



V. Dos Reis ©

Les Podocnémides en Guyane

distribution, habitats, saisonnalité

Association Kwata

Janvier 2019



La tortue *Podocnemis unifilis* présente une distribution large sur le bassin amazonien. Toutefois, la réduction importante (20% au moins) de ses populations au cours des 10-15 dernières années liée aux prélèvements, au déclin de son aire d'occupation, et à la diminution de la qualité de ses habitats (orpaillage, déforestation, projets hydroélectriques), l'a conduite à être classée Vulnérable sur la Liste Rouge des espèces menacées (1) . Le changement des régimes hydrauliques fluviaux, induit par les changements climatiques, constitue aussi une menace émergente sur les sites de ponte (2, 3). La contamination mercurielle (4) pourrait aussi impacter les populations.

En Guyane, l'espèce est localisée sur le Nord-Est du département, et présente essentiellement sur l'aval des bassins versants de l'Oyapock, et de l'Approuague, et les rivières de Kaw, Comté et Orapu, En dépit de son statut d'espèce protégée, la Podocnémide de Cayenne subit une importante pression de prédation, et est considérée "Vulnérable" sur la Liste Rouge régionale (5).



Distribution en Amérique du Sud (source : IUCN) et points de présence en Guyane (données Liste Rouge régionale, Fondation Biotope / DEAL Guyane). L'observation à Trois Sauts a été considérée comme valide par le Groupe d'Experts en charge de l'élaboration de la Liste Rouge des reptiles menacés de Guyane, mais nécessiterait d'être confirmée.

Objectifs de l'étude

Podocnemis unifilis fait l'objet de nombreux programmes de conservation en Amazonie. En Guyane, en complément de l'évaluation lors de l'élaboration de la Liste Rouge, la première année de programme comprenait des premiers inventaires sur les fleuves sur lesquels l'espèce est présente, principalement la Comté et l'Approuague. La seconde année du programme avait pour objectifs de poursuivre les inventaires, en augmentant le périmètre d'étude, et de mettre en place un projet de sensibilisation et d'éducation à l'environnement.

La troisième année a permis des inventaires plus complets, en intégrant notamment des données acquises sur la rivière de Kaw, sur la rivière Orapu, et sur la rivière Arataye. Les très nombreuses données acquises sur les 3 ans d'inventaire (>1250 points observations, 1960 individus) permettent une meilleure description des facteurs déterminants la distribution et l'abondance des *Podocnemis unifilis* en Guyane. Des données opportunistes (hors inventaires dédiés) ont été ajoutées à ces données. Un jeu de plus de 1500 points d'observations (> 2400 individus) a contribué à une meilleure connaissance de la distribution.

1. Méthodes

Inventaires standardisés

Les inventaires ont été poursuivis par sur la rivière Comté, Orapu et sur le fleuve Approuague. Se sont rajoutés des inventaires menés par le CNRS et la Réserve naturelle des Nouragues entre Régina et le Camp Pararé. Ces inventaires ont été menés en saison des pluies et en saison sèche.

session	longueur	nb répétitions
<i>Approuague</i>		
Régina – Saut Grand Machicou	80	4
Régina – Saut Grand Canori	107	3
Régina – camp CNRS Aratai	85	7
<i>Comté</i>		
Pont RN2 - crique Martineau	28	9
<i>Orapu</i>		
Embouchure - aval pont RN2	25	2

Les inventaires sont réalisés en bateau à faible allure, menés par trois personnes dont deux équipées de jumelles. Toutes les observations ont été géoréférencées, et classées en individus "petits" (<20cm), "moyens" (20 à 40 cm), et "grands" (plus de 40 cm). Au total, ce sont plus de 1500 km de rivières parcourus en 3 ans.



Données opportunistes

Des données recueillies par la Réserve Naturelle des marais de Kaw Roura, par des observateurs naturalistes et études diverses (données Faune Guyane, accès le 26 décembre 2018), et des données personnelles (Oyapock, Armontabo, Noussiri) ont été ajoutées pour la réalisation d'un modèle de niche écologique.

Objectifs des analyses

La distribution des Podocnémides en Guyane se rapproche de celles d'autres reptiles d'eau douce, comme le caïman noir, avec toutefois une capacité de dispersion plus grande, ayant permis une distribution plus large. Cette relative similitude laisse également supposer pour les podocnémides une colonisation du nord-ouest guyanais pendant la période Holocène-Pléistocène (-35 000 à -5000 ans BC), où le "*Lago Amazonica*" a fait que les eaux douces sur le nord de l'Amérique du Sud était quelques dizaines de mètres plus haut, cela ayant permis à de nombreuses espèces d'étendre leur aire de distribution au-delà de l'actuel bassin amazonien (6).

La distribution à une échelle locale de *Podocnemis* reste toutefois hétérogène, discontinue. Les données acquises lors de ce travail ont été étudiées dans ce sens : comment les populations sont-elles agrégées ? ces agrégats sont-ils dépendants des âges de individus, des saisons ? A quelles variables environnementales peut-on associer les zones de plus forte occurrence ? Cette connaissance de la distribution spatiale, de déplacements géographiques des agrégats, a tout son intérêt notamment dans des projets d'aménagement des fleuves, qui pourraient rompre des dynamiques nécessaires au maintien des populations.

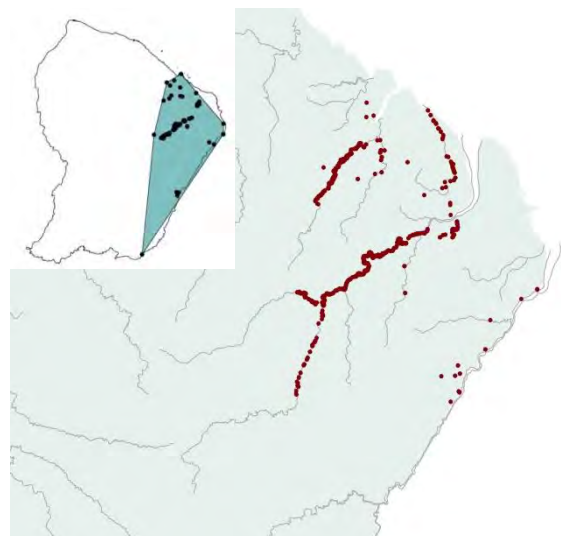
Analyses

Outre les abondances (nombre d'individus par kilomètre parcouru, selon les âges, les saisons et les sites), les outils de statistiques spatiales ont été utilisés : densités spatiales des observations (densité de Kernel), probabilité avec le score z du test Getis-Ord General G), points chauds et points froids avec l'outil Getis-Ord G_i^* . Les analyses ont été faites avec ArcGIS 10.2.1.

Un modèle de niche écologique de type GAM (*General Additive Model*) a été utilisé pour explorer la réponse des occurrences (points de présence) aux variables environnementales crédibles et cohérentes. L'un des principaux avantages des GAMs sur les autres modèles de niche est l'utilisation de splines de régressions (régressions non paramétriques non linéaires) pour estimer les courbes de réponse aux variables environnementales. Parmi les GAMs, les modèles développés avec l'entropie maximale ont tout leur intérêt pour des espèces dont on connaît peu l'écologie, car ils ne nécessitent pas de réelles données d'absence (7). Le logiciel utilisé pour ces analyses est le programme MaxEnt. De nombreuses variables biotiques et abiotiques ont été testées : Distance_Montagnes, Distance_Savanes-roches, Distance_c500m, Distance_foret, empreinte humaine, area_artificialisée, area_foret_cotiere_ancienne, area_foret_inondee , area_forets_hautes, area_landes_ligneuses, area_mangroves, area_marais, area_savane_inondee, area_savane_seche, bio1, bio10, bio11, bio12, bio13, bio14, bio15, bio16, bio18, bio2, bio3, bio4, bio5, bio6, bio7, bio8, bio9, biomasse, canopee, cloudcover, elevation, lineaire_eau, lineaire_routes_pistes. Pour chaque modèle, 5 repliquats ont été faits, avec 10000 itérations, et des validations croisées pour évaluer la fiabilité du modèle. Le choix des variables retenues pour le modèle final se fait sur la base des résultats comparés de 3 tests : permutation, contribution, et Jackknife.

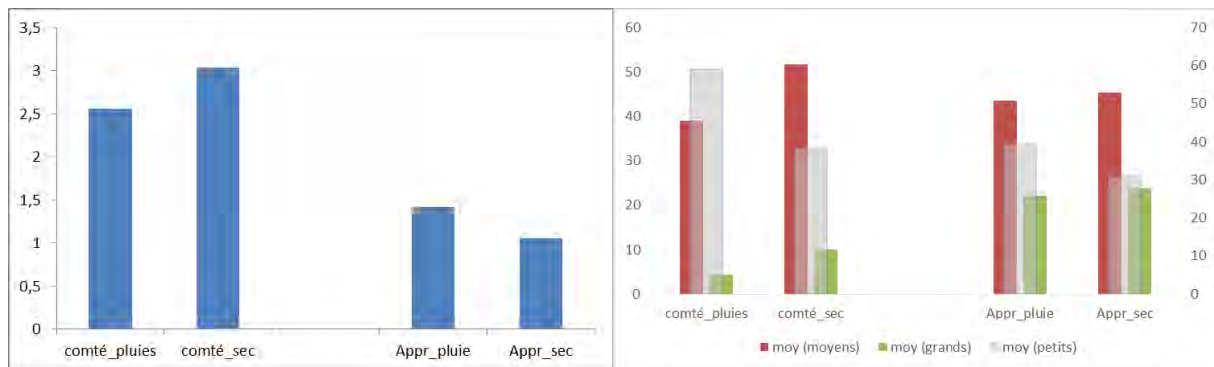
2. Résultats

Les données totales (inventaires et données opportunistes) confirment une distribution assez restreinte, et rajoutent quelques points périphériques par rapport à la carte générée dans le cadre de l'élaboration des Listes Rouges (encart).



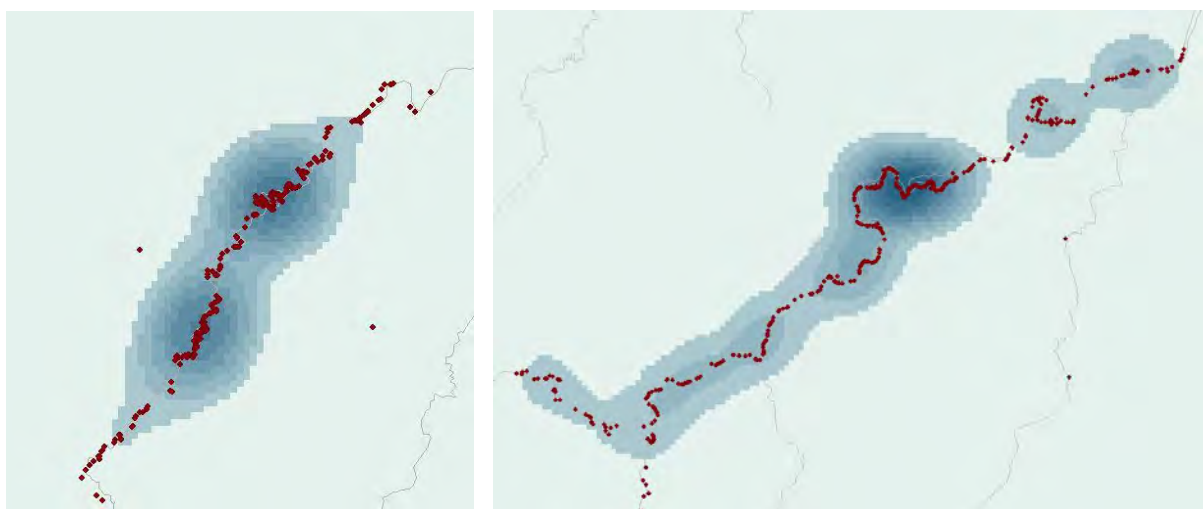
Abondances globales

Les abondances sont plus fortes sur la Comté sur l'Approuague, et assez peu variables entre les saisons. En revanche, de fortes disparités sont notées d'une session à l'autre, très dépendantes des conditions météorologiques. Les proportions des différentes classes d'âge sont plus variables, entre sites et entre saisons. Les individus de grande taille sont très peu observés sur la Comté, suggérant (i) qu'ils fréquentent d'autres secteurs, (ii) qu'ils seraient plus craintifs et non contactés, (iii) que la population est sous pression forte et grave, les plus grands individus ayant pu être prélevés.



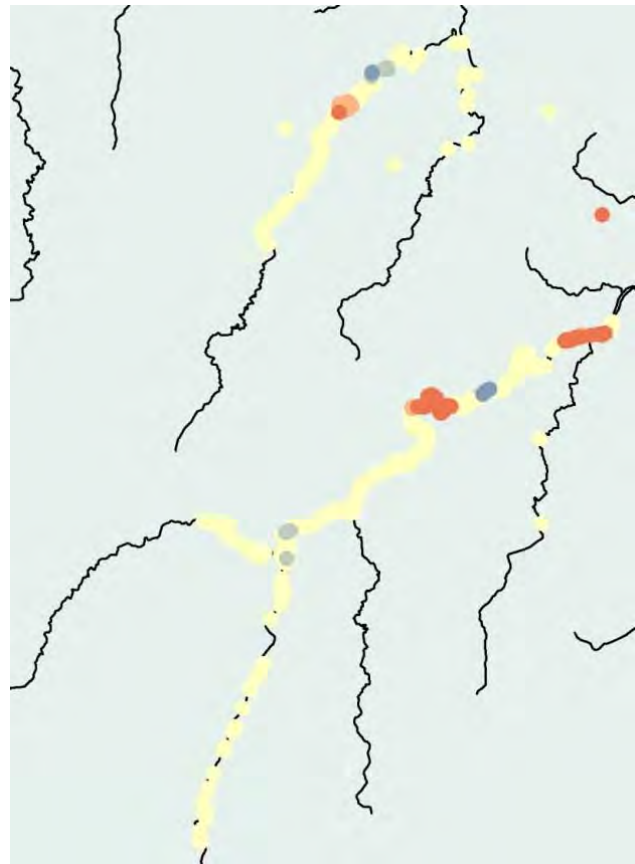
Habitats préférentiels sur les zones d'inventaires

Bien que des individus soient observés sur quasiment tous les linéaires prospectés, la distribution est très hétérogène. Deux zones de plus fortes densités sont observées sur la Comté, au niveau de Cacao et de la crique Lysis. Sur l'Approuague, une concentration importante est observée au niveau des complexes de sauts Mapaou, Mathias, Athanase (Figure ci-dessous, droite).



Densités de Kernel, sur la totalité des observations Comté (gauche) et Approuague (droite)

Une approche plus fine, donnant du poids aux différences entre les nombres d'occurrences à chaque point d'observation (min = 1 individu, max = 8 sur la Comté, max = 9 sur l'Approuague), permet de mieux tester la non-linéarité de la densité des individus le long des cours d'eau. Les agrégats permettent d'identifier les zones sur lesquelles les observations sont significativement plus espacées ("points froids", couleurs froides) ou plus resserrées ("points chauds", couleurs chaudes) que selon une distribution aléatoire. Sur les deux zones d'étude, il apparaît des zones "évitées" (zones bleues), et des zones de plus fortes densités qu'attendues. Dans les deux cas, ces distributions agrégatives sont très significatives (Comté : General G = 0.668, score z = 2.1, $p < 0.05$. Approuague : General G = 0.747, score z = 12.35, $p < 0.001$).

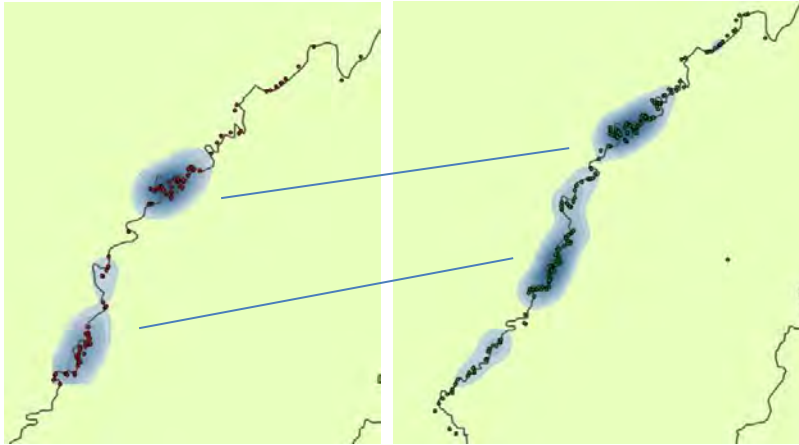


Agrégats (Getis-Ord G_i^) sur la Comté et l'Approuague*

Les données peuvent aussi être explorées à une échelle plus fine, pour montrer de possibles variations saisonnières, et des variation inter-âges.

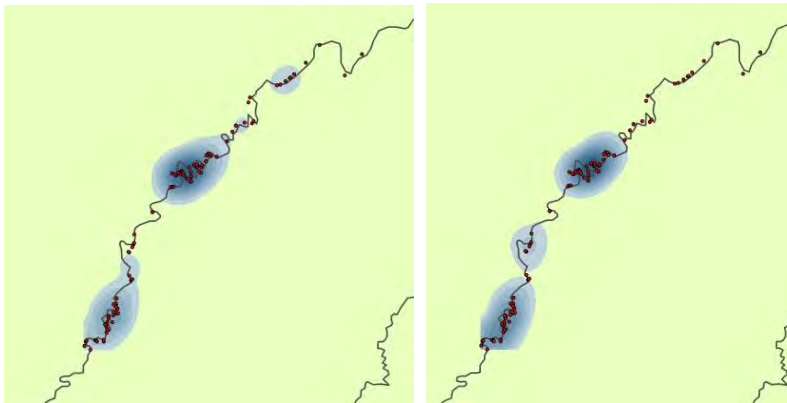
Comté

Les zones de plus fortes densités évoluent peu entre les saisons. Le troisième secteur de forte densité noté en saison sèche ne peut être rapproché de la même zone en saison des pluies, cette zone très amont n'ayant pas été étudiée aux deux saisons.

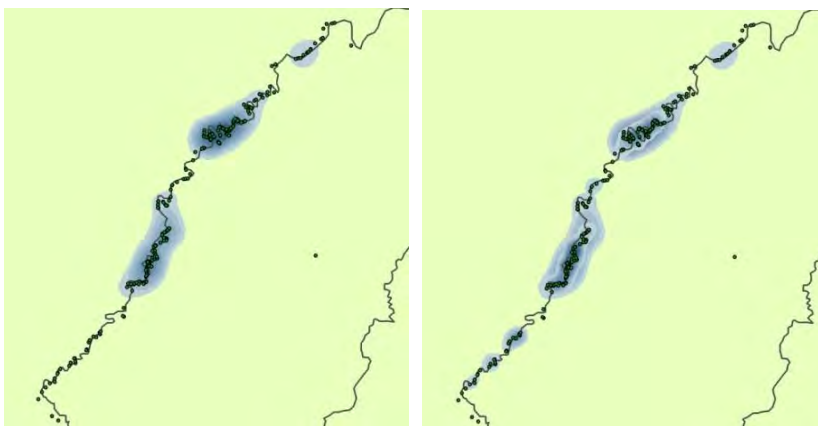


Densités de Kernel, sur la totalité des observations Comté en saison des pluies (gauche) et en saison sèche (droite)

Un travail par classe d'âge montre une distribution comparable entre les individus les plus petits et ceux de taille plus grande, quelle que soit la saison :

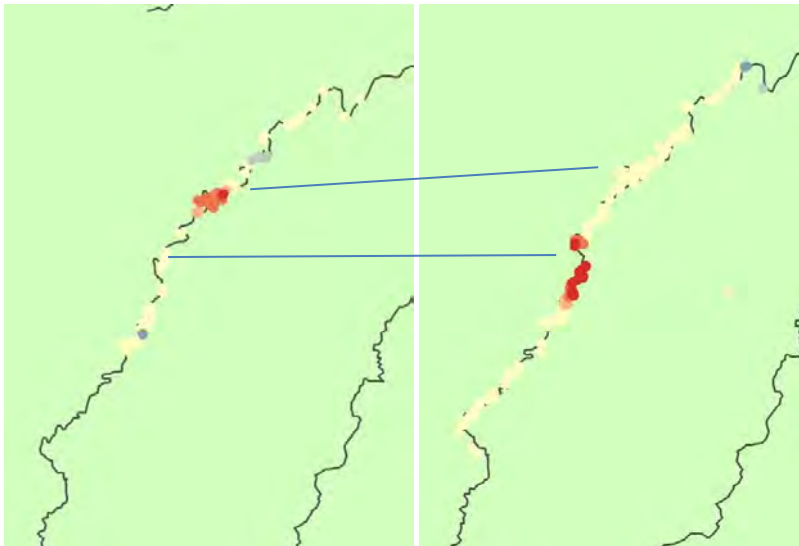


Densités de Kernel des petits individus (gauche) et moyens à grands (droite) sur la Comté en saison des pluies



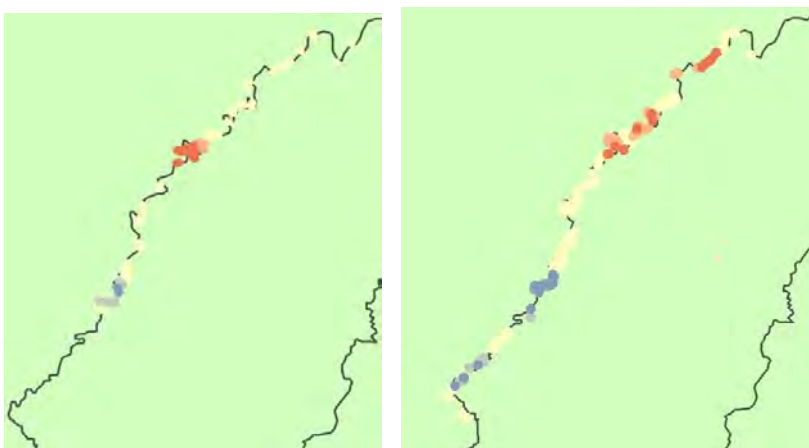
Densités de Kernel des petits individus (gauche) et moyens à grands (droite) sur la Comté en saison sèche

Plus précises, les analyses Getis-Ord G_i^* montrent des agrégats saisonniers significatifs (saison des pluies : General $G = 0.248$, score $z = 1,72$, $p < 0.1$; saison sèche : General $G = 0.659$, score $z = 2.01$, $p < 0.05$), mais spatialement différents. La zone chaude est nettement plus en aval en saison des pluies qu'en saison sèche, toutes classes d'âge confondues :



Agrégats (Getis-Ord G_i^) sur la Comté, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite)*

Ces agrégats varient selon les âges, les plus petits étant davantage en aval en saison sèche, les zones amont devenant même "froides", alors que les plus grands sont davantage en amont pendant la période sèche (agrégats toutefois non significatifs d'après le test General G , non significativité explicable par le faible nombre d'observations) :



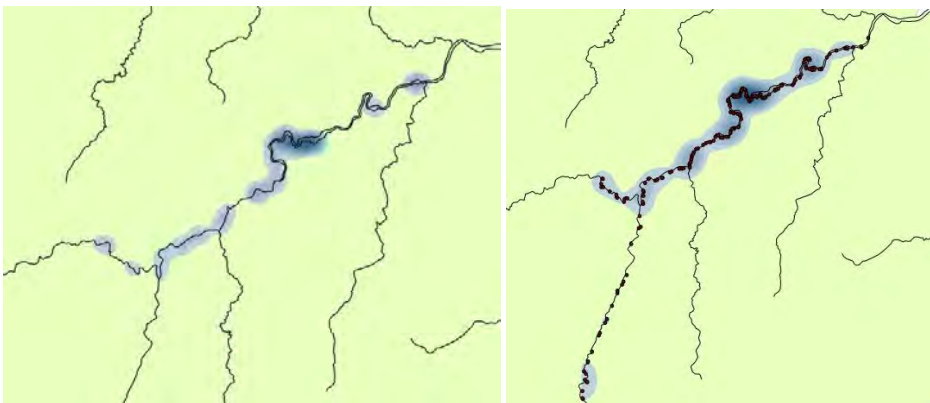
Agrégats (Getis-Ord G_i^) sur la Comté, petits individus, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite)*



Agréats (Getis-Ord G_i^) sur la Comté, individus moyens, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite)*

Approuague

La distribution semble plus continue en saison sèche, toutes classes d'âges confondues :

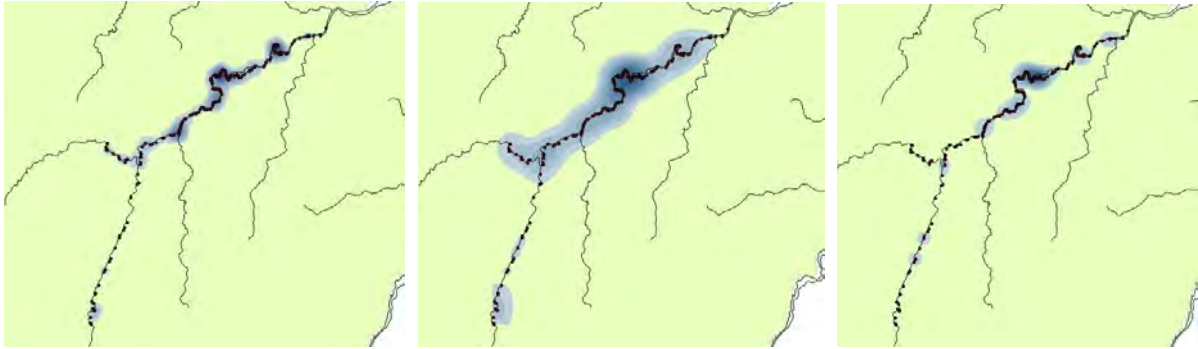


Densités de Kernel, sur la totalité des observations, sur l' Approuague en saison des pluies (gauche) et saison sèche (droite)

Ces zones de fortes densités sont plus discontinues quand elles sont étudiées par classes d'âge :



Densités de Kernel des petits individus (gauche), individus moyens (centre) et grands (droite) sur l'Approuague en saison des pluies



Densités de Kernel des petits individus (gauche), individus moyens (centre) et grands individus (droite), sur l'Approuague en saison sèche

Cette distribution agrégative est très statistiquement très significative (saison des pluies : General G = 0.067, score $z = 1.61$, $p < 0.01$; saison sèche : General G = 0.10, score $z = 1.91$, $p = 0.05$). Les agrégats sont toutefois distribués différemment selon les saisons, que ce soient dans les zones chaudes ou dans les zones froides :



Agrégats (Getis-Ord G_i^*) sur l'Approuague, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite). La saison sèche comprend des inventaires jusqu'au Saut Grand Canori (au sud), partie amont non inventoriée vers le sud.

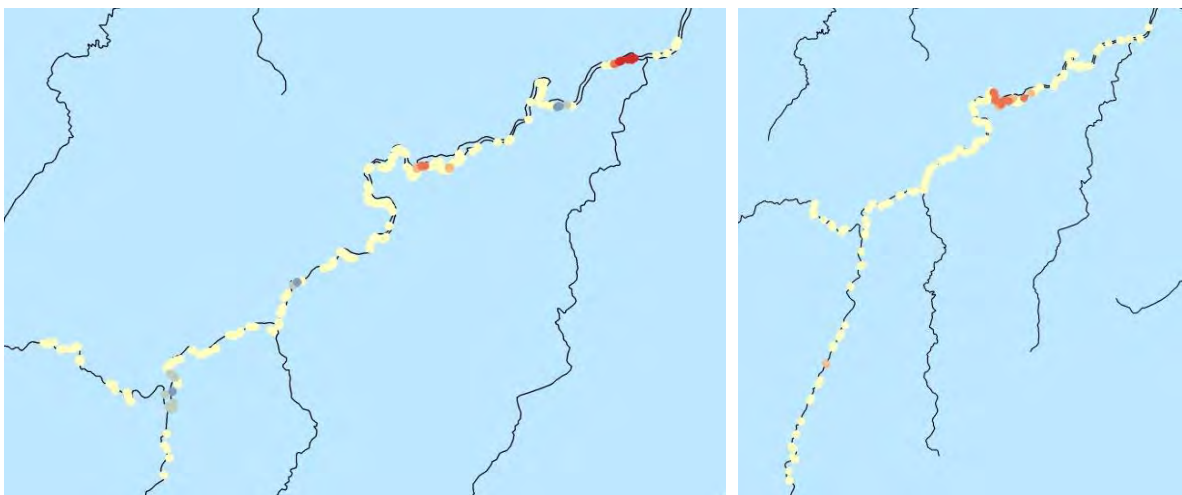
Les agrégats de petits individus (bien que la distribution agrégée ne soit pas statistiquement significative, General G test, $p > 0.05$) sont davantage en aval en saison sèche. L'agrégat d'individus moyens en amont du complexe des sauts Mathis-Mapaou, statistiquement significatives (General G = 0.08, score $z = 2.61$, $p < 0.01$) n'est plus significatif en saison sèche, suggérant des déplacements pour une distribution plus homogène. Quant aux grands individus, la distribution agrégative est significative en saison des pluies uniquement (General G = 0.08, score $z = 2.62$, $p < 0.01$) : l'agrégat observé en saison des pluies très en aval remonte et se disperse en saison sèche.



Agrégats (Getis-Ord G_i^) sur l'Approuague, petits individus, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite).*



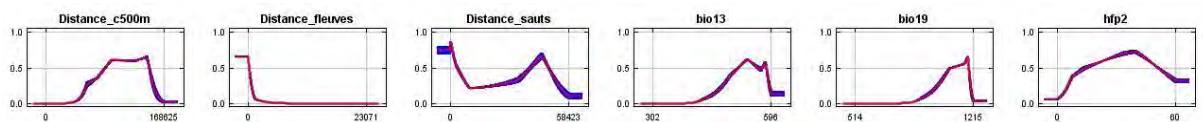
Agrégats (Getis-Ord G_i^) sur l'Approuague, individus moyens, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite).*



Agrégats (Getis-Ord G_i^) sur l'Approuague, grands individus, en saison des pluies (gauche) et sèche (droite).*

Facteurs explicatifs et prédictifs de la distribution

Les modèles de niche permettent à la fois d'identifier les réponses des occurrences à des variables environnementales, y compris quand ces réponses ne sont pas linéaires, et d'extrapoler ces réponses pour identifier les zones les plus favorables pour l'espèce. Parmi les variables testées, Les variables bioclimatiques Bio19 (précipitations du trimestre le moins chaud) et Bio13 (précipitation du mois le plus humide) ont une grande importance dans le modèle explicatif, du fait du gradient climatique "Nord-Est / Sud-Ouest" en Guyane, mais n'ont vraisemblablement pas de réelle signification biologique. La variable "distance au fleuve" est également contributive, mais reflète seulement que c'est une espèce aquatique. La distance au saut montre un pic d'occurrence à une certaine distance, qui peut expliquer les agrégats précédemment identifiés, et leur variabilité spatiale selon la saison, la physiologie des sauts étant soumises à des variations saisonnières fortes. L'empreinte humaine (hfp2) explique probablement très indirectement la distribution, sur les zones avales des bassins versants des fleuves, zones "mécaniquement" associées à des hfp forts (8).

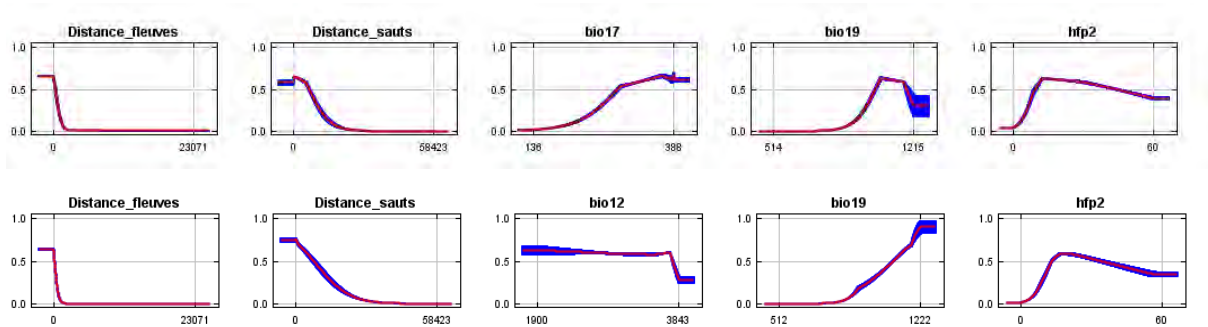


Sur la base de ces relations, le modèle identifie des zones potentiellement favorables, comme la rivière Mataroni et la rivière Ekini sur l'Approuague, non inventoriées encore. L'Oyapock ressort peu, ce qui est explicable par le fait que les variables environnementales sont coupées à la frontière administrative, limitant ainsi les capacités d'extrapolation. Le modèle identifie aussi l'Orapu comme une zone favorable, mais les inventaires ont montré que l'espèce était rare.

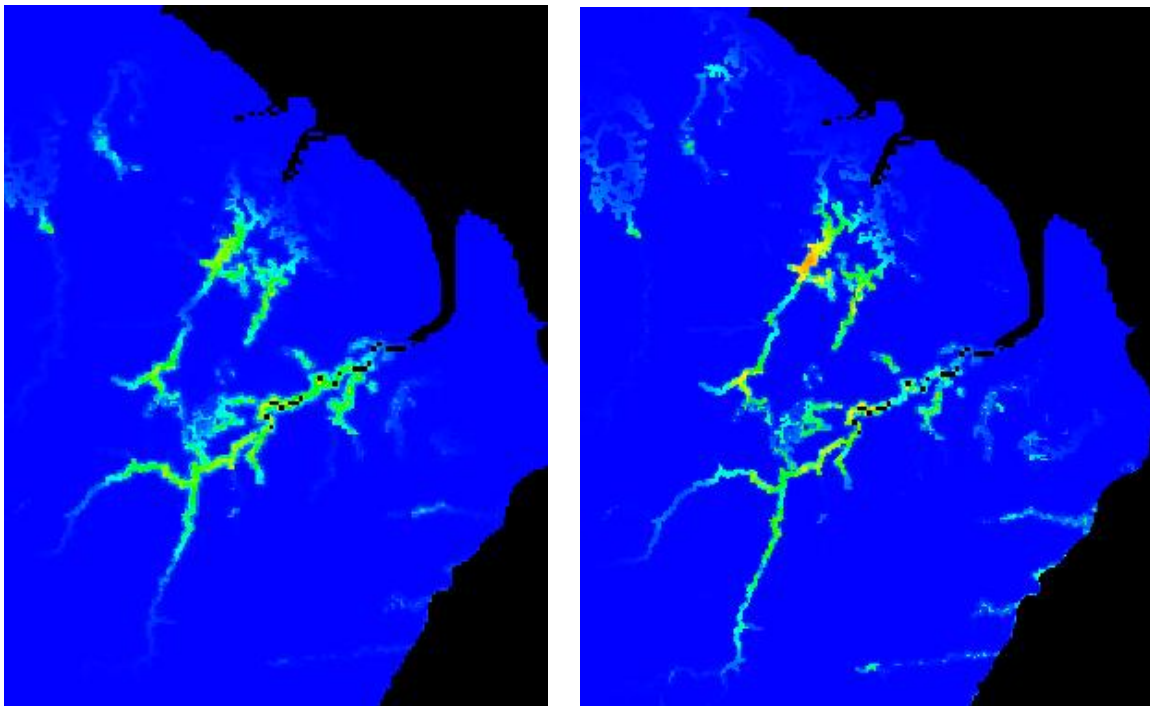


Modèle de niche écologique de la Podocnémide en Guyane

Les profils des réponses de variables ne diffèrent pas ou peu selon les saisons (ci-dessous, haut : saison des pluies ; ci-dessous, bas : saison sèche) :



En conséquence, les modèles prédictifs spatiaux sont assez comparables entre les deux saisons, en dépit des différences de distribution identifiées par les méthodes agrégatives. Ce résultat s'explique par le fait de la faible résolution des variables (1 km²) et le fait que les agrégats ne sont pas considérés dans le GAM. Le modèle ne travaillant qu'avec l'information "présence" / "non-présence" dans chaque km², aucune information supplémentaire n'ait apporté par des hautes densités très localisées. Les approches agrégatives sont ainsi nettement plus informatives pour étudier les variations saisonnières.



Modèle de niche écologique de la Podocnémide en Guyane, avec les données de saison des pluies (gauche) et de saison sèche (droite).

3. Conclusions

La plupart des bassins versants a dorénavant été étudiée, le partenariat avec la réserve naturelle des Nouragues, le CNRS et la réserve naturelle des marais de Kaw Roura a permis de commencer à quantifier l'abondance sur la rivière Arataye et la rivière de Kaw. **L'Oyapock reste le grand bassin peu prospecté, des efforts devront être fait en ce sens.**

Cette troisième année confirme des abondances encore importantes de *Podocnemis unifilis* en Guyane. Toutefois, la distribution assez réduite de l'espèce, et surtout l'importance des prélèvements, font que **la population est sans doute très fragile**. Les variations saisonnières sont importantes, et très liées aux classes d'âge, et aussi à la zone (Approuague vs Comté). L'utilisation des habitats est ainsi complexe, et dépendante de facteurs environnementaux non identifiés par le modèle de niche, et clairement plus fins que ceux utilisés et actuellement disponibles. La distribution des ressources alimentaires, la distribution des zones de repos (arbres immergés, rochers), la proximité des sites de ponte (sans doute, très insuffisamment localisés), influent probablement cette distribution. **Cette très forte dépendance à des facteurs environnementaux précis contribuent à la fragilité de la population.** D'éventuels projets d'aménagements sur les fleuves rompraient de manière évidente la dynamique des populations, et nécessiteraient des études extrêmement précises pour une meilleure connaissance de l'utilisation des habitats. En ce sens, des études télémétriques seraient à proposer.

Références

1. Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group. 1996. *Podocnemis unifilis*. The IUCN Red List of Threatened Species 1996: e.T17825A97397562.
2. Eiseberg *et al.* 2016. Vulnerability of Giant South American Turtle (*Podocnemis expansa*) nesting habitats to climate-change-induced alterations to fluvial cycles. *Tropical Conservation Science* DOI 10.1177/1940082916667139.
3. Norris *et al.* 2018. Beyond harm's reach? Submersion of river turtle nesting areas and implications for restoration actions after Amazon hydropower development. *PeerJ*, 6 e4228.
4. Pignati *et al.* 2018. Assessment of Mercury Concentration in Turtles (*Podocnemis unifilis*) in the Xingu River Basin, Brazil. *International journal of environmental research and public health* 15: 1185.
5. UICN France, MNHN, GEPOG, Kwata, Biotope, Hydreco & OSL. 2017. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitres de la Faune vertébrée de Guyane. Paris
6. Marroig & Cerqueira. 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *Journal of Comparative Biology*, 2: 103-119.
7. Elith *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
8. de Thoisy *et al.* 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1567-1584.