

MORPHOLOGIE,
CROISSANCE INDIVIDUELLE ET DYNAMIQUE
DES POPULATIONS DE LA TORTUE VERTE
(*CHELONIA MYDAS* L.)
AU BANC D'ARGUIN
(REPUBLIQUE ISLAMIQUE DE MAURITANIE)

par A. LE TOQUIN *, E. GARMEL **, et J. TROTIGNON **

La Tortue verte *Chelonia mydas* a fait l'objet de nombreuses études à travers le monde. La plupart concernent principalement, la biologie de la reproduction (comportement, succès de la reproduction) et les migrations.

Un faible nombre envisagent la signification possible de la variabilité biométrique observée entre colonies. Enfin, croissance et dynamique des populations ne font encore l'objet que d'observations éparses ou d'hypothèses, malgré leur importance du fait des prélèvements souvent très lourds effectués par l'homme et des tentatives d'élevage industriel.

Une mission sur la côte mauritanienne, effectuée en juillet 1976, dans la région du Banc d'Arguin, nous a permis d'étudier un important matériel constitué de dossières de ces animaux. Ceux-ci sont pêchés localement, à des âges très variés, par les pêcheurs Imragen. La diversité et la grande originalité de ce matériel permettent d'aborder un certain nombre de points encore mal connus relatifs aux anomalies de l'écaillage et à la variabilité géographique de la taille et de la forme des dossières. Nous avons pu également établir la première courbe de croissance individuelle de l'espèce *in natura*. Ces différents résultats nous permettent de plus, d'envisager indirectement la notion de stratégie démographique chez *Chelonia mydas* en relation avec l'âge à la première reproduction et l'exploitation par l'homme.

(*) Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, 55, rue Buffon, 75005 Paris. Adresse actuelle : 104, rue Régnauld, 75013 Paris.

(**) Parc National du Banc d'Arguin, B.P. 124, Nouadhibou, République Islamique de Mauritanie.

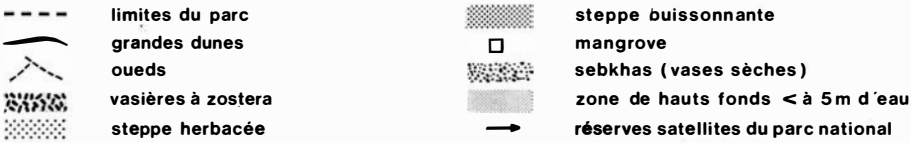
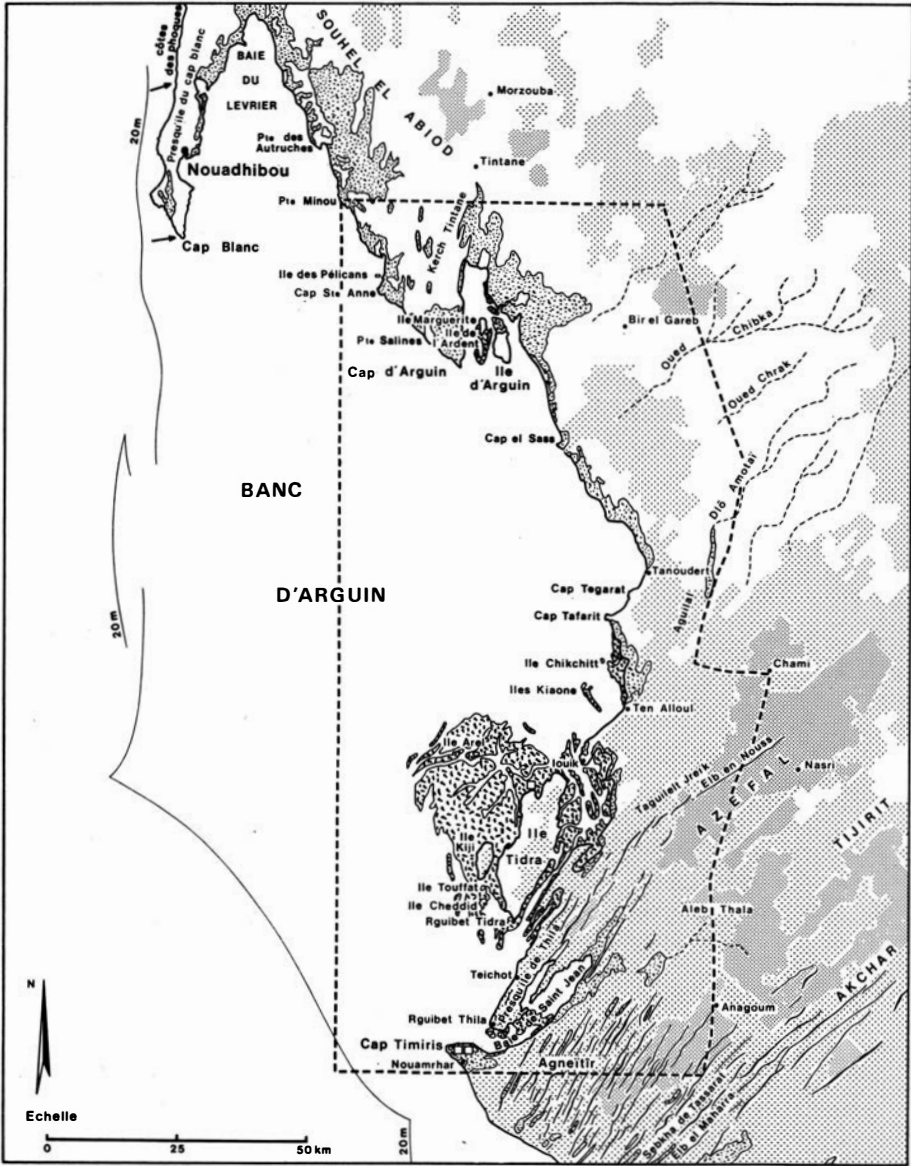


Figure 1. — La région du Banc d'Arguin.

1. — DESCRIPTION GENERALE DU MILIEU D'ETUDE

Le Banc d'Arguin est situé entre la ville de Nouadhibou et le cap Timiris au Sud (Figure 1). C'est une région naturelle particulièrement bien définie, qui doit son nom à la présence d'immenses hauts-fonds qui s'étendent entre la côte et l'accroche du plateau continental. Long de 150 kilomètres et large de 30 à 70 kilomètres, le Banc d'Arguin *sensu stricto* est couvert de vastes herbiers sous-marins à *Zostera holtii*, *Cymodocea nodosa*, et *Halodule wrightii* ; la profondeur de l'eau n'excède pas 5 mètres, sauf dans les nombreux chenaux qui sillonnent les vases, où la profondeur peut atteindre une quinzaine de mètres. Dans la partie méridionale du Banc, environ 400 km² de vasières émergent à marée basse et sept îles de taille très variable abritent d'importantes colonies d'oiseaux de mer.

Dans cette partie méridionale, le Banc s'étend le long de la côte même, tandis que dans sa partie septentrionale il s'en écarte d'une quarantaine de kilomètres, délimitant ainsi une zone où la profondeur de l'eau est nettement supérieure et peut atteindre une dizaine de mètres. La baie d'Arguin constitue en quelques sortes une enclave à l'extrémité Nord de cette zone puisque des hauts-fonds de faible étendue y apparaissent à nouveau autour de trois îles.

Abondante, semble-t-il dans toute la région, la Tortue verte *Chelonia mydas* est plus facilement visible dans les zones de vases émergentes, autour des îles. C'est là que les pêcheurs Imragen les capturent pour leur consommation, à l'aide de filets et, plus rarement, avec des sortes de harpons. Selon Maigret et al. (1976), ce sont 200 à 300 individus qui sont pêchés annuellement sur le banc. Après utilisation de la viande, les carapaces sont abandonnées à la périphérie des villages ou utilisées pour entreposer le sel, fabriquer des enclos à chèvres ou construire des pare-feux pour les foyers. C'est sur ces carapaces abandonnées qu'ont été effectuées les études ; quelques individus fraîchement pêchés ont été également examinés.

Précisons enfin que la Tortue caret *Caretta caretta* se trouve aussi en très petit nombre dans la région et que la zone du Banc d'Arguin vient d'être constituée en Parc National (1 200 00 ha).

2. — CONDITIONS DE TRAVAIL

2.1. TECHNIQUE DE MESURE

Selon les auteurs, deux techniques de mesure de la longueur et de la largeur de la carapace sont utilisées :

— mesure avec un mètre ruban en suivant la courbure de la carapace (« overshell length ») ;

— mesure avec un compas selon l'axe de symétrie de la carapace pour la longueur, et perpendiculairement à celui-ci, au maximum de largeur de la carapace, pour la largeur. Préconisée par Hirth et Carr (1970), c'est la technique que nous avons utilisée. Les mesures ont été prises au demi-centimètre près. Frazier (1971) et Simon et Parkes (1976) indiquent une relation linéaire pour passer d'une mesure à l'autre. Nous nous abstenons toutefois ici de retenir les données acquises avec le mètre ruban pour nos comparaisons et ceci pour trois raisons : 1) la relation, quantifiée seulement par Frazier (loc. cit.) n'a pas été testée statistiquement et son emploi peut introduire un biais dans la variabilité des résultats ; 2) les paramètres de la relation peuvent être spécifiques de la population étudiée et enfin 3) Bustard (1972 : 121) mentionne l'existence de trois types de carapaces aux courbures différentes, sur des femelles nicheuses dans les mêmes localités et dont les proportions varient d'année en année ; ces trois types peuvent transparaître dans les mensurations effectuées à l'aide d'un ruban, celles-ci intégrant non seulement la largeur ou la longueur mais également la hauteur de la dossière. Les mesures de la première écaille vertébrale ont été effectuées avec un pied à coulisse au 1/10^e mm.

2.2. MÉTHODES STATISTIQUES

Plusieurs techniques statistiques sont employées. La comparaison des proportions est effectuée soit à l'aide du test χ^2 soit, dans le cas où les effectifs sont trop faibles, à l'aide du test exact. Dans l'étude des relations entre les diverses mensurations retenues, le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson est utilisé comme critère de sélection entre les différents types de régressions testés. Le coefficient de corrélation de rangs de Spearman est utilisé pour tester l'hypothèse d'une relation entre les taux d'anomalies des dossières et l'âge des individus correspondants. Une méthode non-paramétrique basée sur le test exact (Tsutakawa et Hewett 1977) a été utilisée pour la comparaison des droites de régression ; cette méthode a été employée avec différents changements de variables. Enfin les courbes complexes de distribution de fréquences résultant de l'association de plusieurs courbes de Gauss ont été décomposées grâce à la méthode de Bhattacharya (1967). Indiquons enfin que la majorité des calculs a été effectuée sur ordinateur IBM 370-168 du C.I.R.C.E./C.N.R.S. à l'aide d'un terminal installé au C.R. B.P.O.

3. — ANOMALIES DE L'ÉCAILLURE

Des anomalies affectent l'écaillure des tortues. Elles se manifestent par des modifications de forme ou de taille, et des divisions

ou fusions, partielles ou totales, des écailles ; l'augmentation de leur nombre étant le phénomène le plus courant (Villiers 1958).

Les observations effectuées sur le Banc d'Arguin concernent l'écaillure de la dossière, afin de permettre des comparaisons avec les données publiées dans la littérature. Rappelons que la dossière de *Chelonia mydas* comporte normalement 5 écailles vertébrales,

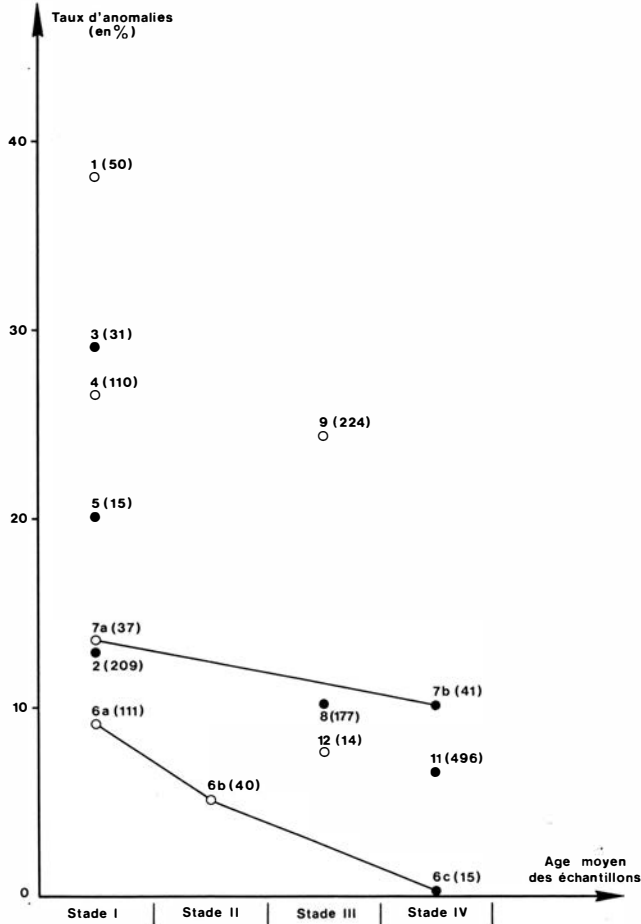


Figure 2. — Relation entre le taux d'anomalies des dossières et l'âge moyen de différents échantillons de *Chelonia mydas* à travers le monde.

● = taux d'anomalies ; o = taux minimum d'anomalies.

Les numéros correspondent au tableau I. Les nombres entre parenthèses indiquent la taille de l'échantillon.

St. I : juvéniles à l'éclosion. St. II : immatures âgés d'un an.

St. III : immatures âgés de plus d'un an accompagnés éventuellement d'adultes.
St. IV : individus nicheurs.

4 × 2 écailles costales, 12 × 2 écailles marginales, et une écaille nuchale. La nomenclature retenue est celle de Bergounioux (1955).

Nous entendons par taux d'anomalies le nombre de dossières présentant une ou plusieurs anomalies rapporté au nombre total de dossières examinées. Dans un premier temps, notre analyse portera sur les taux d'anomalies observés sur divers échantillons puis, dans un deuxième temps, sur la nature de celles-ci.

3.1. TAUX D'ANOMALIES

En de nombreuses localités à travers le monde, des chercheurs ont étudié l'écaillage de la dossière de *Chelonia mydas*. Les taux d'anomalies notés sont représentés sur la figure 2 en tenant compte de l'âge des individus examinés. La figure 3 indique la localisation

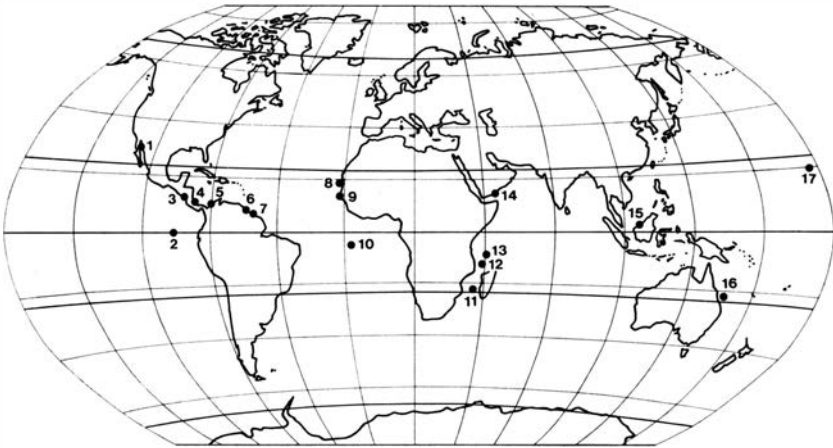


Figure 3. — Carte des différentes localités citées dans la présente publication. **Légendes :** (1) Ile Angel de la Guarda (Golfe de Californie) ; (2) Iles Galapagos ; (3) Playa naranjo (Costa Rica) ; (4) Tortuguero (Costa Rica) ; (5) Buritaca (Colombie) ; (6) Shell Beach (Guyane anglaise) ; (7) Bigi Santi (Surinam) ; (8) Banc d'Arguin (Mauritanie) ; (9) Sénégal ; (10) Ile de l'Ascension ; (11) Ile d'Europa ; (12) Archipel des Comores ; (13) Atoll d'Aldabra ; (14) Yémen ; (15) Sarawak ; (16) Ile du Héron ; (17) Iles Hawaï.

de ces observations. L'examen de la figure 2 montre une décroissance globale nette du taux d'anomalies avec l'âge, de l'éclosion à la maturité. Elle est statistiquement significative au seuil de 1 % selon le coefficient de corrélation de Spearman ($r = -0.65$, $r_{0.01} = -0.65$ avec 14 couples). Cette nette évolution sur l'ensemble des colonies l'est également au niveau d'une même localité comme le montrent les données de l'atoll d'Aldabra et de Moheli ($p < 0.10$). Schulz (1975) note également : « Variations in the normal pattern of costal and vertebral scutes (...) are very rare in adults females nesting in Surinam, but not in newly hatched young ».

TABLEAU I
Fréquence des carapaces à anomalies selon les types d'écailles concernées, dans différentes localités à travers le monde chez Chelonia mydas. Les numéros correspondent à la figure n° 1.

Localités	Nombre de Carapaces Anormales	Sexe Age	Fréquences des carapaces à anomalies portant sur les écailles						Références
			Vertébrales	Costales	C. gauche	C. droite	marginales	± fendues	
1 <i>Playa Naranjo</i> (Costa Rica, Océan Pacifique)	19	Juveniles à l'éclosion	19	-	-	-	-	-	Cornelius 1976
2 <i>Ile du Héron</i> (Australie)	12	Juveniles à l'éclosion	11	7	4	7	3	1	Moorhouse 1933
3 <i>Iles Galapagos</i>	9	Juveniles à l'éclosion	6	3	-	-	0	3	Coker 1905
	4	29	Juveniles à l'éclosion	27	8	-	-	-	Pritchard 1971
5 <i>Ile Europa</i> (Canal de Mozambique)	3	Juveniles à l'éclosion	3	1	0	1	0	0	Bonaric et Bons 1971
6a <i>Atoll d'Aldabra</i> (Canal de Mozambique)	≥10	Juveniles à l'éclosion	10	7	7	4	7	0	Honegger 1967
	6b	2	Im. 1 an	2	0	0	0	0	
7a <i>Moheli</i> (Archipel des Comores)	≥5	Juveniles à l'éclosion	5	1	1	1	4	0	Frazier 1977
	7b	4	♀♀ Ad.	1	3	2	1	0	
8 <i>Banc d'Arguin</i>	18	Im. Ad. ?	11	10	8	4	1	2 (-5)	Présente étude
9 <i>Isla Angel de la Guarda</i> (Golfe de Californie)	≅ 54	Im. Ad. ?	54	23	15	14	28	-	Caldwell 1962 a
10 <i>Ceylan</i>	3	♂♂, ♀♀ Im. Ad.	3	2	-	-	-	-	Deranyagala 1939
11 <i>Ile de l'Ascension</i>	31	♀♀ Ad.	21	-	16	9	0	0	Simon et Parkes 1976
12 <i>Sénégal</i>	1	♀ Ad.	1	1	0	1	0	0	Cadenat 1957

3.2. NATURE DES ANOMALIES

Dans l'échantillon étudié sur le Banc d'Arguin seule une augmentation du nombre d'écaillés a été observée. Une division d'écaillé marginale a été notée tandis que l'essentiel des variations portait sur les écaillés vertébrales (11 cas) et costales (10 cas) (Tableau I). Les dossières les plus remaniées comportaient notamment :

- 8 écaillés vertébrales, 5 écaillés costales gauches et 13 écaillés marginales gauches ;
- 7 écaillés vertébrales, 6 écaillés costales gauches et 5 écaillés costales droites.

Brongersma (1968) cite le cas d'une carapace du Surinam comportant 6 écaillés vertébrales et (7 + 5) écaillés costales. Selon les données du tableau I, il n'existe apparemment pas de dissymétrie dans les malformations de l'écaillure. L'apport des écaillés costales gauches au taux d'anomalies est ainsi statistiquement identique à celui des écaillés costales droites ($p > 0.30$). De plus les anomalies sur les écaillés costales et les écaillés vertébrales apparaissent significativement liées comme le révèlent les données du Banc d'Arguin (Tableau II ; $p < 10^{-5}$), de l'île du Héron (Moorhouse, 1933 ; $p < 2.10^{-5}$) et des îles Galapagos (Pritchard, 1971 ; $p < 6.10^{-3}$). Ces résultats montrent clairement un remaniement souvent important de l'écaillure dans la mesure où celle-ci est anormale.

TABLEAU II

Etude de l'association des anomalies portant sur les écaillés vertébrales et les écaillés costales sur un échantillon de 172 dossières du Banc d'Arguin.

Effectifs des carapaces à écaillés dorsales	Effectifs des carapaces à écaillés vertébrales		Totaux
	Sans anomalies	Avec anomalies	
Sans anomalies	161	5	166
Avec anomalies	4	7	11
Totaux	165	12	177

4. — ETUDES DE LA FORME DE LA DOSSIERE

La relation mathématique entre la longueur et la largeur de la carapace permet d'aborder l'étude de la forme et de ses variations, notamment géographiques. Cette approche a déjà été réalisée par plusieurs auteurs sur des tortues d'eau douce : Mosimann (1958) sur *Chrysemys picta marginata* (Ohio), *Graptemys geographica*, et *Sternotherus odoratus*, Jolicœur et Mosimann (1960) sur *Chrysemys picta marginata* (Canada), Jackson (1970) sur *Pseudemys concinna suwanniensis*, etc. Dans leur ensemble, les résultats montrent que le meilleur ajustement est obtenu par transfor-

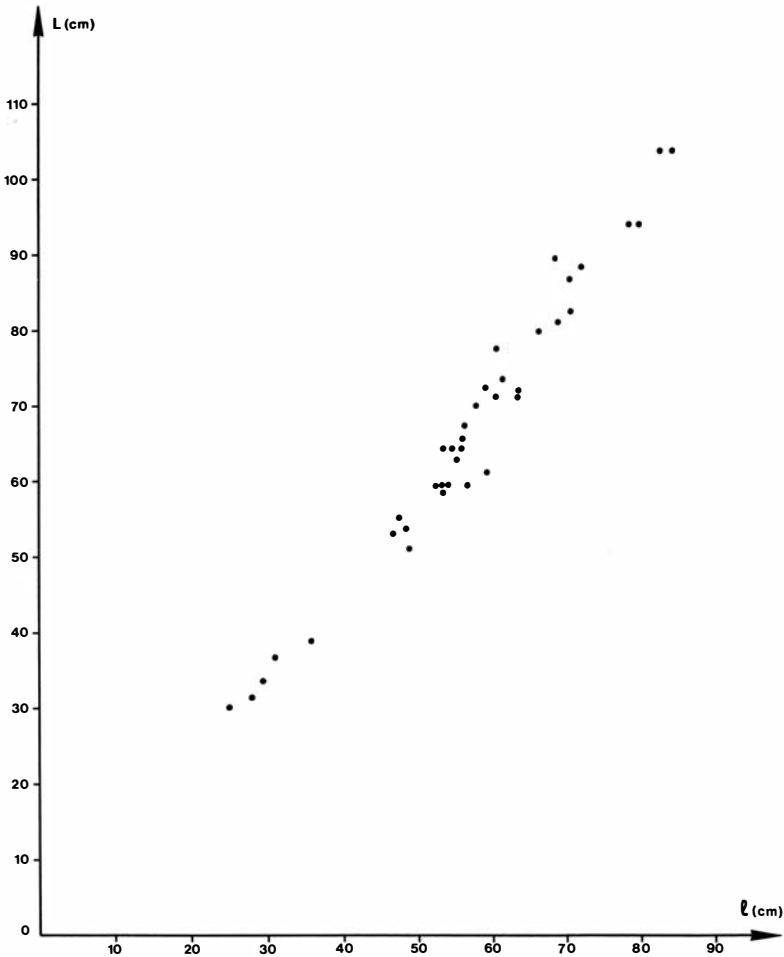


Figure 4. — Relation existant entre la longueur (L) et la largeur (l) de 38 dossières de *Chelonia mydas* mesurées sur le Banc d'Arguin.

mation logarithmique des deux mensurations ; la relation est alors de nature allométrique. Sur 11 échantillons examinés appartenant aux 4 espèces et sous-espèces précitées, et concernant des mâles, des femelles ou des immatures, le coefficient d'allométrie moyen est 1.20 (écart-type estimé $S = 0.05$). Cette étude a également été réalisée chez la tortue marine *Caretta caretta*, avec deux individus élevés en captivité (Uchida, 1967). La relation présente un point d'inflexion à ca. 57 mm ; le coefficient d'allométrie devient alors égal à 0.97. La figure 4 traduit la relation longueur-largeur selon 42 dossières de *Ch. mydas* de différentes tailles examinées sur le Banc d'Arguin. Les calculs montrent que celle-ci est également de nature allométrique (Tableau III). Le coefficient d'allométrie ($b = 1.09$), proche de l'unité, est compris entre ceux observés sur les tortues d'eau douce précitées ($b = 1.20$) et celui observé chez *Caretta caretta* ($b = .97$).

TABLEAU III

Relation entre longueur (L) et largeur (l) de la dossière en différentes localités :

a, b : coefficients de la relation $L = a l^b$.

r : coefficient de corrélation de Bravais-Pearson.

** Le calcul a été effectué sur des points moyens.*

Localités	Sexe /Age	Effectifs	a	b	r	Références
Shell Beach (Guyane anglaise)	♀♀ Ad.	43	3.78	.76	.33	Pritchard 1969
Bigi Santi (Surinam)	♀♀ Ad.	31	.76	1.12	.63	Pritchard 1969
Banc d'Arguin	Im., Ad. ?	42	.82	1.09	.99	Présente étude
Sarawak	♀♀ Ad.	10	.03	1.93	.67	Hendrickson 1958
Yémen	♀♀ Ad.	12 *	.02	2.01	.96	Hirth et Carr 1970
Ile Europa (Canal de Mozambique)	♀♀ Ad.	19	4.48	.72	.60	Servan 1976
Atoll d'Aldabra (Canal de Mozambique)	♂♂ Ad.	10	2.82	.82	.80	Hirth et Carr 1970

Parallèlement, le tableau III expose les résultats obtenus de façon identique sur des données publiées dans la littérature et concernant des individus nicheurs de différentes colonies à travers le monde. La qualité des ajustements, mesurée par le coefficient de corrélation, y est très variable. Les coefficients d'allomé-

trie le sont également mais les effectifs étant faibles sans doute s'agit-il, au moins en partie, de fluctuations dues à l'échantillonnage. La comparaison des relations obtenues sur les femelles adultes examinées par Pritchard (1969) en Guyane anglaise et au Surinam vérifiée d'ailleurs cette hypothèse. L'homogénéité de forme de la dossière entre les femelles adultes de ces deux colonies est ainsi manifeste ($\chi^2 = 0.69$, $\chi^2_{0.05} = 3.84$, avec 1 d. d. l.).

Dans une deuxième analyse, il est tentant de comparer, selon le même protocole, les données recueillies globalement par Pritchard à celles obtenues par nous en Mauritanie. La différence observée n'est pas significative ($\chi^2 = 3.25$, $\chi^2_{0.05} = 3.84$, avec 1 d. d. l.). Toutefois, cette analyse n'est mentionnée qu'à titre indicatif compte tenu de la présence probable de mâles dans notre échantillon à la différence de celui présenté par Pritchard. Il se pose ainsi le problème du dimorphisme sexuel. Frazier (1971) travaillant sur des adultes d'Aldabra n'observe aucune différence significative entre les pentes des relations linéaires longueur-largeur établies sur des mâles et des femelles. De même, il n'en note pas lors de la comparaison des rapports largeur/longueur par l'analyse de variance ($p > 0.20$). Cependant chacune de ces approches est critiquable du fait de la relation fondamentalement non linéaire reliant la longueur à la largeur. L'emploi du rapport largeur/longueur comme l'ont fait également d'autres auteurs (Caldwell (1962 a), Carr et Hirth (1962), Kaufmann (1975), Cornelius (1976), etc.) est en effet à proscrire s'il ne traite pas d'individus de tailles identiques. Par contre l'examen de la figure 5 de l'article de Hirth et Carr (1970) permet de considérer que chez les nicheurs du Golfe d'Aden les femelles sont, à longueur de dossière identique, plus larges d'environ 3,3 cm par rapport aux mâles.

5. — ETUDE DE LA CROISSANCE

Aucun critère ne permet, à notre connaissance, de déterminer avec certitude l'âge d'une Tortue verte. Les stries d'accroissement des écailles ne semblent en effet d'aucun secours. Une courbe de croissance *in natura* pouvant pallier cette absence est également inexistante faute de contrôle de tortues marquées à l'éclosion. Les seules données concernant la croissance ont trait soit à des jeunes élevés en captivité durant au plus leurs trois premières années, soit encore à des individus immatures marqués et contrôlés après une durée de port de bague allant de quelques mois à quelques années (Balazs 1979, Limpus 1979). Aussi proposons-nous ici une approche radicalement différente. La figure 5 représente l'histogramme de fréquence des hauteurs de la première écaille vertébrale obtenu sur le Banc d'Arguin. D'après ces données, il nous est apparu possible de reconstituer la courbe de croissance moyen-

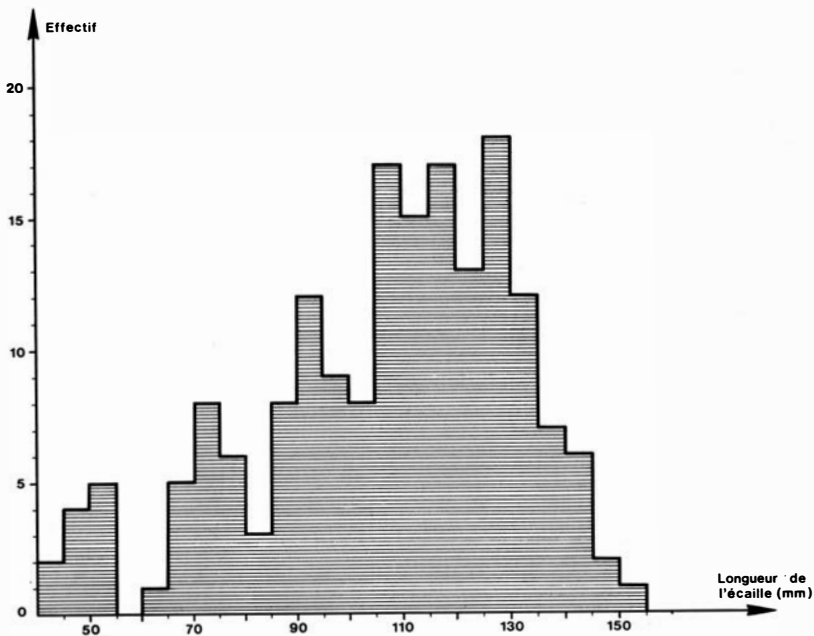


Figure 5. — Histogramme des fréquences de la longueur de la première écaille vertébrale mesurée sur 179 dossières au Banc d'Arguin.

nant quelques hypothèses. La saison de reproduction étant courte, au vu des données recueillies localement, on suppose que la courbe complexe obtenue représente l'association de n classes d'âge séparées par des intervalles successifs de un an les unes des autres. La distribution des hauteurs chez l'ensemble des individus d'une même classe d'âge est supposée gaussienne. Définie par une moyenne et une variance, elle correspond à une composante dans l'échantillon. Dans la suite de l'article, les termes de composante et de classe d'âge seront utilisés indifféremment.

Les tortues étant présentes toute l'année et la pêche par les Imragens s'effectuant parallèlement, l'âge de chacune de ces classes sera pris égal à $(x + 0,5)$ années ; x représente le nombre entier de saisons de reproduction écoulées depuis la naissance de la classe d'âge considérée. L'âge sera estimé à l'aide des données de la littérature, après établissement de la relation longueur de la dossière-hauteur de la première écaille vertébrale. Le sexe des individus étudiés étant inconnu, on supposera, en première approximation, que le dimorphisme sexuel selon la longueur de la dossière est négligeable à âge égal pendant toute la durée de la croissance précédant la première reproduction.

5.1. DÉFINITION DE LA RELATION DE CONVERSION LONGUEUR DE LA DOSSIÈRE - HAUTEUR DE LA PREMIÈRE ÉCAILLE VERTÉBRALE

La mesure d'une carapace à l'aide d'un compas constitue une technique relativement longue et peu légère. De plus l'utilisation au Banc d'Arguin des carapaces, dressées verticalement dans le sable comme abris pour les chèvres ou comme pare-feux, nous interdisait nombre de mensurations. Compte tenu de ces impératifs, présents et à venir, mais également de la nécessité d'obtenir un échantillon suffisamment important, nous avons choisi de retenir une autre mensuration, qui devait être plus aisée à relever, plus rapide, et susceptible de permettre une conversion suffisamment précise avec la longueur de la carapace, cette dernière étant adoptée universellement.

Notre attention s'est portée initialement sur la hauteur de l'écaille nuchale, mais ses déformations trop irrégulières sur les individus morts nous l'a fait rejeter ; nous avons eu, en cela, moins de succès que Bonaric et Bons (1971). Par la suite, nous avons pris la hauteur de la première écaille vertébrale située immédiatement après l'écaille nuchale. Bourn et Coe (1978) ont également opéré dans le même esprit en retenant dans leur étude sur la croissance de *Geochelone gigantea* la longueur de la troisième écaille vertébrale.

La mesure est effectuée suivant l'axe de symétrie de la dossière à l'aide d'un pied à coulisse. L'examen sur place des données ainsi obtenues nous a convaincu que cette technique possédait les trois qualités requises. Nous avons donc établi 81 couples de mensurations longueur de la dossière (L) - hauteur de la première écaille vertébrale (V) (Figure 6). Les carapaces étudiées mesuraient de 30 à 119 cm, avec une moyenne de 78,2 cm et un écart type de 19,86 cm. La relation mathématique optimale entre ces deux variables est allométrique :

$$L = 7.08 V^{1.02} \quad (r = .96), \text{ avec } L \text{ et } V \text{ en cm.} \quad (1)$$

5.2. DÉFINITION BIOMÉTRIQUE DES CLASSES D'ÂGE

La méthode de Bhattacharya (1967) permet de décomposer une courbe complexe en isolant les différentes composantes gaussiennes, caractérisées par leurs moyenne, écart type et effectif. Cette méthode ayant été maintes fois utilisée en biologie, nous ne reviendrons pas sur son principe. Rappelons toutefois que son utilisation nécessite principalement des composantes suffisamment distinctes. Dans un premier temps nous l'avons appliquée à l'échantillon de 179 mesures d'écailles vertébrales (figure 5), en appliquant ensuite, la conversion en longueur de dossières grâce à la relation précédemment établie (Tableau IV). Le coefficient d'allométrie proche de l'unité ($b = 1.02$) ne modifie pas notable-

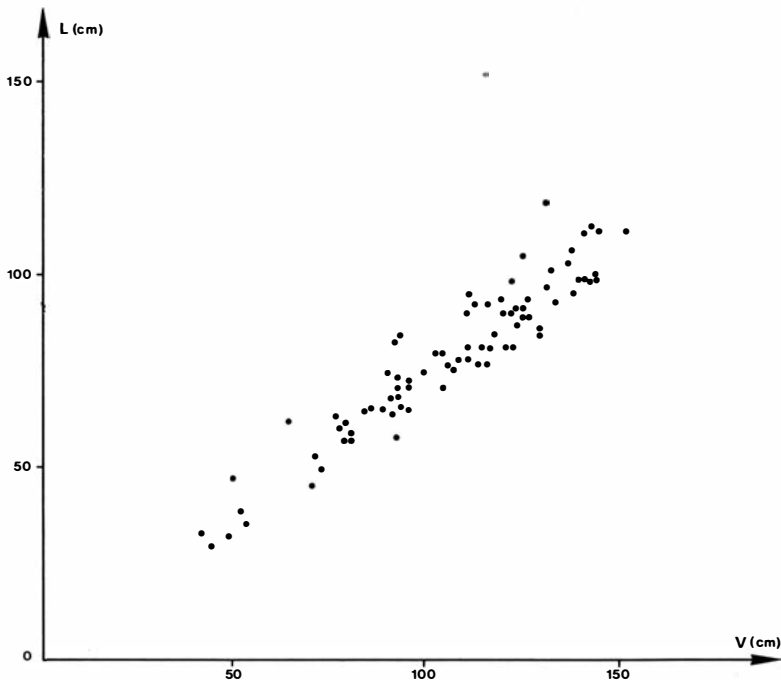


Figure 6. — Relation existant entre la longueur de la dossière (L) et la hauteur de la première écaille vertébrale (V) de 81 dossières de *Chelonia mydas* mesurées sur le Banc d'Arguin.

ment la distribution gaussienne lors de la conversion. Dans un deuxième temps, et afin de mieux resituer nos observations parmi celles effectuées par d'autres auteurs, nous avons appliqué cette méthode aux données concernant des colonies de reproduction (cf. paragraphe 6). L'analyse du tableau IV révèle donc la présence dans notre échantillon du Banc d'Arguin de sept classes d'âge bien différenciées par leur longueur moyenne de carapace.

5.3. DÉFINITION DE LA COURBE DE CROISSANCE

Les données les plus suivies sur la croissance en captivité de *Chelonia mydas* sont celles de Hendrickson (1958), Caldwell (1962b) et Kaufmann (1975). Nous les avons reportées sur la figure 7, parallèlement aux composantes définies sur notre matériel. Le lot indigène élevé par Hendrickson à Sarawak (Mer de Chine) montre une croissance sensiblement identique à celle observée par Kaufmann sur des individus également indigènes en Colombie (Mer des Caraïbes). Caldwell obtient, en revanche, sur

des individus du Costa Rica (Mer des Caraïbes) et élevés en Floride une croissance plus lente : ainsi, à taille égale de ca. 40 cm, la différence d'âge est de 1 an entre les courbes observées d'une part par Hendrickson et Kaufmann (ca. 2 ans) et d'autre part par Caldwell (ca. 3 ans). Ce ralentissement notable semble s'expliquer, comme le souligne Caldwell, par les conditions de vie tempérées de son élevage en Floride face à l'environnement tropical des élevages menés par Hendrickson à Sarawak et Kaufmann en Colombie.

TABLEAU IV

Caractéristiques biométriques des différentes classes d'âge définies sur un échantillon de 179 dossiers de Chelonia mydas du Banc d'Arguin.

* Composante définie sur la longueur des carapaces elle-même.

Composantes	Longueur de l'écaille vertébrale (en mm)		Longueur de la dossière (en cm)	Age estimé (années)
	Moyenne	Ecart Type	Moyenne	
C1	48.9	3.75	35.7	1.5
C2	74.0	6.46	54.5	2.5
C3	92.5	6.30	68.5	3.5
C4	107.5	4.40	79.8	4.5
C5	129.0	4.96	96.1	5.5
C6	(144.3)	(.79)	107.8	6.5
C7*	-	-	114.7	7.5

La comparaison de notre matériel avec ces courbes montre clairement l'absence de très jeunes individus dans notre échantillon. Cette absence a été constatée sur l'ensemble du globe (Hirth, 1971). Ainsi, en dehors des juvéniles à l'éclosion et mesurant ca. 5 cm, les plus petits individus semble-t-il jamais capturés mesuraient ca. 23 cm (Schmidt, 1916, Latham, 1969, in Hirth,

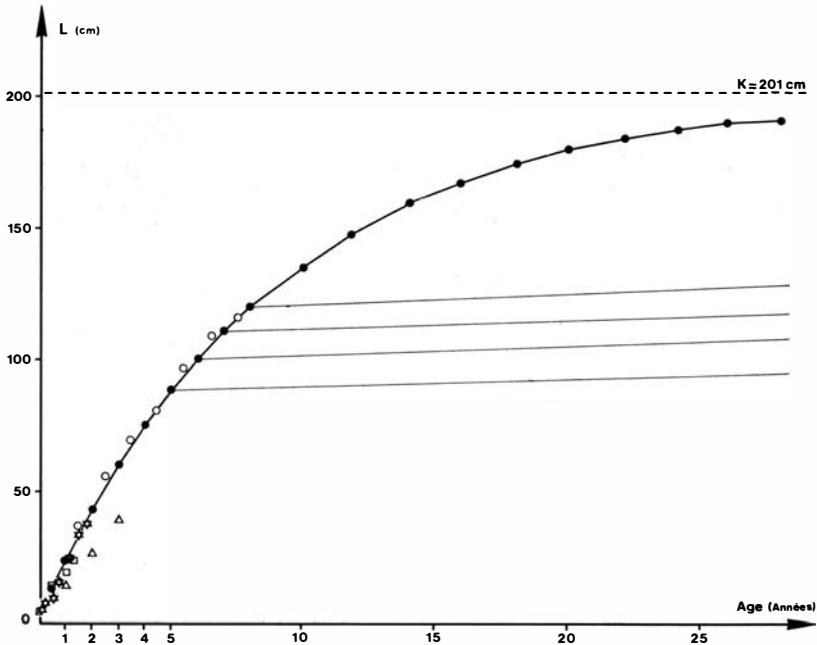


Figure 7. — Données sur la croissance obtenues par différents auteurs chez des spécimens de *Chelonia mydas* élevés en captivité (Δ \square \star) et courbe de croissance individuelle proposée pour la population mauritanienne (\bullet) après examen de 177 dossières (o) (Cf. texte).

Δ = Caldwell (1962 b), \square = Kaufmann (1975), \star = Hendrickson (1958).

1971). L'explication généralement retenue est que sitôt l'éclosion et durant environ leur première année d'existence, (« the lost year » in Carr et al., 1978), les jeunes mèneraient une vie pélagique liée à un régime carnivore (Pritchard, 1976).

En considérant donc les courbes de croissance obtenues par Hendrickson et Kaufmann et la « disparition » des jeunes pendant environ leur première année, la première classe d'âge détectée sur le Banc d'Arguin concernerait les individus âgés de 1 à 2 ans, soit en moyenne de 1,5 ans. Notre courbe de croissance ainsi définie est représentée sur la figure 7. Sept composantes ayant été isolées, l'âge de la dernière serait de ca. 7,5 ans minimum (cf. infra).

Plusieurs équations théoriques permettent de décrire les courbes de croissance individuelle. L'équation logistique (2) et l'équation de Von Bertalanffy (3) sont les plus couramment utilisées (Beverton et Holt, 1957, Ricklefs, 1972, Ricker, 1975, Yamaguchi, 1975).

$$L = L_{\infty} (1 + b e^{-Kt})^{-1} \quad (2)$$

$$L = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (3)$$

L = longueur de la dossière au temps t , ici en cm,
 L_{∞} = longueur « maximale » de la dossière,
 t = temps, ici exprimé en années,
 K = paramètre de croissance,
 t_0 = âge théorique auquel la longueur est nulle,
 b = constante.

De chacune d'elles, il est possible par exemple de dériver une nouvelle équation permettant de déterminer graphiquement L_{∞} , K et t_0 ou b (Yamaguchi, 1975) :

$$\frac{L_{t+\Delta t} - L_t}{L_{t+\Delta t}} = (1 - e^{-K L_{\Delta t}}) \left(1 - \frac{L_t}{L_{\infty}}\right) \quad (4)$$

$$\frac{dL_t}{dt} = K (L_{\infty} - L_t) \quad (5)$$

Cette technique graphique présente toutefois l'inconvénient de nécessiter des données obtenues à intervalles de temps très courts (Yamaguchi *loc. cit.*). Nos données ne satisfaisant pas à cette condition, nous avons choisi une technique très différente. Par le changement de variable approprié, il est possible de linéariser ces équations :

$$L_n \left(\frac{L_{\infty} - L}{L} \right) = -Kt + L_n b \quad (6)$$

$$L_n \left(\frac{L_{\infty} - L}{L_{\infty}} \right) = -K(t - t_0) \quad (7)$$

On fixe arbitrairement une longueur maximale L_{∞} correspondant à ces modèles de croissance (1) et on définit la régression correspondante. En renouvelant ce protocole un certain nombre de fois, avec un pas aussi petit qu'on le désire, il est possible de retenir la longueur L_{∞} offrant le meilleur ajustement avec les données (Ricker, *loc. cit.*). Le critère de choix retenu est le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson.

Après programmation, cet algorithme a été appliqué sur nos données mauritaniennes. Les coefficients de corrélation maximaux obtenus selon les deux modèles atteignent la même très haute valeur. Cela souligne, dans chaque cas, un très bon ajustement dans le domaine de variation des données.

(1) La longueur maximale proposée doit bien entendu être supérieure à la plus grande longueur observée dans l'échantillon ; dans le cas contraire, l'argument serait négatif ou nul.

$$L = \frac{129}{1 + 5,2316 e^{-.4983t}} \quad (r = .9981) \quad (8)$$

$$L = 201 (1 - e^{-.1103(t + .2912)}) \quad (r = .9981) \quad (9)$$

L'équation de Von Bertalanfy obtenue se révèle cependant la plus satisfaisante. D'une part, elle prédit une taille des tortues à la naissance (63,5 mm) voisine de celle observée en moyenne à travers le monde (ca. 50 mm ; Servan, 1976). La valeur déduite de l'équation logistique en est bien différente avec ses 207 mm. D'autre part, la taille maximale très élevée estimée avec l'équation de Von Bertalanfy ($L_{\infty} = 201$ cm) laisse supposer la possibilité d'existence d'individus adultes de très grande taille. Cela apparaît bien en accord avec les données des pêcheries de Floride et de l'Île de l'Ascension datant du siècle dernier (Carr et Caldwell, 1956, Carr et Hirth, 1962). On y relève en effet la pêche de tortues vertes pesant 800 livres et possédant une dossière longue d'environ 150 cm (1).

Basés sur des contrôles *in natura* d'animaux marqués, les récents travaux de Balazs (1979) aux îles Hawaï et de Limpus (1979) en Australie semblent révéler des taux de croissance annuels plus faibles que ceux déduits de notre échantillon mauritanien. Il faut toutefois émettre quelques réserves à ce sujet. D'une part les animaux étudiés par ces auteurs semblent bien appartenir à des populations plus petites que celles de l'Océan Atlantique. D'autre part, l'exposé succinct de ces auteurs ne permet pas de mesurer les éventuels effets (1) d'une croissance saisonnière et (2) d'une première reproduction dans le laps de temps séparant les marquages des contrôles (*cf. infra*). Enfin la considérable variabilité dans l'estimation de l'âge d'atteinte de la maturité selon les localités ne peut que laisser perplexe (11 à 58 ans !).

La courbe de croissance que nous proposons est représentée sur la figure 7. Elle correspond au modèle de von Bertalanfy et considère un individu « mauritanien » moyen ne subissant durant toute sa vie aucun arrêt même saisonnier, de sa croissance. Une cessation quasi totale et définitive de la croissance se produit toutefois avec la première reproduction. Cette observation résulte

(1) On est tenté de citer à ce propos deux très anciennes observations concernant des « tortues marines » sur le Banc d'Arguin. La première observation date de la fin du quinzième siècle et nous est transmise par un manuscrit de Valentim Fernandez (in Cenival et Monod, 1938) relatant les différents séjours d'un voyageur dans cette contrée. Parlant des tortues du Banc d'Arguin et des côtes de Guinée, il dit « il y en a (de) si grandes que leur carapace peut atteindre la hauteur d'un homme ». Par la suite, Le Maire (1695) indique qu'« elles sont fort grosses sur cette côte et il y en a abondance... Son écaille peut avoir au moins quinze pieds (ca. 5 mètres !) de tour ».

des travaux de Carr et Goodman (1970) et de Bustard (1972). L'examen des données exposées par Carr et Goodman révèle ainsi un accroissement annuel moyen de ca. 1,96 mm/an chez 447 femelles adultes marquées nicheuses au Costa Rica et recontrôlées au minimum deux ans après. Sur 11 individus recapturés au minimum après quatre ans, Bustard (*loc. cit.*) relève un accroissement inférieur à 1 mm/an. En accord avec ce phénomène et en anticipant sur les résultats acquis ci-après sur l'âge d'atteinte de la maturité (cf. 6), plusieurs options sont dérivées de la courbe de croissance de Von Bertalanffy et représentées sur la figure 7. Elles représentent le ralentissement de la croissance chez des individus adultes moyens s'étant reproduits pour la première fois à des âges différents.

6. — BIOMETRIE, MATURITE ET REPRODUCTION

Les données concernant la croissance des jeunes Tortues en captivité nous ont permis d'estimer l'âge des différentes composantes observées sur le Banc d'Arguin. Selon la même démarche méthodologique, les nombreuses données biométriques recueillies à travers le monde sur des tortues nicheuses vont nous permettre d'estimer l'âge d'atteinte de la maturité, celui de la première reproduction et sa variabilité inter/intra colonies.

Les échantillons de longueur de dossières de tortues nicheuses publiés in extenso (histogrammes, tableaux) dans la littérature ont donc été également étudiés à l'aide de la méthode de Bhattacharya. Notons que l'arrêt quasi-total et définitif de la croissance après la première reproduction, liée à une survie annuelle estimée généralement faible ($\leq 50\%$; Hirth et Schaffer, 1974) augmentent ici la fiabilité de cette méthode quand elle est appliquée aux adultes. Dans la mesure où elle a pu être utilisée, nous publions les résultats obtenus dans le tableau V ; ils concernent des femelles adultes et nicheuses de l'île de l'Ascension, du Surinam, de Guyane anglaise (Pritchard, 1969), du Costa Rica (Carr et Ogren, 1960), et des mâles adultes d'Aldabra (Frazier, *loc. cit.*). Les plus grandes composantes détectées sur le matériel mauritanien sont indiquées parallèlement ; rappelons que contrairement aux données précédentes, celui-ci considère des individus au statut sexuel et physiologique indéterminé. Les chiffres indiqués n'ont pas tous été obtenus avec la même précision dans cette approche ; c'est donc globalement qu'il convient de lire le tableau.

L'examen des résultats révèle la présence simultanée, en reproduction, de plusieurs composantes bien définies. On note également (1) une étonnante concordance entre les résultats obtenus sur l'ensemble des données américaines : les composantes sont sensiblement identiques. Un léger décalage apparaît cepen-

TABLEAU V

Mise en évidence des différentes composantes selon la longueur des dossières sur plusieurs colonies nicheuses et sur l'échantillon du Banc d'Arguin de Chelonia mydas.

Chaque composante est définie dans la mesure du possible, successivement de gauche à droite, par sa moyenne (en cm), son écart type (en cm) et son importance relative dans l'échantillon étudié.

Localités	Années	Sexe / Age	Effectifs totaux	1 ^{ère} Composante	2 ^{ème} Composante	3 ^{ème} Composante	4 ^{ème} Composante	Références
<i>Bigi Santi</i> (Surinam)	1966 - 68	♀♀ Ad.	31	- - -	105.1 - 16%	114.3 2.76 84%	- - -	Pritchard 1969
<i>Shell Beach</i> (Guyane anglaise)	1964 - 67	♀♀ Ad.	43	97.8 - 7%	106.9 2.28 82%	115.4 (1.89) 11%	- - -	Pritchard 1969
<i>Tortuguero</i> (Costa Rica, Mer des Caraïbes)	1956 - 57	♀♀ Ad.	311	99.6 4.51 95%	105.4 - 4%	113.0 - 1%	- - -	Carr et Ogren 1960
<i>Ile Ascension</i> (Océan Atlantique)	1960 ?	♀♀ Ad.	ca. 224	(101.6) (3.9) 40%	111.5 5.00 55%	122.4 - 4%	134.6 - 1%	Pritchard 1969
<i>Banc d'Arguin</i>	≤ 1976	Im., Ad.?	46	96.1 (5.30) 83%	107.8 - 11%	114.7 - 7%	- - -	Présente étude
<i>Atoll d'Aldabra</i> (Canal de Mozambique)	1967 - 68	♂♂ Ad.	83	95.8 3.82 84%	103.3 - 15%	111.3 0. 1%	- - -	Frazier 1971

dant avec l'île de l'Ascension, ceci en relation avec (2) un intervalle remarquablement constant et identique intra/inter localités, aux fluctuations aléatoires près, pour l'Amérique et la Mauritanie ($m = 8,3$ cm, $S = 1,68$ cm) ; la colonie de l'île de l'Ascension étant également mise à part ($m = 11,0$ cm, $S = 1,15$ cm) ; (3) La première composante nicheuse est généralement la même sur toutes les colonies de reproduction ; enfin (4) les proportions de chacune des composantes varient grandement selon les localités. Enfin les mâles nicheurs d'Aldabra semblent légèrement plus petits que les femelles nicheuses de toute autre colonie.

Précisons que les différentes proportions des composantes apparaissent représentatives de la biométrie de la population nicheuse. En effet, aucune variation statistique significative de la taille des nicheurs n'apparaît sur la colonie de Tortuguero (Costa Rica) en relation avec :

(1) la date de reproduction :

— juillet/août 1955 : $\chi^2 = 9.93$ $\chi^2_{0.50} = 14.34$, avec 15 d.d.l.

(Carr et Giovannoli, 1957) ;

— juillet/août 1956 : $\chi^2 = 4.36$ $\chi^2_{0.25} = 5.39$, avec 4 d.d.l.

(Carr et Ogren, 1960) ;

(2) la saison de reproduction :

— 1956/1957 : $\chi^2 = 2.65$ $\chi^2_{0.25} = 7.84$, avec 6 d.d.l.

(Carr et Ogren, loc. cit.).

La remarquable homogénéité biométrique de ces résultats vient à l'appui de l'hypothèse d'une identité de la biologie du développement (croissance, maturité) entre les différentes localités (colonies nicheuses, population mauritanienne).

De fait dans cette hypothèse la maturité apparaîtrait, aux fluctuations d'échantillonnages près, au même âge sur les colonies atlantiques. Selon notre modèle de croissance, elle serait atteinte à l'âge de ca. 5,5 ans (composante ca. 95-100 mm) (cf. 5.3). Cette estimation est une moyenne au regard de celles de la littérature : 4-6 ans selon Hendrickson (1958) (1), 5 ans selon Carr (1968 in Bustard, 1972), 8 ans selon Caldwell (1962) et un minimum de 8 ans selon Bustard (loc. cit.). Cette estimation sera rediscutée plus loin en relation avec les facteurs du milieu.

L'existence générale de plusieurs composantes chez les individus nicheurs, liée à l'arrêt quasi total de la croissance après la première reproduction (cf. 5.3), permet de considérer que l'âge

(1) Hendrickson parvient à ce résultat en considérant un accroissement annuel et absolu constant, en contradiction avec nos observations (Cf. 5.2.).

auquel celle-ci survient serait variable (1) selon les individus et (2) selon les colonies. Ainsi, la majorité des individus au sein d'une même colonie, peut devenir reproductrice au même âge, comme le montre la présence massive de ceux-ci dans une seule composante (ex. Surinam, Guyane anglaise, Tortuguero). Les femelles de l'Île de l'Ascension, en revanche, se partagent entre deux composantes et ceci en proportions très voisines. Les femelles du Costa Rica se reproduiraient très tôt, dès l'atteinte de la maturité. En moyenne, l'âge de la première reproduction serait ensuite de plus en plus tardif si l'on considère respectivement les colonies de l'Île de l'Ascension, de Guyane anglaise et du Surinam. La nature du matériel examiné sur le Banc d'Arguin ne permet pas de déterminer si les carapaces les plus grandes correspondent ou non à des individus s'étant reproduits. Nous ne pouvons donc situer, de ce point de vue, la population mauritanienne par rapport aux autres populations de l'espèce.

De l'analyse comparée des données recueillies sur les colonies nicheuses, il semble donc que si la maturité chez les femelles est atteinte partout au même âge, par contre l'âge moyen à la première reproduction varie grandement selon les localités. La résultante de ce phénomène serait la fréquente apparition d'un certain nombre d'individus que nous qualifierons d'inemployés, aptes à la reproduction quoique n'y participant pas. Ce lot d'individus peut être interprété comme un facteur régulateur de la densité de la population. Son effectif serait d'autant plus important que la population concernée serait proche de l'équilibre naturel. A l'inverse, dans les colonies très menacées, proches de l'extinction, l'essentiel ou la quasi-totalité des tortues matures se reproduiraient et l'effectif d'inemployés serait négligeable ou nul.

L'importance de ce lot d'inemployés est naturellement à mettre en parallèle avec l'exploitation universelle de la Tortue verte par l'homme. Le nombre d'inemployés serait ainsi dans une certaine mesure, indicatif de l'impact de la collecte des œufs et/ou de la pêche, et évoluerait inversement avec celui-ci. Les individus d'aucune colonie ne semblent à l'abri des prélèvements exercés par l'homme sur eux-mêmes et/ou leurs œufs, même si l'impact à courte et longue échéance est très variable selon les populations. Des données chiffrées précises et spécifiques de chacune d'elles font malheureusement défaut du fait que ces prélèvements peuvent s'exercer sur les lieux de reproduction, sur les voies de migration et sur les lieux de croissance et de nourrissage internuptiaux. Il ne semble donc pas possible de tester *actuellement* la relation entre l'importance des prélèvements et l'âge moyen à la première reproduction. Seule une analyse soignée de la dynamique des populations permettra, par le biais des simulations, de déterminer les prélèvements compatibles avec la conservation de la Tortue verte.

CONCLUSION

L'étude des anomalies de l'écaillage et de la biométrie de *Chelonia mydas* nous permet d'aborder les problèmes relatifs à sa systématique et à la dynamique de ses populations à travers son aire de répartition. Des auteurs ont émis l'espoir que l'étude des anomalies puisse permettre de distinguer les différentes populations (Coker, 1905 ; Carr et Caldwell, 1956 ; Caldwell, 1962 a). Ce dernier auteur a même retenu ce critère, parmi d'autres, pour décrire la forme *Chelonia mydas carrinegra*, sous-espèce maintenant abandonnée (Pritchard, 1971). Hughes (1967), quant à lui, rejette l'utilisation de ce seul critère pour la systématique de *Caretta caretta*. Notre attitude ne saurait être différente après examen des nombreuses données recueillies à travers toute l'aire de répartition. La nature du phénomène y apparaît identique en tous points. La régression du taux d'anomalies avec l'âge est bien réelle et universelle contrairement aux observations de Gadow (1905). Les variations très importantes de celui-ci, notées par Moorhouse (1933) entre nids de la même colonie, nous incitent plus à retenir des différences au niveau des conditions d'incubation comme l'ont montré les recherches de Lynn et Ullrich (1950). Les expériences quelque peu méconnues de ces auteurs montrent ainsi que le taux de malformations évolue inversement avec le degré hygrométrique régnant lors du développement embryonnaire.

La réduction apparente du taux d'anomalies au cours de la vie au sein d'une même population, ne permet pas encore de conclure soit à une réorganisation de l'écaillage au niveau de l'individu (Gadow, 1899, 1905), soit à une mortalité différentielle entre individus normaux et anormaux. Dans ce dernier cas, les individus anormaux disparaîtraient par suite de malformations profondes dont la structure de l'écaillage ne serait qu'un signe extérieur (Brongersma, 1968). En considérant les données de la figure 2, les taux de survie annuels des individus normaux et anormaux, seraient dans cette hypothèse, dans un rapport voisin de 1.20. Un tel résultat soulignerait une nouvelle fois l'importance déterminante des conditions d'incubation sur la dynamique des populations issues d'élevages artificiels : ainsi il est possible de faire varier de 0 à 100 % le sex-ratio en modifiant de quelques degrés la température d'incubation des œufs (Yntema, 1976 ; Yntema et Mrosovsky, 1979). Seules des études suivies par le biais du marquage permettront de trancher entre ces deux hypothèses.

Le second volet de notre étude souligne la richesse et la diversité de l'information appréhendable par l'analyse biométrique. Nous avons ainsi fait référence plus ou moins implicitement à la génétique, au processus de croissance, aux pressions de sélection et aux stratégies démographiques. Cette approche n'est en fait que

le reflet d'un ordre naturel auquel nous avons substitué un ordre méthodologique. C'est en tenant compte de ce parallélisme que nous proposons la figure 8. Celle-ci considère une *population pendant un intervalle de temps court* en regard de la vitesse d'évolution de son patrimoine génétique. Ce dernier situé en *entrée* est considéré comme étant une boîte noire de notre point de vue. Son expression, concernant la croissance, la dynamique des populations et la physiologie, est modulée par une seconde boîte noire représentant l'effet des pressions de sélection du milieu et agissant comme un *filtre*. Il en résulte une stratégie démographique (délai entre la maturité et la première reproduction, taux d'employés par classe d'âge, etc.) que nous considérons comme l'expression d'un *choix* optimal à un moment donné. En *sortie*, la biométrie (dimensions, forme) intervient alors comme un révélateur et permet une interprétation en retour (tireté fléché sur la figure 8)

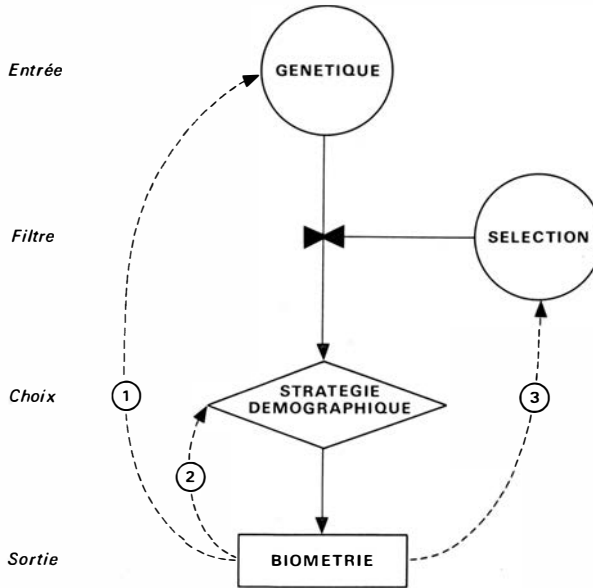


Figure 8. — Modèle schématique montrant la signification et l'apport de l'analyse biométrique en biologie des populations.

aux niveaux de l'entrée, du filtre et du choix. Cette représentation permet d'expliquer les différences morphologiques inter-colonies mieux par l'action simultanée de la génétique et de l'écologie que par l'action de l'une ou de l'autre comme l'ont suggéré Carr et Hirth (1962) et Carr et Goodman (1970).

Dans un article récent Barbault (1976 b) énonce le principe des études par lesquelles : « on cherchera à voir *comment* et en

fonction de quoi varie le profil démographique d'une espèce donnée entre des populations différentes ». Telle a été en partie notre approche corrélativement à notre modélisation. Dans un pareil cas, on peut ainsi décomposer la marche à suivre en trois étapes successives :

a) Vérification de l'homogénéité de l'ensemble des populations étudiées (étape 1 sur la figure 8). Celle-ci correspondait dans notre étude à l'analyse de la forme des dossières et la détermination des composantes de taille des femelles nicheuses. Ainsi cette dernière approche montre une réelle différence de taille entre d'une part, les femelles nicheuses, de Tortue verte de l'île de l'Ascension et d'autre part, celles de Guyane et du Costa Rica. Cette analyse confirme bien celle de Carr (1971) selon laquelle la sous-espèce atlantique *Chelonia m. mydas* regroupe en fait plusieurs populations distinctes.

b) Comparaison des pyramides d'âges à la première reproduction (étape 2 sur la figure 8). Elles peuvent être déduites des proportions respectives de chacune de ces mêmes composantes.

c) Mesure des pressions de sélection (étape 3 sur la figure 8). Dans un premier temps, celle-ci est relative et permet d'établir une classification selon le rang de taille moyenne des nicheurs de même sexe par population. Dans un deuxième temps, il est possible de simuler différents « scénarios » rendant compte des observations à l'aide de données complémentaires (ex. taille et nombre des pontes/femelle d'âge connu et par an).

Dans une recherche fondamentalement basée sur la biométrie comme la nôtre, seule une telle démarche permet de limiter, nous semble-t-il, les erreurs. Ainsi, dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne permet de séparer taxonomiquement les femelles nicheuses de Guyane anglaise et du Surinam étudiées par Pritchard (1969), bien que ces dernières soient significativement plus grandes que les précédentes : $\chi^2 = 22.52$, $\chi^2_{0.005} = 7.88$, avec 1 d.d.l. Ce résultat ne semble être en effet que le fruit de deux politiques de conservation de la Tortue verte bien différentes de part et d'autre de la frontière commune à ces deux pays. Ces pressions de sélection différentes sont également bien illustrées par le cas de la colonie de Tortuguero au Costa Rica, colonie « ... heavily exploited on both its breeding and feeding grounds » (Carr, 1971). Les données chiffrées publiées par Carr et Goodman (1970) nous permettent d'y déceler une augmentation significative de la taille des femelles sur une période de treize années, de 1956 à 1968 : $r = 0,64$, $r_{0,05} = 0,56$ avec 11 d. d. l. et entre 200 et 577 individus selon les années. Cet accroissement est selon nous révélateur des « conservation advances made on the rookery during the period from six to ten years earlier » (Carr, mars 1971). *A contrario*, cette interprétation confirme, entre autres, les obser-

vations de Carr et Caldwell (1956) qui indiquent une régression très sensible de la taille des tortues depuis un siècle en Floride.

A maintes reprises, nous avons été ainsi amené à consulter des publications réalisées peu ou prou dans un esprit similaire au nôtre. C'est alors qu'un emploi insatisfaisant de certains concepts-clés en matière de stratégie démographique nous est apparu.

a) *Age à l'apparition de la maturité et âge à la première reproduction.* Il existe souvent une certaine ambiguïté dans l'emploi de ces deux notions. Cette ambiguïté résulte sans doute implicitement de la pensée que la première reproduction survient immédiatement avec la maturité. Dans cet esprit l'apparition de certains caractères, généralement secondaires et externes, corrélativement à la reproduction, devient suffisante pour définir l'âge de la maturité. Une telle démarche conduit naturellement à écarter complètement l'existence d'individus aptes à la reproduction mais « inemployés ». Ainsi, sur la base d'une telle confusion, une étude de dynamique des populations sera d'autant plus biaisée que la population observée sera proche de l'« équilibre naturel » et que de ce fait la première reproduction sera plus tardive.

b) *Taille minimum à la maturité.* Ce paramètre est très souvent évoqué dans les études de dynamique des populations basée partiellement sur la biométrie. Toutefois moyennant quelques hypothèses relatives à la loi de répartition de la taille il est clair que la taille minimum observée sera très étroitement définie par la taille de l'échantillon étudié. Par exemple, plus cette dernière sera élevée et plus la taille minimum observée sera faible. De plus, par les critères de « maturité » retenus, la taille minimum ne reflète que la taille des animaux s'étant reproduit et écarte de nouveau l'existence d'individus matures non nicheurs. Il est plus convenable d'envisager la définition systématique de la plus petite composante correspondant à des individus susceptibles de se reproduire.

c) *Taille maximum.* Les équations de croissance (de Von Bertalanffy, logistique, etc.) considèrent la notion très originale de taille maximum (cf. 5). En émettant des réserves similaires à celles du précédent paragraphe, cette limite maximum est d'un réel intérêt pour l'écologiste. Elle lui permet en effet de situer précisément ses observations. Ainsi, l'écart mesuré entre taille observée et taille maximum renseigne déjà notablement sur le fonctionnement de la population sans recourir à d'autres références, géographiques (autres populations) ou historiques. La signification énergétique de ce paramètre a d'ailleurs été remarquablement soulignée par Chasse (1972).

d) *Taux de croissance.* Il est clair qu'il existe une certaine flexibilité des processus de croissance individuelle (Barbault,

1976 a) dans les populations naturelles de vertébrés ectothermes. Celle-ci a été souvent mise en évidence expérimentalement en variant les conditions d'élevage et tout particulièrement en modulant l'intensité de la compétition alimentaire. Mais par ailleurs, peut-être son importance a-t-elle été exagérée nous semble-t-il, en minimisant l'existence d'une variabilité inter-individuelle, en artificialisant grandement les conditions d'élevage et enfin, en lui conférant un poids déterminant dans la variabilité biométrique au sein d'une même espèce (e.g. cf. Homogénéité des composantes identifiées sur les femelles nicheuses de Tortue verte). Ainsi, et à titre d'exemple, on peut citer le cas de l'étude de Williamson et al. (1976) sur *Cepea nemoralis*. Dans leur étude sur cette espèce, ces auteurs examinent 9 échantillons d'individus, prélevés à quelques centaines de mètres les uns des autres, dans un milieu physionomiquement homogène et correspondant à des densités de population *adulte* différentes (0,5 à 5,5 ad./m²). Observant une relation significativement décroissante entre la taille moyenne des adultes et leur densité, ces auteurs en concluent : « That interactions between snails (...) were responsible for slowing juvenile growth rates in high density populations, resulting in smaller adults, and thus affecting the birth rate in succeeding years ». Toutefois, « There was no indication that *C. nemoralis* at our study area was limited by either food quantity or quality ». De plus, on sait que, chez cette espèce également, la croissance cesse définitivement avec la première reproduction et l'apparition d'un péristome (Williamson, 1976). Considérant ces différents éléments et en l'absence de données sur la croissance *in natura* chez ces individus, ne peut-on envisager l'hypothèse d'une densité de *reproducteurs* décroissant parallèlement à une première reproduction plus tardive, celle-ci induisant une phase de croissance prolongée ? Ce mécanisme traduirait alors énergétiquement (effort de reproduction) une optimisation de l'exploitation du milieu par la population face aux variations de pression de sélection du milieu.

Egalement à titre d'exemple, on peut évoquer les études de Bradshaw (1971) et de Baverstock (1978) sur *Amphibolurus ornatus*. Ces travaux tendent à montrer notamment que de « large differences in the rate of growth of individuals from the same cohort were observed during each year of the study and each animal could be classified as maturing at one, two or three years of age » (Bradshaw, loc. cit.). Sur le critère d'une taille minimum de maturité sexuelle atteinte ou non durant le premier hiver, ces auteurs en déduisent l'existence de « fast-and slow growing individuals ». Illustrant cette interprétation, la figure 3 de la publication de Bradshaw compare les courbes de croissance individuelles selon le sexe des animaux et leur « taux de croissance ». En fait, l'examen attentif de ces graphiques montre que dès l'âge de

ca. 3 mois, époque des premières mesures biométriques, cette ségrégation par la taille existe. Non significative chez les mâles au vu du faible nombre de données présentées (test de Wilcoxon, $\alpha = 0.15$; $n_1 = 6$, $n_2 = 3$), cette différence l'est hautement chez les femelles (idem, $\alpha = 0.01$; $n_1 = 9$, $n_2 = 4$). De plus, l'étude des rapports de taille entre individus de même sexe mais à « taux de croissance différents » montre étonnamment une évolution dans le temps contraire à celle attendue selon l'hypothèse des auteurs. Ainsi entre les âges de ca. 3 mois et de 12 mois, ce rapport passe de la valeur de 0.86 à celle de 0.85 chez les femelles et de la valeur de 0.87 à celle de 0.81 chez les mâles. Si cette diminution était significative, elle signifierait que les « slow growing individuals » possèdent en réalité le taux de croissance le plus élevé et inversement. A la lumière de nos observations sur la *Tortue verte*, il nous semble plus vraisemblable d'émettre l'hypothèse que nous sommes ici également en présence d'individus nés de femelles s'étant reproduits pour la première fois à un âge différent. Du fait de la relation croissante existant, chez les reptiles, entre la taille des femelles et celle de leur progéniture, une persistance temporaire de la croissance chez les reproductrices les plus tardives expliquerait la différence de taille observée chez les jeunes *Amphibolurus ornatus*.

A l'origine, notre étude était spécifiquement consacrée à la biologie de la Tortue verte. Mais bien vite il nous est apparu que nos investigations s'inscrivent dans un cadre beaucoup plus général tant à la fois par le matériel étudié (Crustacés, Mollusques, Poissons, Reptiles, etc.) que par les notions et problèmes envisagés. Le grand nombre de publications en ce domaine en croissance rapide ces dernières années, en est la preuve (Bradshaw, 1971 ; Chasse, 1972 ; Wenner, 1972 ; Ebert, 1973 ; Wenner et al., 1974 ; Williamson et al., 1976 ; Garcia et Albaret, 1977 ; Jonsson, 1977 ; Kimura, 1977 ; Van Sickle, 1977, etc.). Les approches retenues montrent toutes, plus ou moins explicitement, l'intérêt d'une approche systémique. C'est dans cet esprit que nous référons en définitive au modèle exposé plus haut. Volontairement très simplifiée il devrait permettre à l'avenir une meilleure appréhension de la diversité et de la richesse des travaux mettant implicitement et dynamiquement en jeu génétique, démographie et sélection par le biais de l'analyse biométrique.

SUMMARY

The carapace morphology and growth of the Green turtle (*Chelonia mydas* L.) has been studied in a large ($n = 177$) sample of animals collected by the Imragen fishermen on the Banc d'Arguin (Islamic Republic of Mauretania).

The frequency of anomalies of the scales decreases with age in this species, possibly due to a differential mortality between normal and abnormal individuals.

The mathematical relation between length and width of the carapace is discussed and the Mauretanian data are compared with those of other areas. There are obvious differences in the shape of the carapace between different breeding populations of green turtles, which quite likely correspond to genetic differences between various breeding populations. The Mauretanian green turtles are quite similar to those breeding on the eastern coast of South-America.

Seven age classes can be recognized on the basis of the carapace length.

A growth curve of the Mauretanian population of *Chelonia mydas* L., based upon von Bertalanffy equation, is proposed. The rate of growth decreases sharply after the first breeding season. Sexual maturity takes place at 5.5 years of age, but age at first reproduction apparently varies from one population to the other, probably depending upon fishing pressure. The number of « bachelors » (mature individuals not taking part in reproduction) is apparently greater in areas with the smallest fishing pressure.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements à toutes les personnes qui ont permis à des titres très divers la réalisation de ce travail. Nous sommes également particulièrement redevables à l'Association de Soutien du Parc National du Banc d'Arguin qui a financé la mission de recherches de juillet 1976 dans le parc et a participé aux frais de publication. Messieurs A. Carr et J. Frazier nous ont aimablement transmis leurs travaux en cours de publication. Mlle Backstrom a traduit notre résumé. Enfin, R. Barbault, J.-L. Briot, les professeurs F. Bourlière et J. Dorst, J.-F. Guilloux, G. Hémerly et P. Nicolau-Guillaumet ont relu notre manuscrit et nous ont utilement conseillés.

BIBLIOGRAPHIE

- BALAZ, G.H. (1979). — Growth, food sources and migrations of immature hawaiian *Chelonia*. *Marine Turtle Newsletter* IUCN/SSC, n° 10 : 1-3.
- BARBAULT, R. (1976 a). — La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, 7 : 373-390.
- BARBAULT, R. (1976 b). — Contribution à la théorie des stratégies démographiques : recherches sur leur déterminisme écologique chez les lézards. *Bull. Soc. Zool. France*, 101 : 671-693.
- BAVERSTOCK, P.R. (1978). — The probable basis of the relationship between growth rate and winter mortality in the Lizard *Amphibolurus ornatus* (Agamidae). *Oecologia*, 37 : 101-107.
- BERGOUNIOUX, F.M. (1955). — Testudinata in *Traité de Paléontologie*. J.P. Piveteau (Ed.), Paris, vol. 5, pp. 487-544.

- BERTALANFFY, L. von (1938). — A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.*, 10 : 181-213.
- BEVERTON, R.J.H., HOLT, S.J. (1957). — On the dynamics of exploited fish populations. London. *Fishery Investigations, Series 2*, volume 19, 533 p.
- BHATTACHARYA, C.G. (1967). — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-135.
- BONARIC, J.C., BONS, J. (1971). — Anomalies de l'écaillage chez une petite population de *Chelonia mydas* (L.). Etude sommaire de la croissance des écailles épidermiques. *Ann. Univ. Madagascar. Série Sc. Nat. Math.*, 8 : 229-233.
- BOURN, D., COE, M. (1978). — The size, structure and distribution of the giant Tortoise population of Aldabra. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, 282 : 139-175.
- BRADSHAW, S.D. (1971). — Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* Lizards exposed to seasonal cold and aridity. *J. Zool.*, 165 : 1-25.
- BRONGERSMA, L.D. (1968). — Notes upon some turtles from Surinam. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, (C), 71 : 114-127.
- BUSTARD, H.R. (1972). — *Sea Turtles*. London, Collins, 220 p.
- BUSTARD, H.R., TOGNETTI, K.P. (1969). — Green Sea Turtles : a discrete simulation of density-dependent population regulation. *Science*, 163 : 939-941.
- CADENAT, J. (1957). — Observations de cétacés, de siréniens, chéloniens et sauriens en 1955-1956. *Bull. IFAN*, 19 : 1358-1375.
- CALDWELL, D.K. (1962 a). — Sea turtles in Baja californian waters (with special reference to those of the Gulf of California), and the description of a new subspecies of north-eastern pacific Green turtle. *Contrib. Sci. Los Ang. Cty. Mus.*, (61), 31 p.
- CALDWELL, D.K. (1962 b). — Growth measurements of young captive atlantic sea turtles in temperate waters. *Contrib. Sci. Los Ang. Cty. Mus.*, (50), 8 p.
- CARR, A. (1968). — *The Turtle : a natural history*. Cassell. London.
- CARR, A. (1971). — Research and conservation problems in Costa Rica Marine Turtles. *IUCN Publications, New Series*, 31 : 29-33.
- CARR, A., CALDWELL, D.K. (1956). — The ecology and migrations of sea turtles, 1. Results of field work in Florida, 1955. *Amer. Mus. Novit.*, 1793 : 23 p.
- CARR, A., CARR, M.H., MEYLAN, A.B. (1978). — The ecology and migrations of sea turtles, VII (7). The West Caribbean green turtle colony. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 162 (1), 46 p.
- CARR, A., GIOVANNOLI, L. (1957). — The ecology and migrations of sea turtles, 2. Results of field work in Costa Rica, 1955. *Amer. Mus. Novit.*, 1835 : 32 p.
- CARR, A., GOODMAN, D. (1970). — Ecological implications of size and growth in *Chelonia*, *Copeia* (4) : 783-786.
- CARR, A., HIRTH, H. (1962). — The ecology and migrations of sea turtles, 5. Comparative features of isolated Green turtle colonies. *Amer. Mus. Novit.*, 2091 : 42 p.
- CARR, A., OGREN, L. (1960). — The ecology and migrations of sea turtle 4. The Green Turtle in the Caribbean sea. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121 : 48 p.
- CENIVAL, P. de, MONOD, Th. (1938). — Description de la Côte d'Afrique de Centa au Sénégal par Valentin Fernandez (1506-1507). *Publ. Comité Et. Hist. Sci. A.O.F.*, série A, n° 6.
- CHASSE, C. (1972). — Géométrie (similitude) et histoire naturelle (écologie) des êtres vivants : les lois d'allométrie de la productivité biologique. Energétique autoécologique des espèces animales et de leurs populations. *Revue de Biomathématique*, 10 : 103-154.
- COKER, R.E. (1905 a). — Gadows hypothesis of « orthogenetic variation » in *Chelonia*. *John Hopkins Univ. Cir.*, 178 : 9-24.

- COKER, R.E. (1905 b). — Diversity in the scutes and bony plats of *Chelonia*. *Science*, 21 : 384-385.
- COKER, R.E. (1905 c). — Orthogenetic variation ? *Science*, 22 : 873-875.
- CORNELIUS, S.E. (1976). — Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia*, 8 : 1-27.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1939). — *The Tetrapod Reptiles of Ceylon*. Colombo, 412 p.
- EBBERT, Th. A. (1973). — Estimating growth and mortality rates from size data. *Oecologia*, 11 : 281-298.
- FRAZIER, J. (1971). — Observations on sea turtles at Aldabra Atoll. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B 260 : 373-410.
- FRAZIER, J. (1977). — Marine turtles in the Western Indian Ocean. Rapport ronéo-typé, 181 p.
- GADOW, H. (1899). — Orthogenetic variation in the shells of *Chelonia*, in Willey's. *Zool. Results*. Part. 3 : 207-222.
- GADOW, H. (1905). — Orthogenetic variation. *Science*, 22 : 637-640.
- GARCIA, S., ALBARET, J.J. (1977). — Utilisation de la relation sex-ratio/taille pour la décomposition par sexe des structures démographiques. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15 : 83-87.
- HENDRICKSON, J.R. (1958). — The green turtle *Chelonia mydas* L. in Malaya and Sarawak. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 130 : 455-535.
- HIRTH, H. (1971). — Synopsis ob biological data on the Green Turtle *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758. *FAO Fisheries Synopsis*, n° 85, 85 p.
- HIRTH, H.F., CARR, A. (1970). — The Green turtle in the gulf of Aden and the Seychelles Islands. *Verth. K. Ned. Akad. Wet.*, 58 : 1-44.
- HIRTH, H.F., SCHAFFER, W.M. (1974). — Survival rate of the green turtle *Chelonia mydas* necessary to maintain stable populations. *Copeia* (2) : 543-546.
- HONEGGER, R.E. (1967). — The Green turtle (*Chelonia mydas japonica*) Thunberg in the Seychelles Islands. *Br. J. Herpetology*, 4 : 8-11.
- HUGHES, G.R., MENTIS, M.T. (1967). — Further studies on marine turtles in Tongaland. II. *The Lammergeyer*, 7 : 55-72.
- JACKSON, C.G., Jr (1970). — A biometrical study of growth in *Pseudemys concinna suwanniensis*. I. *Copeia* (3) : 528-534.
- JOLICÉUR, P., MOSMANN, J.E. (1960). — Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*, 1624 : 339-354.
- JONSSON, B. (1977). — Demographic strategy in a Brown trout population in Western Norway. *Zool. Scripta*, 6 : 255-263.
- KAUFMANN, R. (1975). — Observaciones sobre el crecimiento de tortugas marinas en cautividad. *Caldasia*, 11 : 139-150.
- KIMURA, D.K. (1977). — Statistical assessment of the Age-length key. *J. Fish. Res. Board Canada*, 34 : 317-324.
- LATHAM, R. (1969). — Sea turtles recorded in Southold Township region of Long Island. *Engelhardtia*, 2 : 7.
- LE MAIRE (1695). — Les voyages du sieur Le Noire aux Iles Canaries, Cap Verd, Sénégal, et Gambie. Paris.
- LIMPUS, C. (1979). — Notes on growth rates of wild Turtles. *Marine Turtle Newsletter IUCN/SSC*, n° 10 : 3-5.
- LYNN, W.G., ULLRICH, M.C. (1950). — Experimental production of shell abnormalities in turtles. *Copeia* (4) : 257-262.
- MAIGRET, J., ABDALLAHI, A., OULD (1976). — La pêche des Imraguens sur le Banc d'Arguin et au Cap Timiris (Mauritanie). Techniques et méthodes de pêche. *Notes Africaines*, n° 149, pp. 1-8.
- MOORHOUSE, F.W. (1933). — Notes on the green turtle *Chelonia mydas*. *Reports Great Barrier Reef Committee*, 4 : 1-22.

- MOSIMANN, J.E. (1958). — An analysis of allometry in the Chelonian shell. *Rev. Canad. Biol.*, 17 : 137-220.
- PRITCHARD, P.C.H. (1969). — Sea turtles of the Guianas. *Bull. Flo. St. Biol. Mus. Sci.*, 13 : 85-140
- PRITCHARD, P.C.H. (1971). — Galapagos sea turtles—Preliminary findings. *J. Herpetology*, 5 : 1-9.
- PRITCHARD, P.C.H. (1976). — Post-nesting movements of marine turtles (Cheloniidae and Dermochelyidae) tagged in the Guianas. *Copeia*, (4) : 749-754.
- RICKER, W.E. (1975). — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 191, 382 p.
- RICKLEFS, R.E. (1972). — Pattern of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis*, 115 : 177-201.
- SCHULZ, J.P. (1975). — Sea turtles nesting in Surinam. *Zoologische Verhandelingen*, Leiden, 143 p.
- SERVAN, J. (1976). — Ecologie de la Tortue verte à l'île Europa (canal de Mozambique). *La Terre et la Vie*, 30 : 421-464.
- SIEGEL, S. (1956). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mac Graw-Hill Kogakusha, Tokyo, 312 p.
- SIMON, M.H., PARKES, A.S. (1976). — The green sea-turtle *Chelonia mydas* : nesting on Ascension Island, 1973-1974. *J. Zool., Lond.*, 179 : 153-163.
- TSUTAKAWA, R.K., HEWETT, J.E. (1977). — Quick test for comparing two populations with bivariate data. *Biometrics*, 33 : 215-219.
- UCHIDA, I. (1967). — On the growth of the Loggerhead turtle, *Caretta caretta*, under rearing conditions. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 33 : 497-507.
- VAN SICKLE, J. (1977). — Mortality rates from size distributions. The application of a conservation law. *Oecologia*, 27 : 311-318.
- VILLIERS, A. (1958). — *Tortues et crocodiles de l'Afrique Noire Française*. Initiations africaines, IFAN, Dakar, 15, 350 p.
- WENNER, A.M. (1972). — Sex ratio as a function of size in marine crustacea. *Am. Nat.*, 106 : 321-350.
- WENNER, A.M., FUSARO, C., OATEN, A. (1974). — Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. *Can. J. Zool.*, 52 : 1095-1106.
- WILLIAMSON, P. (1976). — Size-weight relationships and field growth rates of the landsnail *Cepaea nemoralis* L.J. *Anim. Ecol.*, 45 : 875-885.
- WILLIAMSON, P., CAMERON, R.A.D., CARTER, M.A. (1976). — Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L., *Nature*, 263 : 496-497.
- YAMAGUCHI, M. (1975). — Estimating growth parameters from growth rate data. *Oecologia*, 20 : 321-332.
- YNTEMA, C.L. (1976). — Effects of incubation temperatures on sexual differentiation in the Turtle, *Chelydra serpentina*. *J. Morphol.*, 150 : 453-62.
- YNTEMA, C.L., MROSOVSKY, M. (1979). — Incubation temperature and sex-ratio in hatchling Loggerhead turtles : a preliminary report. *Marine Turtle Newsletter. IUCN / SSC*, n° 11 : 9-10.