

APPORTS SCIENTIFIQUES A LA STRATEGIE DE CONSERVATION DES TORTUES LUTHS EN GUYANE FRANÇAISE

Johan CHEVALIER^{*}, ^{**}, ^{***}, Bernard CAZELLES^{****}
et Marc GIRONDOT^{**}

RESUME- La population de tortues luths (*Dermochelys coriacea*) de Guyane française et du Surinam rassemble plus de la moitié des femelles de l'espèce et la grande majorité de celles-ci pondent actuellement sur la plage de Awala-Yalimapo. Les effectifs mondiaux ont subi un fort déclin et la tortue luth est peut-être la plus menacée de toutes les tortues marines. La conservation du cheptel guyanais est donc primordiale, d'autant plus que le nombre de pontes en Guyane française a lui aussi chuté au cours des dernières années. Les causes de ce déclin en Guyane française ne sont toujours pas bien définies, mais certaines méthodes de pêche pourraient avoir un impact important. Dans la situation actuelle, le travail scientifique comprenant le suivi du cheptel et la recherche des causes du déclin revêt une importance capitale dans la stratégie de conservation des tortues luths.

MOTS-CLES.- Tortue luth - *Dermochelys coriacea* - Stratégie de conservation - Dynamique des populations - Guyane française.

ABSTRACT.- The leatherback (*Dermochelys coriacea*) population in French Guiana and Suriname accounts for more than half of the species' females, and the vast majority of them currently nest on Awala-Yalimapo beach. The global population has declined sharply and the leatherback may be the most threatened of all the sea turtles. This makes conservation of the Guyanese population vital, especially since the number of eggs laid in French Guiana has also declined over recent years. The reasons for that decline in French Guiana are not always clear, but certain fishing methods may have a considerable impact. As the situation stands, the scientific work to monitor the population and discover the causes for its decline is cardinal to the Leatherback conservation strategy.

KEYWORDS.- Leatherback - *Dermochelys coriacea* - conservation strategy - population dynamics - French Guiana.

* UMR 8570 - Evolution et Adaptations des Systèmes Ostéomusculaires, Université Paris 7-Denis Diderot, Paris.

** Réserve naturelle de l'Amana, 97361 Yalimapo-Awala.

*** WWF France, 151 boulevard de la Reine, 78000 Versailles, France.

**** Institut d'Ecologie Fondamentale et Appliquée, Université Paris 6 - Pierre-et-Marie Curie
2 place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05.

Correspondance : Marc Girondot, UMR 8070, Université Paris 7, Case 7077, 2 place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05, France. e-mail: mgi@ccr.jussieu.fr

INTRODUCTION

Les plages du littoral guyanais accueillent chaque année la ponte de 3 des 7 espèces de tortues marines : les tortues luths (*Dermochelys coriacea*), les tortues vertes (*Chelonia mydas*) et les tortues olivâtres (*Lepidochelys olivacea*). Les tortues imbriquées (*Eretmochelys imbricata*) et les caouannes (*Caretta caretta*) pondent aussi, mais plus exceptionnellement, sur ces plages.

En Guyane française, les pontes de tortues Luths sont nettement plus nombreuses que celles des autres espèces, pourtant *Dermochelys coriacea* pourrait être actuellement la plus menacée de toutes les tortues marines (Spotila *et al.*, 1996). Les effectifs de l'espèce chutent sévèrement comme le suggère la baisse de la fréquentation constatée sur d'autres sites principaux de ponte dans le monde, à Irian Jaya (Indonésie) (Betz & Welch, 1992), au Mexique (Sarti *et al.*, 1996) ou à Terengganu (Malaisie) (Chan & Liew, 1996). L'effectif mondial des Luths femelles adultes, estimé à 115 000 vers 1980 (Pritchard, 1982) a chuté à 34 500 vers 1995 (Spotila *et al.*, 1996). La Guyane française accueillerait actuellement plus de 40% des pontes de tortues Luths du monde (Spotila *et al.*, 1996), principalement sur la plage de Awala-Yalimapo. (Girondot & Fretey, 1996) à l'embouchure des fleuves Mana et Maroni (figure 1). La conservation de *Dermochelys coriacea* revêt un aspect prioritaire par rapport à celle des tortues vertes et olivâtres, moins fréquentes en Guyane et moins menacées au niveau mondial (Pritchard, 1997).

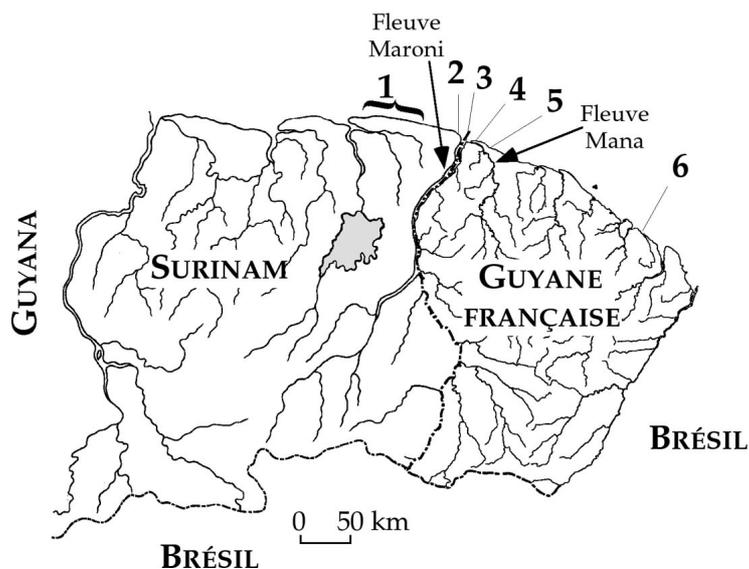


Figure 1.- Principaux sites de pontes des tortues marines de Guyane française et du Surinam

(1) Matapica, (2) Galibi, (3) *Ya:lima:po-Awa:la*,
(4) *Apo:tili*, (5) Organabo, (6) Remire-Monjoly.

Le manque de connaissance sur cette espèce est un frein important à sa protection. Après un bilan des connaissances actuelles sur l'évolution de la fréquentation des plages de Guyane française par les tortues luths, les travaux scientifiques récents et en projet seront présentés. Des résultats des études réalisées dépend et dépendra la stratégie de conservation.

LA TORTUE LUTH EN GUYANE FRANÇAISE : PLAGES DE PONTE, PONTES ET POPULATIONS

La saison de ponte

Les tortues luths pondent en Guyane française selon un rythme bimodal annuel: la principale saison de ponte débute en mars et se termine en juillet, et une seconde saison, beaucoup plus faible et moins bien caractérisée, se déroule en novembre-décembre (figure 2). Sur la plage de Awala-Yalimapo, les tortues luths pondent en plus grand nombre lors des marées de vives eaux que lors des marées de mortes eaux, comme le montrent les pics de montées de femelles observés les nuits de pleine et nouvelle lune (figure 2). Les pontes semblent se produire toute la nuit sur les plages situées en dehors de l'estuaire du Maroni et de la Mana (Fretey & Girondot, 1989a), même si elles demeurent plus nombreuses autour de l'heure de la pleine mer.

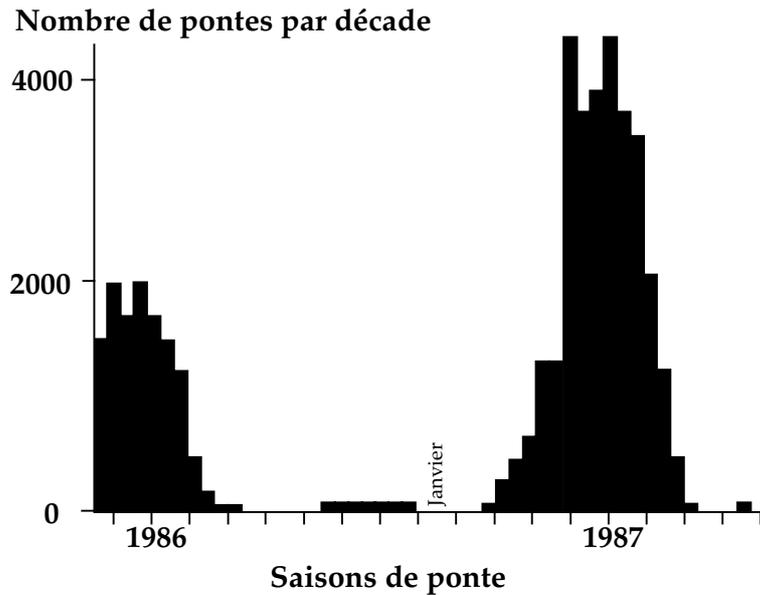


Figure 2.- Nombre de pontes (regroupement par décades) sur la plage de Awala-Yalimapo.durant les deux saisons de pontes 1986 et 1987 Remarquer la petite saison de ponte de décembre.

Nombre de pontes par femelle au cours d'une saison

En Guyane française, les tortues luths pondent en moyenne 115 oeufs par nid, et environ 80 d'entre eux sont fertiles (Fretey, 1980). Elles pondent plusieurs fois lors de la saison de ponte, et 9 à 10 jours séparent deux pontes successives ; le nombre moyen de pontes par saison et par femelle a été estimé à 7,52 ($\sigma=1,81$) (Fretey & Girondot, 1989b). Cette valeur est plus forte que celles calculées sur les autres sites de ponte (Steyermark *et al.*, 1996). Il faut noter que ce type d'estimations devrait reposer sur différents hypothèses, et que celles qui ont été publiées jusqu'à présent (pour la Guyane ou pour d'autres sites) ne propose pas de les tester. Par exemple, la valeur calculée pour la Guyane française ne prend pas en compte une possible corrélation entre date de la première ponte et nombre total de pontes pour une même femelle (Steyermark *et al.*, *l.c.*) et pas non plus l'hypothèse que certaines femelles peuvent ne pondre qu'une fois par saison ("one time nesters"). Le nombre de femelles ayant pondu une année donnée étant estimé par le rapport du nombre total de pontes durant la saison sur le nombre moyen de pontes par femelle, il est évident que toute erreur sur l'estimation de ce dernier paramètre se répercutera directement sur la qualité de l'estimation du nombre de femelles dans la population.

Intervalle entre deux saisons de ponte

L'intervalle entre deux saisons de ponte pour une même femelle est aussi sujette à controverse. En moyenne, les luths reviendraient pondre tous les 2 ou 3 ans ; toutefois quelques cas de ponte lors de deux saisons consécutives ont été observés, ainsi que des retours après une période de 4 ou 5 années (Chevalier & Girondot, 1998).

Quoi qu'il en soit, la fiabilité de ces estimations dépend fortement de celle de la méthode de marquage. Nous avons récemment évalué à 50% le taux de perte des bagues trois ans après leur pose (Chevalier & Girondot, sous presse b), c'est-à-dire précisément une durée proche de l'intervalle moyen estimé entre deux saisons de ponte.

Maturité sexuelle et longévité

La maturité sexuelle est estimée atteinte par les femelles à l'âge de 13-14 ans en moyenne (Zug & Parham, 1996). La longévité des Luths est supposée importante du fait de leur taille et de l'âge tardif de leur maturité sexuelle, mais cette hypothèse ne fait pas l'unanimité (Pritchard, 1996). En Afrique du Sud, une femelle adulte est venue pondre régulièrement pendant 18 ans (Hughes, 1996). Une autre, baguée en Guyane française en 1970, a été retrouvée fraîchement morte dans le New Jersey, 19 ans plus tard (Pritchard, *l.c.*) : ceci correspond au record de longévité observé pour l'espèce.

Dynamique du littoral

La Guyane est située à 400 km de l'estuaire de l'Amazone. Une grande partie des sédiments charriés par ce fleuve est ramenée le long du littoral guyanais sous forme de bancs de vase par le courant des Guyanes. En conséquence, les plages de la région guyano-surinamienne présentent une forte instabilité (Prost, 1986).

La plage de Awala-Yalimapo a été longtemps considérée comme la seule plage stable de la région (Fretey, 1986). De 1594 à nos jours, divers documents indiquent qu'effectivement une plage existait à l'emplacement actuel de la plage de Awala-Yalimapo (Pierre Grenand, comm. pers.). Cependant, une carte de l'estuaire dressée en 1762 ne montre pas de plage de sable à l'emplacement actuel de celle de Awala-Yalimapo (figure 3), ni d'ailleurs de village. Mais un village kaliña ainsi qu'une « redoute des françois » y est indiqué dix ans plus tard. (Abonnenc *et al.*, 1956) ce qui suggère fortement la présence d'une plage de sable. Plus tard pourtant, l'ingénieur géographe militaire E. Bodin note¹, le 20 juillet 1829 : « La côte qui sépare l'embouchure de la Mana et celle du Maroni, est couverte de palétuviers et inabordable. Elle est en pente douce, le fond est de vase molle. »

Fidélité au site de ponte

Du fait de l'instabilité des plages, les tortues luths n'ont certainement pas fréquenté de manière continue le littoral de la Guyane. En 1988, Albert William, le chef du village de *Ya:lima:po*, a indiqué à l'un de nous (M.G.) que les tortues luths ne venaient pas pondre sur cette plage « quand il était jeune » (Girondot & Fretey, 1996). Grâce au suivi régulier du site par les scientifiques, plusieurs changements de plages ont été répertoriés. Lors de leurs premières prospections dans les années soixante, Pritchard (1969) et Schlulz (1971) n'ont observé que très peu de pontes entre la Mana et le Maroni. Pritchard (*l.c.*) indique que les tortues poussaient principalement sur la plage des Ilets Bâches, situés à l'ouest de l'estuaire de l'Organabo. Cette plage ayant été détruite par l'érosion, les tortues ont par la suite pondu préférentiellement sur les plages de l'estuaire de la Mana et du Maroni (Pritchard, 1973). En 1997, des pontes ont été recensées à l'est de Cayenne sur les plages de Rémire-Montjoly (Chevalier & Girondot, 1998), qui avaient été désertées pendant les années 80 en raison de leur envasement.

Par ailleurs, au Surinam, un déplacement d'ouest en est des zones de ponte s'est produit depuis 1967 (Chevalier & Girondot, sous presse a) ; la raison n'en est pas connue car la plage désertée n'est pas détruite.

Toutefois, la fréquentation de plages différentes au cours d'une même saison semble se produire : ainsi des femelles baguées à Awala-Yalimapo ont-elles pondu la même année au Surinam (à Galibi, ou même à Matapica, distante de plus de 100 km), ou sur d'autres plages de Guyane (*Apo:tili*, Aztèque) (Pritchard, 1971 ; Chevalier & Girondot, 1998).

¹ Dans son Mémoire à Monsieur le Baron Miliur, Commandeur et Administrateur pour le Roi de la Guyane française.



Figure 3.- Carte de l'estuaire de la Mana et du Marony en 1762.

Au cours d'une saison les Luths se montrent fidèles à une même plage de ponte. Ainsi en 1994, nous avons recensé 1148 femelles ayant pondu deux fois à moins de 15 jours d'intervalle : dans tous les cas, les tortues ont déposé leurs oeufs sur la même plage (1140 à Yalimapo, et 8 à Aztèque).

Population de tortues luths de Guyane française

Pour une espèce pélagique et migratrice comme la tortue luth, qu'est-ce qu'une population ? Barbault (1997) définit le terme de population comme « un ensemble d'individus de même espèce », dont « les limites dépendent de l'objectif ou/et des moyens de l'étude ». Pour les tortues marines, l'utilisation du terme population est généralement lié à une plage et/ou à une zone de ponte (réseau de plages de ponte inter-connectées), comme l'ensemble Ste-Croix (Iles Vierges) –Culebra (Porto-Rico), ou l'ensemble Guyane-Surinam. L'étude de l'ADN mitochondrial de femelles de l'Atlantique a mis en évidence une très faible diversité génétique (Dutton, 1995). La position des mâles dans cette structure populationnelle demeure encore peu documentée, mais les résultats d'une étude de *locus* autosomaux suggère que les mâles sont associés, au moins partiellement, aux femelles au sein d'une population (Dutton, *l.c.*). Bien qu'elle soit exceptionnelle, l'observation d'accouplements près des plages de ponte (Godfrey & Baretto, 1997) appuie cette hypothèse. La phase pélagique étant quasiment inconnue, il est impossible de comparer le comportement (social notamment) des populations. Les seules observations signalées sont des regroupements d'individus sur certains sites de nourrissage (James & Martin, 1998).

Peut-on parler de population guyanaise de tortues luths ? Le fait que le Surinam, comme la Guyane française, recueille les pontes d'un grand nombre de tortues, et que les mêmes individus viennent le cas échéant nidifier de chaque côté de l'estuaire du Maroni (Chevalier & Girondot, 1998), laisse supposer qu'il existe une population commune aux deux pays. D'ailleurs les plages de Galibi (Surinam) sont beaucoup plus proches de celle de Awala-Yalimapo que les autres sites de ponte de Guyane, comme Organabo ou Montjoly (figure 1). Au Guyana, le braconnage est si important qu'une population autonome ne serait probablement pas viable sans apport extérieur. Cet apport pourrait provenir du Surinam ou de Guyane : mais il n'existe pas d'observation indiquant que des tortues baguées dans l'un de ces deux pays aient pondu au Guyana (Pritchard, 1988). Quant au nord du Brésil, il n'a été que très peu prospecté, mais il n'est pas exclu qu'il s'y trouve des plages de pontes. Les contours de cette population seront précisés lorsque des études auront été menées dans les régions limitrophes de la Guyane française et du Surinam.

Les tortues luths sont aujourd'hui marquées sur plus d'une dizaine de sites dans le monde. Il n'a pas été observé de luth pondant sur une plage éloignée de plus de 200 km du lieu où elle a été baguée. L'effet « balance » avec les plages d'Afrique de l'Ouest (Fretey & Lescure, ce volume) semble donc peu probable. Au contraire, pour les raisons exposées plus haut, la réalité d'une population guyano-surinamienne nous semble actuellement vraisemblable. Cette population serait très importante

puisqu'elle représenterait plus de la moitié de l'effectif mondial de l'espèce (Spotila *et al.*, 1996).

EVOLUTION DU NOMBRE DE PONTES DE TORTUES LUTHS EN GUYANE FRANÇAISE

Historique de l'étude de la ponte des tortues luths en Guyane française

Bien que plusieurs ouvrages anciens traitent de la faune marine de Guyane, *Dermochelys coriacea* n'est mentionnée que de façon épisodique dans la région guyanaise. Ainsi elle est citée en 1664 (Biet, 1664) puis en 1668 par Goupy des Marets (Pierre Grenand, comm. pers.) mais il semble à la lecture du texte qu'il se réfère simplement à la description de Biet (1664) ; il en est sans doute de même pour Barrère (1741) qui reprend les noms des tortues citées par ce dernier auteur. La tortue luth est resignalée de façon certaine dans la région guyanaise qu'en 1881 (Kappler, 1881). Il est intéressant de noter qu'aucune des principales plages de ponte n'ait été découverte avant les années cinquante. Plus tard encore, Pritchard (1969) et Schulz (1971) font, les premiers, état de l'importance internationale des sites de ponte guyanais.

Dénombrement des pontes en Guyane française

Les plages de ponte étant les seuls sites où il est possible de dénombrer les tortues marines, la taille des populations peut être estimée à partir du nombre de femelles ou à partir de celui des pontes. En l'absence de moyen fiable de marquage (Chevalier & Girondot, 1998) il n'a pas été possible jusqu'à présent d'estimer de manière précise le nombre de femelles. L'estimation de la population de tortues luths de Guyane a donc porté sur le nombre de pontes annuelles, en postulant que le nombre de femelles lui est proportionnel.

Deux méthodes sont utilisées pour le comptage des pontes : le dénombrement des femelles observées au cours de la nuit, ou celui des traces de pontes, le matin. En pleine saison de ponte, cette seconde méthode n'est pas fiable car les traces du matin ne se distinguent pas de celles de la veille. De plus, les traces peuvent se superposer lorsque deux (ou plusieurs) tortues montent à terre au même endroit, et en conséquence s'avérer difficiles à interpréter (Chevalier & Girondot, 1998). C'est pourquoi, depuis 1989, une méthode d'estimation du nombre de pontes de l'année a été mise au point (Girondot & Fretey, 1996) : les comptages sont effectués à la date de chaque premier et dernier quartier de la lune, ainsi qu'à la pleine et à la nouvelle lune, soit en moyenne tous les six jours.

Le nombre de pontes annuelles sur la plage de Awala-Yalimapo est connu pour les années 1978-79, 1982-1983, 1986-1989 et 1991-1997 (Chevalier & Girondot, 1998). Au Surinam, le nombre de pontes annuelles a été suivi par la STINASU² (Reichart & Fretey, 1993) et par l'équipe de BIOTOPIC³ (comm. pers.) sur

² Fondation surinamaïse pour la protection de la nature du Surinam.

les plages de Galibi et de Matapica (figure 1). En raison de la guerre du Surinam (1986-1990), les données sont, là encore, fragmentaires. De telles lacunes dans les données empêchent de dégager nettement la tendance actuelle de l'évolution de la taille de la population. C'est pourquoi nous avons cherché à établir des corrélations à partir des données provenant des plages de *Ya:lima:po-Awala*, Galibi et Matapica ; les résultats obtenus nous ont permis d'estimer le nombre de pontes annuel pour les années manquantes, pour les trois plages françaises de l'estuaire (Pte Kawana, *Apo:tili*, *Ya:lima:po-Awala*) étudiées depuis 1967 (Chevalier & Girondot, sous presse a).

Nous avons par ailleurs étudié l'évolution du nombre de pontes sur les trois plages de Galibi (Surinam), de pointe Kawana et de Awala-Yalimapo (Guyane). Les résultats sont présentés sur la figure 4. Une moyenne mobile de pas de 3 permet de lisser les données pour limiter les fluctuations annuelles et ne garder que la tendance. Trois périodes peuvent être ainsi caractérisées : de 1967 à 1988, le nombre de pontes augmente fortement, de 1988 à 1992 il est stable, puis il diminue de 1992 à 1997.

Des résultats similaires ont été obtenus pour les plages de ponte situées à l'ouest du Surinam (Chevalier & Girondot, sous presse a).

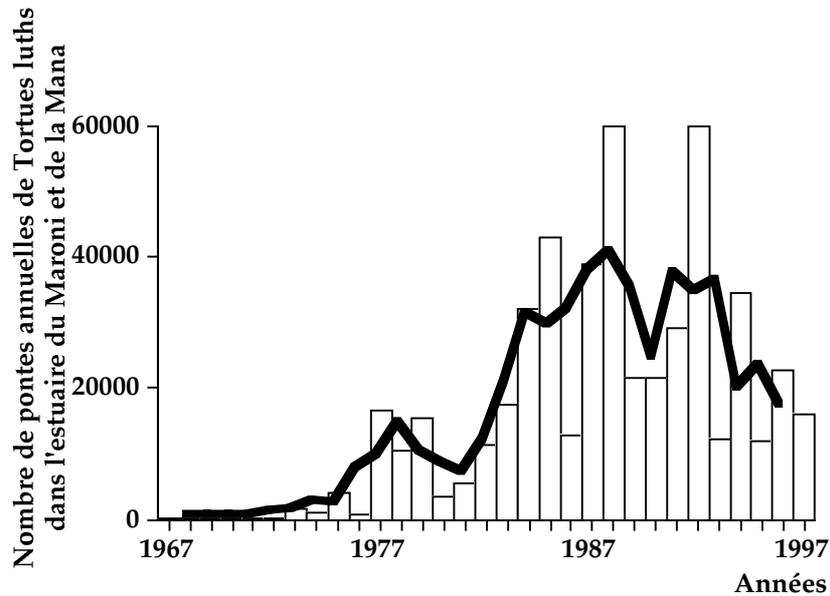


Figure 4.- Nombre de pontes annuelles de Tortues Luths dans l'estuaire du Maroni et de la Mana de 1967 à 1997 (barres d'histogramme) et moyenne mobile de pas 3 (courbe en gras). Ces données sont issues à la fois de comptages sur les plages et de corrélations entre différents sites de ponte de la région (modifié d'après Chevalier & Girondot, 1998b).

³ Fondation néerlandaise, étudiant notamment les tortues marines au Surinam.

L'augmentation brutale du nombre de pontes sur la plage de Awala-Yalimapo en 1977 est due à la disparition de la plage des Ilets Bâches. En revanche, les causes de l'augmentation du nombre de pontes entre 1977 et la fin des années quatre vingt sont inconnues. Le transfert possible de pontes de Matapica vers l'estuaire du Maroni, et en particulier vers la plage de Awala-Yalimapo (Chevalier & Girondot, sous presse a), ne permet pas d'expliquer un événement d'une telle ampleur, d'autant qu'il concerne également le Surinam, le Guyana et Trinidad.

CAUSES POSSIBLES DE LA BAISSSE DU NOMBRE DE PONTES A PARTIR DE 1992

Depuis 1992, la tendance s'est inversée et l'on assiste au net déclin du nombre de pontes, sur les différents sites suivis en Guyane française et au Surinam (Chevalier & Girondot, sous presse a). Des causes très différentes peuvent expliquer ce phénomène. Tout d'abord, notre connaissance de la zone de ponte et de ses abords est suffisante pour distinguer des facteurs de deux types, anthropiques et systémiques. Par contre, lors de leur phase pélagique, encore quasiment inconnue, les menaces qui pèsent sur les Luths demeurent peu documentées. L'inventaire que nous dressons ici, loin d'être exhaustif, concerne d'une part les menaces d'ordre général sur l'espèce, d'autre part les problèmes particuliers de la zone de ponte guyano-surinamaïse. Précisons que des causes non encore identifiées existent peut-être aussi.

La dynamique des populations des espèces longévives est influencée principalement pas la survie des stades adultes (Goodman, 1981 ; Lebreton & Isenmann, 1976). Laurent (1993) l'a également montré chez *Caretta caretta* en Méditerranée. Cet auteur a en outre mis en évidence une erreur conceptuelle dans les modèles utilisés jusqu'à présent pour les tortues marines, qui montraient que les stades sub-adultes étaient les plus importants pour la dynamique de la population. (Crouse, 1989). Sa correction lui a permis de montrer que, dans ces modèles aussi, le stade le plus important est le stade adulte. En conséquence, au stade des oeufs et des nouveau-nés, seuls des problèmes importants perdurant sur de nombreuses années pourraient expliquer la tendance actuelle (Heppell, 1997).

En saison de ponte

CAUSES SYSTEMIQUES

Déplacement de populations

Avant de conclure à un déclin de la population guyano-surinamaïse depuis 1992, il est primordial de vérifier que la chute du nombre de pontes sur les sites suivis n'est pas due à l'apparition de nouvelles plages de ponte importantes hors de l'estuaire. Lors de survols aériens effectués par l'équipe de BIOTOPIC, au Surinam en 1997 et en Guyane française en 1998, aucune plage de ponte très fréquentée n'a été découverte. Un déplacement des Luths vers des sites de ponte plus lointains serait surprenant, puisque les plages de l'estuaire du Maroni restent fréquentées et à notre

connaissance, il n'a pas été remarqué d'augmentation du nombre de pontes au Guyana, ni au Brésil.

Mortalité des femelles au cours de la ponte

Le seul prédateur terrestre des tortues adultes est le jaguar. Les attaques de ce félin n'ont plus lieu aux abords de l'estuaire du Maroni, trop peuplé, mais elles peuvent survenir sur d'autres plages, notamment à Organabo, où elles demeurent tout de même rares (cinq observations en deux ans). Au cours des deux dernières saisons de ponte, il n'a pas été repéré de tortues mortes, égarées dans les marais ou coincées dans des souches de palétuviers. La mortalité des femelles adultes sur la plage est donc, à l'évidence, très faible, et ne peut pas expliquer la tendance actuelle.

Prédation des oeufs et des juvéniles

Le rôle de différentes espèces a été invoqué dans la prédation des oeufs et des jeunes tortues (Fretey & Lescure, ce volume), mais aucune étude quantitative n'en a évalué les effets. On notera simplement qu'une forte concentration d'oeufs à une période donnée peut favoriser l'adaptation alimentaire des prédateurs. La ponte des tortues, massive et régulière, est attestée depuis plus de vingt ans maintenant sur la plage de Awala-Yalimapo. Certains prédateurs ont certainement intégré dans leur cycle annuel l'apport de proies importantes que représentent chaque année oeufs ou nouveau-nés. Ainsi le Grand Duc de Virginie (*Bubo virginatus*) n'est observé sur la plage qu'en période d'émergence (L. Kelle, comm. pers.). L'adaptation des animaux considérés comme les principaux prédateurs, tels les poissons-chats ou les courtilières, est beaucoup plus difficile à estimer.

Réussite de l'incubation des oeufs

Le taux de réussite (pourcentage des oeufs fertiles donnant un nouveau-né à l'émergence) est difficile à quantifier directement. Un autre paramètre, le pourcentage de nids donnant au moins un nouveau-né, a été employé. Bien que sa valeur soit par définition supérieure à celle du taux de réussite, ce pourcentage était, en 1994, inférieur à 11%, pour la totalité des nids pondus à *Ya:lima:po-Awa:la* (Girondot & Tucker, 1998). Ce résultat suggère que le taux de réussite est très faible dans l'estuaire du Maroni. Il est généralement beaucoup plus élevé (entre 40% et 80%) sur les autres plages de pontes. La qualité de la plage peut donc influencer très nettement l'incubation des oeufs et donc le nombre de nouveau-nés. Malheureusement, le taux de réussite sur la plage des Ilets Bâches, qui accueillait la majorité des pontes dans les années soixante, n'est pas connu. S'il y était important, la concentration, depuis une vingtaine d'années, des pontes à Awala-Yalimapo (au taux de réussite très faible) pourrait avoir entraîné une baisse significative du recrutement (Chevalier *et al.*, sous presse), et donc constituer une cause du déclin actuel. Cette hypothèse est à étudier, bien que le déclin régional touche les autres plages, ce qui fait supposer que la cause n'est pas localisée sur une seule plage.

Régulation « densité-dépendante » de la taille de la population

Lorsque les femelles creusent leur nid, elles peuvent détruire des nids préexistants et ce d'autant plus que la densité des pontes est importante. L'étude quantitative effectuée sur la plage de Awala-Yalimapo a en effet montré que la proportion de nids où l'incubation aboutit à l'éclosion de nouveau-nés varie de 10% pour 10 000 pontes annuelles à 4% pour 60 000 pontes annuelles (Girondot & Tucker, 1998). Mais dans le deuxième cas, on n'observe pas moins d'éclosions de nouveau-nés (60 000 pontes et 2 400 nouveaux-nés) que dans le premier (10 000 pontes et 1 000 nouveaux-nés) (Girondot, Chevalier & Tucker, étude en cours). Par conséquent, cet effet ne suffit pas à expliquer la tendance à la diminution du nombre de pontes observée actuellement.

Evolution cyclique de la taille de la population

Pritchard (1996) n'exclut pas l'existence de cycles. Si l'on dispose de si peu de données sur les luths au début de ce siècle, c'est parce que très peu de sites de pontes ont été découverts à cette époque, et ce fait lui-même pourrait signifier simplement que la taille de la population était faible. Nous serions alors actuellement, au niveau mondial comme au niveau des Guyanes, dans une phase de chute naturelle.

CAUSES ANTHROPIQUES

Destruction des oeufs et des adultes sur les plages de pontes

Dans les années 1970, il est arrivé que des femelles soient tuées sur la plage, pour le prélèvement de quelques kilogrammes de viande, mais leur nombre est resté limité (3 pour la saison 1977 : Fretey & Lescure, 1979). Cette chasse n'était alors pas illégale puisque les tortues luths n'étaient pas protégées. Le premier arrêté préfectoral de protection partielle des tortues marines date de 1975 et un décret ministériel protège intégralement toutes les tortues marines de Guyane française depuis 1991. Au cours de la saison 1998, une tortue luth fut tuée d'un pieu dans l'oeil, mais aucun autre massacre d'adulte n'avait été déploré depuis plusieurs années.

D'après nos observations, le prélèvement des oeufs de tortues marines est marginal en Guyane française. Au contraire, au Surinam, 25% à 75% des nids sont braconnés selon les plages (BIOTOPIC, comm. pers.). Cela non plus ne peut expliquer la baisse observée actuellement car les pontes sont proportionnellement beaucoup moins nombreuses au Surinam qu'en Guyane française.

Impact de la pêche

Au cours de chaque saison de ponte, des luths mortes s'échouent sur les plages : en 1998, nous en avons dénombré une vingtaine à Awala-Yalimapo, tandis que l'équipe de BIOTOPIC en comptait 35 à Galibi (Surinam). La pêche est la première cause invoquée de ces échouages, mais d'autres facteurs, non déterminés actuellement et peut-être naturels, peuvent entrer en jeu. Si la pêche est bien la cause de ces échouages, il est difficile de juger si la différence du nombre d'échouages à Awala-Yalimapo et à Galibi est due à un nombre de prises différent, ou à l'action

des courants, en effet très forts aux abords de l'estuaire de la Mana et du Maroni. Les tortues échouées ne portent généralement pas de trace de coups de machette ou de bâton, ce qui indique une mort par noyade dans les filets. Trois principaux types de pêches pourraient être à l'origine de ces échouages :

- La pêche traditionnelle, par les habitants d'Awala et de Yalimapo

Cette pêche, qui se pratique le long du littoral, et tout près des plages de pontes, semble la plus propice aux captures accidentelles. Mais les filets ne sont pas très longs (rarement plus de 100 mètres) et ont de petites mailles. Les tortues prises sont souvent libérées encore vivantes, soit en mer, soit depuis la plage ; parfois, elles sont tuées à la machette afin de protéger le filet. Il est difficile d'estimer le nombre de Luths capturées (tuées ou non) par cette pêche, mais le fait que très peu de tortues échouées portent des traces de coups tend à montrer le faible impact de cette pêche.

- La pêche crevettière

La pêche crevettière est l'une des principales activités économiques de la Guyane française. Les pêcheurs que nous avons interrogés ont dit ne capturer que rarement des tortues marines ; mais la flotte crevettière guyanaise est importante (environ 60 bateaux), de sorte que l'impact total pourrait ne pas être négligeable. Les tortues vertes et olivâtres seraient beaucoup plus fréquemment capturées que les Luths. Les captures de Luths signalées sont récentes, aucun des anciens pêcheurs interrogés ne se rappelait en avoir capturé au cours des années 80. Cela pourrait s'expliquer par le déplacement des zones de pêche, plus proches de la côte ces dernières années (Béné, 1996). L'impact de la pêche crevettière reste peu connu, il pourrait être moins important que nous ne l'avons supposé (Chevalier & Girondot, sous presse a).

- La pêche au filet droit par des bateaux surinamais

Depuis environ 10 ans, des bateaux surinamais pêchent, de façon illégale, dans les eaux françaises au large de la Guyane, avec des filets droits de plus de cinq kilomètres de longueur et hauts de quatre mètres. Les Luths prises dans les larges mailles de ces filets s'en dégagent beaucoup plus difficilement que des filets à petites mailles. Le 13 mai 1998, une Luth noyée a été trouvée dans l'un d'eux, à la dérive dans l'estuaire du Maroni. Peu de données sont disponibles sur cette pêche illégale. Plusieurs témoignages ont été recueillis auprès de pêcheurs qui travaillaient à la fin de années 80 pour une coopérative basée à Awala. La pêche se pratiquait alors plus loin de la côte, dans des zones souvent proches de celles que fréquentent actuellement les bateaux surinamiens, mais avec des filets plus petits (moins d'un kilomètre). Les captures de Luths étaient fréquentes et pouvaient, en saison de ponte, dépasser la moyenne d'une par jour de pêche.

PREDATEURS LIES A LA PRESENCE HUMAINE

Certains prédateurs, dont la densité élevée est favorisée par l'implantation humaine, comme les chiens et les urubus, se nourrissent de tortues nouveau-nées tout au long de la période des émergences. L'importance de cette prédation est difficile à estimer car son impact n'a pas été étudié de façon méthodique.

Menaces en haute mer, pendant la phase pélagique

Dermochelys coriacea, la plus pélagique de toutes les tortues marines, passe la majeure partie de sa vie à des milliers de kilomètres des côtes guyanaises. La cause du déclin du nombre de pontes peut donc être située bien loin de ces dernières. Là encore, il peut s'agir de causes systémiques ou anthropiques. Bien que le manque de connaissances sur des déplacements océaniques des tortues interdise toute précision, quelques hypothèses peuvent tout de même être formulées :

- La migration jusqu'au site de ponte, puis les différentes pontes effectuées en quelques semaines, représentent une dépense énergétique considérable pour les femelles de tortues luths. On peut donc s'attendre à ce qu'une diminution des ressources alimentaires ait un impact sur la réussite des pontes (nombre de femelles, intervalle entre deux saisons de ponte, etc). De plus, si les femelles ne peuvent se procurer une nourriture suffisante pendant la période de la production d'œufs, celle-ci pourrait s'en trouver limitée. Dans ce cas, la chute du nombre de pontes traduirait une diminution, non pas du nombre de femelles, mais du nombre de pontes par femelle. En Australie, Limpus & Nicholls (1988, 1994) ont établi, chez la tortue verte, une corrélation entre les variations du nombre de pontes par saison, et celles de la production des herbiers induites par les modifications climatiques pendant les épisodes « El Niño ».

- Le développement mondial des pêcheries pourrait engendrer une augmentation des captures de tortues luths dans des zones éloignées de la Guyane française, suffisamment importante pour avoir un impact sur le déclin actuel de la population.

SUIVI SCIENTIFIQUE ET STRATEGIES DE CONSERVATION : PERSPECTIVES

S'il se confirme que la population de tortues luths pondant en Guyane française est en déclin, et si les causes en sont liées aux activités humaines, il convient d'adopter rapidement une stratégie permettant d'inverser cette tendance. Eliminer les facteurs en jeu, ou en limiter les effets, serait évidemment la première action à conduire. Mais face aux nombreuses questions qui demeurent sans réponse, un préalable indispensable est d'élaborer une politique de recherche visant à réunir les données scientifiques adéquates, afin que les efforts de conservation puissent être concentrés sur les problèmes réels.

Évolution de la fréquentation des plages guyanaises par les tortues luths

PRISE EN COMPTE DE L'ASPECT REGIONAL

Il est impossible d'appréhender l'évolution de la taille de la population guyano-surinamienne de Luths en ne l'étudiant qu'en Guyane française. Si le comptage des nids peut s'effectuer de manière indépendante sur les différentes plages de ponte, il est indispensable de rassembler les résultats pour suivre

l'évolution de la population. Il est donc nécessaire de collaborer étroitement avec le Surinam, mais aussi avec le Brésil et le Guyana. La recherche de nouveaux sites de pontes par survol aérien s'impose aussi. Nous avons vu en effet que la majorité des tortues fréquente probablement une seule plage à chaque saison : ne pas prendre en compte toutes les plages lors des comptages conduirait à sous-estimer l'effectif global de la population. De plus, l'étude de la fidélité des tortues à leurs plages de ponte doit être étendue au plus grand nombre possible de sites. La collaboration entre les équipes est nécessaire pour mettre en place et respecter des protocoles similaires, afin de pouvoir comparer les données obtenues.

ESTIMATION DU NOMBRE DE PONTES

Cette estimation s'effectue en Guyane française et au Surinam depuis maintenant plus de trente ans. Avec une méthode peu coûteuse et relativement efficace, elle apporte des données de base pour le suivi démographique de la population. Elle doit être poursuivie, afin de pouvoir comparer les résultats des années futures avec ceux des trois décennies précédentes. En raison de l'importante fluctuation du nombre des pontes d'une saison à l'autre, il est indispensable de continuer les comptages chaque année, pour établir la tendance globale de la population. Parallèlement, le suivi de l'évolution du nombre de pontes par femelle est nécessaire pour affiner l'interprétation des données, par exemple pour estimer si une forte augmentation du nombre de pontes signifie plus de femelles, plus de pontes par femelle, ou les deux ?

ESTIMATION DU NOMBRE DE FEMELLES ADULTES

L'identification individuelle des femelles est pratiquée en Guyane française depuis 1977, par différents moyens : baguage (différents type de bagues) ; injection de transpondeurs magnétiques passifs (PIT, système Trovan) ; tatouage à chaud sur la carapace ; photo-morpho-identification de la tache rose céphalique (« chanfrein »), de l'éperon supra-caudal ; relevé de la disposition des blessures individuelles (Fretey, 1986 ; Fretey, 1992).

En raison du nombre élevé de Luths pondant dans la région guyanaise, les méthodes dites statistiques (photo-morpho-identification, relevé des blessures) sont inutilisables. De plus, ces caractères changent au cours du temps, ce qui les rend peu fiables et difficiles à coder : la forme du chanfrein est instable (Mc Donald & Dutton, 1996), les blessures cicatrisent, ou bien il en apparaît de nouvelles.

L'identification individuelle des femelles reste l'unique solution envisageable en Guyane. La méthode la plus classiquement employée, le baguage, présente des inconvénients. En effet, quel que soit le modèle de bagues adopté, on déplore un taux de perte très élevé, toutes les informations dans le monde concordent sur ce point. Dès 1982, Mrosovsky et Shettleworth ont parfaitement indiqué la nécessité d'effectuer un double baguage sous peine de ne pouvoir utiliser les données recueillies. En Guyane française, le double baguage n'est pratiqué que depuis 1994 ; nous avons estimé que, trois ans plus tard, près de 50% des bagues étaient perdues (Chevalier & Girondot, sous presse b).

L'utilisation des transpondeurs magnétiques passifs (PITs) a commencé en Guyane en 1995. Les données obtenues sur 5 ans dans d'autres sites de ponte n'ont pas mis en évidence de perte (P. Dutton, comm. pers.). En Guyane, pendant les deux premières années (1995 et 1996), les transpondeurs étaient injectés dans le tissu adipeux de la nuque (F. Perrin, comm. pers.), alors que partout ailleurs, ils le sont dans le muscle de l'épaule. Lors du 18^e Symposium international sur les tortues marines (Mazatlan, Mexique, 3-7 mars 1998), il a été décidé de standardiser le système de pose des transpondeurs afin qu'ils puissent être détectés par d'autres équipes. Le choix de l'épaule s'est imposé de lui-même, car rien ne justifiait de modifier une méthode largement employée et considérée comme satisfaisante, avec un recul jugé suffisant. Au cours de la saison 1998, plus de 1100 transpondeurs ont été posés à l'épaule en Guyane.

L'amélioration des techniques de marquage devrait permettre d'augmenter les données nécessaires à la compréhension de la dynamique de ponte en Guyane et au Surinam, et par exemple d'évaluer le taux de survie annuel des individus adultes. En comparant ces données avec celles de sites démographiquement stables, nous espérons déterminer si la cause de la tendance actuelle est liée à un trop faible recrutement ou à une trop forte mortalité à l'âge adulte. De plus, l'augmentation, en nombre et en qualité, des données de capture/recapture permettra d'étudier la dynamique de la population directement à partir des femelles adultes et non plus à partir des pontes. Etant donné l'intervalle moyen entre deux saisons de ponte, il nous faudra collecter des données pendant au moins 6 ans avant de pouvoir les exploiter.

PRISE EN COMPTE DE LA DYNAMIQUE DU LITTORAL

La dynamique de la ponte de la tortues luth est en partie liée à celle du littoral. D'où viennent les tortues qui colonisent les nouvelles plages, où partent celles qui pondaient sur une plage aujourd'hui détruite ? Afin de ne pas confondre déclin et déplacement de la population, le suivi de la population le long de la côte des Guyanes ne doit pas négliger les fluctuations constantes de la localisation des plages. Au début de chaque saison de ponte, le survol systématique du littoral permettrait de repérer les principales plages de pontes, non seulement en Guyane et du Surinam, mais aussi au Guyana ou au Brésil.

Quantification des menaces

L'énumération que nous venons de présenter des différentes menaces pesant sur la population guyano-surinamaïse de Luths a permis d'estimer l'importance des causes possibles de son déclin actuel. Certaines de ces menaces semblent négligeables, mais d'autres pourraient avoir un impact très négatif sur les Luths de Guyane, et nécessitent une étude plus poussée.

LA PECHE

En raison de l'importance, actuelle et potentielle, de la pratique de la pêche, la nature et l'évolution de l'impact de cette dernière devraient être précisées dans les

délais les plus brefs. Nous suggérons d'aborder ce problème de deux manières différentes.

Les déplacements des tortues au cours d'une saison de ponte demeurent totalement inconnus en Guyane. En Malaisie, Chan *et al.* (1991) ont montré qu'elles restaient généralement proches de leur site de ponte, bien que certaines puissent s'en éloigner de plus de 100 km. Une étude du même type pourrait être entreprise en Guyane, afin de localiser les zones à risque de capture dans les filets des pêcheurs. La télémétrie, en particulier le suivi par satellite, est le seul moyen fiable d'étudier les déplacements des tortues marines en mer. L'échec de l'unique essai effectué jusqu'à présent en Guyane française (juillet 1986) ne doit pas être un obstacle à son emploi, car la technologie a nettement progressé dans ce domaine, ainsi que dans celui des performances des capteurs (profondeur, température), ce qui devrait améliorer la précision des données.

Parallèlement, le suivi des « prises annexes » sur les bateaux de pêche, en Guyane et au Surinam, fournirait de précieux renseignements. L'organisation de telles campagnes s'annonce délicate, vu l'importance du secteur pêche dans les deux pays, et plus encore pour les bateaux surinamiens, lorsqu'ils fréquentent illégalement les eaux françaises. Pourtant, la pêche que pratiquent ces bateaux pourrait être la plus néfaste pour les tortues luths.

Il faut noter qu'il existe une technique (TED = « Turtles Excluded Device ») permettant de limiter la capture de tortues marines dans les filets des crevettiers ; elle est utilisée au Surinam, du moins officiellement, mais elle ne l'est pas en Guyane.

LA REUSSITE DE L'INCUBATION

On a vu que le taux de réussite à l'éclosion paraît exceptionnellement bas sur les plages de l'estuaire du Maroni, mais il reste très peu documenté. Une étude régionale permettrait de comparer les taux de réussite de l'incubation sur d'autres plages. Si aucune différence n'était observée, le déclin de la population ne pourrait s'expliquer par un déplacement des Luths d'une plage où le taux d'incubation est potentiellement élevé (les Ilets Bâches), à une plage où ce taux est plus faible, Awala-Yalimapo (Chevalier *et al.*, sous presse -b).

LA PHASE PELAGIQUE

Plusieurs cas d'échouage ou de capture accidentelle de femelles marquées en Guyane ont fourni des indications sur le déplacement des femelles après leur saison de ponte. Les tortues ont été retrouvées indifféremment à l'est ou à l'ouest de l'Atlantique, entre cinq mois et un an après la ponte (Chevalier & Girondot, 1998 ; Girondot & Fretey, 1996). Connaître plus précisément les déplacements des femelles entre les saisons de ponte permettrait aussi de localiser les zones de nourrissage potentiellement dangereuses. Un tel suivi a montré l'importance de la pêche chilienne dans la diminution du nombre de pontes des tortues luths sur les plages mexicaines (Eckert & Sarti, 1997).

Mise en garde concernant certaines méthodes de conservation

L'observation de l'importante destruction des nids et des œufs, due à l'érosion et à la ponte des autres femelles, est à l'origine de la décision de protéger les œufs des tortues luths (Fretey *et al.*, 1986).

DEPLACEMENT DES OEUFS

Les essais de transplantation des œufs à l'arrière de la plage semblent avoir été infructueux car dans cette zone la percolation des eaux souterraines des marais aurait provoqué la destruction des nids transplantés (Fretey, 1986). Cependant les résultats de ces opérations n'ont pas été publiés.

INCUBATION ARTIFICIELLE EN ECLOSERIE

L'incubation artificielle des œufs a commencé en 1981 dans un ancien bâtiment du bain reconverti en éclosérie (Fretey & Lescure, ce volume). Cependant, chez *Dermochelys coriacea*, la détermination du sexe dépend de la température d'incubation des œufs (Benabib Nisenbaum, 1984). Les premières années, la température à l'intérieur du bâtiment était trop basse pour permettre l'obtention de femelles. A partir de 1985, les couveuses ont été chauffées (Lescure *et al.*, 1985) et en 1988 les pièces d'incubation elles-mêmes étaient thermorégulées. L'incubation artificielle a cessé en 1993 en attendant la construction du Centre tortues marines de Simili, programmée dans le cadre des activités de la Réserve naturelle d'Amana.

La pratique de l'incubation artificielle à des fins de conservation est de plus en plus critiquée. Il est inexact de dire que les critiques « viennent des USA » (Fretey, 1998) puisque les plus ardents défenseurs de la féminisation des embryons en éclosérie sont américains (Crews *et al.*, 1989 ; Vogt, 1994). Pour d'autres auteurs français et nord-américains (Canada, USA) au contraire, la féminisation des populations est considérée comme potentiellement néfaste (Girondot *et al.*, 1998 ; Lovich, 1996 ; Mrosovsky & Godfrey, 1995). Par ailleurs, la sex-ratio naturelle n'est pas connue précisément, la proportion de mâles peut être comprise entre 30 et 70%. Donc, la sex-ratio résultant de l'incubation artificielle, quelle qu'elle soit, peut s'avérer différente de la sex-ratio naturelle. Ces conditions pourraient induire une sélection du sexe minoritaire et donc, à long terme, une diminution de la taille de la population (Girondot *et al.*, 1998). Cet effet n'est cependant pas prévisible car il dépend d'autres paramètres inconnus. On peut noter enfin que le maximum d'œufs mis en incubation artificielle annuellement en Guyane est de 7247 (Fretey, 1986) ce qui représente la ponte d'environ 11 femelles sur les 2000 à 5000 pondant durant une saison. La viabilité des nouveau-nés issus de l'incubation artificielle n'a pas été évaluée. Une éclosérie demande un important effort humain et financier pour aboutir à un résultat très limité, et même potentiellement dangereux pour les tortues.

CONCLUSIONS

Le manque de connaissance sur la biologie et l'écologie de la tortue luth est un lourd handicap pour la mise en place d'une stratégie de conservation efficace. Même la phase de ponte, la plus facile à étudier, reste très peu documentée pour la Guyane française. Des données de base, comme l'évolution du nombre d'oeufs par femelle ou celle du taux de réussite de l'incubation au cours de la saison ne sont pas disponibles. La pêche pourrait avoir un impact important sur la diminution actuelle du nombre de pontes en Guyane. Une action visant à limiter cet impact est cependant très difficile à envisager, car les moyens de lutter contre la présence (illégal) des bateaux surinamiens sont insuffisants. La première action concrète serait d'attirer l'attention des douanes sur cette violation des limites frontalières et sur le pillage des ressources qui en résulte.

Les modifications rapides de la morphologie du littoral obligeant les tortues à changer de plages de ponte, il semble peu judicieux de protéger à long terme des sites précis. De plus, l'aménagement de grandes portions de la côte, à des fins touristiques ou agricoles, leur serait néfaste. La Réserve Naturelle de l'Amana, créée en mars 1998, répond bien aux besoins de la protection des plages de ponte, en englobant une longue partie du littoral potentiellement intéressante, à l'heure actuelle, pour les tortues.

Depuis vingt ans, la stratégie de protection a consisté à remplacer les braconniers par des éco-volontaires et des touristes, en médiatisant la ponte des tortues marines (Fretey, 1996). Cette méthode apporta des résultats positifs, comme la disparition du braconnage⁴ des tortues adultes et la création de la Réserve d'Amana. Mais la présence d'éco-volontaires nombreux et le manque d'implication des communautés locales ne furent pas toujours bien acceptés par les habitants de Yalimapo et d'Awala. Nous entrons actuellement dans une seconde phase, avec de nouvelles priorités (protection du stade adulte, travail à l'échelle régionale, suivi des animaux en mer...), de nouveaux outils (PITs, suivi satellite...), et forts des leçons tirées des années précédentes (nombre d'éco-volontaires limité, emplois pour les habitants locaux...). Cette évolution est indispensable pour améliorer la conservation de la plus menacée des tortues marines, sur sa principale zone de ponte.

REMERCIEMENTS.- Pour les données utilisées dans ce travail nous sommes redevables à l'ensemble des personnes ayant participé au projet Kawana en Guyane française et en particulier à J. Fretey et J. Lescure qui ont assuré la pérennité de ce projet de 1977 à 1996. Nous remercions également : les habitants et autorités coutumières des villages d'Awala et de *Ya:limapo* pour leur participation active à ce programme d'étude et de conservation des tortues marines ; le WWF-France qui finance et organise la campagne Kawana depuis de nombreuses années ; la DIREN Guyane pour sa participation active au projet depuis sa création. Nous remercions M. Mouscardes du SHOM (Service hydrodynamique de la marine), G. Collomb (CNRS) et P. Grenand (Laboratoire ERMES, IRD) pour les textes historiques à la fois sur les tortues marines et la présence de villages kaliña dans l'estuaire du Maroni et de la

⁴ Notons toutefois que le nombre de femelles tuées par an était très faible, de l'ordre de 5 (Fretey et Lescure, 1979)

Mana. Ce texte a grandement bénéficié des modifications proposées par O. Poncy, ainsi des relectures et des judicieux commentaires de A. de Ricqlès, C. Pieau, J. Servan et M. Cheylan, M. Fleury, ainsi que de l'équipe du WWF-France, L. Kelle, A. Collin et L. Debas pour leurs judicieux commentaires sur ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

- ABONNENC E., LE LAY Y. & H. LECOQ, 1956.- Démographie de la Guyane française. III. Les indiens Galibis. *Journ. Soc. American*. 1956 : 195-207.
- BARBAULT R., 1997.- *Ecologie Générale : structure et fonctionnement de la biosphère*. 4^e édition, 286 p., Masson, Paris,
- BARRERE P., 1741.- Essai sur l'histoire naturelle de la France équinoxiale. 215 p., Piget, Paris.
- BELLIN S., 1763.- *Description géographique de la Guyane contenant les possessions et les établissements des français, des espagnols, des portugais, des hollandais dans ces vastes pays*. Imprimerie de Didot, Paris.
- BENABIB NISENBAUM M., 1984.- Efecto de la temperatura de incubación, la posición del nido y la fecha de anidación en la determinación del sexo de *Dermochelys coriacea*, Universidad Nacional Autónoma de México.
- BENE C., 1996.- Effect of market constraints, the remuneration system and resource dynamics on the spatial distribution of fishing effort. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53 : 563-571.
- BETZ W. & M. WELCH, 1992.- Once thriving colony of leatherback sea turtle declining at Irian Jaya, Indonesia. *Mar. Turtl. Newsl.* 56 : 8-9.
- BIET A., 1664.- Voyage de la France Equinoxiale en l'Isle de Cayenne. Paris
- BUSTARD H.R. & K.P. TOGNETTI, 1969.- Green sea turtles: a discrete simulation of density-dependent population regulation. *Science* 163 : 939-941.
- CHAN E.H., ECKERT S.A., LIEW H.C. & K.L. ECKERT, 1991.- Locating the interesting habitats of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in Malaysian waters using radio telemetry. In A. Uchiyama & C.J. Amlaner Jr. eds., *Proceedings of the Eleventh International Symposium on Biotelemetry* : 133-138 (Yokohama, Japan, August 29 - September 4, 1990). Waseda University Press, Tokyo, Japan.
- CHAN E.-H. & H.-C. LIEW, 1996.- Decline of the leatherback population in Terengganu, Malaysia, 1956-1995. *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 196-203.
- CHEVALIER J. & M. GIRONDOT, 1998.- Dynamique de ponte des tortues marines en Guyane française durant la saison 1997. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 85/86 : 5-19.
- CHEVALIER J. & M. GIRONDOT *sous presse* a.- Recent population trend for *Dermochelys coriacea* in French Guiana. In A. Abreu & L. Sarti eds., *Proceedings of the 18th International Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, Mazatlan, Mexico, 3-7 March 1998.
- CHEVALIER J. & M. GIRONDOT, *sous presse* b.- Marine turtles identification in French Guiana: Why, where and how ? In T. Wibbels & H. Kalb eds, 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, South Padre Island, TX.
- CHEVALIER J., DESBOIS X. & M. GIRONDOT, *sous presse*.- The reason of the decline of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in French Guiana : an hypothesis. In R. Guyétant & C. Miaud eds., *Proceedings of the 9th extraordinary meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Chambéry, France, 25-29 August 1998.

- CREWS D., WIBBELS T. & W.H.N. GUTZKE, 1989.- Action of sex steroid hormones on temperature-induced sex determination in the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 76 : 159-166.
- CROUSE D.T., 1989.- Larges juveniles also crucial to future breeding success of sea turtle populations. *Mar. Turtl. Newsl.* 46 : 4-5.
- DESVAGES G., GIRONDOT M. & C. PIEAU, 1993.- Sensitive stages for the effects of temperature on gonadal aromatase activity in embryos of the marine turtle *Dermochelys coriacea*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 92(1) : 54-61.
- DUTTON P.H., 1995. Molecular evolution of sea turtles with special reference to the leatherback, *Dermochelys coriacea*. PhD thesis, 137 p., Texas A&M University, College Station, TX.
- ECKERT S.A. & L. SARTI, 1997.- Distant fisheries implicated in the loss of the world's largest leatherback nesting population. *Mar. Turtl. Newslet.* 78 : 2-7.
- FERMIN P., 1765.- *Histoire naturelle de la Hollande équinoxiale*. 240 p., Amsterdam.
- FRETEY J., 1980.- Les pontes de la Tortue Luth *Dermochelys coriacea* en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 34(4) : 649-654.
- FRETEY J., 1986.- Le statut des tortues marines en Guyane française. *In Le littoral guyanais, fragilité de l'environnement* : 179-191. SEPANGUY, Cayenne.
- FRETEY J. & J. LESCURE, 1979.- Rapport sur l'étude de la protection des tortues marines en Guyane française. Notes sur le projet de réserve naturelle de Basse-Mana, Ministère de l'Environnement.
- FRETEY J., LESCURE J. & L. SANITE, 1986.- Fonctionnement de l'écloserie d'oeufs de Tortues Luths des Hattes-Yalimapo (Guyane française). *In Le littoral guyanais, fragilité de l'environnement* : 191-196, SEPANGUY, Cayenne.
- FRETEY J. & M. GIRONDOT, 1989a.- Hydrodynamic factors involved in choice of nesting site and time of arrivals of Leatherback in french Guiana. *In* S.A. Eckert, K.L. Eckert & T.H. Richardson eds, *9th Annual workshop on sea turtle conservation and biology*, Jekyll Island, Georgia. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-232 : 227-229.
- FRETEY J. & M. GIRONDOT, 1989b.- L'activité de ponte de la Tortue Luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), pendant la saison 1988 en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44 : 261-274.
- FRETEY J., 1992.- A technique for identifying adult female leatherback turtles by their injuries. *In* B. Devaux ed., *Proc. First Intl. Congress of Chelonian Pathology*, Gonfaron, France.
- FRETEY J., 1996.- Kawana campaign : Leatherback turtle study and protection programme in French Guiana (1985-1995). *In* Devaux B. eds., *International Congress of Chelonian Conservation* : 271-274, Editions SOPTOM, Gonfaron, France.
- FRETEY J., 1998.- Tortues marines. Yalimapo, la plage aux Luths. *Le Courrier de la Nature*, 168 : 20-21.
- GIRONDOT M. & J. FRETEY, 1996.- Leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting in French Guiana, 1978-1995. *Chelon. Conserv. Biol.*, 2(2) : 204-208.

- GIRONDOT M. & A. TUCKER, 1998.- Density-dependent hatchlings sex-ratio in leatherbacks (*Dermochelys coriacea*) on a French Guiana nesting beach. In R. Byles & Y. Fernandez, *16th International Symposium on Sea Turtles Biology and Conservation* : 55-57, U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-412, Hilton Head.
- GIRONDOT M., FOUILLET H. & C. PIEAU, 1998.- Feminizing turtle embryos as a conservation tool. *Conserv. Biol.* 12 : 353-362.
- GODFREY M.H., BARRETO R. & N. MROSOVSKY, 1995.- Estimating past and present sex ratios of sea turtles in Suriname. *Can. J. Zool.* 74 : 267-277.
- GOODMAN D., 1981.- Life history of large mammals. In C.W. Fowler & T.D. Smith eds, *Dynamics of large mammals populations* : 415-436, John Wiley and Sons, New York.
- HEPPELL S.S., 1997.- On the importance of eggs. *Mar. Turtle Newsl.* 76 : 6-8.
- HUGHES G.R., 1996.- Nesting of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Tongaland, KwaZulu-Natal, South Africa, 1963-1995. *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 153-158.
- JAMES M. & K. MARTIN, 1998.- Few Leatherbacks reported in '97. *The Leatherbacker*, Winter 1998, 1.
- KAPPLER A., 1881.- *Holländisch-Guiana, Erlebnisse und Erfahrungen während eines 43-jährigen Aufenthalts in der Kolonie Surinam*, 495 p., Stuttgart.
- LAURENT L., 1993.- *Une approche de biologie de la conservation appliquée à la population de tortue marine Caretta caretta de Méditerranée*. 198 p., Université P. et M. Curie, Paris 6.
- LEBRETON J.-D. & P. ISENMANN, 1976.- Dynamique de la population camarguaise de mouettes rieuses *Larus ridibundus* L., un modèle mathématique. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 30 : 529-549.
- LESCURE J., LECHAT C., RIMBLOT F. & J. FRETEY, 1985.- Un modèle de couveuse thermostatée pour l'incubation en éclosérie des oeufs de Tortues marines. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 36 : 36-42.
- LIMPUS C. J. & N. NICHOLLS, 1988.- The southern oscillation regulates the annual numbers of green turtles (*Chelonia mydas*) breeding around northern Australia. *Aus. J. Wildl. Res.* 15 : 157.
- LIMPUS C. J. & N. NICHOLLS, 1994.- Progress report on the study of the interaction of the El Nino Southern Oscillation on annual *Chelonia mydas* numbers at the southern Great Barrier Reef rookeries. *Proceedings of the Australian Marine Turtle Conservation Workshop* (Sea World Nara Resort, Gold Coast, Queensland Department of Environment and Heritage, and Australian Nature Conservation Agency, Queensland, Australia, 14-17 November 1990) : 73-78.
- LOVICH J.E., 1996.- Possible demographic and ecologic consequences of sex ratio manipulation in turtles. *Chelon. Conserv. Biol.* 2(1) : 114-117.
- MCDONALD D.L. & P.H. DUTTON, 1996.- Use of PIT tags and photoidentification to revise remigration estimates of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in St-Croix, U.S. Virgin Islands, 1979-1985. *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 148-152.
- MROSOVSKY N. & M.H. GODFREY, 1995.- Manipulating sex ratios : turtle speed ahead! *Chelon. Conserv. Biol.* 1(3) : 238-240.
- MROSOVSKY N. & S.J. SHETTLEWORTH, 1982.- What double tagging can tell us. *Mar. turtle Newsl.* 22 : 11-15.

- PRITCHARD P.C.H., 1969.- Sea turtles of the Guianas. *Bull. Fla. State Mus., Biol. Sci.* 13 : 85-140.
- PRITCHARD P.C.H., 1971.- Sea turtles in French Guiana. *Marine turtles* : 38-40, IUCN.
- PRITCHARD P.C.H., 1973.- *Report on leatherback turtle research and conservation project in French Guiana*, WWF grant 1973.
- PRITCHARD P.C.H. 1982.- Nesting of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea* in Pacific Mexico, with a new estimate of the world population status. *Copeia* 1982 : 741-747.
- PRITCHARD P.C.H., 1988.- Sea turtles in Guyana. In B.A. Schroeder ed., *Proceedings of the eight annual conference on sea turtle biology and conservation* (Fort Fisher, North Carolina, 24-26 feb. 1988) : 85-87, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-214.
- PRITCHARD P.C.H., 1996.- Are leatherbacks really threatened with extinction? *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 303-305.
- PRITCHARD P.C.H., 1997.- Evolution, phylogeny, and current status. In P.L. Lutz and J.A. Musick eds, *The biology of sea turtles* : 1-28. CRC Press, New York.
- PROST M.-T., 1986.- Morphologie et dynamique côtières dans la région de Mana In *Le littoral Guyanais, fragilité de l'environnement* : 31-36, SEPANGUY, Cayenne.
- REICHART H.A. & J. FRETEY, 1993.- *WIDECAST sea turtle recovery action plan for Suriname*. 65 p., UNEP Caribbean Environment Programme, Kingston, Jamaica.
- SARTI M.L., ECKERT S.A., GARCIA T.N. & A.R. BARRAGAN, 1996.- Decline of the world's largest nesting assemblage of leatherback turtles. *Mar. Turt. Newsl.* 74 : 2-5.
- SCHULZ J.P., 1971.- Nesting beaches of sea turtles in west French Guiana. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. C*, 74 : 398-404.
- SPOTILA J.R., DUNHAM A.E., LESLIE A.J., STEYERMARK A.C., PLOTKIN P.T. & F.V. PALADINO, 1996.- Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea* : Are leatherback turtles going to extinct ? *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 209-222.
- STEYERMARK A.C., WILLIAMS K., SPOTILA J.R., PALADINO F.V., ROSTAL D.C., MORREALE S.J., KOBERG M.T. & R. ARAUZ, 1996.- Nesting leatherback turtles at Las Baulas National Park, Costa Rica. *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 173-183.
- VOGT R.C., 1994.- Temperature controlled sex determination as a tool for turtle conservation. *Chelon. Conserv. Biol.*, 1(2) : 159-162.
- ZUG G.R. & J.F. PARHAM, 1996.- Age and growth in leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* (Testudines : Dermochelyidae) : a skeletochronological analysis. *Chelon. Conserv. Biol.* 2(2) : 244-249.