponte. Les paramètres de durée, distance et vitesse ont été calculés comme pour les trajets inter-pontes. La durée totale du suivi correspond au nombre de jours entre la date de la dernière ponte et la date où le signal a été perdu.

Pour l'ensemble de l'étude, il a été considéré que l'animal partait toujours du point de référence de la plage de ponte concernée et se déplaçait en ligne droite à une vitesse constante entre deux positions successives.

4. Données océanographiques

L'objectif était de mettre en relation les mouvements des tortues avec les conditions océanographiques en tout point de leurs trajectoires. Il était donc nécessaire d'avoir une continuité spatiale et temporelle des observations océaniques et ceci ne pouvait être obtenu que par des observations océanographiques et/ou par des modèles numériques d'océan.



Les conditions océanographiques relatives aux **anomalies de hauteur de mer (SLA)** permettant **d'interpréter les mouvements des femelles en relation, d'une part avec les anomalies thermiques et d'autre part avec les courants**, ont été fournies par la Direction d'Océanographie Spatiale Argos-CLS (voir Ferraroli *et al.*, en annexe 3).

En résumé, les SLA ont été calculées par un radar altimétrique embarqué à bord du satellite Topex-Poséidon. Les SLA correspondent à la différence entre la hauteur observée de la mer et la hauteur de mer moyenne. La vitesse du courant de surface a été estimée pour chaque position d'après les moyennes et les anomalies du courant géostrophique de surface et du courant d'Ekman de surface. Les données issues de l'océanographie spatiale n'ont été appliquées qu'aux positions situées au-dessus d'une latitude de 10° en raison de la rupture de l'équilibre géostrophique au niveau de la bande équatoriale. Les cartes hebdomadaires de température de surface déduites des mesures AVHRR (radiomètres infra rouges embarqués sur les satellites) n'ont pu être utilisées car elles restituaient mal la variabilité à méso-échelle. Les cartes hebdomadaires de couleur de l'eau déduites des mesures de SeaWifs (Sea Viewing Wide Field of View Sensor) sont en cours de traitement.

Remarque : Il avait été initialement envisagé de relier également les déplacements inter-pontes aux conditions océanographiques. Cependant, ces dernières ne pouvaient pas être déduites de l'océanographie satellitaire. D'une part, en raison de la situation équatoriale des trajets (rupture de l'équilibre géostrophique) et d'autre part, la majorité des positions obtenues pour ces trajets sont à moins d'un degré de latitude des côtes (l'estimation de la topographie moyenne n'est donc pas fiable). Elles auraient alors pu être déduites des mesures AVHRR. Mais, les données qui concernent les années de mon étude se sont révélées inutilisables en l'état ou alors présentaient un couvert nuageux très important, masquant ainsi les couleurs de l'eau (Mrs Petit et Polidori, IRD Montpellier et Cayenne, *comm. pers.*).

5. Analyses statistiques

Les tests statistiques ont été réalisés selon les méthodes classiques respectant le critère de normalité (Scherrer, 1984). Les logiciels Minitab, Sigmastat et Systat ont été utilisés. Les



tests statistiques relatifs à l'orientation des tortues ont été réalisés suivant la méthode standard des statistiques circulaires (Batschelet, 1981).

Pour les individus étudiés sur plus d'un trajet, la pseudo réplication a été évitée en calculant la moyenne individuelle des paramètres considérés. Les comparaisons des moyennes de la population ont donc été réalisées en considérant des moyennes individuelles pour ces individus "répétés", excepté pour l'éloignement maximum au site de ponte.



IV. RESULTATS

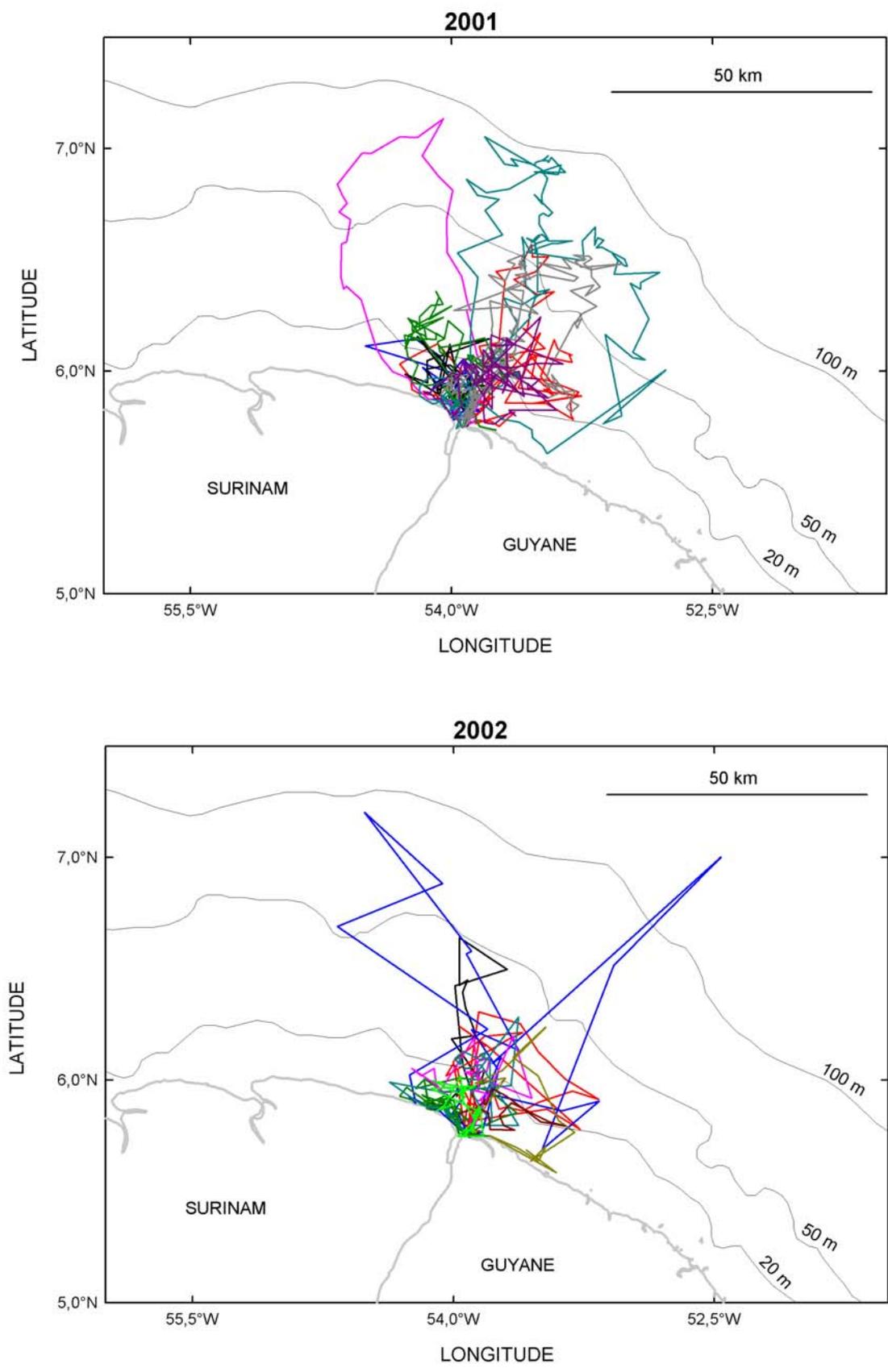


Figure 16 : Trajets des 8 femelles suivies en 2001 et des 9 femelles suivies en 2002.

A. Trajets inter-pontes

Les principaux objectifs de l'étude des déplacements des tortues luths durant leur période de ponte étaient de délimiter la zone de répartition des femelles en regard de la bathymétrie et de décrire les caractéristiques de leurs trajets.

Les travaux ont été réalisés entre 1999 et 2003, mais faute d'effectifs suffisants chaque année, seules les données des années 2001 et 2002 ont été considérées dans les analyses.

1. Caractéristiques des trajets inter-pontes

Au total, 17 femelles ont été suivies avec succès, soit neuf en 2001 et huit en 2002 (Figure 16). Parmi elles, sept femelles ont été suivies sur deux trajets successifs (quatre en 2001 et trois en 2002). Deux femelles (une chaque année) ont été suivies sur trois trajets. Les données biologiques et les différents paramètres calculés pour chaque individu sont présentés en annexe 1.

a. Durée du séjour en mer

Pour les femelles ayant effectué deux trajets au cours d'une même saison, la durée moyenne du premier trajet n'a pas différé significativement de celle du second, soit $10,1 \pm 0,4$ jours pour 2001 ($U_{4,4}=16$; $P=0,686$) et $9,3 \pm 0,4$ jours pour 2002 ($U_{3,3}=7$; $P=0,200$).

La durée moyenne des séjours en mer des femelles équipées d'un harnais en 2001 ($10,2 \pm 0,2$ jours) ou directement sur carapace en 2002 ($9,4 \pm 0,4$ jours) n'a pas été significativement différente de celle des femelles non équipées la même année (soit pour 2001 : $10,0 \pm 0,1$ jours ; $Z=1,66$; $P>0,05$ et pour 2002 : $10,1 \pm 0,1$ jours ; $Z=1,63$; $P>0,05$). De plus, **la durée moyenne des séjours en mer n'a pas été significativement différente entre les femelles équipées d'un harnais et celles équipées directement sur carapace** (moyenne groupée $9,8 \pm 0,3$ jours ; $t=1,598$; $ddl=15$; $P=0,131$) (Figure 17).

En 2001, la durée des segments aller et retour n'a pas été significativement différente (données groupées $5,1 \pm 0,3$ jours ; $t=0,329$; $ddl=14$; $P=0,747$). Cependant, en 2002, la



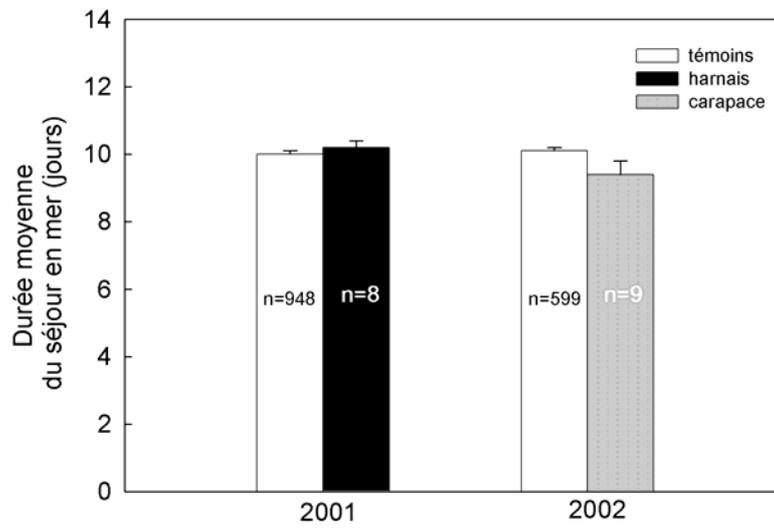


Figure 17 : Comparaisons annuelle et inter-annuelle de la durée des séjours en mer des femelles équipées et non équipées.

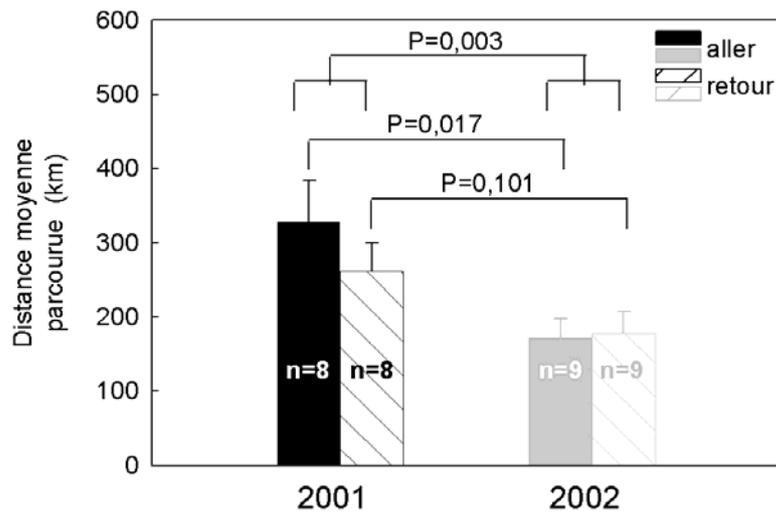


Figure 18 : Comparaisons annuelle et inter-annuelle de la distance moyenne parcourue par les femelles équipées.

durée des segments aller a eu tendance à être inférieure à celle des segments retour, respectivement $4,0 \pm 0,1$ jours et $5,8 \pm 0,6$ jours ($t=-2,046$; $ddl=16$; $P=0,058$). Entre les années, la durée moyenne des segments aller ou retour n'a pas été significativement différente, soit en données groupées $4,6 \pm 0,4$ jours ($t=1,657$; $ddl=15$; $P=0,118$) et $5,4 \pm 0,4$ jours ($t=-0,943$; $ddl=15$; $p=0,361$).

b. Distance parcourue

Pour une même année, la distance moyenne parcourue lors du premier trajet n'a pas été significativement différente de celle du second, soit $547,7 \pm 65,7$ km pour 2001 ($U_{4,4}=16$; $P=0,686$) et $369,9 \pm 66,0$ km pour 2002 ($U_{3,3}=12$; $P=0,700$).

La distance moyenne totale parcourue par les femelles équipées en 2001 a été significativement supérieure à celle des femelles équipées en 2002 ($590,2 \pm 57,4$ km vs. $350,7 \pm 40,1$ km ; $t=3,484$; $ddl=15$ $P=0,003$).

Pour une même saison, la distance moyenne parcourue sur les segments aller n'a pas été significativement différente de celle des segments retour, soit en moyennes groupées $295,1 \pm 33,4$ km pour 2001 ($t=0,990$; $ddl=14$; $P=0,339$) et $175,4 \pm 19,0$ km pour 2002 ($t=-0,138$; $ddl=16$; $P=0,892$). Cependant, la distance moyenne parcourue sur les portions aller des trajets de 2001 a été significativement supérieure à celle des trajets de 2002 ($328,2 \pm 55,2$ km vs. $172,7 \pm 25,0$ km ; $t=2,673$; $ddl=15$; $P=0,017$). Une telle différence inter-annuelle n'a pas été observée sur les portions retour ($217,6 \pm 25,4$ km ; $t=1,750$; $ddl=15$; $P=0,101$) (Figure 18).

c. Vitesse de déplacement

Pour une même saison, la vitesse moyenne de déplacement sur le premier trajet n'a pas été significativement différente de celle sur le second trajet, soit en moyennes groupées $2,5 \pm 0,6$ km.h⁻¹ pour l'année 2001 ($U_{4,4}=16$; $P=0,686$) et $2,4 \pm 0,3$ km.h⁻¹ pour l'année 2002 ($U_{3,3}=13,5$; $P=0,200$).

La vitesse moyenne de déplacement des femelles équipées en 2001 a été



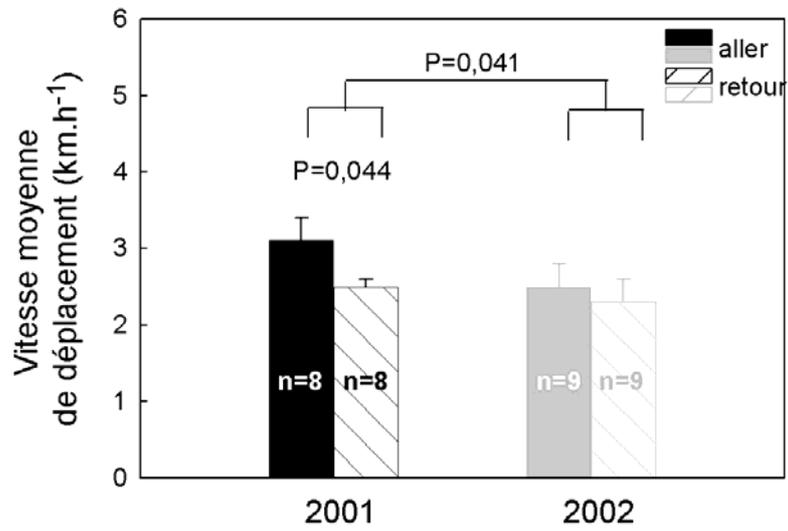


Figure 19 : Comparaisons annuelle et inter-annuelle de la vitesse moyenne de déplacement des femelles équipées.

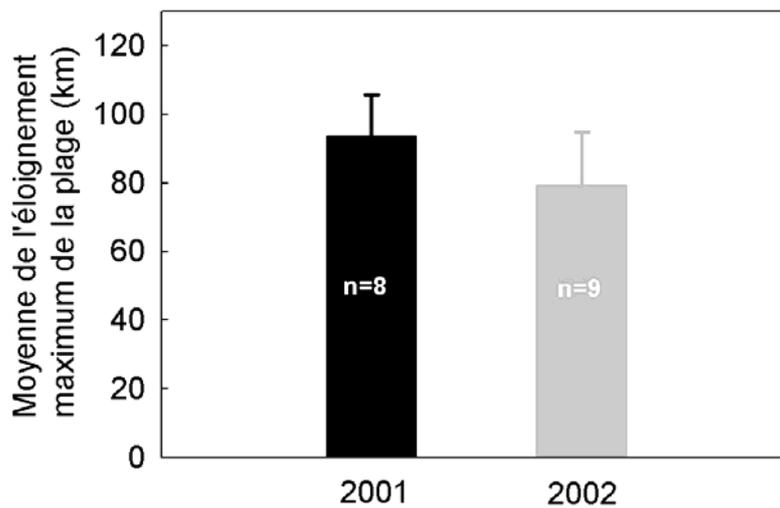


Figure 20 : Comparaisons inter-annuelle de l'éloignement maximum moyen des femelles équipées.

significativement supérieure à celle des femelles équipées en 2002 ($2,8 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$ vs. $2,2 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$; $t=2,2$; $ddl=15$ $P=0,041$).

En 2001, la vitesse moyenne de déplacement des femelles sur les segments aller a été significativement plus importante que celle sur les segments retour ($3,1 \pm 0,3 \text{ km.h}^{-1}$ vs. $2,1 \pm 0,1 \text{ km.h}^{-1}$; $t=2,218$; $ddl=14$; $P=0,044$). Une telle différence n'a pas observée pour l'année 2002 (moyenne groupée $2,4 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$; $t=0,480$; $ddl=16$; $P=0,638$). Entre les années, la vitesse moyenne de déplacement sur les portions aller ou retour n'a pas été significativement différente (moyenne groupée aller $2,8 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$; $t=1,678$; $ddl=15$; $P=0,114$ et retour $2,4 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$; $t=0,549$; $ddl=15$; $P=0,591$) (Figure 19).

Au cours d'une même saison et entre les saisons, la vitesse moyenne de déplacement n'a pas été significativement différente entre les phases diurne et nocturne des trajets, lesquelles ont été définies d'après les heures de lever (09:20 TCU) et de coucher (21:45 TCU) du soleil ($P>0,05$ dans tous les cas).

d. Eloignement du site de ponte

Pour une même année, l'éloignement moyen maximum n'a pas été significativement différent entre le premier et le second trajet, soit $92,8 \pm 13,4 \text{ km}$ pour 2001 ($U_{4,4}=15$; $P=0,486$) et $102,0 \pm 26,1 \text{ km}$ pour 2002 ($U_{3,3}=12$; $P=0,700$).

L'éloignement moyen maximum au site de ponte des femelles équipées en 2001 n'a pas été significativement différent de celui des femelles équipées en 2002 ($U_{8,9}=81$; $P=0,413$), soit en données groupées $89,2 \pm 10,3 \text{ km}$ (Figure 20).

e. Cap

Sur les segments aller ou retour, le cap suivi par les femelles n'a pas été significativement différent entre les deux années soit respectivement à l'aller $21,41 \pm 7,74^\circ$ ($F=0,55$; $df=15$; $P=0,47$) et au retour $186,47 \pm 9,79^\circ$ ($F=0$; $df=15$; $P=0,96$).

Des variations nyctémérales ont été mises en évidence. Sur les segments retour de femelles équipées en 2001, le cap suivi de jour a été significativement différent de celui



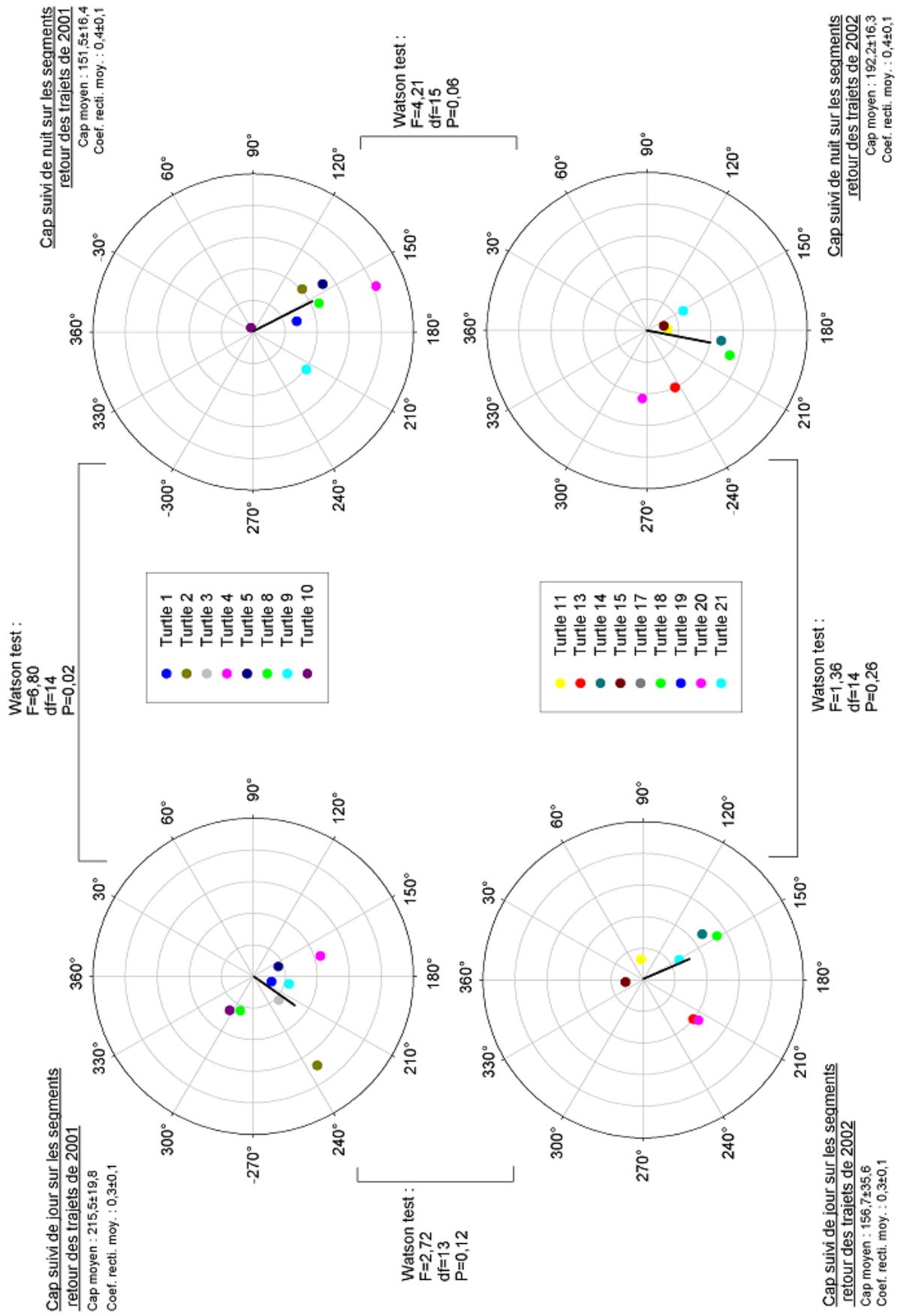


Figure 21 : Cap suivi par les femelles sur les segments retour en fonction de l'année et du nycthémère. Le cap moyen est représenté par une droite noire dont la longueur correspond au coefficient de rectitude sur une échelle de 0 à 1 (1=trajectoire rectiligne).

suivi de nuit (respectivement $215,5 \pm 19,8^\circ$ et $151,5 \pm 16,4^\circ$; $F=6,80$; $df=14$; $P=0,02$). De plus, le cap suivi de nuit sur les segments retour des femelles équipées en 2001 a eu tendance à différer de celui suivi par les femelles équipées en 2002 ($151,5 \pm 16,4^\circ$ vs. $192,5 \pm 16,3^\circ$; $F=4,21$; $df=15$; $P=0,06$) (Figure 21).

f. Trajectoire

Au cours d'une même saison et entre les saisons, la sinuosité des trajectoires des tortues n'a pas été significativement différente sur les portions aller ou retour ($0,3 \pm 0,03$; $P>0,05$ dans tous les cas).

Des différences nycthémérales ont été mises en évidence. Pour les femelles équipées en 2001, la trajectoire suivie de jour sur les segments aller a eu tendance à être plus sinueuse que la trajectoire suivie de nuit ($0,3 \pm 0,07$ vs. $0,5 \pm 0,08$; $t=-1,945$; $ddl=14$; $P=0,072$). Elle a également été significativement plus sinueuse que celle des femelles suivies en 2002 ($0,7 \pm 0,09$; $t=-3,569$; $ddl=13$; $P=0,003$).

2. Schémas de déplacement

Une Analyse des Composantes Principales (ACP) a été réalisée pour dégager des similarités entre les trajets des femelles (Figure 22). L'analyse a été réalisée en tenant compte des paramètres suivants pour chaque trajet : distance totale parcourue, rayon maximal de prospection, indice de rectitude des segments aller et retour, durée. L'ACP a permis de définir trois axes qui expliquent 80 % de la variance :

- Axe 1 (45 %) : principalement représenté par la distance totale parcourue et l'éloignement au site de ponte ;
- Axe 2 (20 %) : principalement représenté par l'indice de rectitude aller ;
- Axe 3 (15 %) : principalement représenté par l'indice de rectitude retour.

Il a été ainsi possible de distinguer quatre types de déplacement, dont les caractéristiques sont présentées dans le tableau I.



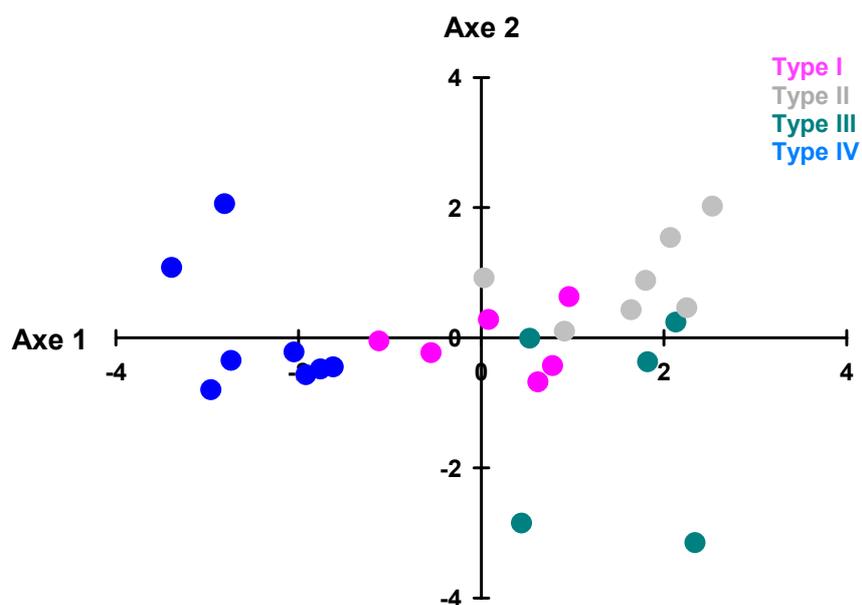


Figure 22 : Graphique de l'ACP réalisée afin de dégager des similarités entre les différents trajets. Les quatre types de trajets sont représentés par quatre couleurs différentes.

Type de trajet	I	II	III	IV
Moyenne de l'éloignement maximum de la plage (km±SE)	75.0±5.3	53.7±5.2	72.2±95	143.0±15.1
Distance moyenne parcourue (km±SE)	4256±55.0	340.5±29.9	253.8±44.5	677.0±44.9
Durée moyenne du séjour en mer (jrs±SE)	9.5±0.22	9.4±1.4	9.4±0.6	10.8±0.4
Indice moyen de rectitude aller (±SE)	0.4±0.05	0.1±0.02	0.7±0.07	0.4±0.06
Indice moyen de rectitude retour (±SE)	0.3±0.04	0.5±0.08	0.4±0.1	0.3±0.05

Tableau I : Caractéristiques des quatre types de trajets définis par l'ACP.

Chacun des types définis a été illustré par le trajet d'une femelle et par un graphique présentant la distance parcourue quotidiennement et l'éloignement au site de ponte. Les pontes (jour et plage) ont été mentionnées par une flèche (jaune pour Awala-Yalimapo et verte pour une autre plage).

a. Trajets de type I

Ce schéma de déplacement (illustré par le second trajet de la tortue n°9) a été adopté par quatre des femelles équipées en 2001 et deux des femelles équipées en 2002. Deux des femelles de 2001 ont été suivies respectivement sur deux et trois trajets, mais n'ont adopté ce schéma que pour l'un d'entre eux (respectivement le premier et le second).

Au cours de leurs séjours inter-pontes ($9,5 \pm 0,2$ jours), ces femelles ne se sont pas éloignées à plus de $75,0 \pm 5,3$ km de la plage de ponte et ont parcouru une distance totale de $425,6 \pm 54,9$ km (Figure 23).

La durée et la longueur des segments aller et retour n'ont pas été significativement différentes, soit en données groupées $4,8 \pm 0,5$ jours ($t=0,625$; $ddl=10$; $P=0,546$) et $212,8 \pm 26,8$ km ($t=0,345$; $ddl=10$; $P=0,737$). Cependant, la vitesse moyenne de déplacement a été significativement plus importante sur les segments aller que sur les segments retour ($3,0 \pm 0,2$ km.h⁻¹ vs. $2,4 \pm 0,1$ km.h⁻¹ ; $t=-2,305$; $ddl=10$; $P=0,044$).

La sinuosité des segments aller et retour des trajets n'a pas été significativement différente (données groupées $0,3 \pm 0,3$; $t=1,763$; $ddl=10$; $P=0,108$). Cependant, elle n'a pas été régulière tout au long du trajet. Elle s'est limitée à certaines portions généralement importantes et situées à la fin des segments aller et au début des segments retour ou en milieu de segment aller et fin de segment retour.

b. Trajets de type II

Ce schéma de déplacement (illustré par le second trajet de la tortue n°5) a été adopté par six des femelles équipées dont deux en 2001 et quatre en 2002. Les deux femelles équipées en



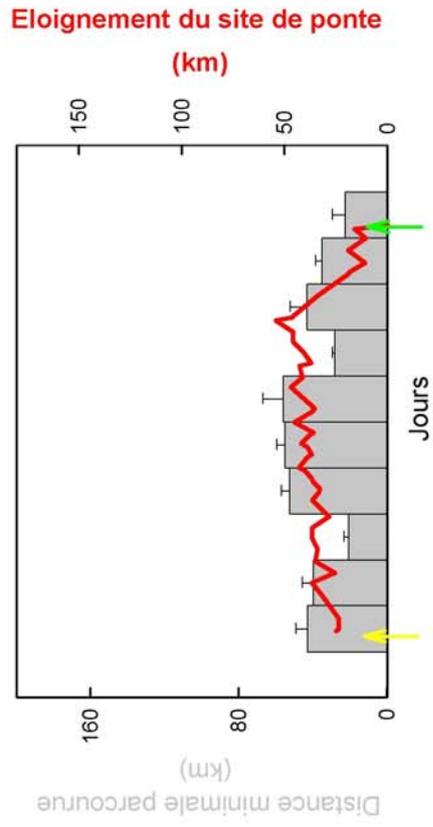
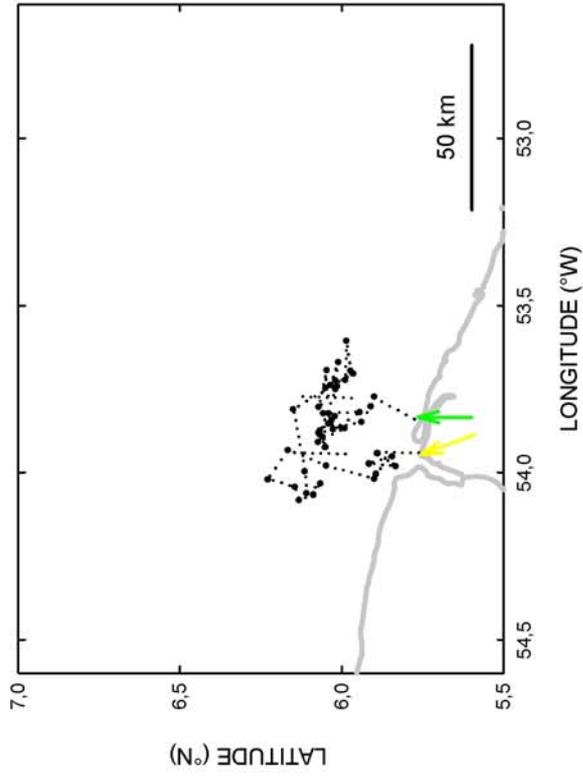


Figure 24 : Exemple d'un trajet de type II.

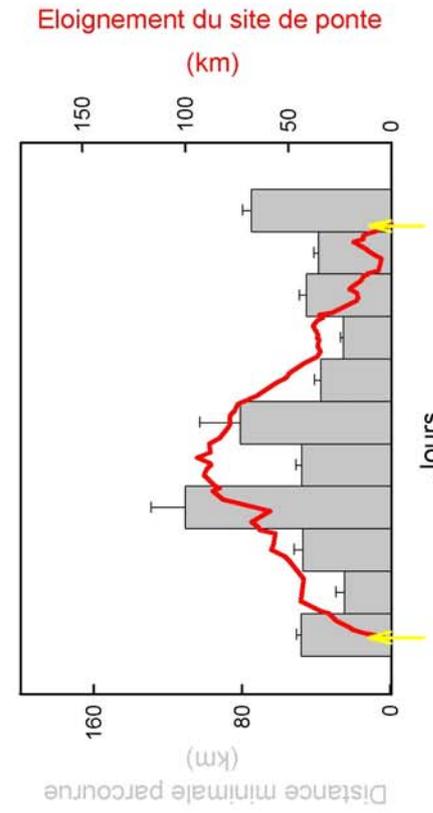
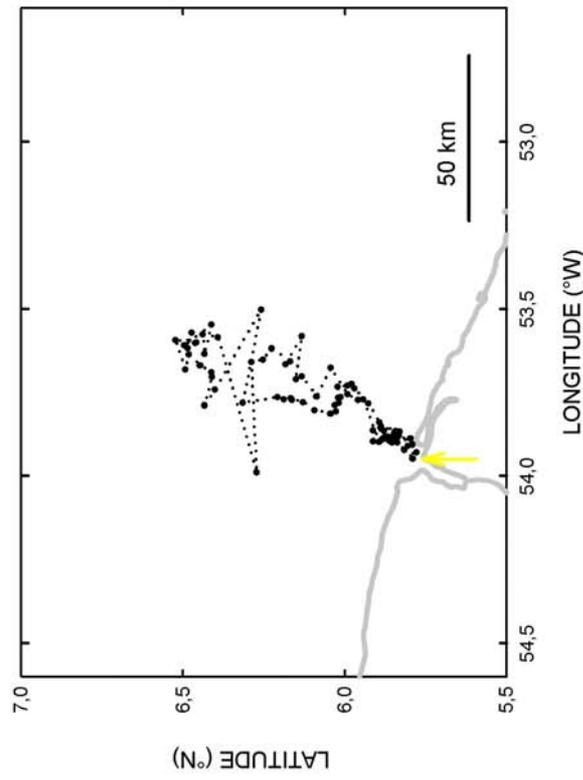


Figure 23 : Exemple d'un trajet de type I.

2001 ont été suivies sur plusieurs trajets. La première a gardé ce schéma de déplacement pour ces deux trajets alors que la seconde ne l'a adopté que pour le premier.

La durée du séjour en mer de ces femelles a été de $9,4 \pm 0,5$ jours. Elles ont présenté le plus faible éloignement de la plage de ponte ($53,7 \pm 5,2$ km) sans toutefois avoir parcouru la plus faible distance ($340,5 \pm 29,9$ km) (Figure 24).

La distance moyenne totale parcourue par les femelles sur le segment aller a été significativement supérieure à celle parcourue sur le segment retour ($225,9 \pm 22,1$ km vs. $114,6 \pm 26,6$ km ; $t=3,219$; ddl=12 ; $P=0,007$). La durée du segment aller a eu tendance à être plus longue que celle du segment retour ($5,7 \pm 0,6$ jours vs. $3,8 \pm 0,7$ jours ; $t=2,061$; ddl=12 $P=0,062$) et par conséquent la vitesse moyenne de déplacement n'a pas été significativement différente ($2,2 \pm 0,2$ km.h⁻¹ ; $t=-0,685$; ddl=12 ; $p=0,506$).

La sinuosité moyenne du segment aller a été significativement plus marquée que celle du segment retour ($0,1 \pm 0,02$ vs. $0,4 \pm 0,1$; $U_{7,7}=28$; $P<0,001$) mais s'est limitée à une large portion située en milieu de segment. Comparé aux autres groupes, le segment aller de ces femelles a été en moyenne le plus sinueux et le segment retour le plus droit.

c. Trajets de type III

Ce schéma de déplacement (illustré par le trajet de la tortue n°11) a été adopté par quatre femelles, toutes équipées en 2002. L'une d'entre-elles a été suivie sur trois trajets et a adopté ce schéma pour les deux derniers.

Ces femelles ont effectué des séjours en mer d'une durée moyenne de $9,4 \pm 0,6$ jours et ne se sont pas éloignées à plus de $72,2 \pm 9,5$ km de la plage de ponte. Comparées aux autres groupes, elles ont présenté la distance totale parcourue la plus courte (**$258,2 \pm 31,8$ km**) (Figure 25).

La distance totale moyenne parcourue entre les segments aller et retour n'a pas été significativement différente ($126,9 \pm 21$ km ; $t=-0,839$; ddl=8 ; $P=0,426$). Cependant, une différence significative de la durée moyenne a été observée entre ces segments (soit à l'aller



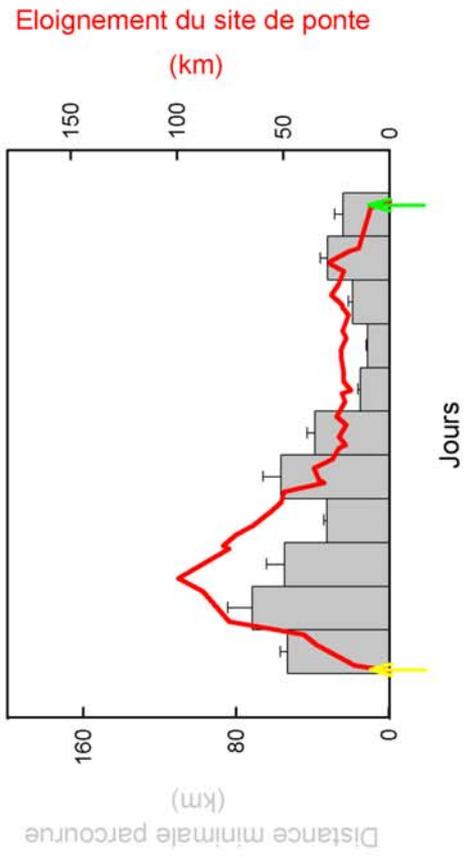
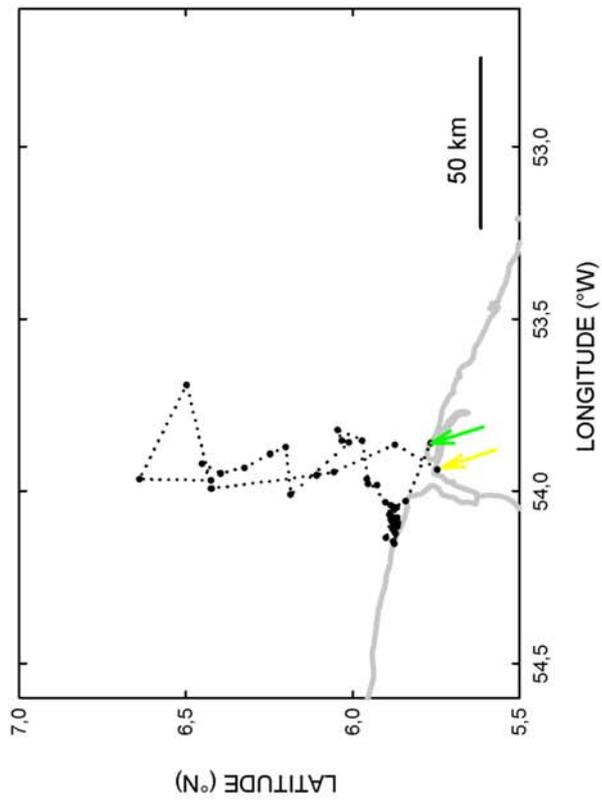
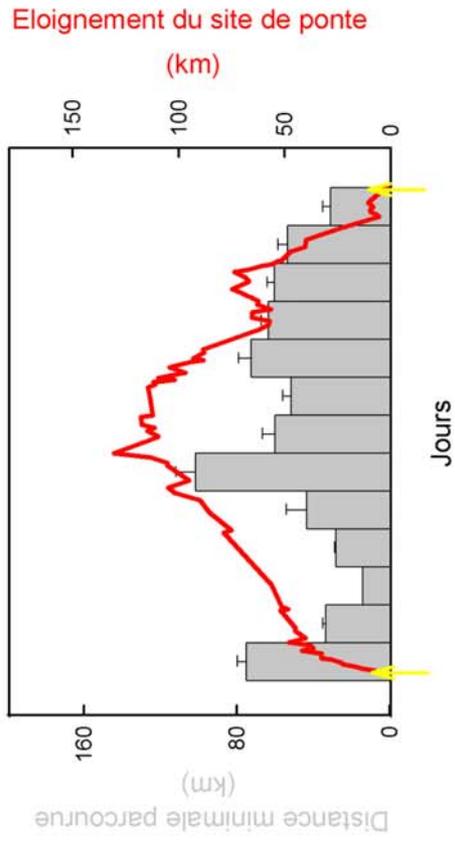
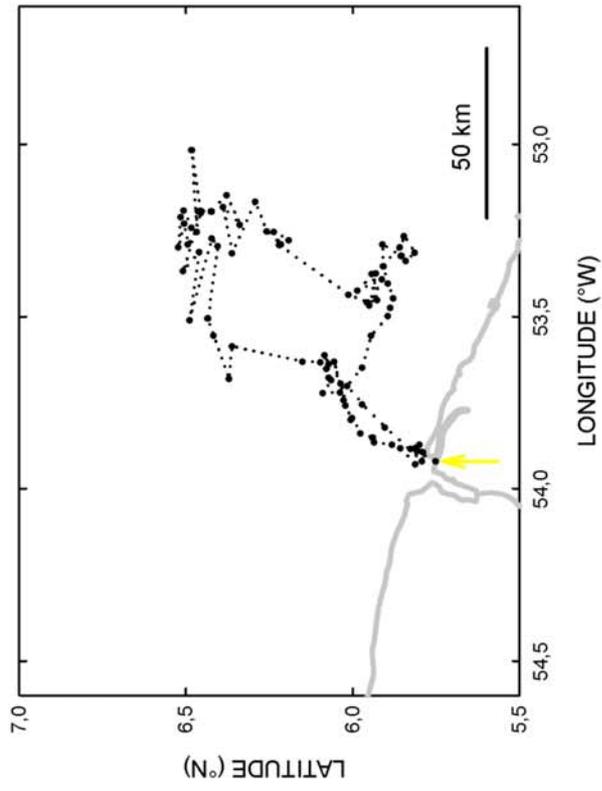


Figure 26 : Exemple d'un trajet de type IV.

Figure 25 : Exemple d'un trajet de type III.

2,9 ± 0,5 jours et au retour 6,9 ± 0,6 jours ; $t=-5,088$; $ddl=8$; $P<0,001$), alors que la vitesse moyenne de déplacement n'a pas été significativement différente ($1,8 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$; $t=1,287$; $ddl=8$; $P=0,234$). Le segment aller a eu tendance à être plus rectiligne que celui du retour ($0,7 \pm 0,1$ vs. $0,4 \pm 0,1$; $t=2,286$; $ddl=8$; $P=0,052$), dont la sinuosité a été essentiellement observée sur une petite portion en fin de segment à proximité de la plage de ponte.

d. Trajets de type IV

Ce schéma de déplacement (illustré par le troisième trajet de la tortue n°9) a été adopté par quatre des femelles équipées en 2001 et une équipée en 2002. En 2001, une des femelles a adopté ce schéma pour ses deux trajets et une autre ne l'a adopté que pour son dernier trajet.

Comparées aux femelles des autres groupes, ces femelles ont présenté la durée du séjour en mer la plus longue ($10,8 \pm 0,4$ jours), l'éloignement maximal le plus important ($143 \pm 15,1$ km) et ont parcouru la plus grande distance ($677 \pm 44,9$ km) (Figure 26).

La distance totale moyenne parcourue entre les segments aller et retour n'a pas différé significativement ($338,5 \pm 30,2$ km ; $t=-0,350$; $ddl=14$; $P=0,731$). Cependant, la durée moyenne et la vitesse moyenne de déplacement ont eu tendance à être différentes, soit à l'aller $8,0 \pm 0,6$ jours et $0,5 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$ et au retour $6,4 \pm 0,6$ jours et $2,9 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$ (durée : $t=2,117$; $ddl=14$; $P=0,053$ et pour la vitesse : $t=-2,098$; $ddl=14$; $P=0,055$).

La sinuosité des segments aller et retour n'a pas été significativement différente ($0,4 \pm 0,04$; $t=1,360$; $ddl=14$; $P=0,195$). Des portions sinueuses se sont réparties sur l'ensemble du trajet mais ont été plus courtes et plus nombreuses que pour les femelles des autres groupes.

Chacun des schémas de déplacements présentés ci-dessus a été adopté indifféremment par des femelles équipées ou non lors de leur première ponte de la saison et quel que soit l'avancement de la saison. Chacun des groupes comprend des femelles qui ont été observées pour la première fois dans la région et des femelles qui ont été observées plusieurs années auparavant. Toutes les femelles (excepté une) ont été équipées sur la plage d'Awala-Yalimapo. Cependant, pour la ponte suivant l'équipement, les femelles d'un même groupe ont fréquenté au moins une plage différente.



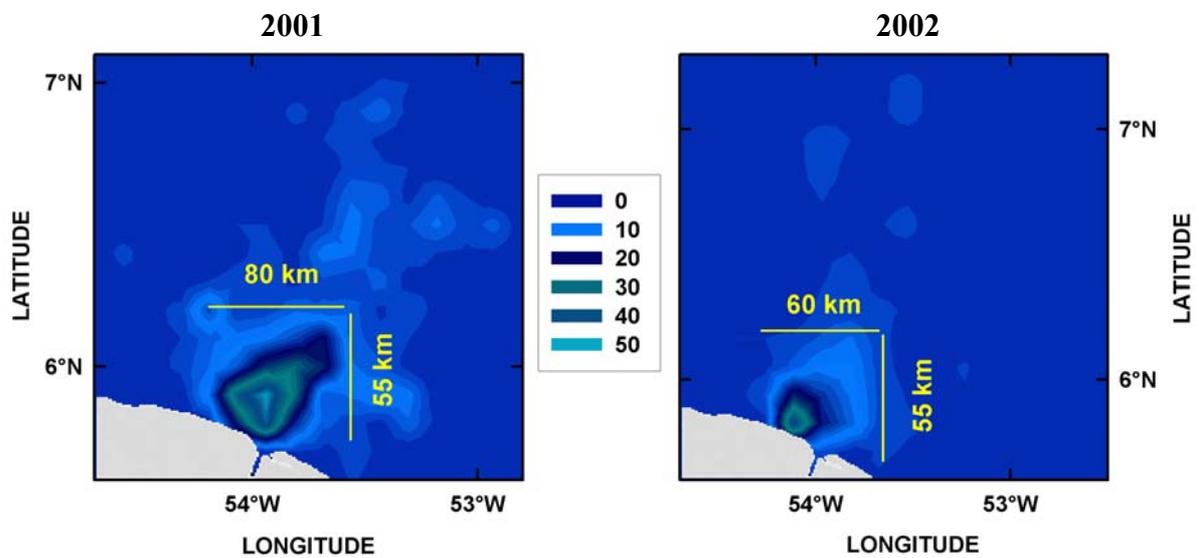


Figure 27: Densité des positions Argos obtenues lors des saisons 2001 et 2002.

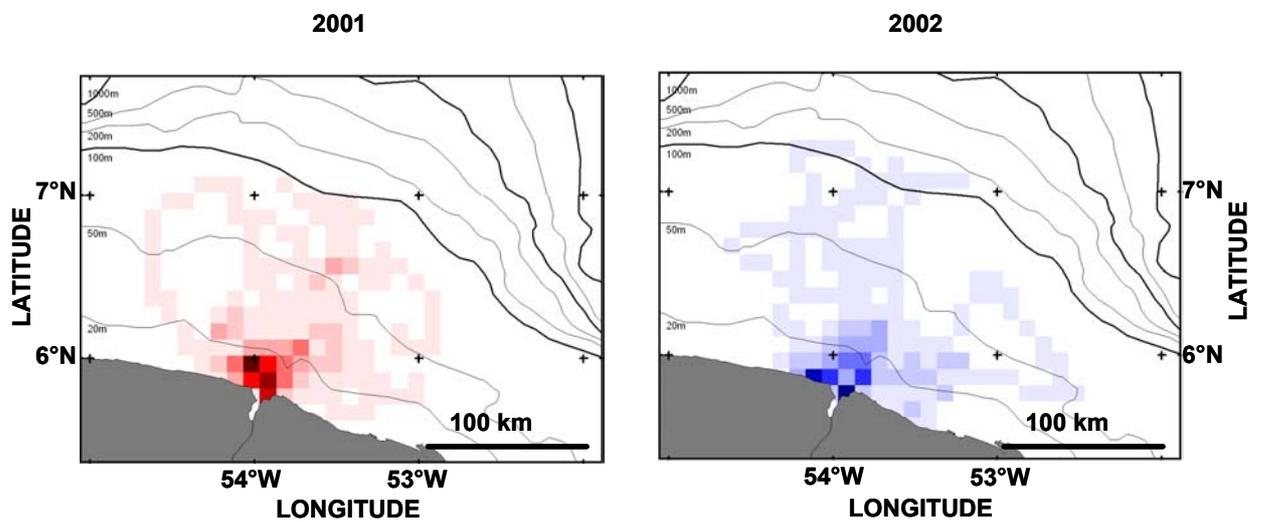


Figure 28 : Temps passé par secteur de $0.1 \times 0.1^\circ$ par les femelles en fonction de la bathymétrie, pour les années 2001 et 2002. Plus le temps passé dans un secteur est important, plus la couleur est intense.

3. Délimitation de la zone de répartition en mer des femelles

En raison de la superposition des trajets, afin de délimiter la zone de répartition des femelles entre les pontes successives d'une même saison, la densité de position Argos a été calculée pour chaque année :

- **En 2001**, les suivis des huit femelles équipées ont commencé le 26 avril et se sont déroulés sur un total de 97 jours pendant lesquels 763 positions ont été reçues. Ces dernières ont permis de délimiter la zone de prospection maximale des femelles équipées. A l'intérieur de cette zone au contour irrégulier et orientée Sud-Ouest/Nord-Est, six autres zones se sont dessinées, plus ou moins contiguës, avec une surface et une densité variable de positions (Figure 27).

Si certaines positions ont été enregistrées à plus de 100 km de la plage d'Awala-Yalimapo, 69,2 % d'entre-elles se sont situées cependant à moins de 55 km, dans une zone d'environ 3950 km². Cette zone centrale est située dans des **eaux peu profondes (< 20 m), face à l'estuaire du Maroni et aux principales plages de ponte surinamiennes et gyanaises.**

- **En 2002**, la première femelle a été équipée le 3 mai et la dernière femelle suivie a été observée en train de pondre le 24 juin, soit une période de suivi de 52 jours pendant lesquels 366 positions ont été reçues. La zone de répartition maximale délimitée a couvert une surface moins importante qu'en 2001, présentant un contour plus régulier et une orientation Sud/Nord (Figure 27). Comme en 2001, il a été possible de caractériser plusieurs zones ayant une surface variable, mais non contiguës et avec une densité de positions plus régulière. Cependant 68,5 % des positions étaient regroupées dans une zone de 3020 km².

Afin de montrer l'importance biologique de ces zones, le temps passé par les femelles dans des secteurs de 0.1x0.1° a été calculé pour chaque année. **Les résultats obtenus montrent que les femelles passent 80 % de leur temps dans ces zones, dans des eaux d'une profondeur inférieure à 30 m (Figure 28).**



Pour les années 2001 et 2002, les femelles se sont donc dispersées sur le plateau continental (profondeur < 200 m). Cependant, elles ont principalement utilisé une zone de 40 km de rayon, centrée sur 5,9°N et 53,9°O. Cette zone est frontalière de la Guyane et du Surinam et se situe dans des eaux peu profondes (< 30 m).

B. Déplacements post-pontes

L'objectif de l'étude des déplacements post-pontes était de définir les déplacements océaniques des femelles une fois leur saison de ponte terminée, et ceci en fonction des principales conditions océanographiques. **Cette étude a fait l'objet d'un article présenté en annexe 3.**

1. Description générale

Douze femelles ont été suivies entre 1999 et 2002 (dont neuf à partir de la plage d'Awala-Yalimapo et trois à partir des plages de Baboensanti et Kolukumbo au Surinam). Dix de ces femelles ont été équipées lors de la grande saison de ponte qui s'étend d'avril à juillet, et deux lors de la petite saison qui s'étend de novembre à janvier. **Les femelles ont été suivies sur des périodes de 14 à 485 jours et l'une d'entre elles a été suivie sur plus de 18 000 km**, ce qui représente à notre connaissance le trajet le plus long jamais enregistré pour une tortue luth (Tableau II).

Durant les dix jours suivant leur dernière ponte de la saison, onze des femelles ont suivi **une trajectoire similaire vers le Nord** (cap moyen = $11,2 \pm 1,8^\circ$; $F=1,8$; $df=16$; $P>0,05$) **à l'intérieur d'un corridor de 400 km de long et 340 km de large**. Leur vitesse moyenne de déplacement était comprise entre $3,0 \pm 1,5 \text{ km.h}^{-1}$ et $5,9 \pm 3,0 \text{ km.h}^{-1}$. Une seule femelle (tortue K) est partie à l'ouest et a longé les côtes du Surinam pendant 14 jours avant que le signal de sa balise ne soit perdu. La vitesse moyenne de déplacement des femelles n'était pas liée à la longueur de leur carapace ($156,4 \pm 3,1 \text{ cm}$; $r_s=0,422$; $n=8$; $P>0,05$).

Entre 8,5°N et 10,5°N, les trajectoires suivies par les femelles sont devenues différentes ($F=4,706$; $P<0,05$). En effet, elles s'orientent dans trois directions principales (Figure 29) :



Tortue	Dimension de la carapace (cm)*	Plage de ponte	Date d'équipement	Durée du suivi (jours)	Distance totale parcourue (km)	Vitesse moyenne de déplacement (km.h ⁻¹ ± SE)
A	159x111	Awala-Yalimapo	27/07/1999	247	-	-
B	165x115	Awala-Yalimapo	21/06/1999	163	-	-
C	148x111	Awala-Yalimapo	30/12/1999	232	7729	2,6 ± 0,2
D	153x115	Awala-Yalimapo	06/01/2000	36	1886	2,8 ± 0,2
E	153x111	Awala-Yalimapo	29/06/2000	295	14922	2,8 ± 0,1
F	158x114	Awala-Yalimapo	06/07/2000	37	2830	3,6 ± 0,2
G	163x ---	Awala-Yalimapo	27/07/2001	485	18171	2,9 ± 0,1
H	161x128	Baboensanti	01/08/2001	84	7313	3,7 ± 0,1
I	148x115	Awala-Yalimapo	02/06/2002	23	1285	3,2 ± 0,3
J	155x116	Kolukumbo	19/07/2002	31	1923	3,1 ± 0,2
K	154x111	Awala-Yalimapo	20/07/2002	14	465	1,4 ± 0,1
L	161x117	Awala-Yalimapo	26/07/2002	63	2795	2,2 ± 0,1

* les mesures (longueur x largeur) prennent en compte la courbure de la carapace

Tableau II : Tableau récapitulatif des femelles suivies.

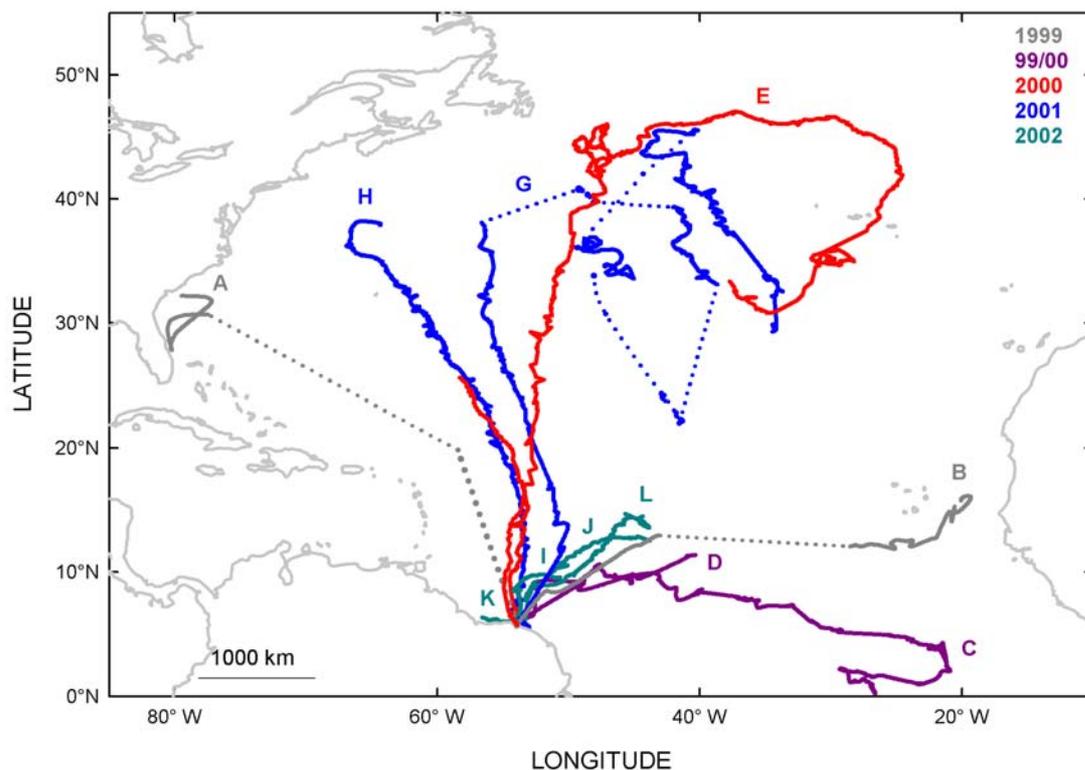


Figure 29 : Déplacements post-pontes des douze femelles équipées.

- l'une des femelles équipées lors de la grande saison de ponte 1999 (tortue K) est partie à l'**Ouest**. Les positions reçues *via* Argos n'ont pas permis de tracer précisément sa route. Mais, 247 jours après avoir été équipée sur la plage d'Awala-Yalimapo, les positions reçues ont montré qu'elle était à proximité des côtes de Floride et qu'elle y a séjourné pendant au moins 2,5 mois ;

- les femelles équipées lors de la grande saison en 2000 (tortues E et F) et en 2001 (tortues G et H) ont suivi une trajectoire **Nord** sur plus de 2300 km (cap individuel moyen entre $7,1 \pm 4,2^\circ$ et $348,0 \pm 4,0^\circ$) pendant $57,8 \pm 6,3$ jours. Elles se sont déplacées à une vitesse comprise entre $3,1 \pm 0,2 \text{ km.h}^{-1}$ et $3,7 \pm 2,2 \text{ km.h}^{-1}$. Deux de ces femelles (tortues E et G) ont ensuite rejoint une branche Nord du Gulf Stream et infléchi leur trajectoire pour réaliser une large boucle océanique entre le front polaire et le front subtropical. Elles se sont déplacées dans le sens de la circulation océanique générale ;

- la seconde femelle équipée en 1999 lors de la grande saison (tortue B), trois des quatre femelles équipées lors de la grande saison 2002 (tortues I, J, L) ainsi que les deux femelles équipées lors de la petite saison 1999/2000 (tortues C et D) se sont orientées à l'**Est** (cap moyen individuel entre $52,5 \pm 5,4^\circ$ et $101,9 \pm 14,4^\circ$). Elles se sont déplacées à une vitesse moyenne individuelle comprise entre $2,5 \pm 0,8 \text{ km.h}^{-1}$ et $3,2 \pm 1,8 \text{ km.h}^{-1}$. Les tortues D, I, J, L ont ainsi été suivies sur $1335,7 \pm 267,9$ km pendant $25,5 \pm 5,8$ jours jusqu'à la perte du signal de leur balise. La tortue B, après avoir parcouru 2309 km (88 jours) s'est orientée au Nord et a été suivie pendant 1032 km supplémentaires jusqu'à ce que son signal soit perdu entre le Cap Vert et la Mauritanie (43 jours plus tard). La tortue C a maintenu son cap sur 4947 km (139 jours). A moins de 1000 km des côtes africaines, elle s'est orientée au Sud, puis à l'Ouest avant la perte de son signal (43 jours plus tard).



2. Influence des facteurs océaniques

a. Température de surface de l'eau de mer (SST)

D'après les courbes de SST moyennées sur la période d'un trajet considéré, les femelles qui se sont orientées au **Nord** ont fréquenté des eaux dont la température était comprise entre **28°C et 10°C** alors que les tortues qui se sont orientées à l'**Est** sont restées dans des eaux dont la température de surface était comprise entre **28°C et 26,5°C**.

b. Bathymétrie (profondeur de l'eau)

Que les femelles se soient orientées au Nord ou à l'Est, **leur trajectoire de surface ne présente aucune relation avec les contours des courbes bathymétriques**. En effet, une fois qu'elles se sont éloignées des côtes de Guyane, elles ont fréquenté des zones où la profondeur de l'eau était comprise entre 1000 et 6000 m. Cependant, la tortue E, sur de petites portions de son trajet (vers Terre-Neuve et au niveau des Açores), a fréquenté des eaux d'une profondeur de 200 m (Figure 30).

c. Concentration en chlorophylle

Les zones riches en chlorophylle, par conséquent à forte potentialité en terme de productivité biologique secondaire (et donc riches en proies), présentent une variation spatio-temporelle au cours des quatre saisons. Elles sont très vastes au printemps (avril à juin) et très faibles à l'automne (octobre à décembre). Cependant, les concentrations saisonnières les plus importantes se situent généralement le long de la côte Est des États-Unis, entre le Cap-Vert et la Mauritanie et plus globalement au-dessus de 40°N ou 50°N. Par conséquent, **lorsque les femelles quittent la région des Guyanes, elles ne rencontrent pas de zones riches en chlorophylle avant plusieurs mois, quelle que soit leur direction**. En effet, les tortues E et G qui se sont orientées au Nord ont mis respectivement trois et quatre mois pour rejoindre les zones riches en chlorophylle situées au-dessus d'une latitude de 40°N. La tortue B a voyagé plus de cinq mois avant d'atteindre les zones riches en chlorophylle situées entre le Cap-Vert et la Mauritanie (Figure 31).



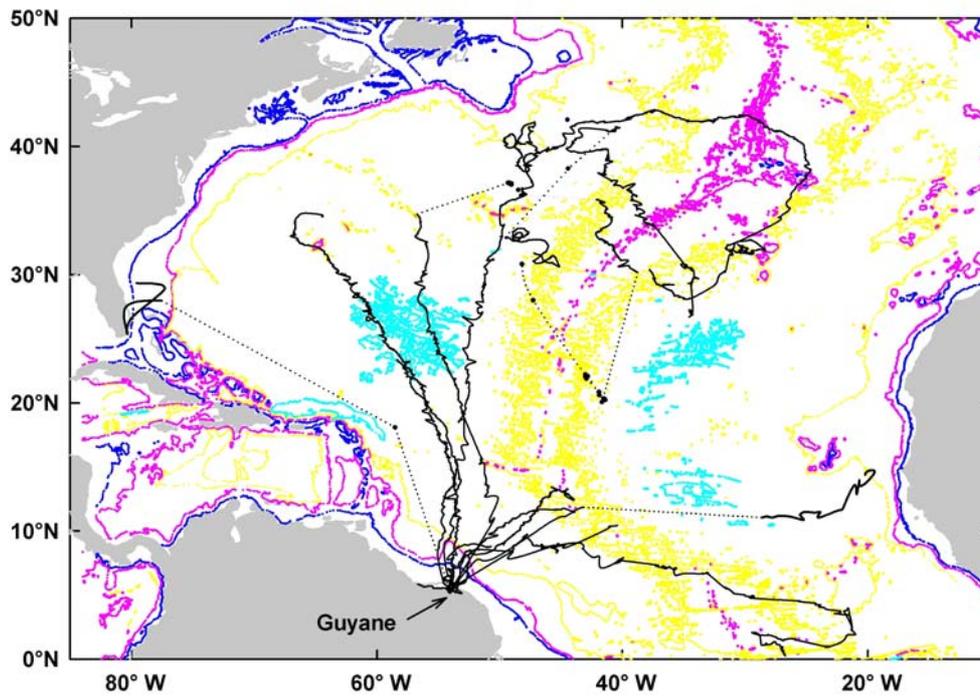


Figure 30 : Superposition des trajets des femelles équipées (noir) avec les courbes bathymétriques (-200 m : bleu ; -2000 m : rose ; -4000 m : jaune ; -6000 m : cyan).

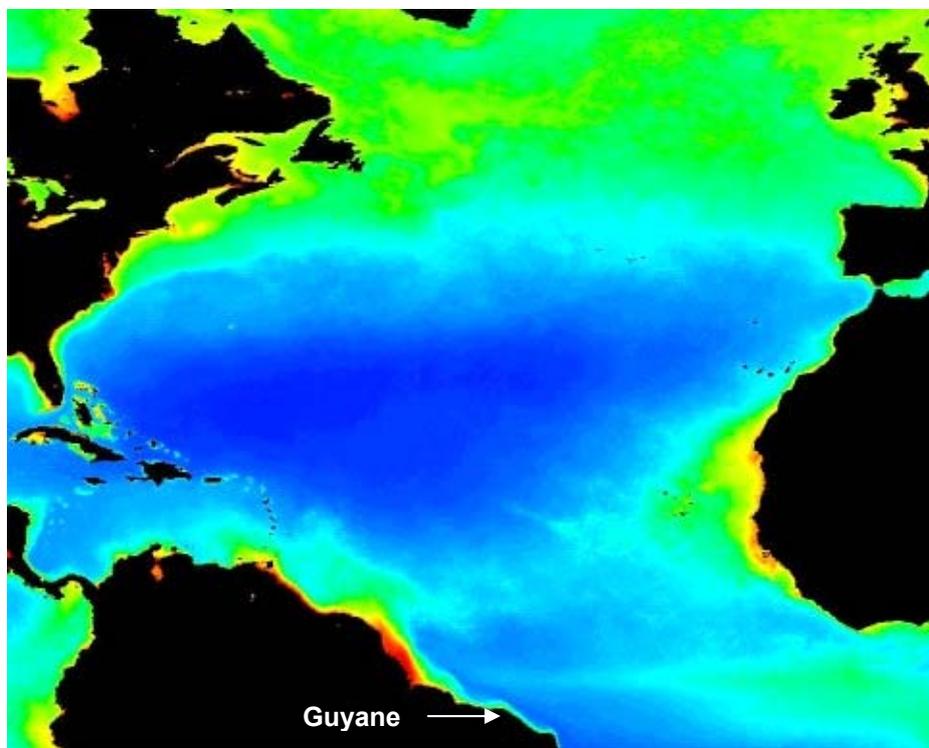


Figure 31 : Concentration moyenne (septembre 1997 à août 2000) en chlorophylle. Les zones de forte concentration sont en rouge et celles de faible concentration en bleu.

d. Courants

Les femelles qui se sont orientées au Nord sur la première moitié de leur voyage ont tout d'abord rencontré un courant d'Ouest déviant peu à peu vers l'Est. **La vitesse moyenne de déplacement des femelles** ($0,9 \pm 0,6 \text{ m.s}^{-1}$) **a toujours été supérieure à celle des courants de surface** ($0,1 \pm 0,1 \text{ m.s}^{-1}$ à $0,2 \pm 0,1 \text{ m.s}^{-1}$; exemple segment 1 des femelles E et G (Figure 32). **La direction moyenne suivie par les femelles** ($7,1 \pm 4,2^\circ$ à $348,3 \pm 4,0^\circ$) **a été moins variable que celle des courants de surface rencontrés** ($286,9 \pm 7,5^\circ$ à $343,7 \pm 49,9^\circ$; exemple segment 1 des femelles E et G, (Figure 32)). **Les tortues E et G ont ensuite rencontré le Gulf Stream et ont effectué des déplacements en boucle en suivant une direction presque similaire à celle des courants de surface** (tortue E : première boucle : $F=1,529$; $df=380$; $P=0,217$ et seconde boucle $F=6,793$; $df=238$; $P=0,009$ et pour la tortue G : $F=3,591$; $df=362$; $P=0,059$; exemple segment 2 de la tortue E et segment 3 de la tortue G, Figure 32). **Cependant, leur vitesse de déplacement est toujours restée supérieure à celle des courants de surface** (tortue E : première boucle $0,9 \pm 0,1 \text{ m.s}^{-1}$ vs. courant $0,1 \pm 0,1 \text{ m.s}^{-1}$; $t=8,09$; $n=380$; $P=0,001$ et tortue G : $1,4 \pm 0,2 \text{ m.s}^{-1}$ vs. courant $0,6 \pm 0,1 \text{ m.s}^{-1}$; $t=3,39$; $n=26$; $P=0,02$). De plus, le long de la bordure Nord du Gulf Stream et du courant des Açores, la vitesse moyenne de déplacement de ces deux tortues a été d'environ 1 m.s^{-1} alors que celle des courants de surface ne dépassait pas $0,1 \text{ m.s}^{-1}$.

Concernant les femelles qui se sont orientées vers l'Est, une portion importante de leur trajet s'est située dans la bande équatoriale de 10° dans laquelle les données fournies par l'océanographie spatiale ne sont pas fiables. Néanmoins, les données de climatologie montrent que les tortues J, L et B ont nagé contre le Courant Nord Equatorial, et les portions des trajets des tortues J et L, situées au-delà de 10°N , corroborent cette suggestion (Figure 32). En effet, ces deux femelles ont respectivement suivi une direction moyenne de $62,3 \pm 6,2^\circ$ et $52,3 \pm 5,4^\circ$ alors qu'elles ont rencontré des courants avec une direction moyenne de $301,2 \pm 8,5^\circ$ (tortue J) et $279,3 \pm 3,4^\circ$ (tortue L). Cependant, les tortues D et C, équipées lors de la petite saison 1999/2000, présentent les trajectoires les plus à l'Est et les données de climatologie suggèrent que la tortue C a pu utiliser le Contre Courant Equatorial sur une grande portion de son trajet avant d'inverser sa trajectoire au niveau de la bordure Nord du Courant Sud Equatorial.



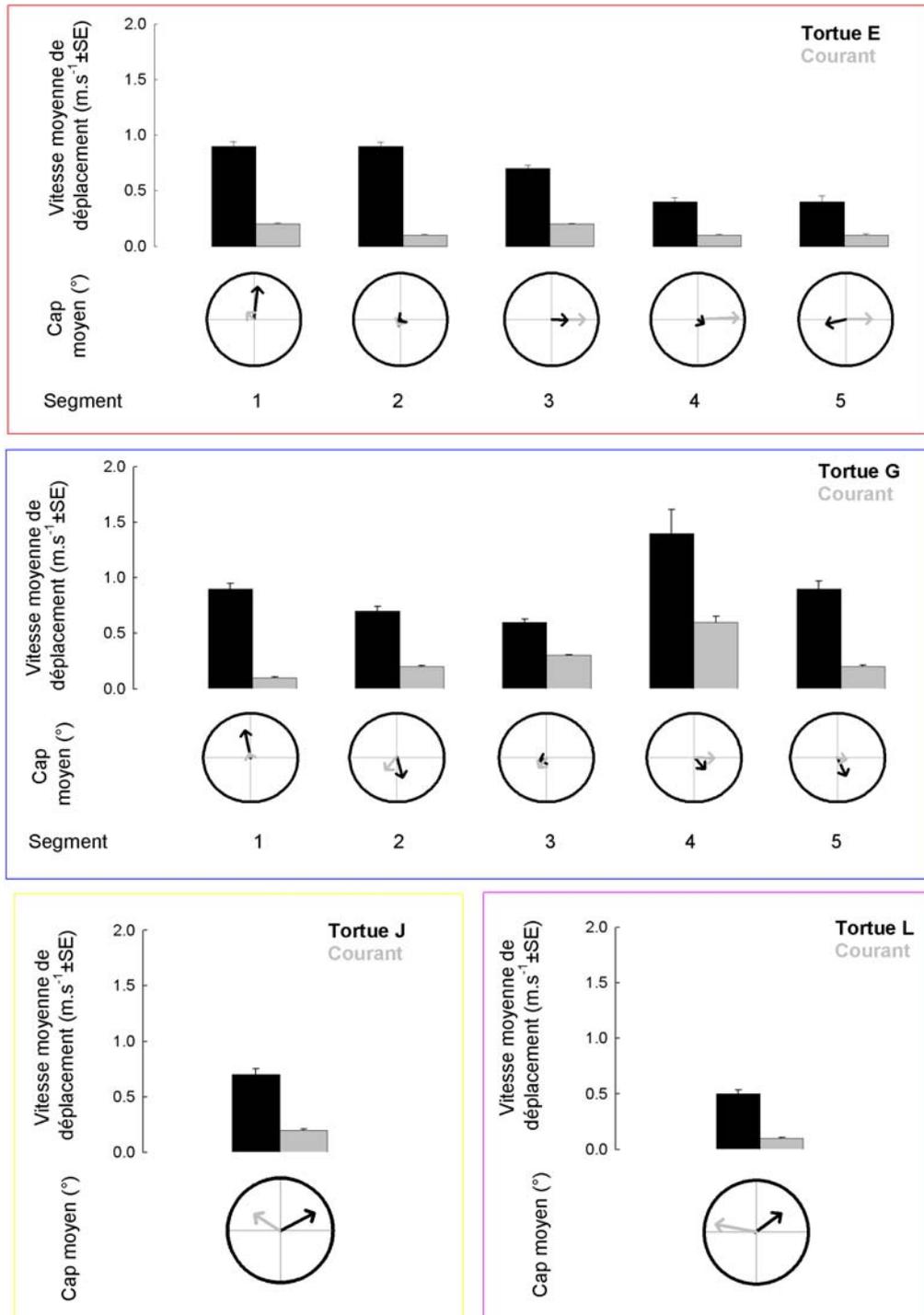


Figure 32 : Moyennes des vitesses, caps et coefficients de rectitude des courants (gris) et femelles (noir) présentées pour chaque segment de trajet situé au dessus de 10°N. Les segments ont été définis en fonction de la rectitude apparente du tracé et numérotés chronologiquement. Le cap moyen est représenté dans un cercle dont le Nord correspond à 0°. La longueur de la flèche correspond au coefficient de rectitude sur une échelle de 0 à 1. Plus la flèche est longue, plus la trajectoire moyenne de la tortue est droite (ou plus la direction du courant est constante). Les trajets de ces 4 femelles sont présentés en figure 33.

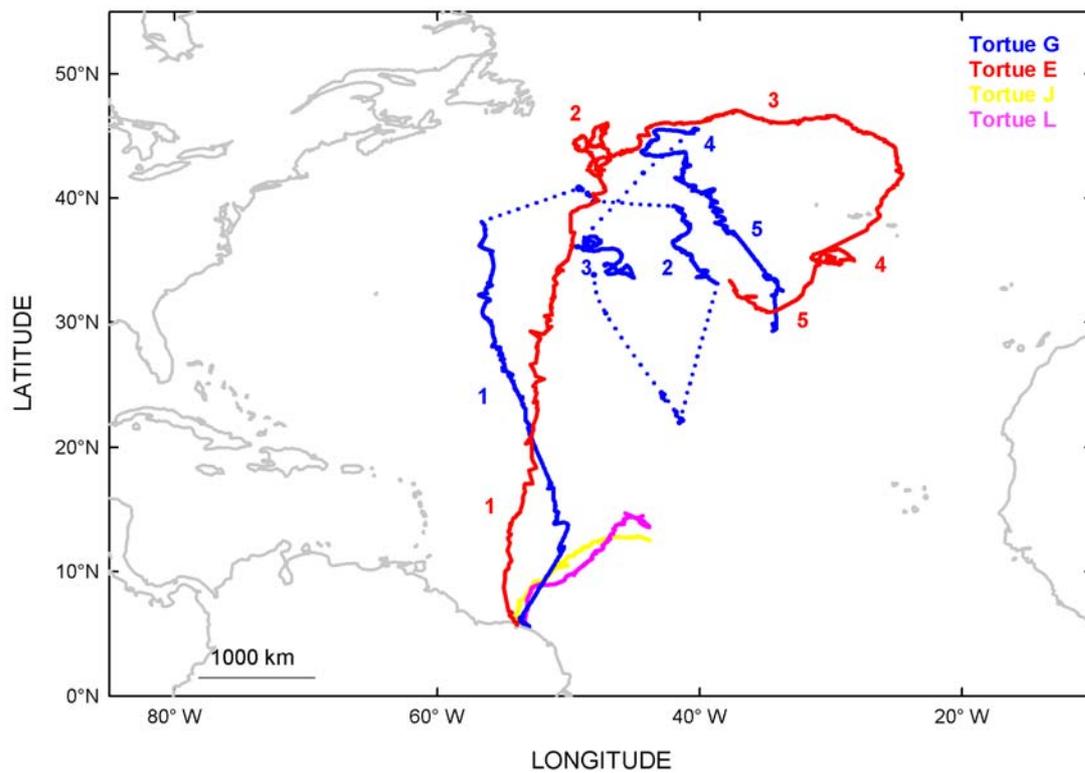


Figure 33 : Trajets effectués par les quatre femelles présentées en figure 32.
 Les segments sont numérotés pour chacune des femelles

e. Anomalies du niveau de surface de la mer

Les déplacements en boucle des tortues E et G ont été observés au contact d'anomalies de surface prononcées (positives ou négatives), situées au niveau de fronts océaniques (Figure 34). Ceci est particulièrement bien illustré par la trajectoire de la tortue G qui a présenté des inflexions cycloniques au niveau des anomalies de surface négatives et des inflexions anticycloniques au niveau des anomalies de surface positives (Figure 34 a,b,c). Pendant 16 jours, la tortue G a réalisé une série de boucles au niveau d'une anomalie positive. Sa vitesse moyenne de déplacement est alors devenue inférieure à celle du segment rectiligne précédent ($0,6 \pm 0,03 \text{ m.s}^{-1}$ vs. $0,7 \pm 0,05 \text{ m.s}^{-1}$; $t=2,3$; $ddl=315$; $P=0,023$). La tortue E a présenté un comportement plus variable (Figure 34 d, e, f, g). En effet, lors de ses premières boucles au niveau du front polaire (32 jours, Figure 34e), sa vitesse moyenne de déplacement était similaire à celle du segment rectiligne précédent ($0,9 \pm 0,04 \text{ m.s}^{-1}$ vs. $0,9 \pm 0,04 \text{ m.s}^{-1}$; $t=0,308$; $ddl=317$; $P=0,759$; Figure 32d). Par contre, le long de la bordure Nord du Gulf Stream (Figure 34f), sa vitesse est devenue inférieure à celle du segment précédent ($0,7 \pm 0,03 \text{ m.s}^{-1}$ vs. $0,9 \pm 0,04 \text{ m.s}^{-1}$; $t=5,374$; $df=509$; $P<0,001$) et un ralentissement a aussi été observé entre sa seconde série de boucles au niveau du front subtropical (53 jours, Figure 34g) et le segment précédent ($0,4 \pm 0,04 \text{ m.s}^{-1}$ vs. $0,7 \pm 0,02 \text{ m.s}^{-1}$; $t=5,493$; $ddl=438$; $P<0,001$).



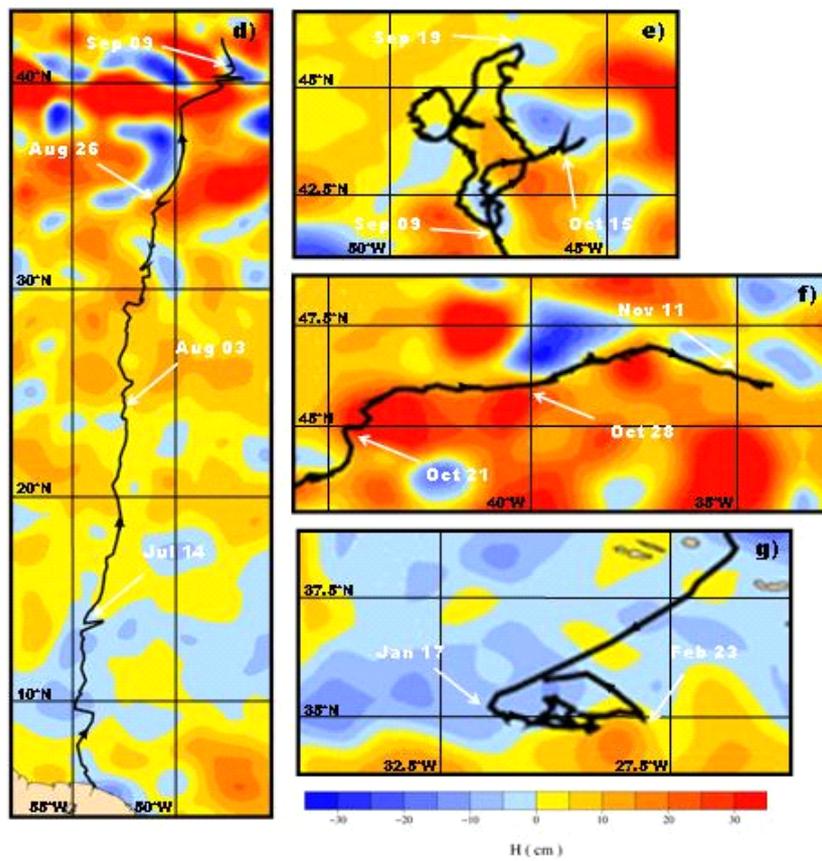
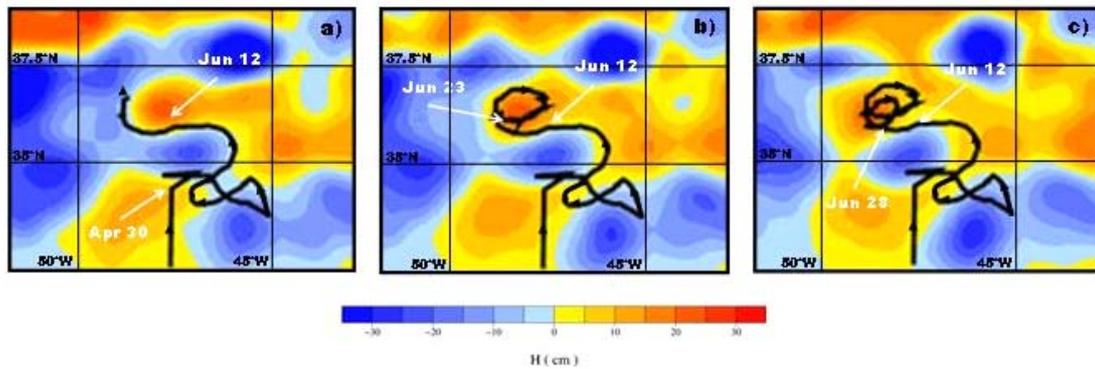


Figure 34 : Exemple de changement de trajectoire des femelles G (figures : a,b,c) et E (figures : d,e,f,g) en relation avec les anomalies de surface. Les anomalies positives correspondent à une dilatation de la masse d'eau, généralement associée à une masse d'eau chaude (rouge). Les anomalies négatives sont généralement associées à des masses d'eau froide (bleu). Les mouvements cycloniques (sens horaire) des femelles suivent des anomalies négatives prononcées et les mouvements anticycloniques (sens antihoraire) suivent des anomalies positives importantes (en rouge).

V. DISCUSSION

Les résultats obtenus dans ce travail confirment qu'il est possible de suivre les déplacements post-pontes des tortues luths par satellite et que la méthode est applicable aux déplacements inter-pontes. En effet, la bibliographie ne mentionne qu'une seule tortue luth suivie par satellite lors de ses voyages inter-pontes (Keinath et Musick, 1983). Pour d'autres espèces comme la tortue verte et la tortue olivâtre, le suivi par satellite s'est révélé être une méthode limitante en raison de leur faible éloignement de la plage et de l'erreur de positionnement liée au système Argos (Hays *et al.*, 1999 ; Plotkin, 1998 ; Hays *et al.*, 1991).

La comparaison de la durée moyenne du séjour en mer entre deux pontes successives d'une même saison (*i.e.* seul paramètre disponible pour les femelles équipées et non équipées) révèle que les méthodes de fixation et les appareils utilisés ne semblent pas avoir de répercussion sur l'intervalle de retour des femelles à terre. En effet, la durée moyenne du séjour en mer des femelles équipées ($10,2 \pm 0,2$ jours pour des femelles équipées avec un harnais et $9,4 \pm 0,4$ jours pour des femelles équipées directement sur la carapace) est comparable à celle des femelles non équipées et estimée d'après les re-captures de femelles marquées avec des transpondeurs électroniques ou des bagues en Guyane (8 à 13 jours d'après Rivalan (comm. pers., 2004) ; 9 à 10 jours d'après Fretey et Girondot (1989) ; 10 à 12 jours d'après Fretey et Lescure (1979)).

A. Déplacements inter-pontes

1. Distribution en mer

Chaque année, près de 70 % des positions sont situées dans une bande de 80 km le long des côtes et 55 km vers le large. Cependant, les tortues sont principalement localisées dans une zone de 40 km de rayon centrée sur 5,9°N et 53,9°O. Les études menées en Malaisie (Chan *et al.*, 1990) ou sur l'île de Sainte-Croix (Eckert, 2002) ont suggéré que les femelles de tortues luths restent à moins de 30 km des côtes. Mais, elles apportent peu d'informations sur les limites de la zone de répartition des femelles. **Mon travail confirme que les femelles restent principalement à moins de 30-40 km des côtes, mais il montre également l'étendue de leur répartition jusqu'en bordure du plateau continental à plus d'une centaine de kilomètres. De plus, contrairement à ce qui a été montré en Malaisie,**



les tortues ne sont localisées généralement dans la bande côtière de 10 km que la veille et/ou le jour et/ou le lendemain de leur ponte.

Entre deux pontes successives d'une même saison, les femelles suivies en Guyane ont parcouru de grandes distances (590 km en 2001 et 350 km en 2002), contrairement aux observations de Keinath et Musick (1993) à Sainte-Croix (130 km en moyenne). **Les femelles équipées en Guyane semblent donc s'éloigner beaucoup plus de la plage que les femelles nidifiant à Sainte-Croix et parcourir des distances plus importantes. Ceci suggère des conditions différentes et nécessite des études supplémentaires pour les expliciter.**

Néanmoins, les femelles équipées en Guyane présentent des similarités avec des femelles suivies par VHF sur d'autres sites. En Malaisie, Chan *et al.* (1990), bien qu'étant dans l'impossibilité de retracer le parcours des femelles, ont suggéré que les femelles présentaient deux schémas de déplacement : les unes restant à proximité des côtes et les autres s'éloignant à plus grande distance. Sur l'île de Sainte-Croix, d'après Eckert *et al.* (2002), les femelles semblent être localisées plusieurs jours dans une zone, puis se déplacer vers d'autres. **L'étude réalisée en Guyane rejoint les observations effectuées dans le cadre de ces études antérieures, mais permet en sus de visualiser le tracé des voyages inter-pontes des femelles. En effet, j'ai montré que les trajets des femelles présentent une alternance de portions sinueuses et rectilignes.**

2. Schémas de déplacement

Deux études suggèrent que les tortues luths se nourrissent pendant la saison de ponte :

- Eckert *et al.* (1996) ont constaté qu'au cours d'une saison de ponte, des femelles gravides présentent une perte de masse inférieure à celle que devraient normalement présenter des femelles qui pondent des quantités importantes d'oeufs et qui n'ingèrent pas de nourriture.
- Duron *et al.* (1983) ont observé la présence de *Rhizostoma pulmo* prédigérés dans le contenu stomacal d'une tortue luth échouée sur une plage de ponte en Guyane.



Les portions sinueuses que j'ai observées pourraient donc être attribuées à une prospection alimentaire comme ceci a été mis en évidence chez d'autres vertébrés marins par exemple chez le manchot royal (Bost *et al.*, 2002), l'éléphant de mer (Le Boëuf *et al.*, 2000) ou encore l'albatros (Weimerskirch *et al.*, 1993). L'indice de rectitude que j'ai calculé pourrait alors être utilisé comme un indice de prospection alimentaire (Figure 35). Bien que cette hypothèse nécessite d'être testée par des mesures de prise alimentaire, les trajets qui présentent un faible indice de rectitude pourraient être associés à une prospection alimentaire. Si un rang est alors attribué à l'indice de rectitude des portions aller et retour des différents types de trajets, la somme des rangs pour chaque type de trajet montre que (Figure 36) :

- les trajets de type I et IV ont un rang minimum ;
- les trajets de type II ont un rang intermédiaire;
- les trajets de type III ont un rang maximum.

Si l'hypothèse proposée est correcte, les femelles qui ont adopté un trajet de type I ou IV sont celles qui ont le plus prospecté et celles qui ont adopté un trajet de type III, celles qui ont le moins prospecté (Figure 36). Il existe une variabilité individuelle car pour les deux années considérées et sur au moins un de leur trajet, douze femelles auraient adopté un comportement de prospection, quatre n'auraient pas prospecté et six qui auraient adopté un comportement intermédiaire. Le type de déplacement adopté ne semble dépendre ni du rang de ponte, ni de la plage fréquentée. Cependant, 80 % des trajets réalisés en 2001 étaient de type I ou IV alors que 70 % des trajets réalisés en 2002 étaient de type II ou III. Par conséquent, **cette différence inter-annuelle suggère que, dans la mesure où les femelles se nourriraient lors de la saison de ponte, les ressources disponibles en 2001 ont été plus dispersées qu'en 2002.** Cette hypothèse est renforcée par le fait que les femelles suivies en 2001 ont présenté un plus grand rayon de prospection que les femelles suivies en 2002. **Contrairement aux interprétations de Chan *et al.* (1990), les femelles ne s'éloigneraient pas du site de ponte en fonction de l'état d'avancement de la saison de ponte, mais en fonction de la disponibilité et de la distribution des ressources.**

En conclusion, les schémas de déplacement des femelles entre les pontes successives d'une saison pourraient être plus complexes que ce qui a été suggéré par Chan *et al.*



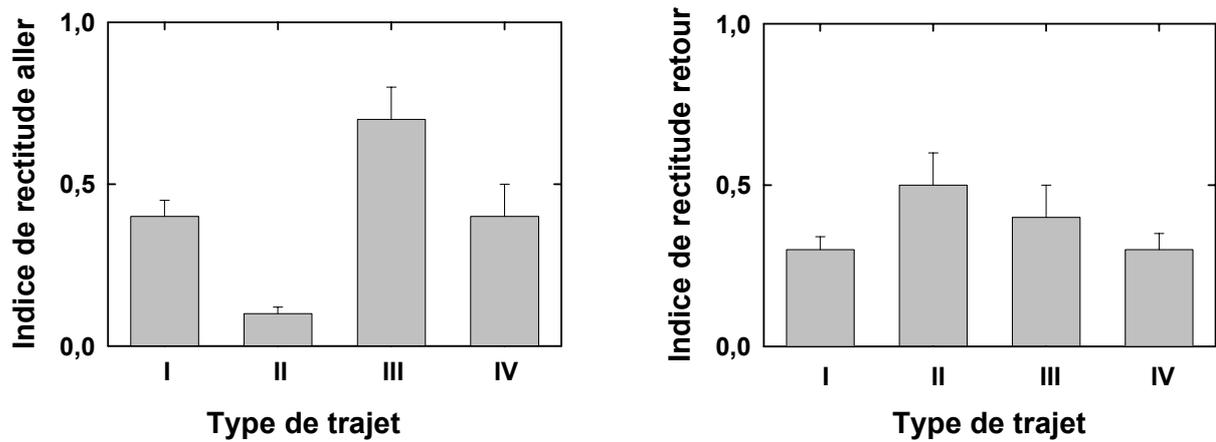


Figure 35 : Indice moyen de rectitude des quatre types de trajets. L'indice de rectitude est d'autant plus important que la sinuosité du trajet est faible.

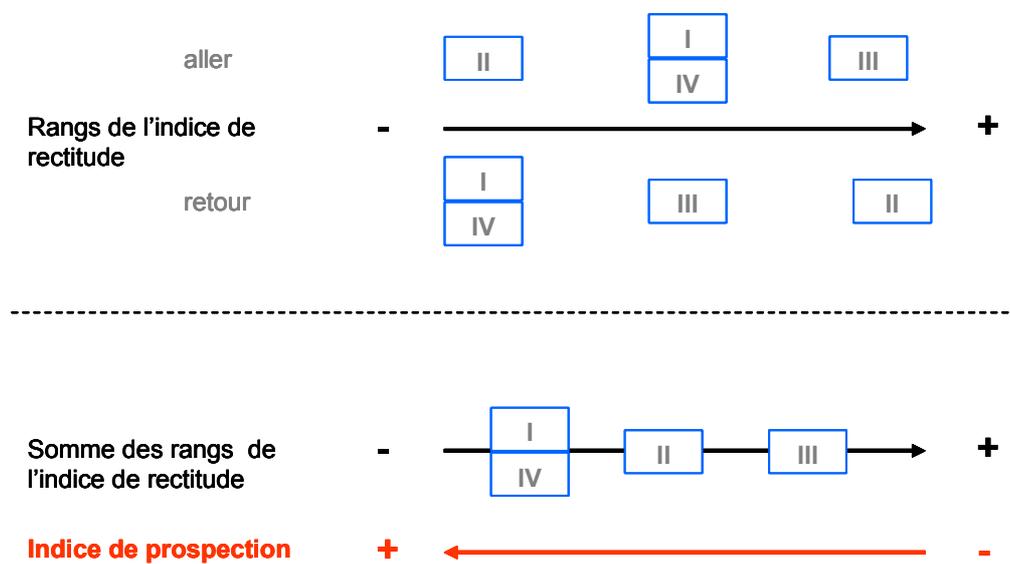


Figure 36 : Représentation schématique de l'hypothèse relative à l'utilisation de l'indice de rectitude comme indice de prospection.

(1990) ou Eckert *et al.* (2002). De plus, il est probable que les conditions environnementales rencontrées influencent la trajectoire des femelles.

3. Implication en terme de conservation

Peu d'études ont été menées sur les interactions pêcheries/tortues marines en Guyane.

L'une d'entre elles (réalisée essentiellement en dehors de la saison de reproduction de la plupart des espèces de tortues marines) ne recense la capture que de trois tortues olivâtres pour une durée totale de chalutage de 136 h (Guéguen, 2000). Cependant, les études réalisées pendant les saisons de ponte montrent que les crevettiers capturent fréquemment des tortues luths principalement près des côtes (Laurent, 1999). D'après les informations que j'ai obtenues auprès d'un armateur et d'un marin pêcheur, les tortues luths capturées sont remises à l'eau, plus ou moins blessées voire mortes. Si les nombreux cadavres de tortues luths échoués sur les plages de Guyane correspondent à des tortues capturées par les chaluts, le taux de captures accidentelles par ce type de pêcherie est alarmant : une trentaine de cadavres en 2000 (gardes de la Réserve Naturelle de l'Amana, comm. pers.) et près de 50 uniquement pour la période d'avril à juillet 2001 (Lequin, comm. pers). Les pêcheries au filet maillant opérant sur des fonds peu profonds et ciblées sur des espèces comme les acoupas et machoîrants capturent en moyenne 1,1 tortues luths par calée (Chevalier, 2001) mais le taux de mortalité n'est pas connu. Des tortues luths sont également retrouvées régulièrement noyées dans des filets dérivants (parfois huit ou dix femelles dans un seul filet). Les caractéristiques de ces filets laissent suggérer une intrusion importante dans les eaux guyanaises par des pêcheries étrangères illégales (ONCFS, RNA, WWF comm. pers.).

La répartition spatiale des femelles au cours de la saison de ponte montre qu'elles se dispersent sur tout le plateau continental. Or, en Guyane, les pêcheries opèrent selon des bandes parallèles à la côte en suivant la nature géologique du substrat. Dans la bande de 0 à 20 m, les pêcheries sont ciblées sur les poissons comme le machoîrant et la loubine ; entre 15 et 60 m, sur les crevettes pénéidés, et entre 60 et 150 m sur des espèces comme le vivaneau rouge, la crevette rose ou le mérrou. **La superposition des positions Argos de femelles sur ces zones de pêche montre par conséquent que les tortues luths sont susceptibles d'interagir avec tous les types de pêcheries opérant sur le plateau**



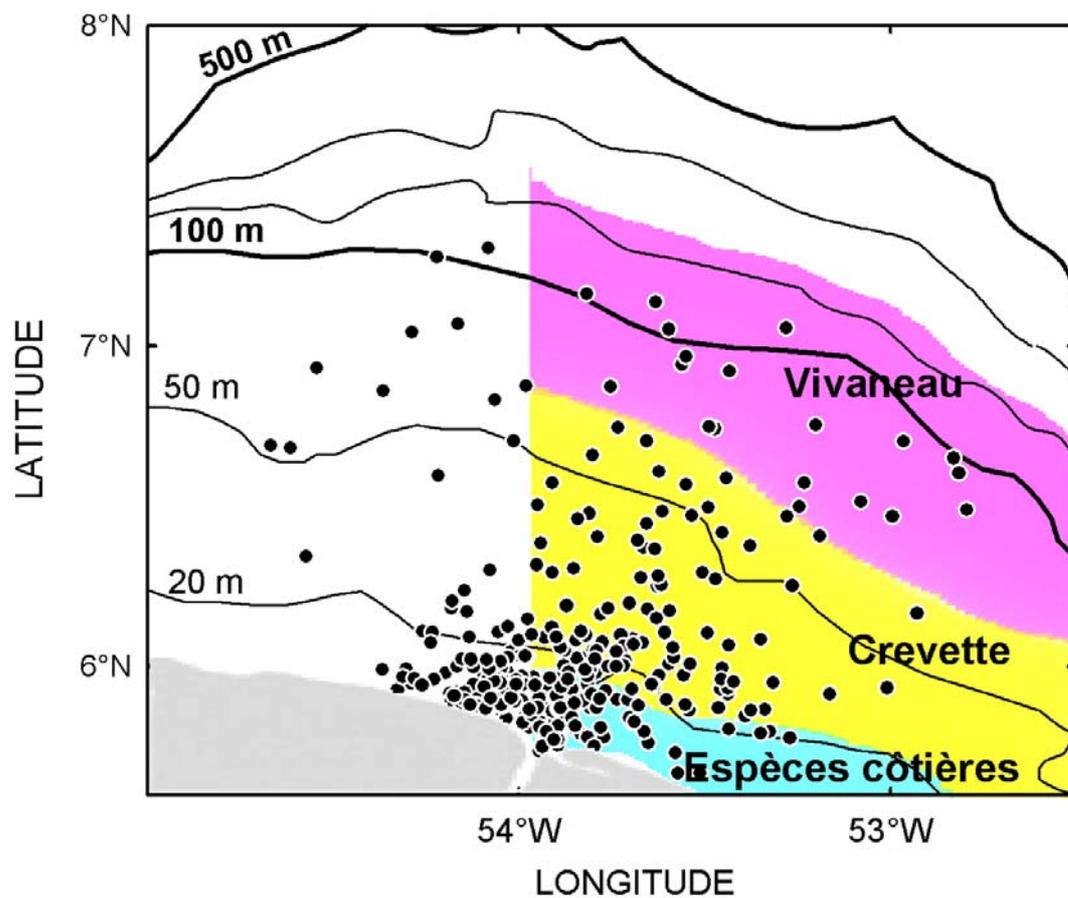


Figure 37 : Superposition des positions des tortues équipées avec les principales zones de pêche.
 Les cercles noirs correspondent à la position moyenne quotidienne de chaque tortue. La zone des pêcheries ciblées sur les espèces côtières, comme le machoirant et la loubine est représentée en cyan, celle des pêcheries ciblées sur la crevette pénidée en jaune et celles des pêcheries ciblées sur des espèces comme le vivaneau, le méro et la crevette rose est représentée en rose.

continental (Figure 37) et non seulement à proximité des côtes comme ceci a été suggéré d'après les captures accidentelles observées (Chevalier, 2001 ; Laurent, 1999).

Plusieurs solutions permettent de réduire les blessures et la mortalité des tortues luths dues aux engins de pêche. Notamment une fermeture temporaire ou permanente de certaines zones (création d'une réserve marine), la réduction du temps de chalutage et l'utilisation de TEDs (dispositif d'exclusion des tortues marines) (Epperly, 2003). Henwood et Stuntz (1987) ont montré que le taux de mortalité des tortues caouannes est corrélé à la durée du trait de chalut : la proportion de tortues mortes (ou dans un coma) est de 0 % les 50 premières minutes et passe à 70 % après 90 minutes de chalutage. Cependant, si la durée du trait de chalut est diminuée, pour conserver les mêmes rendements de pêche, il est nécessaire d'effectuer plus de traits de chalut, d'où des répercussions techniques et financières pour les pêcheries. De plus, de telles mesures ne peuvent être efficaces que si elles s'accompagnent d'un contrôle rigoureux de la part des autorités (Epperly, 2003).

J'ai montré que les femelles utilisent principalement des eaux de moins de 30 m de profondeur. Donc, des eaux situées en deçà de la ligne d'interdiction de chalutage. Mais cette réglementation n'est pas respectée et de nombreuses tortues marines sont capturées accidentellement (Affaires maritimes, WWF, comm. pers.). Cependant, une telle mesure, même appliquée rigoureusement, serait insuffisante car les captures de tortues marines s'observent également sur des fonds supérieurs à 30 m (Gueguen, 2000 ; Laurent, 1999, armateurs et marin pêcheur comm. pers.). **L'utilisation de TEDs, avec une ouverture suffisamment large pour permettre aux tortues luths de s'échapper, contribuerait à la réduction du nombre de tortues capturées accidentellement dans les eaux guyanaises. Mais, face aux pêcheries ciblées sur les fonds de faible profondeur, une interdiction spatiale temporaire ou permanente des activités semble, actuellement, la solution la plus appropriée, comme Debas *et al.* (2000) l'ont proposé. Une fermeture permanente par la création d'une aire marine protégée permettrait de plus la protection d'autres espèces marines.**

Enfin, **la répartition spatio-temporelle des femelles montre que les mesures de conservation ne pourront pas se limiter à l'échelle de la Guyane mais devront intégrer une approche régionale.** Ceci complique probablement la mise en place administrative et



la gestion d'une telle mesure. Le Surinam a déjà créé une zone marine protégée, mais son étendue est insuffisante (15 km de long sur 15 km au large des côtes) par rapport à la zone de répartition en mer des tortues luths qu'indiquent les résultats obtenus dans ce travail. En effet, **mon étude montre qu'une zone protégée, centrée sur 5,9°N et 53,9°O et d'un rayon de 40 km (soit 5000 km²), permettrait d'éviter un nombre considérable de captures accidentelles de tortues marines par toutes les pêcheries opérant sur le plateau des Guyanes.**

B. Déplacements post-pontes

L'une des principales observations de mon étude est que dès leur dernière ponte, toutes les femelles, à l'exception d'une seule, se sont dispersées dans l'océan Atlantique Nord. Ceci suggère que **les ressources côtières de la région des trois Guyanes sont inadéquates ou insuffisantes pour subvenir aux besoins d'une grande population de tortues luths entre deux saisons de ponte.** Une telle hypothèse a également été émise pour d'autres populations se reproduisant dans les Caraïbes et se déplaçant ensuite dans l'Atlantique (Hays, 2003b).

1. Stratégie de déplacement

Cette étude met en évidence une grande plasticité comportementale des tortues luths au cours de leur migration, comme ceci avait précédemment été suggéré par les recaptures d'individus bagués (Pritchard, 1976 ; Goff et Lien, 1988 ; Girondot et Fretey, 1996). La plupart des femelles que j'ai pu suivre se sont dirigées à l'Est, d'autres au Nord et une à l'Ouest. Mes résultats montrent que les tortues luths nidifiant dans la région des trois Guyanes n'utilisent un couloir de migration que sur les premiers 400 km de leurs déplacements post-pontes et qu'elles se dispersent ensuite. **De telles observations se distinguent de celles faites pour les tortues luths suivies dans l'océan Pacifique (Morreale *et al.*, 1996), ou encore dans l'océan Indien (Luschi *et al.*, 2003a).** En effet, ces auteurs suggèrent l'existence d'un long couloir de migration de plus 2700 km dans le Pacifique et de 800 km dans l'Indien. Un tel comportement s'observe également pour plusieurs populations de tortues vertes suivies au niveau des archipels d'Hawaï (Balazs, 1994 ; Balazs *et al.*, 1994 ; Balazs et Ellis, 2000) ou entre l'île d'Ascension et les herbiers Brésiliens (*e.g.* Luschi *et al.*, 1998). Les facteurs environnementaux influençant la



trajectoire des tortues luths dans l'Atlantique seraient-ils différents de ceux observés pour d'autres populations ?

2. Stratégie de déplacement et reproduction

Avant de commencer la saison de reproduction, les femelles doivent reconstituer les réserves énergétiques qui leur permettront de produire une grande quantité d'œufs, au moins huit mois sont nécessaires. La qualité et la quantité de nourriture ingérée détermineraient le moment de la prochaine reproduction (Broderick *et al.*, 2001 ; Limpus et Nichols, 2000). Par conséquent, la distribution en mer des tortues luths est supposée dépendre de la distribution de leurs proies, essentiellement des cnidaires (*e.g.* Den Hartog et Van Nierop, 1984 ; Bleakney, 1965 ; Leary, 1957), s'accumulant au niveau des fronts océaniques et le long des principaux courants (*e.g.* James et Herman, 2001 ; Olson *et al.*, 1994 ; Collard, 1990 ; Duron *et al.*, 1983). Il a d'ailleurs été suggéré que les tortues luths qui nidifient sur la côte Est africaine se laissent transporter par le courant des Aiguilles lorsqu'elles quittent la plage de ponte pour gagner la zone de convergence subtropicale (Luschi *et al.*, 2003a). **Il semble alors paradoxal qu'au départ des plages de la région des Guyanes, les femelles ne longent pas le courant des Antilles pour ensuite gagner le Gulf Stream au large de la Floride et se nourrir dans les eaux riches de la côte Est des Etats-Unis et/ou se laisser porter ensuite jusqu'à d'autres zones d'alimentation comme le front polaire ou subtropical.**

Toutes les femelles que j'ai pu suivre étaient également identifiées individuellement par un transpondeur électronique pour une étude parallèle sur la dynamique de population. Lors des saisons de ponte qui ont suivi notre étude, deux des femelles équipées en 2000 et parties vers le Nord ont été observées à nouveau en 2003 sur la plage d'Awala-Yalimapo. **On peut émettre l'hypothèse que les différents schémas de dispersion observés dans cette étude soient associés à des durées de migration différentes et donc à des fréquences de reproduction différentes.**

D'après les études de dynamique de population, il a été montré que les tortues luths pondent sur les plages de Guyane que tous les deux à quatre ans (Rivalan *et al.*, sous presse). Pour les animaux qui ne se reproduisent pas toutes les années, le moment de la reproduction est



déterminé par leur condition corporelle, laquelle est étroitement liée à la disponibilité alimentaire (e.g. Broderick *et al.*, 2001 ; Bjorndal, 1997). De plus, il a été montré que la disponibilité des ressources marines est affectée par les changements climatiques (e.g. Limpus et Nicholls, 1988). Or, selon leur direction, les femelles suivies depuis la région des Guyanes atteignent des zones productives à plus ou moins longue échéance. En effet, celles suivies vers le Nord gagnent le front polaire et/ou subtropical en trois ou quatre mois, alors que la femelle suivie jusqu'au niveau des côtes de Floride a mis plus de cinq mois pour gagner cette zone productive et l'une des femelles partie à l'Est a voyagé plus de cinq mois avant d'atteindre une zone riche en productivité entre le Cap-Vert et la Mauritanie. En conséquence, **les stratégies de déplacements post-pontes des femelles pourraient refléter les conditions rencontrées sur les zones d'alimentation**, elles-mêmes influencées par les conditions climatiques. Ainsi, **la variabilité du nombre de tortues marines observées sur les plages de ponte pourrait être liée à des schémas de migration différents ; la durée de ces derniers dépendant des conditions rencontrées sur les zones d'alimentation et donc des facteurs climatiques** (Rivalan *et al.*, sous presse ; Broderick *et al.*, 2003 ; Hays, 2000 ; Aebischer *et al.*, 1990).

3. Influence des facteurs océaniques et orientation

Luschi *et al.* (2003a) suggèrent que les tortues luths se laissent transporter par les courants. Or, **j'établis clairement que la vitesse de nage des femelles est toujours supérieure à celle des courants et par conséquent qu'elles ne se laissent pas passivement transporter**. Ma conclusion rejoint les observations de Hays *et al.* (1999) pour les tortues vertes, qui elles aussi se déplacent avec une vitesse moyenne toujours supérieure à celle des courants. Toutefois, ceci **n'écarte pas l'hypothèse que les courants pourraient jouer un rôle dans l'orientation des tortues luths** (Luschi *et al.*, 2003a,b ; Horrocks *et al.*, 2001). En effet, je montre que la direction des femelles est parfois similaire à celle des courants de surface, tout en étant plus constante. Ceci laisse suggérer que **la relation entre les courants et les tortues marines serait indirecte. En effet, les tortues luths ne feraient que suivre leurs proies, connues pour s'accumuler le long des courants**. Compte tenu de la durée du transit entre la plage de ponte et les zones d'alimentation, on peut également supposer que les femelles s'alimentent de manière opportuniste avant d'arriver sur une zone plus favorable à leur alimentation.



Le tracé des trajectoires des femelles montre une alternance de segments rectilignes et de boucles. Hugues *et al.* (1998) ont attribué les premiers à une activité essentiellement de déplacement et les seconds à une activité de recherche alimentaire. Mes résultats renforcent cette hypothèse. En effet, **les tortues luths tendent à passer un temps considérable sur la bordure froide des anomalies de surface positives et au niveau des fronts océaniques.** Or, de telles caractéristiques océaniques fournissent des habitats favorables pour la reproduction, l'alimentation et la migration de nombreuses espèces pélagiques et leurs proies (*e.g.* Olson *et al.*, 1994). De plus, les vitesses moyennes de déplacement des femelles que j'ai suivies sont généralement plus importantes sur les segments rectilignes des trajets que sur les segments en boucles. **Un tel ralentissement suggère alors une prospection alimentaire.**

Les facteurs et mécanismes impliqués dans l'orientation des adultes en mer ne sont pas clairement établis (Papi et Luschi, 1996). Cependant, mes observations permettent d'écarter une orientation basée sur des repères visuels de type géographique (côtes) comme pour les tortues vertes suivies en mer de Chine (Luschi *et al.*, 1996). Mes résultats ne soutiennent pas l'hypothèse de Morreale (1999) basée sur l'utilisation des contours bathymétriques car aucune des femelles suivies ne présente une trajectoire liée à ces courbes. Pour atteindre une zone d'alimentation, les femelles suivies vers le Nord ou vers l'Est montrent une trajectoire relativement constante et rectiligne qui pourrait être reliée à une orientation basée sur un système géomagnétique (Lhomann et Lhomann, 1996). Cependant, des tortues vertes suivies entre l'île d'Ascension et les herbiers du Brésil présentent une trajectoire relativement rectiligne, mais le géomagnétisme ne semble jouer aucun rôle dans leur orientation (Papi *et al.*, 2000). Une hypothèse basée sur l'utilisation sensorielle d'informations émanant de l'environnement, notamment le transport des molécules chimiques par les courants ou les vents, a été avancée (*e.g.* Akesson *et al.*, 2003 ; Hays *et al.*, 2003b ; Luschi *et al.* 1998 ; Koch *et al.*, 1969). **Il est donc possible que les femelles suivies depuis la région des Guyanes utilisent plusieurs facteurs/mécanismes d'orientation, mais à une échelle différente. Sur la partie rectiligne des trajets, elles utiliseraient une orientation magnétique, qui serait reliée par une orientation olfactive lorsqu'elles arrivent sur une zone d'alimentation.**



Une analyse fine du tracé de la trajectoire des femelles, en regard des anomalies de surface du niveau de la mer, suggère une autre hypothèse non exclusive. Les segments rectilignes s'observent en bordure d'anomalies de surface relativement faibles (<10 cm) alors que les segments en boucle s'observent en bordure d'anomalies de surface plus prononcées (>15 cm). Cependant, les anomalies de surface prononcées ne sont pas systématiquement associées à des changements de trajectoire des femelles. Cela suggère que **d'autres facteurs, comme par exemple la disponibilité spatio-temporelle des proies, pourraient jouer un rôle important dans le changement de trajectoire des femelles.**

Le présent travail soulève une nouvelle question sur l'orientation des femelles. En effet, d'après les données relatives au suivi de la population, toutes les femelles qui se sont orientées au Nord avaient déjà été observées en Guyane plusieurs années avant mon étude, alors que toutes les femelles parties à l'Est ou à l'Ouest y étaient observées pour la première fois. De plus, deux des femelles équipées en 2000 et parties vers le Nord ont été observées à nouveau en 2003 sur la plage d'Awala-Yalimapo. L'étude relative au suivi de la population ne se déroule pas sur toutes les plages de ponte de la région des trois Guyanes et de façon régulière au cours d'une saison de ponte. **Cependant, on peut émettre l'hypothèse que les différents schémas de dispersion observés soient associés à des durées de migration différentes et donc à des fréquences de reproduction différentes. De plus, si l'on considère qu'une tortue observée sur la plage de ponte pour la première fois est une primipare, on peut alors se demander s'il existe "un acquis" qui puisse justifier que les femelles supposées les plus âgées, se dirigent principalement vers le Nord où les zones potentielles d'alimentation montre une moins grande variabilité temporelle.**

4. Implication en terme de conservation

J'ai montré que les tortues luths tendent à passer un temps considérable sur la bordure froide des anomalies de surface positives et au niveau des fronts océaniques. De telles caractéristiques océaniques fournissent des habitats favorables pour la reproduction, l'alimentation et la migration de nombreuses espèces pélagiques comme le thon et l'espadon (e.g. Olson *et al.*, 1994). En conséquence, comme l'illustre la figure 38, ces structures océaniques sont également exploitées par les pêcheries commerciales et industrielles (e.g. Podesta *et al.*, 1993 ; Fiedler *et al.*, 1987 ; Laurs *et al.*, 1984). **Mon étude permet donc de**



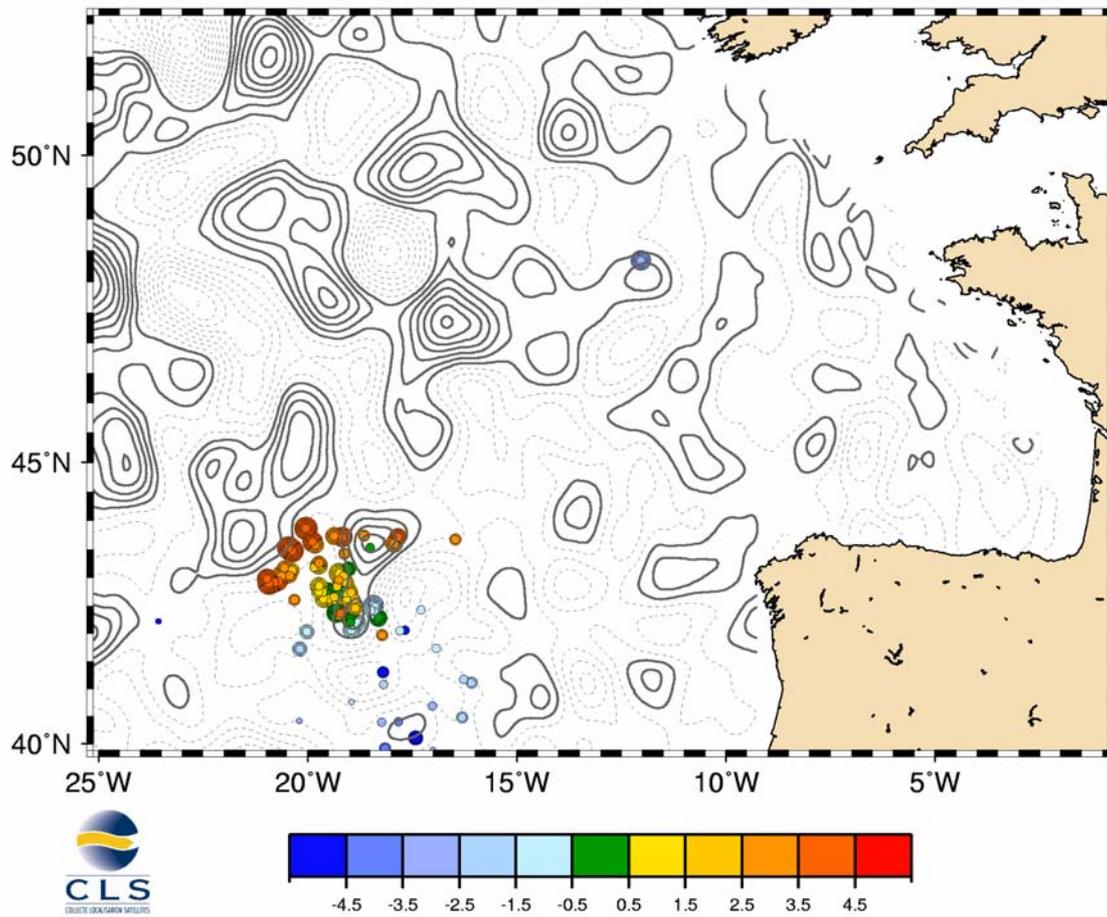


Figure 38 : Relation entre la distribution des captures de thon et les anomalies de surface.
 La taille du point est proportionnelle à l'effort de capture. La couleur du point correspond au nombre de jours entre les anomalies de surface et les captures.

caractériser du point de vue océanographique les lieux où sont susceptibles de se produire des interactions entre les tortues marines et les activités de pêcheries.

L'une des solutions pour réduire les captures accidentelles de tortues marines pourrait être une fermeture saisonnière de certains espaces océaniques aux pêcheries, comme proposé par Polovina *et al.* (2000). Cependant, de telles zones présentent une variabilité spatio-temporelle importante (Polovina *et al.*, 2000, 2001 ; Olson *et al.*, 1994) et peuvent être très vastes. En conséquence, **même temporaire, une telle fermeture paraît peu réaliste car elle entraînerait des répercussions économiques importantes pour les pêcheries.** Par contre, **une modification des engins de pêche, de la durée et/ou du moment de mise à l'eau des engins semblent plus envisageables.** En effet, une étude récente de la NOAA (Watson, 2003) propose l'utilisation d'hameçons ronds et d'appâts avec du maquereau au lieu d'hameçons en forme de J pour les pêcheries ciblées sur l'espadon et le thon. L'utilisation de tels hameçons permettrait de réduire significativement les blessures et la mort des tortues luths et caouannes qui s'empalent sur les appâts (Witzell, 1999). De plus les appâts de maquereaux sont plus efficaces que ceux de calamars pour les pêcheries ciblées sur l'espadon et les hameçons ronds sont plus efficaces que ceux en forme de J pour capturer les thons. **De telles mesures ne pourront bien sûr être efficaces que si elles sont adoptées par les pêcheries de tous les pays ; une mobilisation internationale est donc indispensable.**

Le schéma principal de migration consiste en une orientation vers l'Est en direction des côtes africaines qui correspondent également à un site de ponte majeur pour les tortues luths (Fretey, 2001). Bien qu'aucune des femelles équipées en Guyane n'ait pu être suivie jusqu'à une plage de ponte africaine, la présente étude est en accord avec l'hypothèse d'un échange génétique possible entre ces deux grandes populations mondiales de tortues luths (Pritchard, 1976). **Ceci suggère que les modèles de dynamique de population élaborés pour la Guyane devraient peut-être intégrer les effectifs de plusieurs populations de tortues luths de l'Atlantique afin d'explicitier la réelle tendance de la population nidifiant sur le principal site de ponte au monde de l'espèce.**



VI. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

A. Conclusions

Pendant longtemps, les seules informations disponibles sur les déplacements en mer des tortues marines se sont limitées à des re-captures d'individus bagués et n'ont donc apporté aucune information sur les trajectoires suivies par ces espèces. Par conséquent, leur écologie en mer n'a pas, ou trop peu, été intégrée dans les plans de conservation. Or, la survie des tortues marines est aujourd'hui menacée en raison de l'augmentation des activités humaines et en particulier celles liées à la pêche.

Cette thèse se proposait donc d'apporter une contribution à l'étude des stratégies de déplacement de la tortue luth en abordant plusieurs questions qui trouvent leurs réponses à la lumière des résultats :

- entre deux pontes d'une même saison :
 - les femelles se dispersent jusqu'à la limite du plateau continental. Cependant, elles utilisent principalement une zone de 40 km de rayon, centrée sur 5,9°N et 53,9°O. Cette zone est frontalière de la Guyane et du Surinam et se situe dans des eaux peu profondes (< 30 m) ;
 - cette distribution les expose à des risques élevés de capture accidentelle par toutes les pêcheries présentes sur le plateau des Guyanes ;
 - le tracé des trajectoires des femelles suggère qu'elles se nourrissent au cours de la saison de ponte et que leur rayon de prospection alimentaire est conditionné par la disponibilité alimentaire.

- entre deux saisons de ponte :
 - les tortues luths se dispersent à travers tout l'océan Atlantique Nord dans trois directions principales : Est, Nord et Ouest ;
 - elles ne se laissent pas transporter passivement par les courants de surface mais peuvent suivre une trajectoire similaire à ces derniers, sans doute en raison de l'accumulation de méduses le long des courants.



- les zones préférentiellement utilisées par ces femelles sont également exploitées par les pêcheries industrielles ciblées sur les thons et espadons, ce qui les expose à un risque élevé de capture accidentelle ;
- les différents schémas de dispersion adoptés entre deux saisons de ponte pourraient expliquer une part de la variabilité inter-annuelle du nombre de femelles observées sur la plage d'Awala-Yalimapo, en relation avec la disponibilité des proies sur les zones d'alimentation.

En conséquence, la conservation de cette espèce doit être intégrée à différentes échelles d'espace et de temps en fonction des pêcheries susceptibles d'être impliquées dans les interactions avec les tortues marines.

B. Perspectives

Des études complémentaires permettraient d'approfondir les informations recueillies et ouvrent donc de larges perspectives dont quelques exemples sont donnés ci-après.

1. Du point de vue fondamental

a. Comportement inter-pontes

Bien que plusieurs éléments de ce travail suggèrent que les tortues luths se nourrissent entre les pontes successives d'une même saison, **ce travail demande à être confirmé par une étude précise du comportement alimentaire** pour trouver une réponse aux questions suivantes :

- les femelles se nourrissent-elles vraiment entre les pontes successives d'une saison ?
- si oui, sur quels sites et à quelle profondeur ?
- quelle est leur prise alimentaire ?
- quelles sont les caractéristiques océaniques des zones de nourrissage ?
- existe-il des changements de comportement associés à la disponibilité des proies ?



La réponse à ces questions sera encore plus pertinente si elle concerne une double approche menée à terre et en mer. A terre, ceci consisterait à évaluer les variations de la masse corporelle des femelles lors de leurs pontes successives et à doser les métabolites plasmatiques caractéristiques de la prise alimentaire (glucose, acides gras...). En mer, il s'agirait d'utiliser des technologies permettant un suivi régulier du positionnement (surface et profondeur) et des mouvements des femelles. Mais il serait également intéressant d'utiliser des sondes stomacales pour déterminer la prise alimentaire, ou encore d'utiliser une méthode alternative consistant à positionner un micro-capteur de température dans la cavité buccale relié à un micro-enregistreur positionné sur la carapace.

De telles interrogations soulèvent également un questionnement sur **le coût énergétique des déplacements au cours de la période de ponte surtout si les ressources disponibles sont insuffisantes pour assurer les besoins énergétiques**. Pour répondre à cette question, des méthodes isotopiques peuvent être utilisées.

Les réponses à ces questions apporteront des éléments de réflexion pour le suivi démographique des tortues marines en Guyane. L'ensemble contribuera à fournir des informations essentielles pour les stratégies de conservation à adopter.

Ces travaux ont fourni les premières informations sur l'écologie en mer des tortues luths nidifiant en Guyane. Or, d'autres espèces de tortues marines, comme la tortue verte et la tortue olivâtre fréquentent les mêmes plages. Elles aussi sont menacées par l'augmentation des activités des pêcheries. Cependant, aucune information n'est disponible sur leur comportement en mer et on ignore quasiment tout de la tendance de ces populations à l'échelle de la Guyane. **Il serait intéressant de développer une étude comparative du comportement en mer des tortues olivâtres et vertes avec celui des tortues luths en utilisant des méthodes similaires. Une telle approche fournirait des informations permettant d'expliquer la répartition spatio-temporelle de ces espèces et contribuerait également à développer des stratégies de conservation plus intégrées.**



b. Comportement post-pontes

Les résultats présentés dans ce travail de thèse méritent d'être valorisés par une étude du comportement de plongée et une étude intégrée des paramètres environnementaux rencontrés lors des déplacements post-pontes, qui permettront notamment de répondre aux questions suivantes :

- quelle est la répartition spatio-temporelle des ressources exploitées par les tortues luths ?
- existe-il des changements de comportement face à cette répartition ?

Il serait possible de répondre à ces questions grâce à l'utilisation de divers capteurs (pression, lumière, température, salinité, chlorophylle) dont les données seront transmises par satellites.

La tortue luth présente la plus grande distribution observée chez les tortues marines. Du fait de son cycle de vie (*i.e.* : ségrégation spatiale des sites de ponte et d'alimentation), elle fait face à des variations saisonnières des conditions environnementales en milieu tropical et tempéré. Ces principales caractéristiques font par conséquent de la **tortue luth un modèle d'étude particulièrement pertinent pour améliorer les connaissances actuelles sur les stratégies de déplacement des tortues marines.**

De plus, la tortue luth présente une spécificité alimentaire ciblée sur les cnidaires. Elle se situe donc en fin d'une échelle trophique courte. **Un suivi individuel saisonnier et inter-annuel des déplacements de cette espèce pourrait donc contribuer à estimer l'impact des changements climatiques sur les ressources marines.** Les progrès technologiques dans le domaine de la miniaturisation des appareils visant à acquérir des informations sur les paramètres océaniques (température, salinité, chlorophylle, etc) sont très prometteurs. **Une tortue luth ainsi instrumentée pourrait alors constituer un véritable bio-indicateur des conditions océanographiques de la colonne d'eau.** Les informations ainsi recueillies permettraient de compléter les études océanographiques conventionnelles sur la variabilité océanique.



2. Du point de vue de la conservation

Les équipes qui travaillent en Guyane ont la chance de disposer d'une base de données sur la population de tortues luths qui couvre près de trente années. Cependant, la grande variabilité inter-annuelle observée est inexplicée (Rivalent *et al.*, sous presse). Les océanographes possèdent des outils qui permettent de connaître la structure de l'océan en trois dimensions. Or, certains facteurs environnementaux pourraient influencer la trajectoire des femelles et par voie de conséquence probablement la durée de leurs déplacements post-pontes et leur retour à terre. **Une analyse visant à étudier la variabilité interannuelle du nombre de femelles en regard des paramètres océanographiques contribuerait probablement à expliquer la tendance de cette population à l'échelle de la Guyane.** Il serait ainsi possible d'établir des modèles prédictifs pour connaître les zones qui seront fréquentées ultérieurement par cette espèce.

Parallèlement à la caractérisation des facteurs océaniques qui influencent les déplacements des femelles dans des zones exploitées par les pêcheries commerciales, il est indispensable de développer des méthodes de pêche visant à protéger les tortues marines. Il serait également souhaitable de qualifier et quantifier les prises accessoires des tortues marines. En effet, pour la plupart de ces espèces, les connaissances sur l'écologie en mer ne concernent que les femelles adultes. Excepté peut-être pour les tortues caouannes, on ignore tout de leurs premières années de vie. L'écologie en mer des mâles n'est donc quasiment pas documentée. **Un suivi rigoureux des captures accidentelles dans les pêcheries permettrait peut-être de déterminer la distribution en mer des jeunes et des mâles.** Ceci pourrait contribuer à la mise en place de zones d'interdiction de pêche visant à **protéger tous les stades de vie des tortues marines.**



VII. REFERENCES CITEES

- Aebischer, N.J., Coulson, J.C., and Colebrook, J.M. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*. 1990; 347:753-755.
- Akesson, S., Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Luschi, P., Papi, F., and Hays, G.C. Navigation by green turtles: which strategy do displaced adults use to find Ascension island. *Oikos*. 2003; 103:363-372.
- Balazs, G.H. Homeward bound: satellite tracking of Hawaiian green turtles from nesting beaches to foraging pastures. Schroeder, B.A., Witherington, B.E. Editors, Proceedings of the Thirteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC- 341. 1994; 281 Pp., 205-208.
- Balazs, G.H., Craig, P., Winton, B.R., and Miya, R.K. Satellite telemetry of green turtles nesting at French Frigate Shoals, Hawaii, and Rose Atoll, American Samoa. Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Johnson, D.A., Eliazar, P.J. Editors, Proceedings of the Fourteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS- SEFSC-351. 1994; 323 Pp., 184-187.
- Balazs, G.H. and Ellis, D.M. Satellite telemetry of migrant male and female green turtles breeding in the Hawaiian Islands. Abreu-Grobois, F.A., Briseno-Duenas, R., Marquez, R., Sarti, L. Editors, Proceedings of the Eighteenth International Sea Turtle Symposium. U.S. Dept. of Commerce. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-436. 2000; 293 Pp., 281-283.
- Balazs, G.H., Ellis, D.M., Gilmartin, W.G., and Katahira, L.K. Use of satellite telemetry to determine the migratory ruptures and resident habitats of nesting Hawksbill turtles: a case study in the Hawaiiin island. The International Workshop on the Management of Marine Turtles. February 3-4 1997. Kuta, Bali, Indonesia. 1997.
- Balazs, G.H., Miya, R.K., and Beavers, S.C. Procedures to attach a satellite transmitter to the carapace of an adult green turtle, *Chelonia mydas*. Keinath, J. A., Barnard, D. E., Musick, J. A., Bell, B. A. Editors, Proceedings of the Fifteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS- SEFSC-387, 1996; 355 Pp.; 21-26.
- Batschelet, E. Circular statistics in Biology. London: Academic Press. 1981.
- Bjorndal, K.A. Foraging ecology and nutrition of sea turtles. Lutz, P.L., Musick, J.A. Editors, The Biology of Sea Turtles. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 1997; 432 Pp.; 199-232.
- Bleakney, J.S. Reports of marine turtles from New England and Eastern Canada. The Canadian Field-Naturalist. 1964; 79:120-128.
- Bolten, A.B. Variation in sea turtle life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages. Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. Editors, The Biology of Sea Turtle. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 2003; 243-273.
- Bolten, A.B., and Balazs, G.H. Biology of the early pelagic stage - the "lost year". Bjorndal,



- K.A. Editor, *Biology and Conservation of Sea Turtles* (Revised Edition). Smithsonian Institution Press, Washington D.C. and London. 1995; 615 Pp.; 579-581.
- Bost, C.A., Zorn, T., Le Maho, Y. and Duhamel, G. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series*. 2002; (227): 51-61.
- Bowen, B.W., and Karl, S.A. Population genetics, phylogeography, and molecular evolution. Lutz, P.L., Musick, J.A. Editors, *The Biology of Sea Turtles*. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 1997. 432 Pp.; 29-50.
- Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., and Hays, G.C. Variation in reproductive output of marine turtles. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 2003; 288, 95-109.
- Broderick, A.C., Godley, B.J., and Hays, G.C. Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 2001; 268(1475):1481-1487.
- Byles, R.A., and Keinath, J.A. Satellite monitoring sea turtles. Richardson, T.H., Richardson, J.I., Donnelly, M. Editors, *Proceedings of the Tenth Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation*. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC- 278. 1990; 73-75.
- Campbell, L. M. Contemporary culture, use, and conservation of sea turtles. Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. Editors, *The Biology of Sea Turtle*. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 2003; 307-338.
- Chan, E.H., Eckert, S.A., Liew, H.C., and Eckert, K.L. Locating the interesting habitats of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in Malaysian waters using radio telemetry. Uchiyama, A., Amlaner, C.J., Jr. Editors, *Proceedings of the Eleventh International Symposium on Biotelemetry*, Yokohama, Japan, August 29 - September 4, 1990. Waseda University Press, Tokyo, Japan. 1991; 133-138.
- Chan, E.H., and Liew, H.C. Decline of the leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956-1995. *Chelonian Conservation and Biology*. 1996; 2(2):196-203.
- Chandler, M. New records of marine turtles in Chile . *Marine Turtle Newsletter*. 1991; 52:8-11.
- Cheng, I.J. Post-nesting migrations of green turtles (*Chelonia mydas*) at Wan-An Island, Penghu Archipelago, Taiwan. *Marine Biology*. 2000; 137(4):747-754.
- Chevalier, J. Etude des captures accidentelles de tortues marines liées à la pêche au filet derivant dans l'Ouest Guyanais. ONCFS. 2001.
- Chevalier, J., Cazelles, B., and Girondot, M. Apports scientifiques à la stratégie de conservation des tortue luths en Guyane Française. *JATBA, Revue D'Ethnobiologie*. 1998; 1-2:485-507.



- Chevalier, J., and Girondot, M. Marine turtle identification in French Guiana: why, where and how? Kalb, H.J., Wibbels, T. Editors, Proceedings of the Nineteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443. 2000; 291 Pp.; 261-264.
- Collard, S.B. Leatherback turtles feeding near a watermass boundary in the Eastern Gulf of Mexico. Marine Turtle Newsletter. 1990; 50:12-14.
- Collomb, G., and Williams, D. Les Kali'na et les tortues marines. Fretey J., Editeur. Plume Verte, Cayenne, Guyane, France. Sous presse.
- Debas, L., Kelle, L., and Ninassi, M.V. Recommandations pour la protection des populations de tortues marines dans l'estuaire du Maroni en Guyane Française. Rapport rédigé par le WWF-France pour la Commission Faune du Conseil National de Protection de la Nature. 2000.
- Den Hartog, J.C., and Van Nierop, M.M. A study on the gut contents of six leathery turtles *Dermochelys*. Zoologische Verhandelingen (Leiden). 1984; 36Pp.; 209.
- Duguy, R. La tortue luth (*Dermochelys coriacea*) sur les côtes de France. Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente Maritime (Suppl.). 1993; 38p.
- Duron Dufrenne, M. First satellite-based tracking in the Atlantic ocean of a leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. Comptes Rendus De L'Academie Des Sciences Série III: Sciences De La Vie. 1987; 304:399-403.
- Duron, M., Quero, J.C., and Duron, P. Présence dans les eaux côtières de France et de Guyane fréquentées par *Dermochelys coriacea* L., de *Remora remora* L., et de *Rhizostoma pulmo* L. Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime. 1983; 7(1):147-151.
- Eckert, K.L., and Eckert, S.A. Tagging and nesting research of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) on Sandy Point, St. Croix, U.S. Virgin Islands. Annual Report to the U.S. Fish and Wildlife Service, Ref. MIN 54-8480119. 1983; 38 Pp.
- Eckert, K.L., Eckert, S.A., Adams, T.W., and Tucker, A.D. Inter-nesting migrations by leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the West Indies. Herpetologica. 1989; 45(2):190-194.
- Eckert, K.L., and Luginbuhl, C. Death of a giant. Marine Turtle Newsletter. 1988; 43:2-3.
- Eckert, S.A. Data acquisition systems for monitoring sea turtle behavior and physiology. Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F.A., Donnelly, M. Editors, Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4. 1999; 235 Pp.; 88-93.
- Eckert, S.A. Distant fisheries implicated in the loss of the world's largest leatherback nesting population. Marine Turtle Newsletter. 1997; 78:2-7.
- Eckert, S.A. Perspectives on the use of satellite telemetry and other electronic technologies for the study of marine turtles, with reference to the first year long tracking of leatherback sea turtles. Epperly, S.P., Braun, J. Editors, Proceedings of the



- Seventeenth Annual Sea Turtle Symposium. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech Memo. NMFS-SEFSC-415. 1998; 294 Pp.; 44-46.
- Eckert, S.A. Swim speed and movement patterns of gravid leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) at St. Croix, US Virgin Islands. *Journal of Experimental Biology*. 2002; 205:3689-3697.
- Eckert, S.A. and Eckert, K.L. Harnessing leatherbacks. *Marine Turtle Newsletter*. 1986; 37:1-3.
- Eckert, S.A., Eckert, K.L., Ponganis, P., and Kooyman, G.L. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Canadian Journal of Zoology*. 1989; 67(11):2834-2840.
- Eckert, S.A., Liew, H.C., Eckert, K.L., and Chan, E.H. Shallow water diving by leatherback turtles in the South China Sea. *Chelonian Conservation and Biology*. 1996; 2(2):237-243.
- Epperly, S.P. Fisheries-related mortality and turtle excluder devices (TEDs). Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. Editors, *The Biology of Sea Turtle*. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 2003:339-353.
- Ferraroli, S., Le Maho, Y., and Georges, J.-Y. Les tortues marines. Dans : Impact de la pêche sur l'environnement et impact de l'environnement sur la pêche. La surexploitation des ressources marines. Rapport Sur La Science Et La Technologie N°17. 2003; 319-328.
- Ferraroli, S., Georges, J.Y., Gaspard, P., Le Maho, Y. Where sea turtles meet fisheries. (*soumis à Nature*)
- Fiedler, P.C., and Bernard, H.J. Tuna aggregation and feeding near fronts observed in satellite imagery. *Continental Shelf Research*. 1987; 7(8):871-881.
- Frair, W., Ackman, R.G., and Mrosovsky, N. Body temperature of *Dermochelys coriacea* warm turtle from cold water. *Science*. 1972; 177:791-793.
- Frazier, J. Prehistoric and ancient historic interactions between humans and marine turtles. Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. Editors, *The Biology of Sea Turtle*. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 2003; 1-38.
- Fretey, J. Biogeography and conservation of marine turtles of the atlantic coast of Africa: Biogéographie et conservation des tortues marines de la côte atlantique de l'Afrique. CMS Technical Series Publication N°6, UNEP/CMS Secretariat, Bonn, Germany, 2001 ; 429 Pp.
- Fretey, J. and Girondot, M. L'activité de ponte de la tortue luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), pendant la saison de ponte 1988 en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. 1989; (44):261-274.
- Fretey, J., and Lescure, J. Rapport sur l'étude de la protection des tortues marines en Guyane française. Note sur le projet de réserve naturelle de la Basse Mana. Ministère de



- l'environnement. 1979; 59pp.
- Fretey, J., and Lescure, J. Les tortues marines en Guyane Française, bilan de vingt ans de recherche et de conservation. Dans JATBA, Revue D'Ethnobiologie. 1998; 40(1-2):219-238.
- Girondot, M., and Fretey, J. Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. Chelonian Conservation and Biology. 1996; 2(2):204-208.
- Gitschlag, G.R. Migration and diving behavior of Kemp's ridley (Garman) sea turtles along the U.S. Southeastern Atlantic coast. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1996; 205:115-135.
- Goff, G.P., and Lien, J. Atlantic leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, in cold water off Newfoundland and Labrador. Canadian Field Naturalist. 1988; 102(1):1-5.
- Gueguen, F. Captures accidentelles de tortues marines par la flottille crevettière en Guyane Française. Bull. Soc. Herp. Fr. 2000; 93:27-36.
- Hays, G.C. The implications of variable remigration intervals for the assessment of population size in marine turtles. Journal of Theoretical Biology. 2000; 206(2): 221-227.
- Hays, G.C., Akesson, S., Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Papi, F., and Luschi, P. Island-finding ability of marine turtles. Proceedings of the Royal Society of London B. 2003b:s1-s3.
- Hays, G.C., Broderick, A.C., Godley, B.J., Luschi, P., and Nichols, W.J. Satellite telemetry suggests high levels of fishing-induced mortality in marine turtles. Marine Ecology Progress Series. 2003a; 262:305-309.
- Hays, G.C., Houghton, J.D.R., Isaacs, C., King, R.S., Lloyd, C., and Lovell, P. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. 2004. In press.
- Hays, G.C., Luschi, P., Papi, F., del Seppia, C., and Marsh, R. Changes in behaviour during the inter-nesting period and post-nesting migration for Ascension Island green turtles. Marine Ecology Progress Series. 1999; 189:263-273.
- Hays, G.C., Webb, P.I., Hayes, J.P., Priede, I.G., and French, J. Satellite tracking of a loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in the Mediterranean. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1991; 71(3):743-746.
- Henwood, T., Stuntz, W., and Thompson, N. Evaluation of U.S. turtle protective measures under existing TED regulations, including estimates of shrimp trawler related turtle mortality in the wider Caribbean. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-303. 1992; 15 Pp.
- Henwood, T.A., and Stuntz, W.E. Analysis of sea turtle captures and mortalities aboard commercial shrimp trawling. Fisheries Bulletin. 1987; 85:813.



- Horrocks, J.A., Vermeer, L. A., Krueger, B., Coyne, M., Schroeder, B.A., and Balazs, G.H. Migration routes and destination characteristics of post-nesting hawksbill turtles satellite-tracked from Barbados, West Indies. *Chelonian Conservation and Biology*. 2001; 4:107-114.
- Hughes, G.R., Luschi, P., Menacci, R., and Papi, F. The 7000-km oceanic journey of a leatherback turtle tracked by satellite. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1998; 229:209-217.
- IUCN. 2003. <http://www.redlist.org/>.
- James, M.C., and Herman, T.B. Feeding of *Dermochelys coriacea* on medusae in the Northwest Atlantic. *Chelonian Conservation and Biology*. 2001; 4(1):202-205.
- Keinath, J.A., Byles, R.A., and Musick, J.A. Satellite Telemetry of Loggerhead turtles in the Western North Atlantic. Eckert, S.A., Eckert, K.L., Richardson T.H. Editors, Proceedings of the Ninth Annual Workshop on Sea Turtle Conservation and Biology. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC- 232. 1989; 306 Pp.; 75-76.
- Keinath, J.A., and Musick, J.A. Movements and diving behavior of a leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Copeia*. 1993; 4:1010-1017.
- Koch, A.L., Carr, A., and Ehrenfeld, D.W. The problem of open sea navigation: the migration of the green turtle to Ascension Island. *J. Theor. Biol.* 1969; 22:163-179.
- Laurent, L. Etude préliminaire sur les interactions entre les populations reproductrices de tortues marines du Plateau des Guyanes et les pêcheries atlantiques. Rapport d'études : Détermination des actions à développer en Guyane Française pour l'élaboration d'une stratégie de conservation. WWF-France. Bioinsight. 1999.
- Lauris, R.M., Fiedler, P.C., and Montgomer, D.R. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites. *Deep Sea Research*. 1984; 31(9):1085-1099.
- Leary, T.R. A schooling of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, on the Texas coast. *Copeia*. 1957; 3:232.
- Le Boeuf, B.J., Crocker, D.E., Costa, D.P., Blackwekk, S.B., Webb, P.M., Houser, D.S. Foraging ecology of northern elephant seals. *Ecological Monographs*. 2000; 70(3): 353-382.
- Lhomann, K.L., and Lohmann, C.M.F. Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature*. 1996; 380:59-61.
- Limpus, C.J., and Nicholls, N. ENSO regulation of Indo-Pacific green turtle populations. Hammer, G. L., Nicholls, N., and Mitchell, C. Editors, Applications of Seasonal Climate Forecasting in Agricultural and Natural Ecosystems. The Australian Experience. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht, Boston, London. 2000; 469 Pp.; 399-408.
- Luschi, P., Hays, G.C., Del Seppia, C., Marsh, R., and Papi, F. The navigational feats of



- green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. Proceedings of the Royal Society of London B. 1998; 265(1412):2279-2284.
- Luschi, P., Hays, G.C., and Papi, F. A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean current. 2003b; 103, 293-302.
- Luschi, P., Papi, F., Liew, H.C., Chan, E.H., and Bonadonna, F. Long distance migration and homing after displacement in the green turtle (*Chelonia mydas*): a satellite tracking study. Journal of Comparative Physiology 1996; 178:447-452.
- Luschi, P., Sale, A., Mencacci, R., Hugues, G.R., Lutjeharms, J.R.E., and Papi, F. Current transport of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. Proceedings of the Royal Society of London B. 2003a; S1-S4.
- Lutcavage, M., Rhodin, A.G.J., Sadove, S.S., and Conroy, C.R. Direct carapacial attachment of satellite tags using orthopedic bioabsorbable mini-anchor screws on leatherback turtles in Culebra, Puerto Rico. Marine Turtle Newsletter. 2002; 95:9-12.
- Lutcavage, M.E. and Lutz, P.L. Diving physiology. Lutz, P.L., Musick, J.A. Editors, The Biology of Sea Turtles. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 1997; 432 Pp.; 277-296.
- Lutcavage, M.E., Plotkin, P., Witherington, B., and Lutz, P. L. Human impacts on sea turtle survival. Lutz, P.L., Musick, J.A. Editors, The Biology of Sea Turtles. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton. 1997; 388-404.
- Lutz, P.L. Comparison between the diving adaptations of marine mammals and sea turtles. Schroeder, B.A. Editor, Proceedings of the Eighth Annual Workshop on Sea Turtle Conservation and Biology. NOAA Technical Memorandum NMFS- SEFC-214, 1988; 136 Pp.; 55-58.
- Margalef, R. Ecologia. Omega, Barcelona. 1991.
- Mendonca, M.T., and Pritchard, P.C.H. Offshore movements of post-nesting Kemp's Ridley sea turtles (*Lepidochelys kempi*). Herpetologica. 1986; 42(3):373-381.
- Meylan, A. Sea turtle migration - evidence from tag returns. Bjorndal, K.A. Editor, Biology and Conservation of Sea Turtles. 1982; 91-100.
- Miller, J.D. Reproduction in sea turtles. Lutz, P.L., Musick, J.A., Editors, The Biology of Sea Turtles. CRC Marine Science series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 1997; 51-81.
- Morreale, S.J. Oceanic migrations of sea turtles (*Dermochelys coriacea*, *Caretta caretta*). Ph.D. Dissertation. Cornell University, Ithaca, New York. 1999; 144 Pp.
- Morreale, S.J., Standora, E.A., Spotila, J.R., and Paladino, F.V. Migration corridor for sea turtles. Nature. 1996; 384: 319-320.
- Nishimura, S. Considerations on the migration of the leatherback turtle, *Dermochelys*



- coriacea* (L.) in the Japanese and adjacent waters. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1964; 12(2):177-189.
- Olson, D.B., Hitchcock, G.L., Mariano, A.J., Ashjian, C.J., Peng, G., Nero, R.W., and Podesta, G. P. Life on the edge: marine life and fronts. *Oceanography*. 1994; 7(2):52-60.
- Papi, F., Liew, H.C., Luschi, P., and Chan, E.H. Long-range migratory travel of a green turtle tracked by satellite: evidence for navigational ability in the open sea. *Marine Biology*. 1995; 122(2):171-175.
- Papi, F., and Luschi, P. Pinpointing "isla meta": the case of sea turtles and albatrosses. *Journal of Experimental Biology*. 1996; 199:65-71.
- Papi, F., Luschi, P., Akesson, S., Capogrossi, S., and Hays, G.C. Open-sea migration of magnetically disturbed sea turtles. *Journal of Experimental Biology*. 2000; 203(22):3435-3443.
- Papi, F., Luschi, P., Crosio, E., and Hugues, G.R. Satellite tracking experiments on the navigational ability and migratory behaviour of the loggerhead turtle *Caretta caretta*. *Marine Biology*. 1997; 129:215-220.
- Parmenter, C.J. Reproductive migration in the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*). *Copeia*. 1983; 1271-273.
- Plotkin, P. Adult migrations and habitat use. Lutz, P. L., Musick, J. A., Wyneken, J., Editors, *The Biology of Sea Turtle*. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 2003; 225-241.
- Plotkin, P.T. Interaction between behavior of marine organisms and the performance. *MTS Journal*. 1998; 32(1):5-10.
- Plotkin, P.T., Byles, R.A., and Owens, D.W. Migratory and reproductive behavior of *Lepidochelys olivacea* in the Eastern Pacific Ocean. Schroeder, B.A., Witherington, B.E. Editors, *Proceedings of the Thirteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC- 341. 1994; 281 Pp.; 138.
- Plotkin, P.T., and Spotila, J.R. Post-nesting migrations of loggerhead turtles *Caretta caretta* from Georgia, USA: conservation implications for a genetically distinct subpopulation. *Oryx*. 2002; 36(4):396-399.
- Plotkin, P.T. Editor. *National Marine Fisheries Service and U.S. Fish and Wildlife Service Status Reviews for Sea Turtles Listed under the Endangered Species Act of 1973*. National Marine Fisheries Service, Silver Spring, Maryland. 1995.
- Podesta, G.P., Browder, J.A., and Hoey, J.J. Exploring the association between swordfish catch rates and thermal fronts on U.S. longline grounds in the Western North Atlantic. *Continental Shelf Research*. 1993; 13(2-3):253-277.
- Polovina, J.J., Howell, E., Kobayashi, D.R., and Seki, M.P. The transition zone chlorophyll



- front, a dynamic global feature defining migration and forage habitat for marine resources. *Progress in Oceanography*. 2001; 49(1-4):469-483.
- Polovina, J.J., Kobayashi, D.R., Parker, D.M., Seki, M.P., and Balazs, G.H. Turtles on the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts, spanning longline fishing grounds in the central North Pacific, 1997-1998. *Fisheries Oceanography*. 2000; 9(1):71-82.
- Pritchard, P.C. International migrations of South American sea turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae). *Animal Behaviour*. 1973; 21:18-27.
- Pritchard, P.C.H. Evolution, phylogeny, and current status. Lutz, P.L., Musick, J.A. Editors, *The Biology of Sea Turtles*. CRC Marine Science Series, CRC Press Inc., London. 1997; 1-28.
- Pritchard, P.C.H. Post nesting movements of marine turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae) tagged in the Guianas. *Copeia*. 1976; 4:749-754.
- Pritchard, P.C.H. and Trebbau, P. The turtles of Venezuela. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles, contrib. Herpetol.* 1982: 2.
- Renaud, M.L. Satellite tracking of juvenile Kemp's ridley sea turtles near Sabine Pass, Texas. Schroeder, B.A., Witherington, B.E. Editors, *Proceedings of the Thirteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC- 341. 1994; 281 Pp.; 147.
- Rivalan, P., Prévot-Julliard, A.C., Choquet, R., Pradel, R., Jacquemin, B., Briane, J.P., and Girondot, M. Trade-off between current reproductive investment and delay to next reproduction in the leatherback sea turtle. *Sous Presse*.
- Scherrer, B. *Biostatistique* ; Gaëtant Morin Editeur, Paris. 1984.
- Seminoff, J.A., Jones, T.T., Resendiz, A., Nichols, W.J., and Chaloupka, M.Y. Monitoring green turtles (*Chelonia mydas*) at a coastal foraging area in Baja California, Mexico: multiple indices describe population status. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2003; 83:1355-1362.
- Solow, A.R., Bjørndal, K.A., and Bolten, A.B. Annual variation in nesting numbers of marine turtles: the effect of sea surface temperature on re-migration intervals. *Ecology Letters*. 2002; 5:742-746.
- Southwood, A.L., Andrews, R., Lutcavage, M., Paladino, F., West, N., George, R., and Jones, D. Heart rates and dive behavior of leatherback sea turtles in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Experimental Biology*. 1999; 202:1115-1125.
- Spotila, J.R., Dunham, A.E., Leslie, A.J., Steyermark, A.C., Plotkin, P.T., and Paladino, F.V. Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: are leatherback turtles going extinct? *Chelonian Conservation and Biology*. 1996; 2(2):209-222.
- Spotila, J.R., Reina, R.D., Steyermark, A.C., Plotkin, P.T., and Paladino, F.V. Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature*. 2000; 405:529-530.



- Spotila, J.R., and Standora, E. A. Environmental constraints on the thermal energetics of sea turtles. *Copeia*. 1985; 3:694-702.
- Standora, E.A., Spotila, J.R., Keinath, J.A., and Shoop, C.R. Body temperatures, diving cycles, and movement of a subadult leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Herpetologica*. 1984; 40(2):169-176.
- Stephens, D.W. and Krebs, J.R. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton. 1986.
- Vincent, C., Mc Connell, B.J., Fedak. M.A., and Ridoux, V. Assessment of Argos location accuracy from satellite tags deployed on captive grey seals. *Marine Mammal Science*. 2002; 18(1):301-302.
- Watson, J. Proposal to conduct experiments in the western atlantic northeast distant waters (Grand Banks) area to evaluate sea turtle mitigation measures. NOAA . NMFS-SFSC. April 16, 2003.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F., Jouventin, P. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *The Auk*. 1993; 110(2): 325-342.
- Witzell, W. N. Distribution and relative abundance of sea turtles caught incidentally by the U.S. pelagic longline fleet in the western North Atlantic Ocean, 1992-1995. *Fishery Bulletin*. 1999; 97(1):200-201.
- Wyneken, J. The anatomy of sea turtles. NOAA Technical Mamorandum NMFS-SEFSC-470. 2001.
- Zangerl, R. Patterns of phylogenetic differentiation in the Toxochelyid and Cheloniid sea turtles. *American Zoologist*. 1980; 20(3):585-596.
- Zug, G.R. and Parham, J.F. Age and growth in leatherback turtles, *Dermochelys cori*



VIII. ANNEXE 1

n° tortue	Dimension de la carapace (cm)*	type de fixation	n° trajet	date départ (temps universel)	date retour (temps universel)	Durée (jours)	Eloignement maximum de la plage (km)	Distance parcourue (km)	Vitesse moyenne de déplacement (km.h ⁻¹ ±SE)
1	155x117	H	1	01/06/01	11/06/01	10	78,5	590,7	2,7±0,05
			2	11/06/01	23/06/01	12	101,5	604,4	2,5±0,03
2	157x115	H	1	26/04/01	05/05/01	9	74,1	421,3	2,6±0,05
3	157x113	H	1	29/05/01	08/06/01	10	54,0	505,2	2,8±0,07
4	146x118	H	1	16/05/01	27/05/01	11	154,8	684,8	2,8±0,04
5	169x122	H	1	22/05/01	01/06/01	10	70,4	453,0	2,0±0,03
			2	01/06/01	11/06/01	10	54,4	386,6	2,2±0,04
8	160x120	H	1	29/06/01	10/07/01	11	146,5	778,2	3,1±0,02
			2	10/07/01	20/07/01	10	147,6	813,4	3,5±0,03
9	163x -	H	1	27/06/01	05/07/01	8	48,7	270,0	1,8±0,03
			2	05/07/01	15/07/01	10	94,4	498,6	2,2±0,02
			3	15/07/01	27/07/01	12	130,5	685,1	3,0±0,03
10	161x128	H	1	22/07/01	01/08/01	10	74,7	828,9	3,7±0,04
11	165x127	C	1	17/05/02	27/05/02	10	99,4	407,8	1,7±0,03
			1	19/05/02	28/05/02	9	73,7	233,2	2,8±0,12
			2	28/05/02	07/06/02	10	64,0	156,7	1,3±0,05
13	160x110	C	3	07/06/02	18/06/02	11	87,5	265,3	1,6±0,06
			1	04/05/02	13/05/02	9	214,7	498,5	3,8±0,28
14	153x116	C	2	13/05/02	24/05/02	11	174,0	522,7	2,8±0,11
			1	02/06/02	10/06/02	8	45,9	264,6	2,0±0,09
15	148x120	C	2	11/06/02	20/06/02	9	39,5	246,7	1,9±0,06
			1	20/05/02	28/05/02	8	58,9	310,4	2,8±0,08
17	156x109	C	1	20/05/02	28/05/02	8	58,9	310,4	2,8±0,08
18	160x119	C	1	01/05/02	13/05/02	12	68,9	419,0	1,9±0,07
19	143x100	C	1	04/05/02	13/05/02	9	75,3	304,8	2,7±0,14
20	168x119	C	1	03/05/02	11/05/02	8	64,2	174,8	1,7±0,07
21	161x115	C	1	03/05/02	12/05/02	9	34,9	297,9	1,8±0,04

* les mesures (longueur x largeur) prennent en compte la courbure de la carapace

Tableau récapitulatif des femelles suivies en 2001 et 2002.
(H: femelle équipée avec un harnais ; C: femelle équipée directement sur carapace).



IX. ANNEXE 2

Ferraroli, S., Le Maho, Y., and Georges, J.-Y. Les tortues marines. Dans : Impact de la pêche sur l'environnement et impact de l'environnement sur la pêche. La surexploitation des ressources marines. Rapport Sur La Science Et La Technologie N°17. 2003; 319-328.

[signalement bibliographique ajouté par : ULP – SCD – Service des thèses électroniques]

Ferraroli S., Le Maho Y., and Georges J.-Y.

Les tortues marines.

Impact de la pêche sur l'environnement et impact de l'environnement sur la pêche. La surexploitation des ressources marines. Rapport sur la science et la technologie N°17. 2003 ; 319-328

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Il est possible de consulter la thèse sous sa forme ou d'en faire une demande via le service de prêt entre bibliothèques (PEB), auprès du Service Commun de Documentation de l'ULP: peb.sciences@scd-ulp.u-strasbg.fr.

X.ANNEXE 3

Ferraroli, S., Georges, J.-Y., Gaspar, P., Le Maho, Y. Where sea turtles meet fisheries. Soumis à Nature (2004).

Where sea turtles meet fisheries

Sandra Ferraroli¹, Jean-Yves Georges¹, Philippe Gaspar² & Yvon Le Maho¹

¹*Centre d'Ecologie et Physiologie Energétiques / Centre National de la Recherche Scientifique (CEPE / CNRS-UPR 9010), 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France.*

²*Collecte Localisation Satellite (CLS), Direction Océanographie Spatiale, 8-10 rue Hermès, 31526 Ramonville, France.*

Abstract: 238 words
Main text: 1826 words
Methods: 244 words
Total figure legends: 261 words (3 figures)
Total table legend: 48 words (1 table)
Supplementary information: 97 words (1 animation)



The worldwide decline in sea turtle populations is attributed to egg harvesting and accidental fishing-induced mortality¹⁻³. This has raised heated conflicts between wildlife conservationists and marine resources managers⁴. Today, it is axiomatic that the survival of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, one of the world's largest marine reptiles and most critically endangered vertebrates⁵, depends on our ability to reduce at-sea mortality⁶. To do so, we need to know how turtles migrate and where interactions with fisheries are most likely. Previous works suggest that leatherback turtles use distinct corridors⁷ and are passively transported by oceanic currents⁸. Here we show instead that satellite tracked leatherback turtles nesting in the Guiana shield, their world's major nesting site⁹, disperse actively through the whole North Atlantic Ocean, with marked inter-annual variability in the dispersion pattern. Also, they appear to rarely act as passive drifters, as they nearly always move faster than the surrounding surface current. Yet, our observations highlight some distinct hot spots including productive oceanic fronts, mostly those bordering warm-core eddies, where leatherbacks' prey concentrate^{10,11} but also where industrial pelagic fisheries operate^{12,13}. In addition, during the nesting season, leatherback turtles concentrate in restricted areas of the continental shelf where shrimp and red snapper fisheries operate^{14,15}. Both the coastal concentration of leatherbacks during nesting season and the correlation of their open-ocean routes with oceanographic conditions have to be taken into account for designing an integrative management strategy for preserving this species facing extinction.

Sea turtles have been reported to perform long-distance movements¹⁶⁻¹⁸, the leatherback turtle being the most oceanic^{19,20}. Historical opportunistic recoveries of flipper tags indicate that leatherback turtles nesting in the Guiana shield disperse widely throughout the Atlantic Ocean during their migration^{21,22}. But there is presently no description of the actual routes used by leatherback turtles in the Atlantic Ocean, in relation to both contemporaneous oceanographic conditions and fishing activities. Such information is critically needed for developing appropriate conservation strategies, considering that sea turtles spend 99% of their time at sea.

More generally, present knowledge on how leatherback turtle migrate and behave in the open ocean is rather limited. It has been reported that they tend to use a distinct migration corridor in the Pacific Ocean⁷, and to use passive current transportation in the Indian Ocean to exploit large oceanic areas with minimum efforts⁸ while diving sometimes very deep to forage²³. However, most detailed studies only concern a small number of individuals, precluding the description of a general pattern of dispersion and of underlying behavioural mechanisms. For instance, the hypothesis of passive current transportation has not been specifically tested yet.

We therefore deployed satellite transmitters (PTTs, model KiwiSat 101, Sirtrack Ltd., New Zealand) on 30 leatherback turtles nesting in French Guiana (5°45'N - 53°56'W, $n=27$ individuals) and Surinam (5°52'N - 54°08'W, $n=3$) during the nesting season (May-June) from 1999 and 2003, plus 2 individuals nesting in French Guiana in December 1999. Twenty individuals were tracked between two nesting events within the same nesting season. Twelve were tracked during their migration between two nesting seasons. PTTs were attached on the animals using a custom-designed harness²⁴ and were located using the Argos system (<http://www.cls.fr/>). Tracks were reconstructed using all locations except those implying a travel rate exceeding 10 km.h⁻¹ (the travel rate is the distance between two successive locations divided by the time lapse between these locations). The movements between two nesting seasons were studied in relation to contemporaneous ocean surface



currents encountered by the animals all along their routes. These currents were estimated using the latest satellite oceanography techniques (see Methods). The magnitudes of the turtle and current speeds were compared using standard parametric statistics. Their directions were compared using circular statistics. Values are expressed as means \pm standard error of means.

During the nesting seasons, leatherback turtles spent on average 10 days at sea between two consecutive laying events. Sea turtles dispersed within a short range from the nesting beach (range: 16.6 ± 1.7 to 64.5 ± 13.3 km, Figure 1) with individual travel rates ranging from 0.18 ± 0.05 to 0.95 ± 0.08 m.s⁻¹. The turtles were equally distributed in French Guiana and Surinam waters. Importantly, they remained on the continental shelf but spent 80% of their time in a 20-km radius area in front of the Maroni river estuary, in shallow waters (<50 m deep) where fisheries operate, specially those targeting brown shrimp *Penaeus subtilis* and red snapper *Lutjanus purpureus*^{14,15}. This includes the French Guiana and Surinam fleet operating legally but also illegal fishing boats²⁵.

Between two nesting seasons, individual tracking (Table 1) lasted between 14 to 485 days, the longest tracking of a leatherback turtle ever reported. The wide dispersion of individuals throughout the Northern Atlantic (Figure 2) is the most striking feature of these migrations. During the first 10 days of their journey towards the open ocean, all but one turtle (turtle K remained inshore during its 14-day tracking) actively swam to the North, thereby remaining in a 340-km wide and about 400-km long corridor, before dispersing in different directions. This corridor is much shorter than the over 2000-km long corridor reported in the Pacific Ocean⁷. Once out of that short corridor, the directions followed by individuals reveal at least two main patterns of dispersion (Watson test for circular means: $F=4.706$; $df=1,10$; $P<0.045$), with four turtles (E,F,G,H) continuing their migration northward while another six individuals (B,C,D,I,J,L) progressively veered to the East. The unique trajectory of turtle A towards the coast of Florida contains a too small number of locations to enable further analysis

The northern group includes all individuals equipped in summer 2000 (turtles E and F) and in summer 2001 (G and H). They all swam consistently North, with striking constant individual headings (range: $7.1 \pm 4.2^\circ$ to $348.3 \pm 4.0^\circ$) up to about 38°N except for Turtle F whose transmission stopped near 25°N . In doing so, these turtles cut across the whole subtropical gyre encountering predominantly westward currents until about 30°N and then eastward currents as they approached the Gulf Stream area. Importantly, during this northward leg, all four individuals moved at nearly the same mean travel rate (range: 0.85 ± 0.06 to 0.95 ± 0.06 m.s⁻¹), being always faster than the contemporaneous surface currents (range: 0.10 ± 0.01 to 0.16 ± 0.02 m.s⁻¹, paired t-tests, $P<0.001$ for each individual). Such long (over 2500 km) displacements in nearly-straight lines were thus clearly not shaped by oceanic currents, unlike other straight trajectories recently reported for leatherback turtles in the Indian Ocean⁸.

Two individuals (E,G) of the northern group were successfully tracked North of 38°N where they crossed the Gulf Stream system and then veered to the East in the highly-productive transition zone between the subtropical and the subpolar gyres. Their behaviour changed markedly as they started interacting actively with the numerous oceanic eddies present in that zone. Their curved trajectories, including some complete loops, appear to be shaped by the oceanic mesoscale circulation with the turtles essentially following the same direction as



the current (Watson tests: $F=3.591$, $df=362$, $P=0.059$ for Turtle G, see Figure 3 and $F=1.529$, $df=380$, $P=0.217$ for Turtle E, see animation in supplementary information).

It is also apparent from the figure and the animation that the turtles avoid traveling across the core of the poorly-productive warm eddies (corresponding to positive sea level anomalies) but rather move along the much richer fronts bordering these eddies. As they do so, turtles decrease their mean travel rates compared to the preceding northwards straight segment (e.g. Turtle G: 0.57 ± 0.03 m.s⁻¹, $n=183$ versus 0.68 ± 0.04 m.s⁻¹, $n=135$; t-test $t=2.239$, $P=0.026$, Figure 3). This suggests that leatherback turtles slow down to forage in the vicinity of productive fronts, mostly bordering warm-core eddies, where their main prey, planktonic jelly fish and salps concentrate^{10,11}. Importantly, such fronts are also heavily exploited by industrial fisheries, in particular longliners targeting tunas and swordfishes^{12,13}. They thus present high risks of accidental capture for sea turtles.

However, even if the turtles slowed down and followed the same direction as the current, their speed remained significantly higher than that of the current (Turtle G: 0.57 ± 0.03 m.s⁻¹ versus 0.27 ± 0.01 m.s⁻¹, respectively, paired t-test value $t=9.933$, $df=182$, $P<0.001$; Turtle E: 0.91 ± 0.03 m.s⁻¹ versus 0.13 ± 0.01 m.s⁻¹, respectively, paired t-test value $t=23.093$, $df=190$, $P<0.001$). These individuals were thus not passively transported by the currents, unlike recently suggested⁸. They actively swam along the fronts to forage. The fact that their displacements appear to follow the direction of the currents is, most probably, due to the fact that geophysical fluid dynamics command the currents to flow parallel (or nearly so) to the fronts. The along-front movements of the turtles are thus, incidentally, aligned with the currents, even if their speeds are different.

Finally, after having circulated toward the East over variable distances, Turtles E and G changed mean direction, heading South to re-enter the subtropical gyre and finally re-circulate westward with the mean current. Turtle G eventually came back North, probably to perform another recirculation loop (Figure 2 and Supplementary Information).

The other group of turtles includes an animal equipped in summer 1999 (B), two individuals equipped in winter 1999 (C and D) and three of the four individuals tracked in summer 2002 (I, J, L). They all turned to the East once out the short initial corridor, with individual headings ranging from $52.5\pm 5.4^\circ$ to $101.9\pm 14.4^\circ$ (Figure 2). While they travelled North of 10°N , all of these turtles had to swim against the westward flowing North Equatorial Current but were still able to maintain substantial travel rates (range: 0.54 ± 0.04 m.s⁻¹ to 0.89 ± 0.15 m.s⁻¹) towards the East. Unfortunately, contact was rapidly lost with four of these turtles (D,I,J,L) apparently due to battery failures. Transmission from Turtle B was interrupted during 52 days before being located again near Cape Verde Islands. Turtle B then reached the eastern most location in our data set as she was less than 500 kilometres from the coast of Africa when transmission stopped. Turtle C, with a remarkable 232-day tracking, made the southern most route. Even if we did not estimate currents within 10° from the equator (see Methods), climatology indicates that South of 10°N , Turtle C probably took advantage of the eastward flowing North Equatorial Counter-Current. At about 3°N , her motion towards the East slowed down, as she likely encountered the northern boundary of the westward flowing South Equatorial Current (SEC). She reached 21°W close to 2°N and finally reversed her course, heading West with the SEC. This turtle most likely fed on the productive frontal areas associated with the different equatorial current systems. This is another zone where turtles can encounter large fishing fleets, in this case targeting tropical tunas, especially East of 40°W ²⁶.



The present study raises new important points concerning the conservation of sea turtles. First, we show how Atlantic leatherback turtles disperse throughout the North Atlantic Ocean. After nesting, they do not use long migration corridors towards their foraging areas, as previously reported in the Pacific Ocean⁷, but rapidly disperse in at least two broad directions (Northward and Eastward). They are active swimmers, moving nearly always faster than the surrounding currents, even in highly dynamic areas such as the Gulf Stream system. This differs markedly from previous observations of leatherbacks acting as passive drifters in the Agulhas current⁸. In addition, their dispersion pattern exhibit marked inter-annual variability, which may partly explain the inter-annual variability in the number of leatherback females observed on the nesting beaches²⁷.

This variable dispersion pattern obviously makes difficult the development of conservation strategies at sea. Yet, our study identifies some distinct hot spots where protection measures should be most efficient. The first one is the Guiana shelf region where leatherbacks concentrate during the nesting season and encounter potentially harmful shrimp and red snapper fisheries^{14,15}. The second one is made of the highly productive zone between the subtropical and the subpolar gyre, and specially the rich frontal areas bordering the warm-core eddies in that zone. Such areas are also heavily exploited by industrial pelagic fisheries^{12,13}. Finally, the productive frontal areas associated with the different equatorial current systems represent another potentially dangerous zone where turtles can encounter pelagic fishing fleets²⁶. Accordingly, protection plans for minimizing the effect of fisheries on sea turtle mortality have to be designed to adapt to the spatial and temporal variability of the identified hot spots. Adaptation to, and of, the different fishing gears is also important²⁸.

Altogether, this study raises the need of an international, widely pluridisciplinary, approach involving marine biologists, oceanographers, fisheries specialists, population dynamics modelers, lawyers and conservationists, for solving the question of the protection of the last large population of leatherback turtles.

Methods

Surface current estimation

The surface current vector V_c at all individual turtle locations was estimated as the sum of the mean (V_{gm}) and the anomaly (V_{ga}) of the surface geostrophic current plus the surface Ekman current (V_{ek}):

$$V_c = V_{gm} + V_{ga} + V_{ek}$$

Using the geostrophic relation, V_{gm} was derived from the Rio and Hernandez mean dynamic topography²⁹. Similarly, geostrophy was used to deduce V_{ga} from the sea level anomalies (SLA) measured by the radar altimeters onboard the TOPEX-POSEIDON and ERS-2 satellites. SLA measurements along the ground-tracks of these satellites were provided by AVISO (<http://www-aviso.cnes.fr>). SLA and the derived current V_{ga} were computed, at each turtle location, by optimal interpolation (in space and time) of the closest available measurements. The Ekman component of the current was estimated as a function of the surface wind stress³⁰ derived from QuickSCAT scatterometer measurements. We used daily wind stresses provided by CERSAT (<http://www.ifremer.fr/cersat>) on a regular grid with a spatial resolution of 25 km. The stresses were linearly interpolated at the exact turtle location. These surface current estimates are reliable in most oceanic areas except close to the equator where the geostrophic equilibrium and Ekman model break down and, more generally, within 10° from the equator and in coastal areas where the slope of the Rio and Hernandez mean dynamic topography is known to be less precisely estimated. We thus miss



useful current estimates along most of turtle C trajectory (south of 10°N) and on the Guiana shelf.

References

1. Luttcavage, M. E., Plotkin, P., Witherington, B. & Lutz, P. L. Human impacts on sea turtle survival. In Lutz, P. L. & Musick, J. A. (eds) *The Biology of Sea Turtles*, 387-410 (1997).
2. Epperly, S. P. Fisheries-related mortality and turtle excluder devices (TEDs). In Lutz, P. L., Musick, J. A. & Wyneken, J. (eds) *The Biology of Sea Turtles Vol 2*, 339-354 (2003).
3. Hays, G. C., Broderick, A. C., Godley, B. J., Luschi, P. & Nichols, W. J. Satellite telemetry suggests high levels of fishing-induced mortality in marine turtles. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.* **262**, 305-309 (2003).
4. Loder, N. Researchers take US government to court over threat to turtles. *Nature* **405**, 495 (2000).
5. Spotila, J. R., Reina, R. D., Steyermark, A. C., Plotkin, P. T. & Paladino, F. V. Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature* **405**, 529-530 (2000).
6. Giles, J. Sea turtles could go extinct unless key migratory routes protected. *Nature* **427** (2004).
7. Morreale, S. J., Standora, E. A., Spotila, J. R. & Paladino, F. V. Migration corridor for sea turtles. *Nature* **384**, 319-320 (1996).
8. Luschi, P., Sale, A., Mencacci, R., Hugues, G. R., Lutjeharms, J. R. E. & Papi, F. Current transport of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. *Proc. R. Soc. London. B* **270**, S129-S132 Suppl (2003).
9. Spotila, J. R., Dunham, A. E., Leslie, A. J., Steyermark, A. C., Plotkin, P. T. & Paladino, F. V. Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: are leatherback turtles going extinct? *Chelon. Conserv. Biol.* **2**(2), 209-222 (1996).
10. Bleakney, J.S. Reports of marine turtles from New England and eastern Canada. *Can. Field. Natur.* **79**, 120-128 (1965).
11. Collard, S. B. Leatherback turtles feeding near a water mass boundary in the Eastern Gulf of Mexico. *Marine Turtle Newsletter* **50**: 12-14 (1990).
12. Laurs, R. M., Fielder, P. C. & Montgomery, D. R. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites. *Deep Sea Res.* **31**(9), 1085-1099 (1984).
13. Podesta, G. P., Browder, J. A. & Hoey, J. J. Exploring the association between swordfish catch rates and thermal fronts on U.S. longline grounds in the western North Atlantic. *Continental Shelf Res.* **13**, 253-277 (1993).
14. Guéguen, F. Distribution et abondance des poissons démersaux et de quelques autres organismes benthiques marins du plateau continental (0-60m) de Guyane française. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie* **323**, 775-791 (2000).
15. Charuau, A. Le secteur de la pêche en mer. In Publications Guyanaises (ed) *Atlas Illustré de la Guyane*, 72-77 (2002).
16. Luschi, P., Hays, G. C., Del Seppia, C., Marsh, R. & Papi, F. The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proc. R. Soc. London. B.* **265**, 2279-2284 (1998).



17. Nichols, W. J., Resendiz, A., Seminoff, J. A. & Resendiz, B. Transpacific migration of a loggerhead turtle monitored by satellite telemetry. *Bull. Mar. Sci.* **67** (3), 937-947 (2000).
18. Polovina, J. J., Balazs, G. H., Howell, E. A., Parker, D. M., Seki, M. P. & Dutton, P. H. Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* **13**, 36-51 (2004).
19. Eckert, S. A. Perspectives on the use of satellite telemetry and other electronic technologies for the study of marine turtles, with reference to the first year long tracking of leatherback sea turtles. In Epperly, S. P. & Braun, J. (compilers) *Proceedings of the Seventeenth Annual Sea Turtle Symposium. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech Memo. NMFS-SEFSC* **415**, 44-46 (1997).
20. Hughes, G. R., Luschi, P., Mencacci, R. & Papi, F. The 7000-km oceanic journey of a leatherback turtle tracked by satellite. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **229**, 209-217 (1998).
21. Pritchard, P. C. H. Post nesting movements of marine turtles (*Cheloniidae* and *Dermochelyidae*) tagged in the Guianas. *Copeia*, 749-754 (1976).
22. Girondot, M. & Fretey, J. Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelon. Conserv. Biol.* **2**(2), 204-208 (1996).
23. Hays, G. C., Houghton, J. D. R., Crafton, I., King, R. S., Lloyd, C. & Lovell, P. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) indicate behavioural plasticity associated with long distance migration. *Anim. Behav.*, in press.
24. Eckert, S. A. & Eckert, K. L. Harnessing leatherbacks. *Marine Turtle Newsletter*, 371-373 (1986).
25. Chevalier, J., Cazelles, B. & Girondot, M. Apports scientifiques à la stratégie de conservation des tortues luths en Guyane française. JATBA, Revue d'Ethnobiologie **1-2**, 485-507 (1998).
26. Fonteneau, A. Atlas of Tropical Tuna Fisheries, Orstom Editions, Paris, 192 p (1997).
27. Rivalan, P., Pradel, R., Choquet, R., Girondot, M., Prévot-Julliard, A. C. Breeding cycles and reproductive investment: the case of Leatherback sea turtle. *Ecology*, submitted.
28. Watson, J. W., Hataway, B. D. & Bergmann, C. E. Effects of hook size on ingestion of hooks by loggerhead sea turtles. NOAA Report, 13 p (2003).
29. Rio, M.-H. & Hernandez, F. High-frequency response of wind-driven currents measured by drifting buoys and altimetry over the world ocean. *J. Geophys. Res.* **108**(C8), 3283-3301 (2003).
30. Rio, M.-H. & Hernandez, F. A mean dynamic topography computed over the world ocean from altimetry, in-situ measurements and a geoid model. *J. Geophys. Res.*, submitted.

Supplementary information

Animation of Turtle E displacements in relation to sea level anomalies (SLA). SLA are based on combined altimetric measurements from the TOPEX-POSEIDON and ERS-2 satellites and mapped on a 10-day basis. The highly energetic Gulf Stream system is visible between roughly 38°N and 42°N. It features pronounced positive (red) and negative (blue/purple) SLA, corresponding to warm and cold-core eddies, respectively. This animation clearly shows that, while in the Gulf Stream area, Turtle E tends to follow fronts,



specially those bordering warm-core eddies. This is where their main prey concentrate^{10,11}, but also where industrial pelagic fishing fleets operate^{12,13}.

Acknowledgements

The authors thank Argos-Collecte Localisation Satellite, Centre National d'Etudes Spatiales, Centre National de la Recherche Scientifique, Direction Régionale de l'Environnement Guyane, European Commission, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Syndicat à Vocation Unique de l'Amana, World Wildlife Fund France, and Stinasu and Biotopic associations in Surinam, for financial and logistical supports. The authors are indebted to captain and inhabitants of Awala and Yalimapo villages, Association Kulalasi, guards of Réserve Naturelle de l'Amana, Scott Eckert, Hideji Tanaka, Axelle Poteau, Laetitia Antoni, Emilie Dumont-Dayot and eco-volunteers for field contribution, Ahmed Turki for oceanographic data processing, Vinca Rosmorduc for processing animation for the Supplementary Informations. Marc Girondot, David Grémillet and Laurent Kelle provided helpful suggestions during the writing. S. F. conceived and carried out the field experiments under Y.L.M. leadership and performed analyses with JYG, who co-wrote the paper with P. G.



Table 1. Summary of tracking between two nesting seasons for twelve leatherback turtles nesting in the Guiana shield (French Guiana: FG; Surinam: S) from 1999 to 2002. Tracking distance represents the total cumulative distance travelled by each individual during their tracking duration. Travel rate (see text) is expressed as mean \pm s.e.m.

Turtle #	Nesting beach	Date of deployment	Tracking duration (days)	Tracking distance (km)	Travel rate (m.s ⁻¹)
A	FG	27/07/1999	247	4768	0.31 \pm 0.03
B	FG	21/06/1999	163	5105	0.37 \pm 0.03
C	FG	30/12/1999	232	7729	0.93 \pm 0.11
D	FG	06/01/2000	36	1886	0.69 \pm 0.01
E	FG	29/06/2000	295	14922	0.72 \pm 0.04
F	FG	06/07/2000	37	2830	0.95 \pm 0.04
G	FG	27/07/2001	485	18171	0.74 \pm 0.04
H	S	01/08/2001	84	7313	0.95 \pm 0.04
I	FG	02/06/2002	23	1285	0.83 \pm 0.04
J	S	19/07/2002	31	1923	0.87 \pm 0.04
K	S	20/07/2002	14	465	0.40 \pm 0.03
L	FG	26/07/2002	63	2795	0.60 \pm 0.04



Figure 1. At sea locations of twenty leatherback turtles between two nesting events within the same season in 1999 (yellow), 2001 (blue), 2002 (red), and 2003 (purple), in relation to bathymetry. For clarity, the figure shows the daily mean position for each individual. The main areas where registered French Guiana fisheries targeting brown shrimp and red snapper fish operate within French Guiana waters are shown in vertical bars, and horizontal bars, respectively (from^{14,15}). We had no access to fisheries data from Surinam. Note the overlap of the two main fisheries in waters between 20 and 50 m deep that represents critical areas for potential interactions between sea turtles and fisheries.

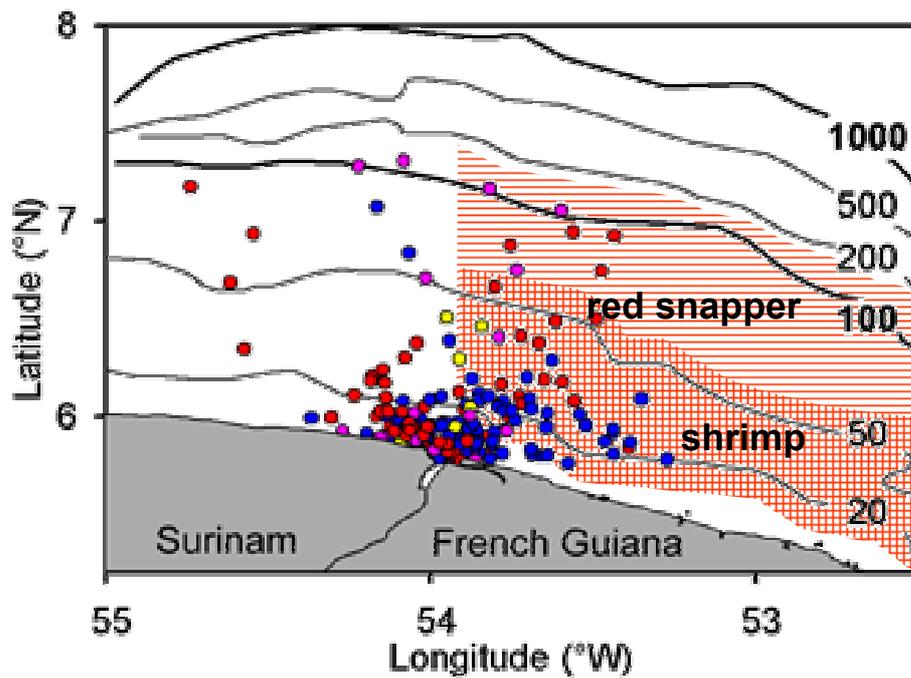


Figure 2. Reconstructed migration tracks of twelve leatherback turtles nesting in the Guiana shield in 1999 (yellow), 2000 (green), 2001 (blue) and 2002 (red). Leatherback turtles dispersed widely throughout the Northern Atlantic Ocean according to at least two main patterns, depending on the year of deployment. Four individuals headed North and reached the Gulf Stream area where they initiated clockwise circulation, following general ocean circulation. Six other individuals headed East swimming opposite to the North Equatorial Current.

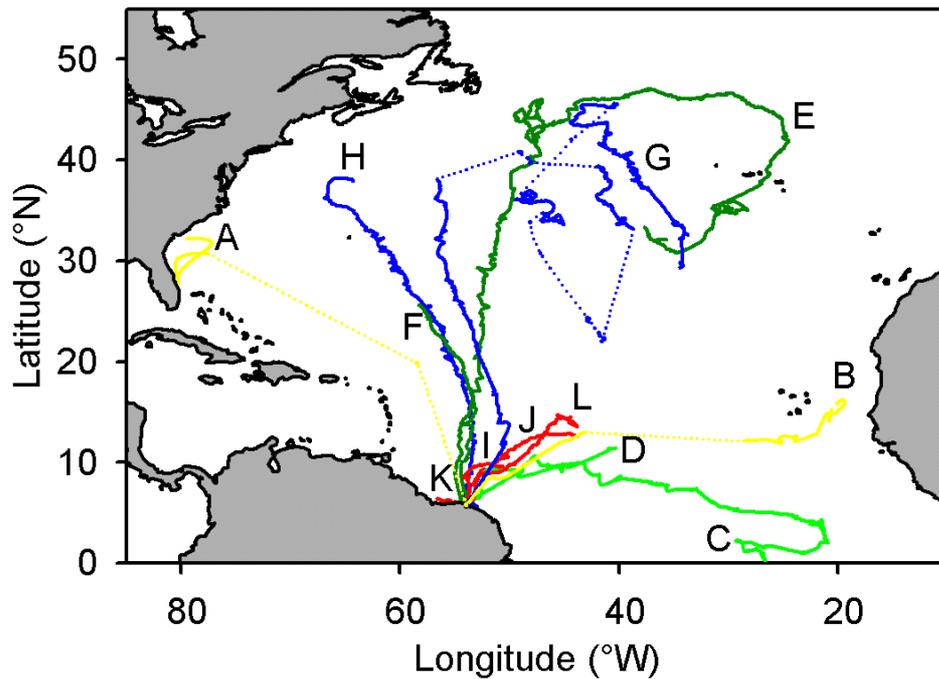
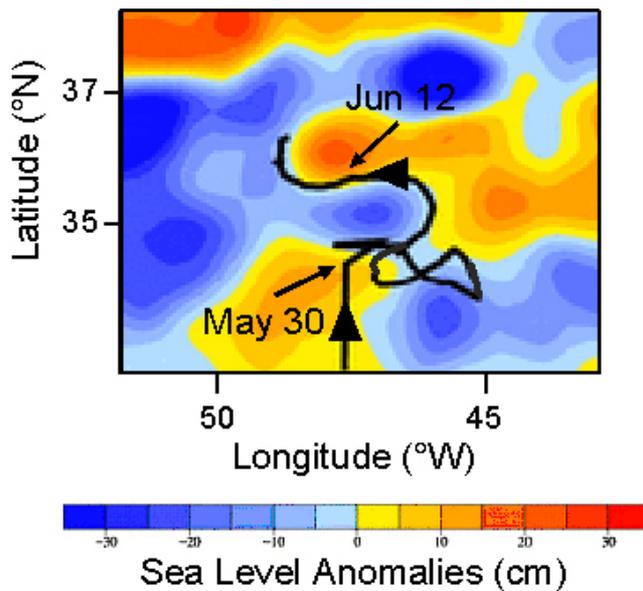


Figure 3. Movements of Turtle G obtained from 30th May to 12th June 2002, superimposed to contemporaneous sea level anomalies on 12th June 2002, based on combined altimetric measurements from the TOPEX-POSEIDON and ERS-2 satellites. Positive (red) and negative (blue) SLA are associated with warm and cold eddies, respectively. Turtle G changed markedly its behaviour in the vicinity of pronounced SLA, consistently with surface currents direction, veering clockwise and anticlockwise in the vicinity of positive and negative SLA, respectively.



Abstract

There is a continuing worldwide decline in sea turtle populations. Those global conservation efforts focused on the monitoring and protection of females and eggs on nesting beaches appear to be insufficient. The main cause of the decline is now attributed to excess mortality due to coastal and oceanic fisheries. Indeed, sea turtles spend 99 % of their time across coastal and oceanic waters between nesting site and foraging grounds. Among sea turtles, the leatherback sea turtle, *Dermochelys coriacea*, has the most extensive range and is therefore submitted to important fluctuations in environmental conditions during its migrations. Thus, the leatherback is an excellent model to study the movement patterns with respect of human activities and others natural constraints that affect the distribution and availability of marine resources.

The nesting colony of leatherback turtles located in French Guiana is the largest in the world. Since 1992, the primary French Guiana nesting beach has however shown an alarming decline. This has been attributed to an increased mortality induced by coastal fisheries. To know the behaviour of leatherbacks at sea, we followed the movements of females during nesting seasons by satellite. Since 2000, twenty females were successfully tracked. The results show that females remained on the continental shelf between successive nests of seasons. Yet, they distributed mainly in a short range from the nesting beach, in shallow waters of French Guiana and Surinam, in a 40 km radius area centred on 5.9°N and 53.9°W. Importantly, their distribution was overlapping that of fisheries suggesting incidental catches of sea turtles could occur not only in coastal waters but also on all the continental shelf.

After the nesting season, females were tracked during up 16 months and 10000 km and showed a wide distribution all over the Northern Atlantic Ocean. Indeed, the females dispersed actively, frequently opposite to surface currents in three main directions: West, North and East. These results contrasted with previous findings about movements of Pacific or Indian Oceans leatherbacks which described respectively a migration corridor and a passive transport by current. In add, leatherbacks used different dispersion patterns between years, and appeared to forage on the cold side of warm eddies where industrial tuna fisheries operate. By consequence, leatherbacks are exposed to an additional accidental mortality induced by high sea fisheries.

To conclude, the main area of leatherback distribution defined during nesting season could be used to establish an offshore sanctuary. But the distribution of females shows also the necessity of implementing the use of Turtle Excluding Devices in shrimp-trawlers which operated on the continental shield. Concerning the protection of leatherbacks during post-nesting migrations, the female's dispersion show that management activities could not take into account a predictable timing migration of sea turtles along corridors as was suggested for Pacific leatherbacks. Yet, the fact that leatherbacks concentrate their time in specific areas such as mesoscale warm eddies has to be taken into account for developing conservation strategy. In addition, technical modifications of fishing gear in oceanic longlines will also contribute to reduce incidental catches by industrial fisheries, as recently demonstrated with oceanic longlines.

This study suggests that different migration patterns may be associated with different migration durations, resulting in different frequencies of reproduction among females. This variation may reflect different profitability between foraging grounds. Such hypotheses may be tested to a long term monitoring of tagged females combined with a more complete approach of the foraging ecology of leatherbacks and could be contributed to explain the inter-annual variability in the numbers of nest on the beaches. This raises the need of an international pluridisciplinary approach involving marine biologists, oceanographers, fisheries, population dynamics biologists, lawyers and conservationists, for solving the question of the protection of the last large population of leatherback turtles.

Résumé

On assiste à un inquiétant déclin mondial des populations de tortues marines en raison de l'augmentation des activités humaines. Six des sept espèces de tortues marines, dont notamment la tortue luth, sont en danger d'extinction. Jusqu'à présent les mesures de conservation se sont essentiellement concentrées sur la phase terrestre de leur cycle de vie, c'est-à-dire sur la protection des tortues durant leur saison de ponte. Ces mesures se sont cependant révélées insuffisantes pour enrayer la diminution des populations, ce qui montre que le problème majeur est celui de l'interaction entre tortues marines et pêcheries. Cependant, l'écologie en mer des tortues marines est encore trop mal connue pour bien comprendre cette interaction et donc définir les mesures à prendre. Outre son statut inquiétant, la tortue luth est celle des tortues marines qui présente la plus large distribution. La localisation de ses sites de ponte, ainsi que la grande étendue de ses déplacements qui est suggérée par les re-captures d'individus bagués, font d'elle un modèle privilégié pour améliorer nos connaissances sur les stratégies de déplacement des tortues marines.

Le nombre de femelles de tortues luths venant pondre sur la plage d'Awala-Yalimapo en Guyane décroît depuis 1993. Comme c'est le principal site de ponte au monde de cette espèce, la responsabilité de la France est engagée. Mes travaux sont en accord avec l'hypothèse que ce déclin est en grande partie lié aux captures accidentelles que génèrent les activités de pêcheries côtières. En effet, le suivi par satellite de femelles entre les pontes successives d'une même saison indique qu'elles se dispersent jusqu'à la limite du plateau continental. On peut ainsi délimiter une zone de répartition principale de 40 km de rayon centrée sur 5,9°N et 53,9°O, soit environ 5000 km². Cette zone est située dans la région transfrontalière avec le Surinam, dans des eaux d'une profondeur inférieure à 30 m, et on pourrait envisager d'en faire un espace protégé. Une alternative, présentant l'avantage de préserver les pêcheries, serait des méthodes de pêche n'entraînant pas une mortalité accrue des tortues luths.

Après la saison de ponte, certaines femelles ont été suivies sur plus de 10000 km et sur des périodes pouvant atteindre 16 mois. Les résultats montrent que les femelles n'utilisent pas de corridors comme ceci a été observé pour d'autres populations de tortues luths nidifiant sur les plages du Costa Rica ou d'Afrique du Sud. En effet, les femelles montrent une grande plasticité comportementale avec au moins trois principaux schémas de dispersion : à l'Ouest, au Nord et à l'Est. Contrairement à ce qui a été suggéré par d'autres auteurs, d'après la vitesse de déplacement des tortues et leur nage éventuellement à contre-courant, il s'avère également, que les femelles ne se laissent pas passivement transporter par les courants. Par contre, elles suivent probablement les méduses qui s'accumulent le long des lignes de courant. Nos résultats suggèrent également que les femelles se nourrissent principalement sur le bord froid des anomalies d'eau chaude observées à méso-échelle. Or, ces zones sont connues pour être très productives et donc fortement exploitées par les pêcheries ciblées sur le thon et l'espadon. Ceci expose par conséquent les tortues luths à un nouveau risque de captures accidentelles entre deux saisons de ponte.

Outre ces aspects de conservation prioritaires, les résultats présentés dans ce travail amènent de nouvelles questions sur des aspects peu étudiés de cette espèce. Notamment concernant les conséquences de la variation des facteurs océaniques sur leur stratégie d'alimentation et de reproduction.