

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	5
1^{ère} partie : PARTIE BIBLIOGRAPHIQUE	9
I. ETUDE DU SUCCES DES NIDS	13
I.A. REPRODUCTION DE LA TORTUE LUTH	13
I.A.1. SITES DE PONTE.....	13
I.A.2. CALENDRIER DE NIDIFICATION.....	14
I.A.3. EDIFICATION DU NID.....	15
I.A.3.1. Choix de l'emplacement du nid.....	15
I.A.3.2. Séquence de nidification.....	16
I.A.3.3. Composition de la ponte.....	17
I.B. MATURATION DES OEUFS	18
I.B.1. EMBRYOLOGIE.....	18
I.B.1.1. Composition de l'œuf.....	18
I.B.1.2. Développement embryonnaire.....	19
I.B.1.3. Critères de reconnaissance <i>in situ</i>	20
I.B.2. ENVIRONNEMENT DU NID.....	21
I.B.2.1. Mise en évidence des effets environnementaux.....	21
I.B.2.2. Influence sur la durée d'incubation.....	22
I.B.2.3. Influence sur le succès d'éclosion.....	24
I.B.2.4. Influence sur le sex-ratio.....	26
I.B.2.5. Variation des conditions environnementales <i>in situ</i>	26
I.B.3. EMERGENCE DES NOUVEAU-NES.....	28
I.C. ANOMALIES DE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS	30
I.C.1. ABSENCE DE DEVELOPPEMENT : INFERTILITE.....	30
I.C.1.1. Œufs inertes.....	30
I.C.1.2. Œufs infertiles <i>sensu strictu</i>	30
I.C.2. ARRET DE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS : MORTALITE EMBRYONNAIRE.....	31
I.C.2.1. Mortalité embryonnaire antérieure à l'oviposition.....	31
I.C.2.2. Mortalité embryonnaire dans le nid.....	32
I.C.2.2.1. Facteurs abiotiques.....	32
I.C.2.2.2. Facteurs biotiques.....	35
I.C.2.3. Mortalité dans le nid postérieure à l'éclosion.....	38
I.C.3. DEVELOPPEMENT ANORMAL : MALFORMATIONS EMBRYONNAIRES.....	39
II. ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES	41
II.A. EMERGENCE DES NOUVEAU-NES	41
II.A.1. LA SEQUENCE D'EMERGENCE.....	41
II.A.2. FACTEURS DECLENCHANTS.....	43
II.A.3. METABOLISME.....	44
II.B. ORIENTATION VERS LA MER	45
II.B.1. VISION.....	45
II.B.1.1. Signaux et mécanismes impliqués.....	46

II.B.1.1.1.	Mise en évidence	46
II.B.1.1.2.	Lumière.....	46
II.B.1.1.3.	Formes et ombres	49
II.B.1.1.4.	Conflit des signaux	51
II.B.1.1.5.	Mécanismes	53
II.B.1.2.	Vision dans un paysage naturel	59
II.B.1.2.1.	Signaux naturels	59
II.B.1.2.2.	Influence de la lune et du soleil.....	59
II.B.1.2.3.	Cas de désorientation d'origine naturelle	61
II.B.1.2.4.	Trajectoire en cercles.....	61
II.B.2.	STIMULI SECONDAIRES	62
II.B.2.1.	Mise en évidence	62
II.B.2.2.	Hiérarchie	62
II.C.	<u>PERTURBATIONS D'ORIGINE ANTHROPIQUE</u>	64
II.C.1.	MECANISME	64
II.C.1.1.	Compétition entre stimuli naturels et artificiels	64
II.C.1.2.	Influence de la lune	66
II.C.2.	IMPACT DE LA PHOTOPOLLUTION SUR LES NOUVEAU-NES.....	68
II.C.2.1.	Désorientation des nouveau-nés.....	68
II.C.2.2.	Conséquences sur la survie des nouveau-nés	69
II.C.3.	MISE EN EVIDENCE	71
II.C.4.	SOLUTIONS.....	72
II.C.4.1.	Mesures de prévention	72
II.C.4.2.	Mesures de protection	72
2^{ème} Partie : ETUDE PERSONNELLE		75
I.	CADRE ET OBJECTIFS	77
I.A.	<u>CADRE DE L'ETUDE</u>	77
I.B.	<u>OBJECTIFS</u>	79
II.	MATERIEL ET METHODE	81
II.A.	<u>ZONE D'ETUDE</u>	81
II.A.1.	PRESENTATION GENERALE DU SITE.....	81
II.A.2.	ENVIRONNEMENT NATUREL.....	82
II.A.3.	BILLES DE BOIS.....	83
II.A.4.	PREDATEURS	84
II.A.5.	LUMIERES ARTIFICIELLES	85
II.B.	<u>COLLECTE DES DONNEES</u>	86
II.B.1.	ETUDE DES NIDS	86
II.B.2.	ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES	87
II.C.	<u>ANALYSE DES DONNEES</u>	88
II.C.1.	ETUDE DES NIDS	88
II.C.2.	ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES	90
III.	RESULTATS	93
III.A.	<u>PROPOSITION D'UNE CLASSIFICATION DES ŒUFS</u>	93
III.B.	<u>PROFIL DES NIDS</u>	95
III.C.	<u>ORIENTATION DES NOUVEAU-NES SUR LA PLAGE DE PONGARA</u>	104

III.C.1.	ANALYSE DESCRIPTIVE.....	104
III.C.2.	MODELE EXPLICATIF	110
III.C.3.	INTERPRETATION DU MODELE	113
IV.	DISCUSSION	117
IV.A.	<u>METHODE</u>	117
IV.A.1.	ETUDE DES NIDS	117
IV.A.2.	ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES	119
IV.B.	<u>SUCES D'ECLOSION ET HYPOTHESES EXPLICATIVES</u>	122
IV.C.	<u>FACTEURS INFLUENÇANT L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES SUR LA PLAGE DE PONGARA</u>	125
IV.D.	<u>PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION</u>	127
IV.D.1.	PROFIL DES NIDS	128
IV.D.2.	ORIENTATION DES NOUVEAU-NES.....	129
	CONCLUSION	131
	BIBLIOGRAPHIE	133
	ANNEXES	143

INTRODUCTION

Les tortues forment, au sein de la classe des Reptiles, la sous-classe des Chéloniens. Elles sont caractérisées par un corps protégé par une carapace et un plastron ventral osseux recouvert de corne. On distingue les tortues terrestres, aquatiques (ou dulçaquicoles) et marines. Il existe huit espèces de tortues marines à travers le monde, formant la super-famille des *Chelonioidae*. Sept espèces de tortues, dites « à écailles », appartiennent à la famille des *Cheloniidae*, tandis que la plus grande espèce, la tortue luth, est la seule représentante de la famille des *Dermochelyidae*. Elle est remarquable par sa taille, atteignant une longueur de carapace de 180 cm et un poids de 500 kg et se distingue par l'absence complète d'écailles et de griffes. Elle possède une pseudo-carapace composée d'une épaisse couche de graisse et d'une mosaïque de petits os, recouverts par une peau fine noire bleutée, ponctuée de tâches blanchâtres. Son aspect de cuir lui vaut le nom de *Leatherback* en anglais, tandis que son nom français se réfère à la forme de la carapace, divisée par sept crêtes longitudinales.

La tortue luth présente la particularité remarquable d'être partiellement endothermique (Frair *et al.*, 1972), ce qui lui autorise une aire de répartition mondiale, la plus large parmi tous les Reptiles (Grzimek, 2003). Elle est capable de grandes migrations entre les sites de nidification tropicaux et les aires d'alimentation en eaux froides ou tempérées. Les tortues marines sont liées au milieu terrestre pour leur reproduction. Les deux premiers stades de vie, embryon et nouveau-né, sont terrestres, puis la totalité du cycle de vie se déroule en mer et seules les femelles retournent à terre, au moment de la nidification. Les tortues luth enfouissent leurs œufs dans des plages tropicales, des océans Atlantique, Pacifique et Indien. Les principaux sites de ponte sont la côte nord de l'Amérique du sud et le golf de Guinée. Le Gabon, situé en Afrique centrale, au bord de l'Océan Atlantique, est l'un des premiers sites au monde pour la reproduction des tortues luth, bien que la présence de l'espèce y ait été découverte tardivement.

L'espèce est actuellement menacée sur l'ensemble de son aire de répartition et classée « en danger critique » par l'Union Mondiale pour la Nature (UICN). La population mondiale a été estimée à 34 500 femelles adultes en 1995 (Spotila *et al.*, 1996), ce qui représente une chute de 70% de la population à cause de la surexploitation, si l'on compare ce nombre d'individus à celui estimé par Pritchard en 1982. Les populations de l'océan Indien et de l'océan Pacifique sont actuellement les plus fragiles (Spotila *et al.*, 2000), mais même la population Atlantique ne pourra supporter à long terme le niveau d'exploitation actuel. Les menaces pesant sur l'espèce dans le golf de Guinée sont nombreuses. Aux captures intentionnelles pour la consommation des œufs et de la viande s'ajoutent les fréquentes captures accidentelles lors de la pêche industrielle, qui sont probablement la plus grande menace pesant sur l'espèce actuellement. Les tortues marines sont également exposées à plusieurs sources de pollution aussi bien à terre qu'en mer. L'exploitation pétrolière est croissante au large des côtes gabonaises et l'impact négatif du relargage de polluants et des activités sismiques sur la santé des tortues luth et des nids est très probable. Les tortues luth adultes sont particulièrement exposées à la pollution par les sacs en plastique, qu'elles confondent avec les méduses, qui constituent l'essentiel de leur alimentation. L'exploitation forestière est à l'origine de l'échouage sur les plages de nombreuses billes de bois tombées lors de leur transport par bateau. Ces billes constituent une importante source de pollution des côtes gabonaises et sont responsables de la mort de femelles piégées à terre par ces obstacles. La plage de Pongara, située au sud-ouest de la capitale gabonaise, Libreville, est remarquable par sa proximité à une grande ville et parce qu'elle constitue une destination balnéaire très fréquentée. Les tortues luth y sont ainsi exposées à des menaces supplémentaires, liées à la

forte présence humaine : photopollution, fréquentation de la plage par les touristes à pied ou en quad, prédation par les chiens domestiques. La plage de Pongara est une zone sensible pour la conservation de la tortue luth en raison des nombreuses menaces, mais aussi un site exceptionnel pour mener des actions de sensibilisation et d'éducation environnementale.

Les actions de conservation de la tortue luth doivent être entreprises à deux niveaux : en mer et sur les sites de nidification. La réussite de la reproduction implique que la plage de ponte offre des conditions satisfaisantes pour que la femelle creuse un nid, pour que le développement embryonnaire soit mené à son terme et pour que les nouveau-nés parviennent à l'océan. Le succès reproductif peut être défini comme le nombre de descendants parvenant à l'âge adulte produits par un individu. Il est influencé par des facteurs tels que la fécondité et la fertilité des adultes, la capacité des femelles à construire le nid dans des conditions favorables, puis des facteurs influençant le développement des œufs et la survie des nouveau-nés et des juvéniles. Le sujet de ce travail se limite à l'étude de la réussite de l'incubation et de l'orientation des nouveau-nés jusqu'à l'océan.

J'ai choisi de suivre, en dernière année d'études vétérinaires, la dominante "Faune sauvage autochtone et non captive : gestion, environnement et pathologie". C'est dans ce cadre que j'ai effectué un stage d'étude sur le terrain. Mon intérêt pour la faune africaine m'a amenée à contacter la Wildlife Conservation Society (WCS), présente dans de nombreux projets de conservation au Gabon. C'est ainsi que je suis entrée en contact avec le Dr Sharon Deem, de l'Institut Smithsonian, qui a accepté ma participation à son projet de recherche sur la santé de l'écosystème marin au Gabon et m'a confiée cette étude des œufs et des nouveau-nés sur la plage de Pongara. Les nombreuses démarches pour la recherche d'un financement ont été récompensées par l'attribution d'une bourse de l'Académie d'Agriculture de France et du Ministère de l'Agriculture et de la pêche. J'ai ainsi eu la chance d'effectuer un stage de six mois au Gabon, dont trois mois consacrés à l'étude sur le terrain de la tortue luth dans le Parc National de Pongara. Ce travail a servi de base à l'élaboration de ma thèse de doctorat vétérinaire.

On s'intéresse ici à l'étude du succès reproductif sur la plage de ponte de Pongara, avec un suivi des stades de développement terrestres, depuis la ponte jusqu'à l'émergence puis jusqu'à l'entrée dans l'océan et une estimation de l'impact de quelques facteurs de mortalité, d'origine naturelle ou anthropique. La première partie de ce travail est bibliographique. Seuls les éléments nécessaires à la compréhension de la problématique et du protocole de l'étude personnelle y seront développés. Elle est donc constituée de deux parties, qui correspondent aux deux sujets de l'étude personnelle. Des données générales sur la biologie de l'espèce sont présentées dans les annexes. La deuxième partie est constituée par l'étude personnelle réalisée sur le terrain, qui est divisée en deux thèmes : étude des nids et étude de l'orientation des nouveau-nés. Nous chercherons ainsi dans un premier temps à faire un bilan préliminaire du succès d'éclosion des nids et à identifier quelques facteurs de mortalité ; dans un deuxième temps, nous étudierons l'orientation des nouveau-nés lors de la course vers l'océan, avec une attention particulière portée à l'influence de la photopollution.

Figure 1 : Tortue luth adulte (Photo : Bourgeois, 2006).



1^{ère} partie :
ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

L'essentiel des études réalisées sur les tortues marines concerne les stades de vie terrestres, c'est-à-dire ceux liés à la reproduction. Les femelles nidifiantes, les œufs et les nouveau-nés sont très facilement accessibles sur les plages de ponte. La bibliographie disponible sur les tortues marines se rapporte majoritairement aux tortues verte et caouanne. Les études concernant la tortue luth, *Dermochelys coriacea*, sont plus rares. Cela s'explique très probablement par la taille des individus adultes, permettant les manipulations et la mise en captivité des tortues à écaille, ainsi que par leur distribution géographique. Les tortues verte et caouanne fréquentent abondamment les plages de la côte Est des Etats-Unis et y ont fait l'objet de nombreuses recherches, notamment dans le but d'y assurer leur conservation.

La base de recherche bibliographique consacrée aux tortues marines (*Sea Turtle Online Bibliography*), gérée par l'université de Floride (ACCSTR : *Archie Carr Center for Sea Turtle Research*) recense environ 12000 références. La recherche par mots-clés indique 709 documents référencés pour le genre *Dermochelys*, contre plus de 2300 pour la tortue verte.

L'étude bibliographique s'appuiera donc nécessairement sur l'ensemble des espèces de tortues marines (voir annexe 1 pour la description des principales espèces), en précisant chaque fois que possible les particularités de la tortue luth.

I. ETUDE DU SUCCES DES NIDS

Les deux premiers stades de vie d'une tortue marine sont terrestres. On distingue le stade embryonnaire, enfoui dans le sable, puis le stade nouveau-né, très bref, en surface sur la plage. La réussite de ces stades dépend de nombreux facteurs environnementaux et la réalisation du nid par la femelle a une grande importance.

Nous commencerons par un rappel sur la biologie de la reproduction de la tortue luth, en nous limitant aux informations nécessaires pour comprendre la démarche suivie pour l'évaluation de la production de nouveau-nés. Des données générales sur l'espèce sont présentées en annexe 2. Nous envisagerons ensuite les conditions nécessaires au développement des œufs, puis les raisons d'insuccès.

I.A. REPRODUCTION DE LA TORTUE LUTH

L'accouplement des tortues marines a rarement été observé. Il a lieu en mer, puis les femelles rejoignent les plages tropicales pour y déposer leurs œufs. La ponte des tortues marines est un phénomène grégaire. L'émergence des femelles adultes sur certaines plages est un événement fascinant à travers le monde par son ampleur et sa régularité. On emploie le terme d'*arribada* (qui signifie « arrivée » en espagnol) pour décrire la sortie simultanée de plusieurs dizaines ou plusieurs centaines d'individus de l'océan.

I.A.1. SITES DE PONTE

Bien que son aire de répartition soit mondiale, y compris dans les zones froides ou tempérées, la tortue luth se reproduit sur des plages de ponte tropicales. Les sites de nidification d'importance mondiale pour la tortue luth sont situés de part et d'autre de l'océan Atlantique. Les sites de ponte de l'Océan Indien et de l'Océan Pacifique sont aujourd'hui très menacés (Spotila *et al.*, 2000).

La population fréquentant les plages de l'Amérique du Sud, avec une forte concentration en Guyane française, fait l'objet d'un suivi scientifique depuis plus de 30 ans. La découverte de la venue massive de femelles nidifiant sur les côtes d'Afrique de l'Ouest et Centrale, de la Mauritanie à l'Angola, est beaucoup plus récente, bien que les côtes gabonaises soient considérées aujourd'hui par certains auteurs comme le premier site mondial de ponte pour la tortue luth. Ainsi, à l'exception d'une rapide mention de l'espèce par Loveridge et Williams (1957) puis par Duguy (1983), l'importance du site est signalée par Fretey en 1984, tandis que les premiers inventaires sont publiés seulement à la fin des années 1980 (Fretey et Girardin, 1988, 1989). L'accès difficile à la plupart des plages de ponte et la faible densité de population humaine le long des côtes peuvent expliquer la rareté des informations.

Le Gabon est une zone très fréquentée par 5 espèces de tortues marines qui y trouvent des aires d'alimentation, de croissance et de ponte. La tortue caouanne (*Caretta caretta*) a été observée uniquement en mer. La nidification de la tortue verte (*Chelonia mydas*) et de la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*) semble occasionnelle, celle de la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*) régulière et celle de la tortue luth très importante. La côte gabonaise

s'étend sur 950 km (à l'exclusion des lagons) et est constituée essentiellement de longs cordons sableux, très peu entrecoupés de rochers. La bande sableuse est plutôt étroite, bordée par la mangrove ou la forêt tropicale qui recouvre 85 % du pays. Elle peut aussi délimiter des lagunes d'eau douce ou saumâtre. Les plages les plus favorables sont situées au sud de Libreville, où le cheptel de tortues luth devient plus important (Figure 2). On parle de pontes massives sur les 100 km de plages au sud de la ville de Mayumba jusqu'à la frontière congolaise, où 29700 montées de tortues luth ont été enregistrées au cours de la saison 1999-2000, contre 9500 en Guyane française (Billes et Fretey, 2001).

Figure 2 : Carte des zones de ponte de la tortue luth le long des côtes africaines (modifié d'après Billes *et al.*, 2006)



I.A.2. CALENDRIER DE NIDIFICATION

Les tortues marines sont des espèces itéropares, c'est-à-dire qu'elles se reproduisent plusieurs fois au cours de leur vie d'adulte. En Afrique centrale, la saison de ponte s'étend de novembre à mai, avec un pic entre décembre et février (Fretey, 1984 et Fretey et Girardin, 1988). Une plage de ponte est fréquentée par une seule population de femelles, qui reviennent pondre sur leur lieu de naissance. Cette fidélité au site de ponte a pu être mise en évidence par le baguage des femelles nidifiantes, depuis plusieurs années. Certains auteurs considèrent que cette fidélité est plus nuancée chez la tortue luth, notamment suite à l'observation de fluctuations d'effectifs (Chevalier *et al.*, 1998) et de migrations transatlantiques (Billes *et al.*, 2006).

La nidification suit une périodicité pluriannuelle. Une femelle revient pondre tous les deux ou trois ans. Au cours de la saison, elle déposera ses œufs en moyenne sept ou huit fois. L'intervalle inter ponte est relativement constant pour chaque individu et dure en moyenne 9 à 10 jours.

Ce mode de reproduction a des conséquences pour l'étude et la conservation de l'espèce. Alors que la tortue luth est une espèce migratrice, parcourant tous les océans, une étude centrée sur un site de ponte défini permettra de connaître une population précise à son lieu de rassemblement. Les populations de chaque grande zone de ponte doivent être étudiées et protégées, les mesures prises dans une région du monde ayant peu de répercussions sur les autres sites. Ainsi, on observe à l'heure actuelle que les populations de l'Océan Pacifique sont très menacées, tandis que les populations atlantiques sont plutôt en augmentation. Il est nécessaire de répéter les observations pendant au moins trois années consécutives, afin d'échantillonner l'ensemble de la population étudiée.

Chez les tortues marines, on utilise généralement le terme de « population » en référence à l'ensemble des femelles fréquentant une plage ou une zone de ponte, c'est-à-dire un ensemble de plages interconnectées. L'observation des tortues baguées permet de définir les contours géographiques d'une population (Chevalier *et al.*, 1998).

I.A.3. EDIFICATION DU NID

L'émergence a lieu en général pendant la nuit. Elle correspond au moment où la femelle quitte l'océan et se hisse sur la plage à l'aide de ses puissants membres antérieurs. Elle atteint l'emplacement choisi et creuse un nid (nidification) pour y déposer ses œufs (oviposition), au cours d'un processus qui dure plusieurs heures.

I.A.3.1. Choix de l'emplacement du nid

Les tortues luth pondent plus bas sur la plage que les autres espèces, notamment les tortues vertes qui pondent dans la végétation (Bustard et Greenham, 1968). Au Surinam, les tortues luth tendent à pondre dans les zones sableuses ouvertes, tandis que les tortues vertes atteignent la végétation de l'arrière-plage. Les nids de tortue luth sont ainsi fréquemment sous la ligne de haute marée lors des grandes marées de printemps ou des tempêtes (Mrosovsky et Shettleworth, 1975 ; Whitmore et Dutton, 1985 ; Binckley *et al.*, 1998). En Guyane, les tortues luth pondent préférentiellement à une distance intermédiaire entre la ligne de haute marée de printemps et la ligne de végétation. Ce comportement semble avoir une valeur adaptative, en réduisant la distance à parcourir par les nouveau-nés, tout en limitant les risques d'inondation du nid (Kamel et Mrosovsky, 2004).

Le choix de l'emplacement du nid est déterminant pour la survie des œufs. Une femelle perturbée au cours du processus de nidification peut retourner à l'eau sans avoir pondu ; l'émergence est alors avortée, c'est-à-dire qu'il y a une tentative de nidification, mais sans oviposition. Ces perturbations sont d'origine naturelle ou humaine. En Australie, de nombreuses tentatives de nidification de tortues vertes échouent à cause de la présence de racines ou de l'instabilité du sable à l'emplacement choisi (Bustard et Greenham, 1968).

En Floride, la répartition des nids le long de la plage est hétérogène. Les tortues vertes semblent éviter les zones soumises à une lumière artificielle trop intense, tandis que le nombre de femelles retournant vers l'océan sans avoir pondu est très élevé dans ces zones chez les tortues caouannes. Il semble que la lumière artificielle perturbe la nidification, à un moment plus ou moins précoce du processus selon l'espèce (Ehrhart et Witherington, 1987).

La pollution par les lumières artificielles peut être considérée comme une forme de perte d'habitat, selon Witherington et Martin (1996).

Les billes de bois échouées sur les côtes africaines peuvent entraîner la mort des femelles piégées et incapables de regagner l'océan, mais aussi, dans une proportion plus importante, faire échouer des tentatives de nidification ou forcer les femelles à pondre dans une zone plus basse de la plage, sous la ligne de haute marée (Laurence *et al.*, in press).

Le dérangement des femelles par les touristes non avertis sur les plages de ponte est également préjudiciable au bon déroulement de la nidification.

I.A.3.2. Séquence de nidification

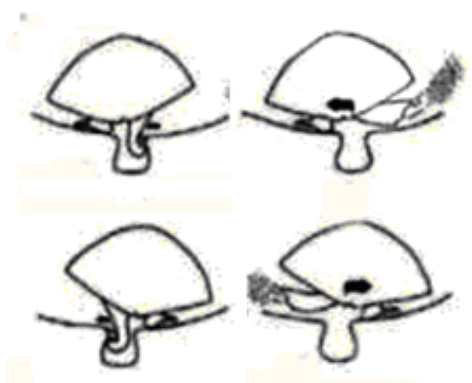
La ponte suit une séquence bien précise. Après l'émergence sur la plage, la femelle se dirige vers un emplacement choisi pour le nid et entame la séquence de nidification, qui dure environ deux heures :

- arrêt et balayage de la zone
- creusement du nid à l'aide des membres postérieurs
- ponte (ou oviposition)
- comblement du nid et tassement du sable
- brouillage de l'aire de ponte à l'aide des membres antérieurs
- départ et retour vers la mer

La phase de creusement *sensu stricto* dure en moyenne 25 minutes chez la tortue luth et son étude détaillée permet de la décomposer en 13 phases successives (Billes, 1998). La femelle est capable de racler les parois de la cavité, puis d'effectuer un mouvement de rotation du membre postérieur, accompagnée d'une flexion des doigts centraux. Le sable est ainsi collecté au creux de la face ventrale du membre, remonté, puis évacué hors du nid. Ce mouvement est répété alternativement par les deux membres postérieurs, jusqu'à atteindre une profondeur et un volume suffisant (Figure 3). La profondeur maximale est atteinte après seulement 5 à 6 minutes, puis la femelle prend soin de façonner le nid, probablement grâce à une sensibilité tactile des membres postérieurs (Billes, 1998).

Cette phase est essentielle pour assurer des conditions d'incubation optimale. La profondeur du nid et sa forme sont déterminantes pour le maintien de la température et de l'hygrométrie et pour la diffusion des gaz tout au long du développement des œufs.

Figure 3 : Schéma du creusement du nid par une Tortue marine (vue postérieure) à l'aide des membres postérieurs (d'après www.floridamarine.org, consulté le 7 janvier 2007).



Au cours de son déplacement sur le sable, la femelle laisse ainsi une trace très visible sur le sable, y compris depuis un bateau ou un avion. La taille de la zone modifiée, notamment lors du brouillage de l'aire de ponte rend toutefois impossible la localisation exacte du nid.

La chambre des œufs est relativement petite et profonde : elle mesure en moyenne 0,30-0,35 m de diamètre et elle est située à 0,75m de profondeur (Wallace *et al.*, 2004 ; Billes, 1998). La réalisation de moulages de nids de tortue luth permet de distinguer trois zones depuis la surface : cuvette, puits de ponte, puis chambre d'incubation, de forme sphérique, qui occupe environ 45 % de la profondeur du nid.

Pour trouver la chambre d'incubation, une méthode fiable consiste à observer la ponte et à marquer l'emplacement exact des œufs, ce qui permet de retrouver tous les nids, y compris lorsque la production de nouveau-nés est nulle. Il est également possible de repérer le nid tardivement, en remontant les traces des nouveau-nés après leur émergence, c'est-à-dire leur sortie du nid souterrain. Toutes les traces convergent vers la zone étroite où les nouveau-nés ont atteint la surface de la plage. Il est parfois possible de repérer la petite dépression créée, en surface, par l'activité des nouveau-nés affleurants sous la surface, juste avant l'émergence. Sur une plage de l'île d'Ascension au sud de l'Atlantique, où le taux d'émergence était particulièrement bas, les nids ont été repérés en creusant des tranchées (Mortimer, 1990).

I.A.3.3. Composition de la ponte

Le nombre d'œufs moyen s'élève à environ 115 œufs par nid, toutes catégories confondues. Au moment de la ponte d'une tortue luth, on distingue chronologiquement et selon leur morphologie externe deux types d'œufs : les œufs dit normaux, pondus dans la première phase, puis les œufs inertes ou « sans jaune », beaucoup plus petits et de forme variable. Les œufs normaux ont une coquille souple et sont sphériques, même s'ils ne deviennent turgides que vers le 2^{ème} jour après la ponte. Chez la tortue luth, le diamètre atteint 50 à 60 mm, ce qui est supérieur à celui des autres espèces de tortues marines.

Les œufs inertes sont facilement reconnaissables à leur morphologie particulière. Ils sont de taille inférieure, mais très variable et de forme parfois aberrante. Ils peuvent être sphériques, ovales, ellipsoïdes, en forme de poire ou d'haltère et peuvent être reliés par un court cordonnet torsadé. Ces œufs sont très communs chez la tortue luth, mais peu fréquents dans les autres espèces et pondus surtout dans la phase tardive de l'oviposition (Miller, 1985).

La taille de ponte est définie comme le nombre d'œufs déposés dans le nid, à l'exclusion des œufs inertes (Miller, 1999). L'analyse des nids est effectuée par rapport au nombre d'œufs susceptibles de produire un embryon ; les œufs inertes sont donc étudiés comme une catégorie à part.

Les données concernant la reproduction de la tortue luth sont résumées dans le tableau 1 et celles des autres espèces nidifiant en Afrique centrale sont rappelées à titre de comparaison.

Tableau 1 : Paramètres de reproduction des 4 espèces de tortues marines nidifiant en Afrique centrale (d'après www.cccturtle.org et www.seaturtle.org, consultés le 22 janvier 2007)

	Tortue Luth <i>Dermochelys coriacea</i>	Tortue verte <i>Chelonia mydas</i>	Tortue imbriquée <i>Eretmochelys imbricata</i>	Tortue olivâtre <i>Lepidochelys olivacea</i>
Taille adulte	121-183 cm 250-700 kg	76-91 cm 136-180 kg	76-91 cm 40-60 kg	62-70 cm 35-45 kg
Intervalle inter ponte (jours)	10	12	15	
Intervalle inter cycle (ans)	2-3	2-3 ou plus	2-3 ou plus	1
Nombre nids par saison	6-9	3-5	2-4	2
Taille de ponte (œufs)	110	115	160	110
Nombre d'œufs normaux	80	115	160	110
Nombre d'œufs inertes	30	--	--	--
Taille des œufs (mm)	50	55	40	40
Durée d'incubation (jours)	65	60	60	52-58

I.B. MATURATION DES OEUFS

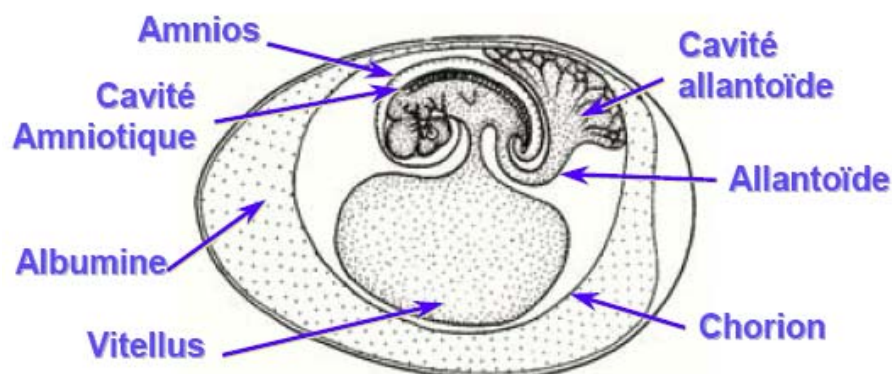
Dans cette partie, nous envisagerons le développement des œufs qui produisent un nouveau-né viable, capable de gagner la surface de la plage, ainsi que les conditions nécessaires à cette réussite.

I.B.1. EMBRYOLOGIE

I.B.1.1. Composition de l'œuf

Les œufs de tortue luth sont constitués de la coquille souple (4,3 % du poids total), de l'albumen (46,8 % du poids total) et du vitellus (48,9 % du poids total). L'embryon est entouré par quatre membranes. L'amnios forme une cavité remplie de liquide et l'allantoïde constitue une surface respiratoire et permet le stockage des déchets azotés. Le chorion, perméable, entoure les deux autres membranes. Le sac vitellin constitue une réserve nutritive pour l'embryon (Figure 4).

Figure 4 : Schéma en coupe d'un œuf de reptile (d'après simulium.bio.uottawa.ca, consulté le 7 janvier 2007)



Les œufs de reptiles sont dépourvus de chalaze, ce cordon d'albumen qui soutient le jaune et l'embryon, chez les oiseaux. Il existe deux membranes extra embryonnaires précoces et provisoires, qui maintiennent l'embryon dans la partie supérieure de l'œuf, près de la coquille. Ces membranes correspondent à des extensions de l'amnios, dont l'une fusionne avec le chorion. Elles sont présentes pendant les trois premières semaines de l'incubation, stade critique, pendant lequel le déplacement des œufs représente un fort risque de mortalité par décollement de l'aire embryonnaire et rupture des vaisseaux sanguins (Blanck et Sawyer, 1981).

I.B.1.2. Développement embryonnaire

Le développement embryonnaire des tortues marines est bien connu et la classification de référence est celle établie par Miller (1985). Cette classification définit 31 stades de développement à partir des changements morphologiques qui surviennent à la température constante de 29°C, depuis la 1^{ère} division dans le tractus génital femelle, jusqu'à l'éclosion.

La fécondation se produit dans l'oviducte, où a lieu le dépôt d'albumen, qui est entouré par une membrane partiellement calcifiée. A 72h débutent les premières divisions, tandis que la coquille se renforce. Une *gastrula* est formée le neuvième jour. C'est une particularité des tortues marines, la gastrulation ne débutant jamais avant l'oviposition dans les autres espèces, quelle que soit la durée du séjour dans le tractus génital femelle. Le développement est arrêté au stade 6, qui correspond au milieu de la gastrulation, jusqu'à ce que la femelle trouve un site de ponte propice.

Le développement embryonnaire reprend dans le nid creusé dans le sable par la femelle, du stade 7 au stade 31. Il dure en moyenne 58 à 72 jours chez la tortue luth. La vitesse de développement, lente au début, s'accélère au cours de certaines périodes de l'incubation, avant de ralentir de nouveau avant l'éclosion.

La pigmentation de la rétine apparaît au stade 18.

Le stade 22 correspond au début du deuxième tiers de l'incubation, c'est-à-dire au moment où la croissance et l'organogenèse sont les plus rapides et où se produit la détermination du sexe dépendante de la température.

La pigmentation du corps apparaît au stade 26 et coïncide avec le début du troisième tiers de l'incubation.

Le stade 30 correspond au moment où l'embryon rompt les membranes extra embryonnaires et la coquille (*pipping* en anglais, to pip = battre). L'éclosion (stade 31) est terminée lorsqu'il quitte la coquille, même si le jaune et les membranes restent attachés au plastron. Après l'éclosion, les nouveau-nés restent dans la chambre d'incubation, tandis que le vitellus se résorbe, afin que le plastron se referme ventralement.

I.B.1.3. Critères de reconnaissance *in situ*

L'estimation des stades de mortalité sur le terrain nécessite de définir une classification simplifiée et des critères d'appartenance à chaque catégorie, basés sur des caractères morphologiques de l'œuf ou de l'embryon, visibles à l'œil nu.

Des modifications de l'aspect externe de l'œuf accompagnent le développement embryonnaire. Blanc crémeux lors de la ponte, les œufs qui suivent un développement normal blanchissent rapidement, tandis que le mucus sèche et que l'œuf absorbe de l'eau. Ce changement de couleur débute par un point blanc, puis la tache s'élargit jusqu'à recouvrir l'intégralité de l'œuf, environ 10 jours après la ponte (Miller, 1985). Il correspond à l'attachement des structures embryonnaires à la face interne de la membrane coquillière. Chez *Dermochelys coriacea*, Chan (1989) observe que le point blanc apparaît vers le 4^{ème} jour d'incubation, tandis que le 5^{ème} jour, une tache blanche de 1 à 1,5 cm de diamètre est clairement discernable.

Bell *et al.* (2003), après dissection et examen au microscope n'ont pas retrouvé d'autres signes embryonnaires visibles dans un faible nombre d'œufs présentant une tache blanche. Toutefois, la proportion d'œufs dépourvus de tache blanche, mais avec des signes embryonnaires est élevée et correspond aux œufs dont la mortalité est survenue avant l'oviposition ou immédiatement après. Il semble que ce critère ait une bonne valeur prédictive positive, mais son absence ne permet pas de conclure sur le contenu de l'œuf.

Les études divergent en général sur l'estimation du stade de mortalité après examen du contenu de l'œuf. La plupart des auteurs s'appuient sur la taille des embryons ou sur la pigmentation. Les caractères morphologiques ne sont pas toujours pertinents pour estimer le stade de développement. La longueur totale du corps perd sa corrélation positive au temps d'incubation lorsque le développement progresse. En effet, la croissance ralentit fortement dans la dernière phase de l'incubation. La pigmentation est un critère intéressant, mais dans les derniers jours, les variations individuelles n'en font pas un élément fiable (Miller, 1985). Ces critères permettent néanmoins d'établir des catégories.

Les classifications utilisées pour la reconnaissance à l'œil nu sur le terrain se ressemblent et reconnaissent trois ou quatre stades. En général, la taille et la pigmentation correspondent. Toutefois, les auteurs s'accordent plus facilement sur la pigmentation que sur la taille aux différents stades. Le tableau 2 présente les stades et les critères utilisés par différents auteurs pour *Dermochelys coriacea*. Bilinski *et al.* (2001) et Eckert et Eckert (1990) basent leur classification sur la taille des embryons, tandis que Hilberman et Goverse (2003) utilisent principalement la pigmentation du corps. Les stades 2 et 3 sont donc plus tardifs.

Whitmore et Dutton (1985), puis Ralph *et al.* (2005) utilisent les deux critères de taille et de pigmentation. La taille indiquée diffère significativement d'un auteur à l'autre. Les stades de transition entre les trois catégories correspondent alors aux stades 18 (œil pigmenté, $19,2 \pm$

1 % de la durée d'incubation) et 26 (corps pigmenté, 62 ± 2 % de la durée d'incubation). Selon Renous *et al.* (1989), la taille d'un embryon de tortue luth, pour différentes vitesses d'incubation, est de 10 mm environ au stade 18 et de 30 mm au stade 26.

Tableau 2 : Critères morphologiques utilisés par différents auteurs pour la classification des stades de mortalité embryonnaire (études réalisées sur *Dermochelys coriacea*).

Auteurs	Stades de mortalité embryonnaire		
	1 : précoce	2 : moyen	3 : tardif
Whitmore et Dutton (1985)	Traces de sang et/ou cercle blanc ou embryon < 10 mm non pigmenté	Embryon 10-30 mm œil pigmenté corps non pigmenté	Embryon > 30 mm pigmenté
Eckert et Eckert (1990)	Embryon < 10 mm	Embryon 10-30 mm	Embryon > 30 mm
Bilinski <i>et al.</i> (2001)	Cercle blanc ou embryon < 20 mm non pigmenté	Embryon 20-40 mm pigmenté ou non pigmenté	Embryon > 40 mm pigmenté
Hilterman et Goverse (2002)	Traces de sang ou embryon < 8 mm œil pigmenté corps non pigmenté	Embryon > 8 mm, pigmenté	Embryon prêt à éclore
Ralph <i>et al.</i> (2005)	Traces de sang ou embryon < 10 mm non pigmenté	Embryon 10-20 mm œil pigmenté	Embryon > 20 mm pigmenté

I.B.2. ENVIRONNEMENT DU NID

La durée d'incubation pour l'espèce varie entre 58 et 72 jours ; la variabilité importante souligne l'influence des conditions d'incubation sur la vitesse et la réussite de développement. Dans les conditions naturelles, l'environnement des nids (température, humidité) sur une plage est très variable dans le temps et dans l'espace (Hewavisenthi et Parmenter, 2002).

Température, humidité et gaz respiratoires sont les variables physiques les plus importantes pour la survie embryonnaire des Reptiles (Packard et Packard, 1988). Différentes études ont montré le rôle de ces facteurs sur la durée et la réussite de l'incubation. Nous présenterons les effets exercés par ces facteurs sur le développement embryonnaire, dans le but de comprendre les perturbations pouvant agir sur la réussite des nids.

I.B.2.1. Mise en évidence des effets environnementaux

La comparaison de la taille des nouveau-nés entre trois populations de tortues vertes (Glen *et al.*, 2003) met en évidence des effets maternels et des effets environnementaux. En effet, les deux populations de tortues vertes de l'Atlantique sud, dont les femelles sont de grande taille, produisent des nouveau-nés significativement plus grands que la population méditerranéenne. Cette supériorité de taille peut être attribuée aux effets maternels. En revanche, la taille des

nouveau-nés dans l'Atlantique varie dans le sens inverse de la taille des adultes. La température enregistrée au sein du nid pendant l'incubation est significativement différente entre les sites. La supériorité en taille du corps et des nageoires observée entre les nouveau-nés dans une des deux populations de l'Atlantique peut être attribuée à des facteurs environnementaux.

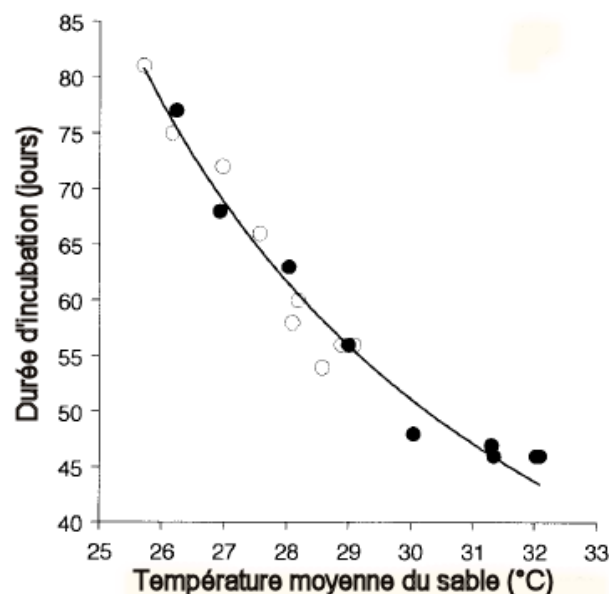
En manipulant le taux humidité de l'environnement d'œufs chez la tortue d'eau douce *Chelydra serpentina*, pour augmenter la variance phénotypique (taille corporelle et performance locomotrice), Janzen (1993) renforce l'idée que les conditions d'incubation modifient significativement le phénotype.

I.B.2.2. Influence sur la durée d'incubation

- Température

L'influence négative de la température du sable sur la durée d'incubation a été démontrée dans de nombreuses études. Matsuzawa *et al.* (2002) ont montré une corrélation significative entre la température moyenne du sable au cours de l'incubation et la durée d'incubation, pour des fluctuations très fortes (Figure 5). La température du sable varie entre 18 et 33° C au cours de la saison, en 1995, à Minabe, au Japon. Une augmentation de 7° C entraîne un doublement du temps d'incubation, dans cette étude.

Figure 5 : Durée d'incubation des nids de *Caretta caretta* selon la température moyenne du sable à 50 cm de profondeur, à Minabe, au Japon, au cours des saisons 1993 (○) et 1995 (●) (modifié d'après Matsuzawa *et al.*, 2002).



- Facteurs non thermiques

Selon Godfrey et Mrosovsky (2001), la température est responsable de plus de 75% de la variance de la durée d'incubation chez la tortue caouanne ; son influence est nettement

supérieure à celle des facteurs non thermiques, tels que le potentiel hydrique du substrat. Des valeurs similaires sont rapportées chez la tortue verte. La durée d'incubation est corrélée plus étroitement à la température moyenne au cours de l'incubation ($r^2 = 0,79$), qu'au cours du seul deuxième tiers d'incubation ($r^2 = 0,65$) (Broderick *et al.*, 2000).

L'humidité et les gaz respiratoires (O_2 , CO_2) présents dans l'environnement du nid ont également une influence sur le développement des œufs. Les échanges d'eau entre l'œuf et son environnement sont influencés par la température et le potentiel hydrique du substrat. Les œufs flexibles des tortues marines répondent fortement aux variations du taux d'hydratation de l'environnement et ont besoin d'eau pour devenir turgides après la ponte. De l'air est emprisonné entre les œufs lors de la fermeture du nid. Il existe également une diffusion d' O_2 depuis le sable adjacent. Les embryons de reptiles consomment peu d'oxygène pendant la première moitié de l'incubation. Cependant, les tortues marines pondent un grand nombre d'œufs et les besoins en oxygène sont très forts en fin d'incubation (Packard et Packard, 1988).

Le potentiel hydrique est lié positivement à la durée d'incubation. Il est probable que l'humidité allonge l'incubation indirectement, en permettant un refroidissement des œufs par évaporation. La difficulté dans ces études consiste à différencier la température réelle des œufs de la température ambiante. L'utilisation du sex ratio comme indicateur de la température peut être préférable à une mesure directe de la température du nid (Godfrey et Mrosovsky, 2001).

Une faible pression partielle en oxygène allonge significativement le temps d'incubation et le temps d'internalisation du jaune après l'éclosion, chez la tortue d'eau douce à oreilles rouges (*Trachemys scripta*). Néanmoins, les conditions d'hypoxie nécessaires (moins de 15 % d' O_2) pour allonger la durée d'incubation produisent des taux de survie très bas (11 %) et la pression partielle en oxygène joue probablement un rôle faible dans la durée d'incubation dans la plupart des cas où le succès d'éclosion observé est correct (Etchberger *et al.*, 1991 ; Ackerman, 1980). L'incubation des œufs dans un substrat, dont la conductance en gaz est abaissée par rapport aux conditions naturelles, est significativement allongée (Ackerman, 1981).

- Mobilisation des nutriments et vitesse de développement

Expérimentalement, Renous *et al.* (1989) ont montré, en déterminant précisément les stades de développement selon la classification de Miller, que la vitesse de développement est plus élevée à une température de 31,5° C, qu'à 27° C. Les stades sont atteints dans un délai significativement plus court.

L'allongement de la durée d'incubation se traduit par des variations phénotypiques. Les nouveau-nés produits ont une taille plus importante lorsque la température est plus basse (Glen *et al.*, 2003). Ces variations s'expliquent notamment par une modification des échanges entre l'embryon et les réserves de l'œuf et entre l'œuf et le milieu extérieur au cours de l'incubation.

Chez la tortue à dossière plate (*Natator depressus*), l'environnement thermique entre 26 et 33° C affecte la durée d'incubation, la taille des nouveau-nés, les échanges d'eau, la mobilisation des nutriments, le taux d'hydratation des tissus, les réserves énergétiques et le taux de malformations des écailles. L'environnement hydrique pour des valeurs extrêmes de potentiel hydrique (-180 à -3500 kPa) influence la taille des nouveau-nés et les échanges

d'eau. De plus, il est probable que l'eau disponible, qui dépend des échanges avec le substrat, favorise la mobilisation des nutriments. Les températures plus basses et les substrats plus humides produisent des nouveau-nés plus lourds, avec un jaune proportionnellement plus léger et moins riche, ce qui signifie que la mobilisation des nutriments a été plus importante pendant l'incubation (Hewavisenanthi et Parmenter, 2001).

Chez la tortue luth, l'environnement du nid (humidité, température) a une influence significative sur la mobilisation du calcium. Il semble que le calcium de la coquille, dont le taux diminue pendant toute l'incubation soit absorbé par l'embryon via les constituants internes de l'œuf. Cette absorption de calcium par l'embryon est plus rapide pour des températures et des taux d'humidité plus bas, dans des conditions proches des conditions naturelles (entre 28,5 et 31° C et 5 à 12 % d'eau) (Bilinski *et al.*, 2001).

La dépendance de la durée d'incubation vis-à-vis des facteurs environnementaux induit une forte variabilité. La date choisie pour l'excavation d'un nid dont l'émergence a été observée doit tenir compte de la variabilité intra nid, due principalement aux écarts de température au sein de la chambre d'incubation. La décision d'excaver un nid, sans émergence observée au-delà du délai moyen d'incubation, doit tenir compte de la variabilité inter nid, liée à la date et au site de ponte.

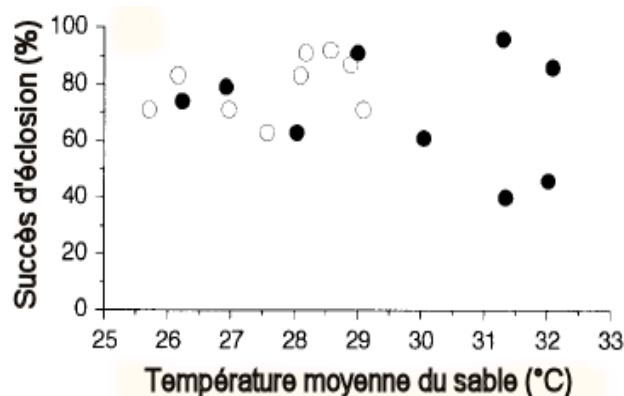
I.B.2.3. Influence sur le succès d'éclosion

- Température

Au Japon, Matsuzawa *et al.* (2002) ont montré que le succès d'éclosion des nids des tortues caouannes n'est pas corrélé à la température au cours de l'incubation (Figure 6). Ces résultats ne sont pas surprenants, puisque les valeurs de températures sont comprises dans les seuils de tolérance (27-32° C selon Bustard et Greenham, 1968 ; 24-33° C selon Miller, 1985). Le succès d'éclosion est influencé par la température pour des valeurs inférieures ou supérieures à ces seuils.

Au cours de la même saison, le taux de mortalité est cependant très élevé pour certains nids soumis à des fortes températures. L'examen des œufs montre que de nombreux embryons meurent au stade 30, c'est-à-dire au moment où ils ouvrent la coquille. Il existe probablement une inhibition de l'activité à ce stade, similaire à ce que l'on observe lors de l'émergence. Il est probable que les fortes températures influent sur le succès d'éclosion, en piégeant les individus dans la chambre d'incubation.

Figure 6 : Succès d'éclosion des nids de *Caretta caretta* selon la température moyenne du sable à 50 cm de profondeur à Minabe, au Japon, au cours des saisons 1993 (○) et 1995 (●) (d'après Matsuzawa *et al.*, 2002).



- Humidité

L'environnement hydrique influence le succès d'éclosion des nids. Les œufs de tortues marines échangent de l'eau avec le substrat tout au long de l'incubation, ce qui se reflète par les variations de la masse totale de l'œuf. Après une diminution de poids pendant les premiers jours, les œufs absorbent de l'eau pour devenir turgescents, puis perdent à nouveau de l'eau pendant le dernier tiers de l'incubation. Chez la tortue à dossière plate, Hewavisenthi et Parmenter (2001) ont montré que cette absorption dépend notamment du potentiel hydrique du substrat. Les œufs incubés dans un substrat sec perdent de l'eau tout au long de l'incubation et prennent un aspect bosselé et fripé, ce qui traduit une déshydratation intense. Le succès d'éclosion diminue fortement pour des valeurs de potentiel hydrique inférieures à 1300 kPa. Toutefois, le taux d'humidité mesuré dans l'environnement des nids naturels en Australie varie entre 2,6 et 7,8 % (-1200 à -130 kPa) (Hewavisenthi et Parmenter, 2002).

- Gaz respiratoires

Expérimentalement, Etchberger *et al.* (1991) montrent que le succès d'éclosion chute de 77 % à 11,4 %, lorsque l'air ambiant varie de 15 % à 8 % d'oxygène chez *Trachemys scripta*. Ackerman (1980) observe des résultats similaires chez la tortue verte et la tortue caouanne. Ces résultats montrent que l'asphyxie peut être une cause de faible succès d'éclosion. Ackerman (1980) note cependant que 30 % des œufs ont éclos au bout de 100 jours, malgré un taux d'O₂ faible (5 % d'O₂ et 15 % de CO₂), ce qui montre que les œufs des tortues marines tolèrent mieux l'hypoxie que ceux des oiseaux.

Dans les conditions naturelles, le taux d'éclosion est plus faible au centre qu'en périphérie dans les nids de tortue luth, au Costa Rica. Ralph *et al.* (2005) ont montré qu'il existe effectivement des gradients de pression partielle en oxygène et en gaz carbonique du centre vers la périphérie dans la chambre des œufs. Néanmoins, ces gradients sont instaurés tardivement par l'activité métabolique des embryons. Les gaz respiratoires ne diffèrent du nid témoin qui ne contient que des pierres qu'à partir du 35^{ème} jour d'incubation. L'examen des embryons révèle que la mortalité survient essentiellement à des stades précoces. Les différents

niveaux de gaz respiratoires ne suffisent donc pas à expliquer les taux de mortalité embryonnaire dans les conditions normales, malgré le grand nombre d'œufs.

Le succès d'éclosion est fortement influencé par les paramètres physiques du milieu (température, humidité, gaz respiratoires). La réussite des nids dépend des fluctuations naturelles ou artificielles de ces paramètres sur la plage de ponte.

I.B.2.4. Influence sur le sex ratio

Le facteur température influe sur le développement embryonnaire et la mortalité, mais aussi sur le sex ratio. De nombreuses études ont montré que des températures basses produisent des mâles, des températures élevées des femelles. Les études en milieu naturel semblent montrer que le sex ratio est en général biaisé en faveur des femelles (Broderick *et al.*, 2000 ; Godfrey *et al.*, 1996).

La température a donc des répercussions fortes sur la survie de la population à long terme, même lorsque l'effet n'est pas perceptible directement sur le succès d'émergence. Le sex ratio est corrélé positivement à la température environnante, au cours de la période critique, qui correspond au deuxième tiers de l'incubation (Godley *et al.*, 2002).

Le profil thermique des nids permet de calculer le sex ratio, en connaissant la température pivot, c'est-à-dire la température qui produit un sex ratio de 1:1 lors d'une incubation à température constante (Binckley *et al.*, 1998). Il existe des variations intra et inter spécifiques de la température. On utilise habituellement la température du sable pour prédire le sex ratio, mais il existe aussi une production de chaleur par les œufs eux-mêmes dont il faudrait tenir compte. La température au sein du nid augmente au cours de l'incubation (Godfrey *et al.*, 1997).

BILAN :

- Sex ratio et vitesse de développement sont corrélés positivement à la température d'incubation.
- La réussite de l'incubation nécessite un taux d'humidité et une pression partielle en oxygène suffisants.
- Dans des conditions particulières, des températures extrêmes, la sécheresse du substrat ou l'asphyxie peuvent être la cause d'un succès d'éclosion très faible.

I.B.2.5. Variation des conditions environnementales *in situ*

La fertilité des œufs de tortue marine dépasse 80 %, mais les taux d'éclosion et d'émergence peuvent être très inférieurs (Miller, 1985). L'environnement du nid affecte beaucoup la survie et le sexe des embryons et des nouveau-nés, car contrairement à d'autres espèces ovipares, où les parents maintiennent un milieu ambiant stable, le nid des tortues marines est « livré à lui-même ». Le choix du site de ponte par la femelle a une importance capitale. Ainsi, dans une population de tortues caouannes de Turquie, la cause principale de

mortalité des œufs et des nouveau-nés est identifiée comme un mauvais choix de site de ponte, dans une zone inondable ou un sable trop compact (Peters *et al.*, 1994). Les paramètres physiques (température, humidité, gaz respiratoires) varient dans l'environnement du nid, au cours de l'incubation, dans les conditions naturelles.

- Variation de la température

Les variations de température enregistrées au cours de l'incubation sont explicables par le dégagement de chaleur lié au métabolisme des embryons, mais aussi par les fluctuations des conditions extérieures. La température du sable dépend de facteurs intrinsèques (couleur, granulométrie) et extrinsèques (saison, latitude, ombre produite par la végétation, pluviosité, amplitude des marées).

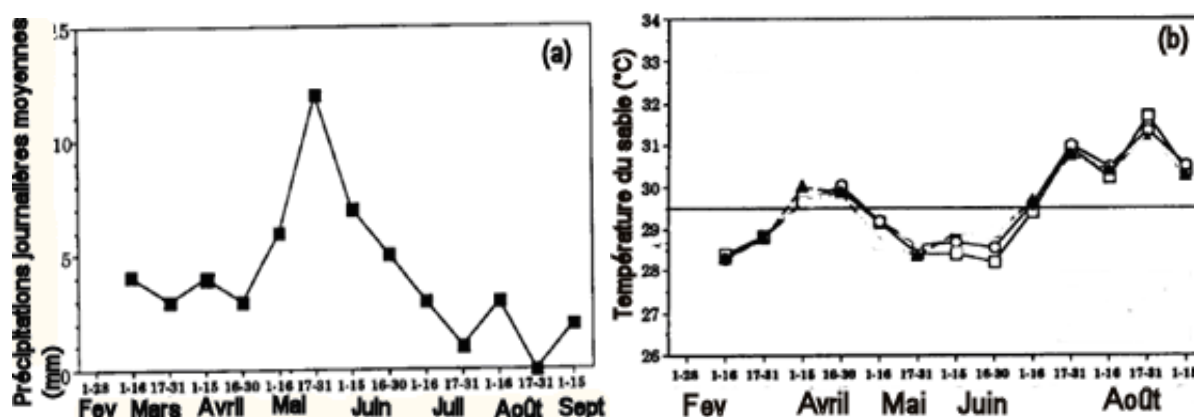
La proportion de femelles tortues vertes produites sur l'île d'Ascension, dans l'Atlantique sud, pendant la saison 1998-1999 varie de 54 % sur les plages de sable clair à plus de 99 % sur les plages de sable très foncé (Godley *et al.*, 2002).

La température dépend en grande partie de la localisation du nid, sur la plage et en profondeur. On constate que la température moyenne du sable diminue avec la profondeur du nid et la distance à l'océan, puis augmente dans l'arrière-plage. Ces fluctuations se répercutent fortement dans les nids de tortue caouanne, avec des écarts de 1,5° C d'une zone à l'autre, contrairement aux nids de tortue verte, plus profonds (Kaska, Downie, Tippet *et al.*, 1998).

L'enfouissement des nids les préserve des écarts brusques de température. Les fluctuations journalières moyennes sont inférieures à 1° C (Matsuzawa *et al.*, 2002). Packard et Packard (1988) considèrent que les variations diurnes de température se propagent dans le sable essentiellement dans les 50 premiers cm de profondeur. Ces cycles journaliers de température expliquent probablement que le nombre de malformations soit moins important *in situ*, que pour des œufs incubés en laboratoire à des températures extrêmes. Ces températures sont observées dans les conditions naturelles, mais jamais de façon constante tout au long de l'incubation. Les nids de Tortues luth sont plus profonds et bénéficieraient alors d'un environnement thermique assez stable. La production de chaleur par un grand nombre d'œufs entraîne l'installation d'un gradient de température concentrique de la périphérie vers le centre du nid, qui explique la variabilité intra nid de la durée d'incubation.

Au cours d'une saison, les écarts de température atteignent 15° C au Japon en 1995. La durée d'incubation dans l'espèce *Caretta caretta* diminue significativement au cours de la saison et l'amplitude observée entre les valeurs extrêmes est supérieure à 30 jours. (Matsuzawa *et al.*, 2002). Une étude sur une plage de ponte de tortue luth au Surinam a montré que le sex ratio et la durée d'incubation varient au cours de la saison de ponte. Les fortes précipitations quotidiennes en mai-juin entraînent une baisse de température du sable à la profondeur des nids (Figure 7) et un allongement de la durée d'incubation. Le sex ratio est fortement corrélé aux précipitations quotidiennes (Figure 7). Les mâles sont ainsi produits presque uniquement dans les nids pondus en avril-mai, qui sont soumis à une température plus basse, pendant le deuxième tiers de l'incubation (Godfrey *et al.*, 1996).

Figure 7 : Variation des conditions environnementales sur une plage de ponte au Surinam au cours de la saison 1993 : Précipitations quotidiennes moyennes (a) et température moyenne du sable à la profondeur du nid (b) (modifié d'après Godfrey *et al.*, 1996).



- Variation de l'humidité

L'humidité varie en fonction des propriétés intrinsèques du sable (granulométrie, potentiel hydrique), des conditions extérieures et de la végétation. Ses fluctuations sont liées à celle de la température.

Bustard et Greenham (1968) montrent que le taux d'humidité diminue avec l'abondance de racines dans le sable. Cette relation est vérifiée au niveau de la chambre d'incubation des nids. La salinité et la granulométrie influence l'écoulement vertical de l'eau de pluie. La végétation protège de la pluie, mais empêche l'évaporation par le soleil (Loricourt, 2004).

Les propriétés physico-chimiques du substrat jouent un rôle évident, mais pas seulement son potentiel hydrique. Sur une île de l'Atlantique sud, il a été montré une variation significative du taux de mortalité selon le type de sable (volcanique ou biogénique) et une corrélation avec la taille moyenne des particules. Les sables grossiers conduisant mieux les gaz, le faible succès d'éclosion serait dû au risque de dessiccation (Mortimer, 1990).

I.B.3. EMERGENCE DES NOUVEAU-NES

La période d'incubation *sensu stricto* correspond à la période entre l'oviposition et la fin de l'éclosion. L'émergence correspond au moment où les nouveau-nés quittent le nid et affluent à la surface du sol sableux.

Après l'éclosion, les nouveau-nés persistent quelques jours sous le sable. Cette période est nécessaire pour la synchronisation entre les individus au sein du nid, l'absorption du reste du vitellus au niveau de l'ombilic, la fermeture du plastron ventralement et la progression jusqu'à la surface. Plus cet intervalle est long, plus le succès d'émergence diminue, par épuisement ou prédation. De plus, les chances de survie ultérieure des nouveau-nés se réduisent, si la dépense énergétique augmente.

L'intervalle éclosion-émergence est estimé par comparaison de la durée d'incubation entre des œufs incubés naturellement (depuis la ponte jusqu'à l'émergence) ou en laboratoire

(depuis la ponte jusqu'à l'éclosion). Les comparaisons sont réalisées sur des groupes de sex ratios équivalents, pour s'assurer de l'homogénéité des conditions thermiques. Il a été estimé que les nouveau-nés restent environ 4,1 jours dans le nid après l'éclosion, dans l'espèce *Caretta caretta*, aux Etats-Unis (Godfrey et Mrosovsky, 1997).

Le succès d'émergence ne semble pas lié à la localisation sur la plage, mais augmente avec la taille de la ponte (Hewavisenhi et Parmenter, 2002). En effet, les nouveau-nés regagnent la surface grâce à un mécanisme de facilitation sociale. Le phénomène a pu être étudié grâce à l'utilisation de nids artificiels, dont l'un des côtés a été remplacé par une paroi en verre. Les nouveau-nés sont divisés en groupes de travail, dont l'un attaque le plafond de la cavité, un autre les murs, tandis que le dernier groupe repousse les coquilles et le sable sur le plancher. L'ensemble de la cavité s'élève ainsi progressivement vers le haut. Le groupe montre des mouvements de type spasmodique, entrecoupés par des périodes de repos (Carr et Ogren, 1960). Une petite dépression dans le sable témoigne de l'activité des nouveau-nés sous la surface et permet de repérer le nid (Mortimer, 1990).

L'intense activité des nouveau-nés dans le nid pour s'en extraire explique que les coquilles vides sont tassées dans la chambre d'incubation et souvent fragmentées. Lors du comptage des œufs éclos, il est recommandé de ne prendre en compte que les fragments de taille supérieure à 50 % de l'œuf (Miller, 1999). Le brassage du sable le rend plus meuble dans la chambre d'incubation et tout au long du puits, ce qui facilite le creusement du nid après l'émergence.

Les œufs de tortues marines, enfouis dans le sable, sont soumis aux fluctuations des conditions extérieures, ce qui induit une variabilité de la durée d'incubation et du succès des nids. Le développement est influencé par la topographie de la plage, le choix du site de ponte par la femelle, les variations climatiques.

Les nids de tortue luth sont profonds, ce qui atténue les fluctuations de température depuis la surface. Ils sont en général placés à distance de la végétation, mais proches de la ligne de haute marée, ce qui augmente les risques d'inondation et de fluctuations de température et d'humidité selon le régime des marées.

Toute perturbation d'origine humaine ou naturelle des conditions d'incubation aura des répercussions sur le développement des embryons et la production de nouveau-nés.

I.C. ANOMALIES DE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS

Les tortues luth ont un faible succès d'éclosion de 50 % en moyenne contre 85 % dans les autres espèces. Deux explications majeures sont envisageables : infertilité ou mortalité embryonnaire.

I.C.1. ABSENCE DE DEVELOPPEMENT : INFERTILITE

I.C.1.1. Œufs inertes

Chez la tortue luth, à la différence des autres espèces, il existe des œufs de petite taille, communément appelés « sans jaune ». En réalité, ce terme est abusif, car ils ne contiennent pas le noyau à nombre impair de chromosomes, qui, associé au jaune, forme le gamète. Ce sont des formations excédentaires d'albumen enveloppées d'une coquille, mais ils contiennent souvent une petite quantité de jaune, dépourvue de membrane vitelline. Bell *et al.* (2003) proposent le terme de *shelled albumin globs* (SAGs). Ces œufs sont également qualifiés d'inertes, par opposition à tous les autres œufs potentiellement aptes à produire un embryon, dits « normaux » quel que soit leur devenir. On ne les prend pas en compte pour établir les taux d'éclosion ou de fertilité des nids. On les reconnaît à leur petite taille, puisqu'ils peuvent mesurer moins de 0,5 cm de diamètre et à leur forme parfois atypique, ovale, piriforme ou prolongée par un court cordonnet torsadé.

La tortue luth expulse ainsi en fin de ponte plusieurs dizaines d'œufs inertes, qui recouvrent les œufs normaux. Ils sont infertiles et ne subissent pas de modifications au cours de l'incubation, dans les conditions normales. On leur prête un rôle de leurre pour les prédateurs ou une fonction mécanique, puisqu'ils s'insinuent dans les espaces situés en surface entre les œufs normaux. Lorsque la femelle comble le nid, le sable ne comble pas les espaces entre les œufs, qui emprisonnent de l'air.

Caut *et al.* (2006) montrent que la proportion d'œufs inertes est corrélée avec le succès d'éclosion et le taux de prédation et constitue probablement un avantage sélectif. Les œufs inertes seraient un moyen de protection efficace contre la prédation par certains insectes, les courtillières (*Scapteriscus spp.*). A l'état hydraté, ils seraient consommés préférentiellement par les prédateurs, tandis qu'à l'état déshydraté, ils libèreraient des substances inhibant l'action des insectes.

I.C.1.2. Œufs infertiles *sensu strictu*

Ce sont des œufs qui appartiennent à la catégorie des œufs normaux ; ils ne peuvent pas être distingués des autres œufs au moment de la ponte. Toutefois, au cours des premiers jours d'incubation, ces œufs ne blanchissent pas et ils ne présentent aucun signe de développement embryonnaire lorsqu'ils sont ouverts. L'albumen reste gélatineux au lieu de se liquéfier (Miller 1985).

Le taux de fertilité réelle devrait être estimé à partir de cette catégorie. Les œufs infertiles ne peuvent cependant pas être distingués à l'œil nu des œufs ayant subi une mortalité

embryonnaire très précoce, avant l'attachement à la membrane coquillière, car ils ne blanchissent pas non plus.

Chez *Dermochelys coriacea*, une étude reposant sur l'identification des œufs au microscope montre que le taux de fertilité est très élevé pour toutes les femelles, tandis que le succès d'éclosion est faible. Il doit donc être attribué à la mortalité embryonnaire, surtout très précoce, c'est-à-dire avant que des signes de développement ne soient visibles à l'œil nu. Le taux de fertilité est estimé à 93,3 % en moyenne (Bell *et al.*, 2003).

I.C.2. ARRET DE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS : MORTALITE EMBRYONNAIRE

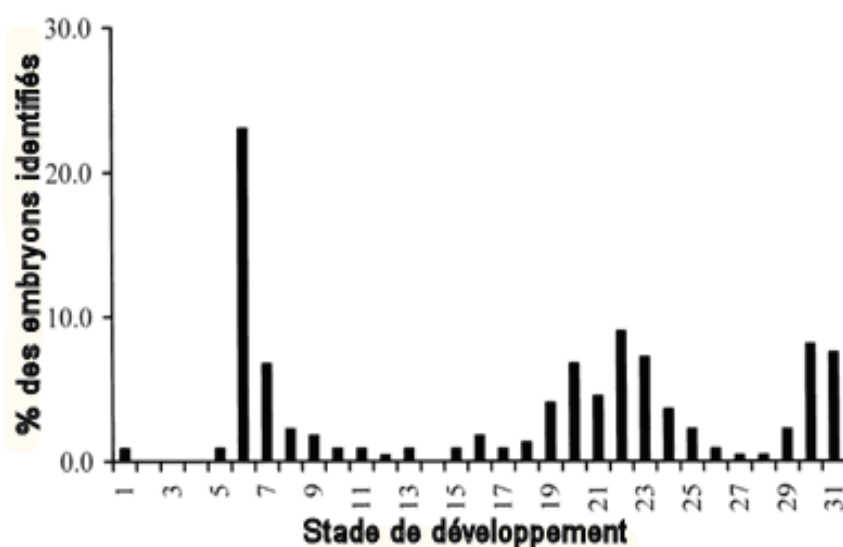
I.C.2.1. Mortalité embryonnaire antérieure à l'oviposition

La mortalité embryonnaire intra oviducte correspond aux stades de développement 1 à 6, selon la classification de Miller (1985). L'estimation des stades de mortalité est réalisée à l'aide d'un microscope.

Bell *et al.*, 2003 ont observé chez *Dermochelys coriacea* un pic de mortalité embryonnaire très précoce, aux stades 6 ou antérieurs (Figure 8). La mortalité très précoce est probablement liée à la santé de la femelle ou à des contaminants chimiques ou bactériens dans le tractus génital.

Lors de l'identification du contenu des œufs non éclos à l'œil nu, ces œufs sont classés dans la catégorie « non développés », sans distinction avec les œufs infertiles ou dont la mortalité est survenue rapidement après la ponte. Les signes de développement embryonnaires sont minuscules et d'autant plus altérés que la date de mortalité est éloignée de la date d'analyse.

Figure 8 : Histogramme de répartition des œufs non éclos de *Dermochelys coriacea*, selon le stade de mortalité, établi selon la classification de Miller (1985), pendant la saison 1998-1999 au Costa Rica (modifié d'après Bell *et al.*, 2003).



I.C.2.2. Mortalité embryonnaire dans le nid

Des événements de mortalité peuvent survenir pendant toute la durée de l'incubation. La mortalité embryonnaire est élevée autour du stade 22, qui correspond à une phase de développement intense et de détermination du sexe dépendante de la température ; une modification de l'environnement à cette période perturbe fortement le développement et peut causer la mort ou des malformations. Un troisième pic de mortalité survient au stade 30, au début de l'éclosion, où l'on observe des embryons malformés, faibles ou amorphes (Figure 8) (Bell *et al.*, 2003).

La mortalité postérieure à l'oviposition est essentiellement due à des facteurs extérieurs, qui peuvent modifier l'environnement physico-chimique requis pendant l'incubation ou entraîner la destruction mécanique du nid et des œufs. Nous distinguerons les facteurs naturels des facteurs anthropiques.

Il existe une destruction dépendante de la densité de femelles, qui se traduit par l'excavation d'un nid antérieur par une femelle creusant sa propre cavité. Ce phénomène est bien documenté sur les plages de Guyane où la concentration des tortues luth femelles est très élevée (Girondot *et al.*, 2002), mais se produit probablement de façon anecdotique sur les plages gabonaises. Pour cette raison, il ne sera pas envisagé dans cette partie.

I.C.2.2.1. Facteurs abiotiques

- Facteurs d'origine naturelle

- Inondation

L'inondation, par la pluie ou la marée, provoque la mort des embryons lorsque les œufs sont immergés, mais aussi à cause de la forte salinité dans le cas de l'eau de mer.

Une étude chez la tortue verte a montré que le succès d'éclosion diminue à mesure que la salinité augmente dans le sable environnant, pour un taux d'humidité du substrat stable et comparable aux valeurs observées *in situ*. Il devient nul au-delà de 50% d'eau de mer par rapport au volume d'eau total ; le gain de poids des œufs évolue dans le même sens. Les œufs sont ainsi capables de se développer à des taux de chlorures nettement supérieurs à ceux mesurés sur la plage. Le taux de chlorures n'est pas un facteur limitant, sauf dans le cas où le nid est inondé par les grandes marées (Bustard et Greenham, 1968).

Au Surinam, le succès d'éclosion des nids de *Dermochelys coriacea* est très inférieur à celui de *Chelonia mydas*. Les tortues luth ont tendance à pondre plus près de la mer, sous la ligne de haute marée de printemps, c'est-à-dire dans une zone potentiellement inondable lors des grandes marées ou des tempêtes (Whitmore et Dutton, 1985 ; Kamel et Mrosovsky, 2004). La mortalité embryonnaire peut être expliquée en partie par l'inondation, qui provoque la suffocation des embryons et induit une augmentation de salinité qui perturbe le métabolisme.

- Erosion

La destruction de 5,7 à 16 % des nids de tortue verte a été constatée au Costa Rica, sur une plage subissant une forte érosion, avec modification profonde du profil de la plage en quelques jours, mais l'auteur signale que la mer était inhabituellement calme cette année là (Fowler, 1979). On peut supposer que les dégâts peuvent être plus importants, d'autant plus que la destruction du nid est totale.

Sur une plage près de Melbourne, une violente tempête en 1986 a provoqué une érosion de la plage de ponte et la perte de nombreux nids de tortues vertes et caouannes, mais aussi dans d'autres zones une accumulation de sable. La hausse de l'épaisseur de la couche de sable surplombant le nid de 75 cm a provoqué une mortalité embryonnaire par suffocation (Ehrhart et Witherington, 1987). Inversement, l'érosion peut rapprocher les œufs de la surface, ce qui les soumet à de fortes fluctuations climatiques.

Selon les cas, le remaniement de la plage entraîne une destruction totale des nids, une mortalité embryonnaire par augmentation ou diminution de la profondeur de la chambre des œufs ou une mortalité des nouveau-nés par augmentation de la colonne de sable à franchir.

- Pluie

Ragotzkie (1959) rapporte une mortalité de 100% enregistrée dans une population de nids de tortue caouanne au cours d'une année avec des pluies particulièrement fortes et rapprochées. Les nids creusés après de fortes pluies présentent un sable saturé d'eau et de nombreux embryons morts, jusqu'à une centaine par nid, avec une homogénéité des stades de mortalité observés. La date à laquelle le développement a été interrompu correspond à un jour de très fortes pluies.

L'impact des pluies est variable selon la granulométrie et le couvert végétal. En effet, un sable fin est plus difficile à pénétrer, mais conserve l'eau plus longtemps. La végétation protège le nid, mais empêche aussi le soleil de l'assécher si l'eau y a pénétré (Loricourt, 2004).

- Température

Dans des zones où les températures maximales sont particulièrement élevées, par exemple au Japon où la température du sable varie de 18 à 33° C, on observe une mortalité très tardive que l'on peut attribuer à une exposition prolongée à une température supérieure aux limites tolérées. Plusieurs nids contiennent des embryons morts bien qu'ayant quasiment complété leur développement ou des nouveau-nés morts dans la colonne de sable (Matsuzawa *et al.*, 2002). Cette hypothèse est renforcée par le fait que les tortues caouannes ont un nid moins profond que les autres espèces et plus exposé à la température extérieure. Les auteurs proposent de suivre la température des nids pour prédire la date d'éclosion et rafraîchir les nids exposés avec de l'eau.

Le réchauffement global du climat perceptible par la hausse de température de 0,7° C au cours des 35 dernières années est probablement responsable d'une diminution de la production de nouveau-nés mâles (Glen et Mrosovsky, 2004).

Inversement, il existe des insuccès liés à une température trop faible, lorsque le sable est clair ou lorsque le nid est à l'ombre (Loricourt, 2004). Mrosovsky *et al.* (1995) ont étudié l'influence des immeubles construits sur le bord de mer en Floride, sur la température du sable à la profondeur moyenne d'un nid. Il existe une différence significative entre les zones

ombragées ou non. La température environnant les nids peut descendre en dessous de la température critique, surtout pendant la saison fraîche et entraîner une augmentation de la production de mâles. Cette étude met en évidence la pollution thermique potentielle due à ces immeubles pendant la journée, tandis que la pollution lumineuse nocturne a fait l'objet de nombreuses études. Elle illustre également le fait que les facteurs environnementaux peuvent avoir un impact sur la survie de l'espèce à long terme même si l'effet n'est pas directement visible sur le succès d'incubation.

■ Pollution chimique

Différents polluants environnementaux ont été recherchés dans l'organisme des adultes et dans les œufs : métaux lourds, polychlorobiphényles (PCBs), pesticides (organochlorés, DDT, DDE, chlordane), hydrocarbures. Les études visent à déterminer l'impact sur le succès reproductif et le mode de contamination des œufs.

- Impact sur l'incubation

Des effets néfastes sur le développement embryonnaire des œufs ont été démontrés. L'incubation d'œufs de Tortue caouanne, dans un sable contaminé par une nappe de pétrole au cours de la saison précédente n'a pas révélé d'effet mesurable sur le développement des œufs. Toutefois, en laboratoire, l'ajout de pétrole frais au cours de la deuxième moitié de l'incubation diminue significativement le succès d'éclosion. La morphologie des nouveau-nés (poids, taille, nombre d'écaille) est affectée par la quantité de pétrole déposé. Cette étude montre que le dépôt de pétrole sur les œufs ou à la surface du nid affecte le développement des embryons, mais l'impact d'une marée noire est probablement temporaire au cours de la saison de ponte, le pétrole étant d'autant plus toxique qu'il est frais (Fritts et McGehee, 1982).

Une relation significative a été démontrée entre la concentration en polluants (PCBs, organochlorés) à travers différents sites et le taux d'éclosion et de malformations chez une espèce d'eau douce, la tortue hargneuse (*Chelydra serpentina*), dans l'Ontario (Bishop *et al.*, 1991). La mortalité embryonnaire est surtout précoce, mais la quasi-totalité des embryons morts tardivement présentent des malformations. On observe notamment des anomalies de la queue (anomalie la plus fréquente), des membres antérieurs et postérieurs, l'absence de griffes, une dilatation du sac vitellin, l'absence d'yeux, une carapace déformée, un crâne déformé (le plus souvent les narines et la mâchoire supérieure ou inférieure), une taille anormalement petite.

- Mode de contamination des œufs

Les œufs peuvent potentiellement être contaminés directement par l'environnement ou par l'intermédiaire des femelles lors de la ponte ou de la vitellogenèse.

Une étude au Mexique sur des œufs de tortues luth contaminés par du pétrole, des graisses, des métaux (cadmium, cuivre, zinc, plomb, nickel) compare les concentrations de toxiques à celles de l'environnement. Il semble que dans ce cas, les œufs sont contaminés en pétrole et graisses via l'eau de mer et en métaux lourds via le sable (Vasquez *et al.*, 1997).

Des phthalates et hydroquinones utilisés dans l'industrie du plastique ont été retrouvés dans 42,8 % des nids de tortue luth échantillonnés sur une plage de ponte au Mexique. Leur présence dans le jaune des œufs signifie qu'ils ont été ingérés par la femelle, puis transmis

lors de la vitellogenèse (Juarez Ceron *et al.*, 1998). Cette étude montre que les matières plastiques, qui constituent la majorité des débris marins, sont une source de pollution mécanique, mais aussi chimique, lors de l'ingestion par les adultes.

- Utilisation des tortues comme bio indicateurs

La recherche de toxiques par broyage du contenu total de l'œuf excepté la coquille a révélé la présence de résidus de 8 composés organochlorés dans des œufs de tortue caouanne, mais seulement 2 dans des œufs de tortue verte. La concentration en DDE (dichlorodiphényldichloroéthane), métabolite majeur du DDT chez les reptiles et les oiseaux, est beaucoup plus faible dans les œufs de tortue caouanne que dans les autres espèces (crocodile, oiseaux). Cette différence pourrait être liée aux habitudes et aires d'alimentation des femelles, qui contamineraient les œufs lors de la ponte (Clark et Krynitsky, 1980). La concentration en DDE ne varie pas au cours de l'incubation et aucune trace de son métabolite, le DCBP (4,4'-dichlorobenzophénone) n'est retrouvée. Il semble qu'il ne soit pas métabolisé ou alors dans une proportion indétectable (Clark et Krynitsky, 1985).

Sakai *et al.* (1995) constatent, chez les tortues verte et caouanne, une concentration de métaux lourds (fer, manganèse, zinc, mercure, cadmium) dans le jaune ou dans la coquille (cuivre) et suggèrent que les œufs pourraient être utilisés pour mesurer la contamination des femelles d'une population fréquentant ce site de ponte, et ce d'autant plus qu'il n'y a pas de variation significative intra ponte.

En Caroline du Sud, une étude sur des œufs de tortue caouanne montre que les concentrations en PCBs dans l'œuf total et l'allantochoirion sont corrélées. Les membranes pourraient ainsi servir à suivre la concentration en polluant par une méthode non létale. Par ailleurs, la relation entre la longueur de l'embryon et la concentration en PCB n'est pas significative, ce qui peut être attribué à l'échantillonnage, qui montre une faible distribution des tailles (Cobb et Wood, 1997).

I.C.2.2.2. Facteurs biotiques

De multiples études ont été réalisées sur les différentes espèces de tortues. Nous développerons quelques exemples dans chaque catégorie, pour illustrer l'ampleur du phénomène, le mode d'action ou de transmission.

▪ Prédateurs

Il est intéressant de distinguer prédateurs naturels et introduits, les derniers ayant un impact beaucoup plus sévère sur le succès d'éclosion.

Au Surinam, le principal prédateur des nids est le crabe *Ocypode quadrata* qui détruit 12 % des œufs de tortue verte (Whitmore et Dutton, 1985). Au Seychelles, deux espèces de crabes fantômes sont présentes : *O. cordimana*, qui attaque 65,5 % des nids et *O. ceratophthalma*, non prédateur (Hitchins *et al.*, 2004).

Alors que les ocypodes ont longtemps été considérés comme des charognards, une étude basée sur des observations répétées sur le terrain montre que 91 % de leur alimentation sont constitués de proies vivantes (Wolcott, 1978), même si les débris marins attirant en masse les

individus en chasse ont suggéré un comportement différent. Les crabes laissent généralement une ouverture nette sur la coquille, en « coup de ciseaux » (Hilterman et Goverse, 2003). Les crabes sont également prédateurs des nouveau-nés avant et après l'éclosion.

Les mammifères sont de redoutables prédateurs des nids et sont cités dans de nombreuses études. Les espèces introduites par l'Homme ont un impact inquiétant sur certains sites de ponte. Au Costa Rica, on estime que 39,7 % des nids de tortue verte sont détruits partiellement ou totalement par les chiens et les coatis (*Nasua narica*) (Fowler, 1979). Les chiens constituent un groupe de 15 à 20 individus et sont rejoints par des porcs sauvages (*Sus scrofa*), qui regagnent la plage pendant la saison de ponte. Ce sont des prédateurs nocturnes, qui font beaucoup plus de ravages que les coatis, prédateurs naturels et diurnes. La prédation a lieu à tous les stades de développement, même s'il semble qu'il y ait préférence pour les stades tardifs.

En Floride, les nids de caouannes sont fortement menacés par les rats laveurs, qui suivent l'urbanisation et sont nourris partiellement par l'Homme et les tatous, espèce exotique en Floride. Une approche économique, estimant le rapport entre la perte de tortues occasionnée par les prédateurs et le coût de différents niveaux de protection affirme la nécessité de lutter contre ces mammifères prédateurs (Engeman *et al.*, 2002). Les mesures de contrôle des prédateurs réduisent le taux de nids prédatés de 95 % à 42 %, puis à 28 % si on ajoute un suivi des prédateurs basé sur un relevé des traces (Engeman *et al.*, 2003).

Le taux de prédation est réduit par la relocalisation des nids, ce qui renforce l'hypothèse que les prédateurs repèrent les nids par la perturbation de la surface et l'odeur laissée par la femelle (Whitmore et Dutton, 1985). Toutefois, Ehrhart et Witherington (1987) observent que les nids sont détruits entre 20 et 40 jours après la ponte, alors que les traces visuelles et olfactives ont disparu. Les œufs d'un nid attaqué par les rats laveurs sont détruits directement ou altérés par les œufs ouverts.

Le prélèvement des œufs pour la consommation humaine existe dans l'ensemble de l'aire de répartition des tortues marines, mais n'est plus observé sur la plage qui nous intéresse.

■ Insectes

Le comportement alimentaire des insectes est variable. Il semble qu'ils soient selon les espèces prédateurs ou charognards, c'est-à-dire qu'ils peuvent être responsables de la diminution du succès d'éclosion ou ne prélever que des embryons morts ou moribonds.

Les nids de tortues marines sont fréquemment infestés par les larves de diptères, notamment de la famille des *Phoridae* et des *Sarcophagidae*. La larve de mouche *Megaselia scalaris* est polyphage et présente dans le monde entier. Sur les plages de ponte, elle consomme des nouveau-nés faibles ou morts et serait déposée dans le nid au moment de la ponte (Fowler, 1979). Certaines espèces d'insectes semblent se nourrir d'embryons déjà morts ou moribonds. McGowan, Broderick *et al.* (2001) mettent en évidence la large gamme d'espèces de diptères infestant les nids, avec une espèce dominante (*Sarcotachina aegyptiaca*). Toutefois, le faible taux d'œufs consommés (moins de 1 %) ne semble pas une menace pour les nids de tortues verte et caouanne à Chypre et semble indiquer que les larves de diptères s'attaquent surtout aux œufs morts. L'étude suggère que la menace peut être plus sérieuse sur les nouveau-nés restant dans la colonne de sable. En effet, on remarque un plus fort taux d'infestation chez la tortue verte, dont le schéma d'éclosion s'étale sur un nombre

de jours plus grand, ce qui supporte l'hypothèse que le risque d'infestation augmente avec le délai entre l'émergence et l'analyse des nids.

Certaines espèces d'insectes attaquent probablement les œufs de tortues. C'est ce que tente de démontrer l'étude de Maros *et al.* (2003) sur *Scapterus didactylus*, criquet prédateur de *Dermochelys coriacea* en Guyane. Les dommages créés sur les œufs sont caractéristiques, en forme de trous d'environ 1 cm de diamètre et sont faciles à distinguer de ceux dus aux crabes et aux fourmis. La prédation est concentrée surtout sur les œufs avec jaune (18 % des œufs sont prédatés par *S. didactylus*) mais ils attaquent aussi les œufs sans jaune, qui sont supposés détourner les prédateurs. Les criquets juvéniles semblent présents toute l'année, tandis que les adultes se trouvent sur la plage au moment de la saison de ponte. Des expériences de prédation contrôlée montrent que les derniers stades de nymphe consomment les œufs.

De même, Donlan *et al.* (2004) montrent la prédation des œufs de caouanne en Floride par une larve de coléoptère *Lanelater sallei*, qui occasionne des pertes plus importantes que les grands prédateurs de nids que sont le raton laveur et l'ocypode et laisse des petits trous bien visibles au point d'entrée. Parris *et al.* (2002) citent le cas d'une fourmi rouge (*Solenopsis invicta*) espèce invasive en Floride, prédateur des œufs, mais aussi des embryons au stade 30 et des nouveau-nés entre l'éclosion et l'émergence. Au Surinam, les principaux prédateurs des œufs de *Dermochelys coriacea* sont les crabes fantômes (*Ocypode quadrata*) et les courtilières (*Gryllotalpa sp.*, *Scapteriscus, sp.*), selon Hilterman et Gonverse (2003).

La reconnaissance des nids implique probablement des signaux chimiques, au moment de la ponte, de la décomposition des œufs morts ou de l'éclosion. A chypre, 9 % des nids de tortues vertes, soit 10,6 % des œufs et 23 % des nids de caouannes, soit 4,6 % des œufs sont touchés par des larves d'insectes. La différence est probablement due à la plus grande profondeur des nids de tortues vertes et peut-être au fait qu'elles passent plus de temps à recouvrir le nid, ce qui masquerait l'odeur (Broderick et Hancock, 1997). Le nombre d'œufs infestés par les larves de diptères est lié au nombre de nouveau-nés et d'embryons morts, pour les nids les moins profonds et à la durée d'émergence (McGowan, Rowe *et al.*, 2001).

▪ Champignons et bactéries

L'impact d'une contamination par les champignons ou les bactéries peut être direct sur le développement des embryons, mais il représente aussi un risque zoonotique important, étant donné la large consommation des œufs de tortues marines à travers le monde (Aguirre *et al.*, 2006).

L'infection expérimentale d'œufs de tortue olivâtre montre que les genres *Alcaligenes*, *Klebsiella*, *Citrobacter*, *Achromobacter* et *Proteus* ne réduisent pas significativement le succès d'éclosion et sont probablement des agents secondaires. De même, *Aspergillus spp.* est présent fréquemment, même dans les nids avec un bon succès d'éclosion (Mo *et al.*, 1990).

Wyneken *et al.*, 1988 recherchent des bactéries dans les œufs, dans le fluide cloacal et dans le sol. Six genres sont identifiés, dont deux sont communs aux femelles et aux embryons et quatre pourraient être transmis par le sol. Le succès d'éclosion semble plus faible lorsque la diversité des bactéries est grande ou lorsque les genres présents sont ceux retrouvés chez la femelle. Ces agents pathogènes semblent responsables de la mortalité des œufs, sans que l'on puisse identifier précisément la bactérie impliquée.

La contamination systématique des nids de tortues caouannes inondés à plusieurs reprises par des champignons et bactéries (Peters *et al.*, 1994) est également en faveur d'une contamination secondaire des œufs.

Fusarium solani et *Pseudallescheria boydii* sont deux espèces de champignons isolés sur l'extérieur des oeufs de tortues caouannes et vertes (Phillott et Parmenter, 2001). L'infestation se manifeste par la coloration noire de la coquille. Les œufs non viables ont un albumen opaque, vert sombre ou gris, signe de la colonisation de l'intérieur probablement après la mort, puisque l'intérieur des œufs viables ne montre pas de modification. Il semble que la colonisation d'un nid par les champignons commence par un œuf mort en périphérie puis s'étend à l'extérieur des œufs adjacents. Ce mécanisme suggère une invasion opportuniste des œufs morts par les champignons normalement présents dans le sol.

Vibrio mimicus est responsable chez l'Homme de diarrhées type choléra suite à la consommation d'oeufs de tortue et est considéré comme une cause naturelle de perte d'oeufs (Acuna *et al.*, 1999). Cet agent pathogène est présent dans le sable sur les plages de ponte de tortues olivâtres au Costa Rica. Sa concentration est probablement liée à la densité de nids, aux facteurs climatiques, aux marées, à la prédation. Les analyses d'oeufs dans les nids ou prélevés directement dans le cloaque et d'écouvillonnages cloacaux des femelles sont en faveur d'une contamination au contact du sable. Par ailleurs, tous les nids prélevés se sont avérés positifs.

▪ Activités humaines

Le prélèvement des œufs pour la consommation humaine n'est plus observé sur la plage qui nous intéresse. Il existe cependant une action indirecte de l'Homme sur les œufs et les nouveau-nés. Mann (1978) évoque l'impact des automobiles et du piétinement en surface sur la réussite des nids.

En Floride, des cas de dommages causés par des quads ont été rapportés. La principale conséquence est l'exposition du nid à la prédation. Les dommages directs sont inconnus (Ehrhart et Witherington, 1987).

I.C.2.3. Mortalité dans le nid postérieure à l'éclosion

La prédation se poursuit dans le nid après l'éclosion. Les signaux olfactifs provenant des nouveau-nés sortis de leur coquille attirent les prédateurs. Ces signaux sont renforcés par des signaux visuels lors de l'émergence et semblent persister plusieurs jours. Ainsi, en Floride, on a pu observer que 40 % des ouvertures de nids par les rats laveurs avaient lieu après l'émergence (Ehrhart et Witherington, 1987). Les mammifères ont un impact surtout sur les œufs, qui sont disponibles plus longtemps et localisés grâce aux signaux laissés par la femelle, mais on observe que la prédation des nids augmentent autour de l'éclosion ; les nouveau-nés produisent probablement aussi des signaux qui attirent les prédateurs (Wolcott, 1978 ou Stanczyk, 1982).

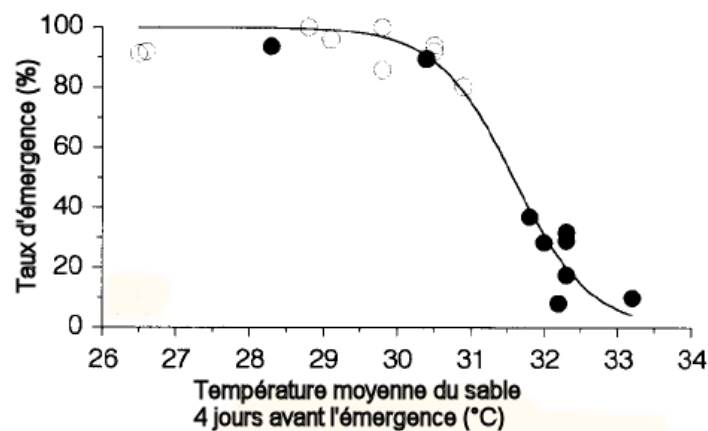
La texture et l'épaisseur du sable sont des facteurs d'importance pour la sortie du nid. Le taux d'émergence est corrélé négativement avec la présence d'un sable extrêmement compact et très difficile à creuser, comme il a été constaté sur une plage de Turquie (Peters *et al.*, 1994). De nombreux nouveau-nés vivants sont retrouvés dans la colonne de sable, plusieurs

jours après la date d'émergence observée. Loricourt (2004) observe à Mayotte plusieurs nouveau-nés de tortue verte morts, situés 10 à 40 cm sous la surface, probablement à cause du durcissement des couches supérieures de sable. En effet, le sable présent sur cette zone de la plage est très fin, donc la cohérence entre les grains est très forte après les fortes pluies. Pour d'autres nids, la mortalité est expliquée par l'épaississement de la couche de sable à franchir jusqu'à la surface, par accumulation de sable au cours de l'incubation. Inversement, la chambre peut s'effondrer avec les particules grossières, ce qui rend l'ascension difficile vers la surface (Mortimer, 1990).

D'autres facteurs de mortalité peuvent survenir pendant cette période. La corrélation entre le taux d'émergence et la distance du nid à la ligne de haute marée chez la tortue luth au Surinam, suggère que les nouveau-nés sont suffoqués par la marée haute, alors qu'ils ne sont plus protégés par leur coquille (Hilterman et Goverse, 2003).

L'influence de la température sur le déclenchement de l'émergence peut avoir des conséquences graves sur la survie des nouveau-nés après l'éclosion, sur des plages de ponte soumises à des températures particulièrement élevées. Au Japon, le succès d'émergence est corrélé négativement avec la température moyenne pendant les quatre jours précédant l'émergence (Figure 9), ce qui suggère une mortalité due à la chaleur des nouveau-nés dans la colonne de sable. Plusieurs hypothèses sont envisagées : la chaleur serait directement létale, entraînerait une inhibition des mouvements locomoteurs ou une élévation du métabolisme nécessitant des échanges gazeux qui ne peuvent pas être satisfaits (Matsuzawa *et al.*, 2002).

Figure 9 : Evolution du taux d'émergence en fonction de la température moyenne du sable au cours des 4 jours précédents l'émergence (modifié d'après Matsuzawa *et al.*, 2002).



I.C.3. DEVELOPPEMENT ANORMAL : MALFORMATIONS EMBRYONNAIRES

Les malformations sont peu fréquentes chez les tortues marines et concernent surtout les écailles, à l'exception de la tortue luth, qui en est dépourvue. On observe (Miller, 1985) des réductions ou absence des membres, yeux, malocclusion des mâchoires, réduction partielle ou totale de la tête, malformation crânienne souvent associée à un défaut de pigmentation (Fowler 1979). Whitmore et Dutton (1985) relèvent 0,78 % d'embryons anormaux dans 10 % des nids (mâchoires raccourcies, yeux absents ou anormaux, albinos, plastron déformé,

jumeaux : 2 œufs sur 44 nids). Les jumeaux sont peu fréquents et meurent souvent avant l'éclosion.

Les malformations semblent entraîner en général une mortalité embryonnaire (Bell *et al.*, 2003). Kaska, Downie et Furness (1998) observent que beaucoup d'embryons malformés meurent au cours des premiers stades de développement. D'autres sont retrouvés morts dans la coquille, leur morphologie anormale les rendant incapables de s'extraire de l'œuf.

BILAN :

Devenirs d'un œuf de Tortue marine après la ponte

1) Pas de développement embryonnaire

- Infertiles
- Sans jaune

2) Développement embryonnaire

- Eclosion : émergence ou mortalité dans le nid
- Mortalité embryonnaire
- Malformations embryonnaires

Le taux d'émergence est la résultante des taux de fécondation, de fertilité, d'éclosion des œufs et de la survie jusqu'à l'émergence. Le devenir des œufs est largement influencé par les conditions moyennes d'incubation ou par des événements catastrophiques survenant au cours du développement, d'origine biotique ou abiotique.

Etablir le profil des nids consiste à identifier les catégories d'œufs définies ci-dessus, le plus précisément possible, selon des critères de reconnaissance à l'œil nu. Le profil des nids est très variable d'une plage à l'autre, ce qui justifie une étude par site, afin d'évaluer la production de nouveau-nés et d'identifier les principaux facteurs de mortalité. Dans l'étude expérimentale, nous présenterons une étude préliminaire du profil des nids sur la plage de Pongara, au sud-ouest de Libreville, au Gabon.

La seconde partie bibliographique est consacrée à l'étude de l'orientation des nouveau-nés, depuis l'émergence à la surface de la plage, jusqu'à l'entrée dans l'océan.

II. ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES

Les tortues marines sont des animaux migrateurs à tous les stades de leur développement. Les différentes étapes du cycle de vie se déroulent dans des lieux différents, parfois très éloignés. Les tortues marines disposent de systèmes d'orientation performants, permettant leur migration entre les plages de ponte, les aires de croissance, d'alimentation et de reproduction. Les tortues luth ne semblent pas avoir une aire d'alimentation bien définie, mais se déplaceraient en permanence à la recherche de zones océaniques riches en méduses (Annexe 2).

Bien que l'essentiel de leur vie se passe dans l'océan, les tortues marines sont attachées au milieu terrestre pour leur reproduction. Les premiers stades de développement (embryons et nouveau-nés) sont terrestres. Dès la sortie de l'œuf, les nouveau-nés doivent être capables de s'orienter vers la surface, puis vers l'océan et de cette capacité dépend leur survie.

Il est nécessaire pour la survie de l'espèce de développer des mécanismes permettant l'émergence sur la plage au moment propice et la reconnaissance rapide du chemin le plus court vers l'océan, pour abréger ce stade de grande vulnérabilité. Nous présenterons ces mécanismes, puis les différents facteurs responsables de la perte de nouveau-nés au cours de cette étape, en perturbant les mécanismes d'orientation des nouveau-nés ou comme causes directes de mortalité sur la plage.

II.A. EMERGENCE DES NOUVEAU-NES

Cette étape conditionne le moment où les nouveau-nés vont se trouver sur la plage, donc l'environnement auquel ils vont être confrontés.

L'émergence correspond au déclenchement d'un comportement typiquement migratoire (Dingle, 1996). Dès la sortie du nid et pendant 24h, les nouveau-nés s'engagent dans une course puis une nage frénétique dont rien ne peut les distraire (« période de frénésie »), afin de s'éloigner du milieu terrestre puis des eaux peu profondes où ils sont exposés à une forte pression de prédation. Toutes les autres activités de repos et alimentation sont supprimées.

Cette phase d'activité intense succède à une période de quiescence entre l'éclosion et le déclenchement de l'émergence, entrecoupée de plusieurs périodes d'activité intense pour remonter vers la surface. Ces mécanismes d'ascension ont été décrits dans la première partie ; nous présenterons ici le déroulement des événements d'émergence dans le temps, ainsi que les facteurs responsables du déclenchement de l'activité, puis les contraintes métaboliques au cours de cette période.

II.A.1. LA SEQUENCE D'EMERGENCE

L'émergence repose sur un mécanisme de facilitation sociale, qui concentre les émergences individuelles dans l'espace, laissant une petite dépression de 10 à 20 cm d'où divergent toutes les traces, ce qui rend l'emplacement du nid aisément identifiable après l'émergence.

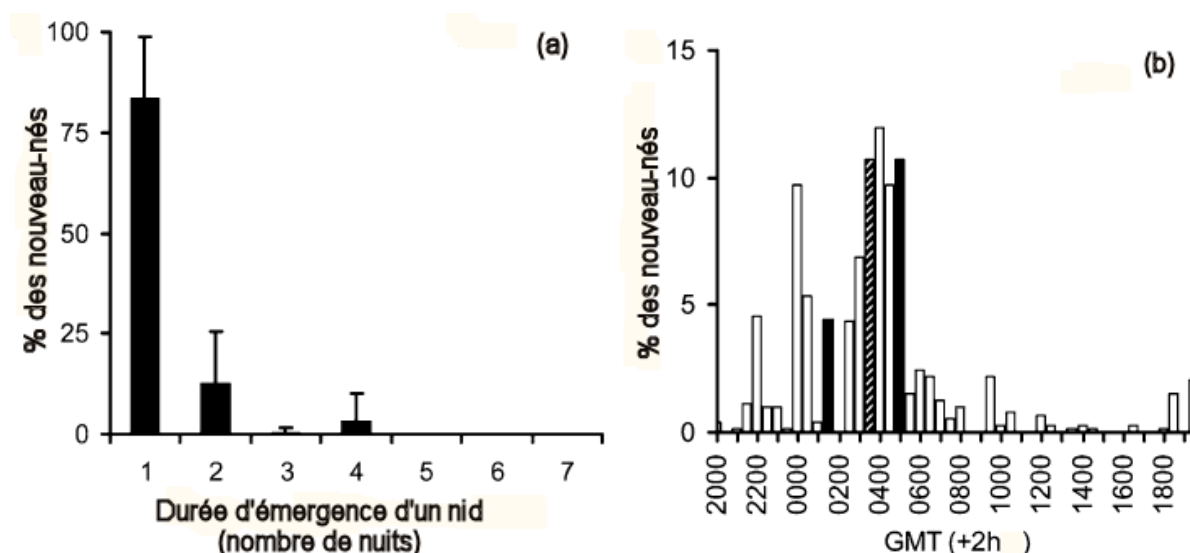
La coopération au sein d'un nid est renforcée par la période de quelques jours entre l'éclosion et l'émergence, pendant laquelle a lieu l'internalisation du vitellus, mais qui permet aussi d'effacer le décalage temporel entre les éclosions. Les émergences individuelles sont ainsi concentrées dans le temps.

Glen *et al.* (2005) ont montré que dans les espèces *Chelonia mydas* et *Caretta caretta*, la séquence d'émergence dure jusqu'à sept jours, mais que la majorité des nouveau-nés sortent du nid au cours de la première nuit (Figure 10a). Au sein d'un nid, les émergences surviennent en petits groupes successifs. Les auteurs ont estimé que sur la plage d'Alagadi, à Chypre, jusqu'à 36.9 % des nouveau-nés émergent en groupes de moins de 10 individus, tandis que 46% émergent en groupes de plus de 20 individus.

L'émergence est un phénomène principalement nocturne. On observe un pic d'émergence pendant les premières heures de la nuit, suivi par une diminution progressive jusqu'au matin. Plus de 85 % des nouveau-nés émergent durant la nuit (Figure 10b). Dans le cas d'une émergence diurne, le synchronisme est plus faible et le nombre de nouveau-nés retrouvés morts dans la colonne de sable est plus grand (Glen *et al.*, 2005). Il est probable que ce phénomène survient lorsque le processus d'émergence n'est pas achevé au lever du soleil. Les nouveau-nés situés au-dessus seraient alors poussés par les suivants ou contraints par une température devenue si élevée dans le sable situé sous la surface, que l'émergence offre alors la meilleure chance de survie. Le Gall *et al.* (1985) rapportent 90 à 100 % d'émergences diurnes pendant les jours de fortes pluies diurnes, contre seulement 0 à 10 % les jours de pluies faibles ou sans pluie diurne.

Ce schéma d'émergence concentré sur une seule nuit indique que le comptage de la quasi-totalité des traces est possible le lendemain de l'émergence.

Figure 10 : Répartition des émergences des nouveau-nés de tortue verte au cours des nuits (a) et pendant les 24 premières heures (b), à Chypre, pendant la saison 1997 (modifié d'après Glen *et al.*, 2005).



En dépit du bénéfice en terme de coût énergétique et de probabilité de prédation d'une émergence en groupe, des séquences d'émergence asynchrones ont été observées sur l'île de Céphalonie, en Grèce. Houghton et Hays (2001) ont comparé les écarts de température entre le haut et les bas de la chambre d'incubation et le synchronisme des émergences. Les durées d'émergence moyennes de 6 nuits observées chez *Caretta caretta* seraient la conséquence de

la variation des durées d'incubation au sein d'un nid. La durée d'incubation est en effet reliée négativement à la température. Les nouveau-nés émergent alors de façon asynchrone, par petits groupes dont la taille suffirait pour permettre la facilitation mutuelle lors de la sortie du nid. La tortue caouanne semble prédisposée à ce phénomène, étant donné la faible profondeur de ses nids, soumis à une plus forte variabilité.

II.A.2. FACTEURS DECLENCHANT

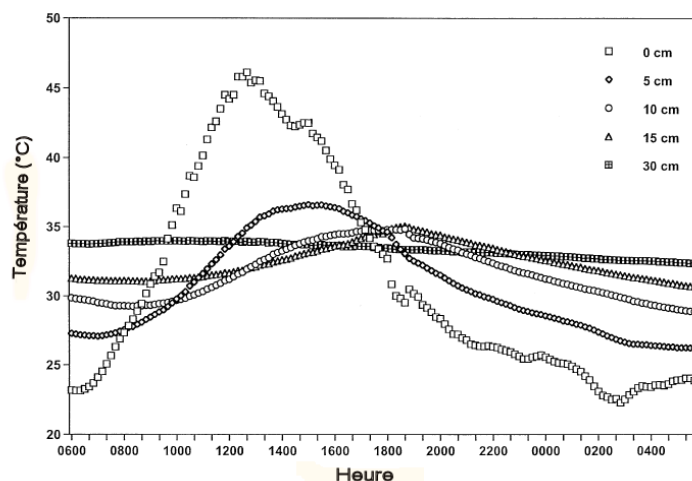
Le moment où débute l'émergence est fondamental pour la survie des nouveau-nés. Le principal facteur déclenchant est la température, chez ces animaux ectothermes.

La température critique maximale (CTM) est définie comme la température à partir de laquelle l'activité locomotrice devient désorganisée et à laquelle l'animal perd sa capacité à s'extraire de conditions conduisant à une mort rapide. Chez la tortue luth, la CTM est estimée à 40.2° C, tandis que les premiers mouvements incoordonnés apparaissent vers 33.6° C (Drake et Spotila, 2002).

Il était admis que l'émergence était contrôlée par le gradient de température ressenti par les nouveau-nés creusant vers la surface. Ainsi pendant la journée, le sable se réchauffe en direction de la surface, tandis que pendant la nuit, le gradient s'inverse rapidement, ce qui lève l'inhibition sur l'activité locomotrice.

Drake et Spotila (2002) ont comparé les fluctuations de température du sable au Costa Rica à la séquence d'émergence des trois espèces fréquentant le site: *Chelonia mydas*, *Lepidochelys olivacea* et *Dermochelys coriacea*. Les tortues luth commencent à émerger vers 18h30, alors que la vitesse de refroidissement de la surface est maximale entre 15 et 16h au mois de janvier (Figure 11). Un gradient de température négatif créé par la température de l'air est fréquemment enregistré sur la plage, mais très rarement dans la zone immédiatement au-dessus du nid dans les heures précédant l'émergence. La chaleur produite par les nouveau-nés eux-mêmes semblent annuler ce gradient. L'hypothèse la plus probable est donc celle d'une régulation par une température seuil autorisant une activité locomotrice. Toutes les émergences ont lieu lorsque la température du sable est inférieure à 36° C chez la tortue luth, ce qui se produit après le coucher du soleil ou pendant de fortes pluies.

Figure 11 : Température du sable depuis la surface jusqu'à une profondeur de 30 cm pendant 24h, au Costa Rica, en janvier 1999 (modifié d'après Drake et Spotila, 2002).



D'autres facteurs ont un rôle moindre dans le déclenchement de l'émergence. L'oxygène a un impact sur l'activité locomotrice, puisque l'activité intense nécessite plus d'oxygène qu'il ne peut en diffuser à travers le sable. Les nouveau-nés demeurent quiescents jusqu'à l'installation d'un métabolisme anaérobie suffisant (Miller, 1997). C'est ce facteur qui intervient dans un sable trop compact, notamment lors de l'apport artificiel de sable pratiqué sur des plages soumises à une forte érosion. Les nouveau-nés stoppent leur progression vers la surface pour faire baisser le taux de lactate sanguin après un effort trop important (Godfrey et Mrosovsky, 1997).

Le rôle de la facilitation sociale dans le déclenchement de l'émergence est décrit par Carr et Ogren (1960) puis Carr et Hirth (1961). Les individus situés les plus bas dans la chambre des œufs ont un rôle mécanique, puisqu'ils tassent le sable et les coquilles sur le plancher de la cavité, mais également un rôle social. Leurs mouvements stimulent la reprise de l'activité locomotrice par les autres nouveau-nés.

II.A.3. METABOLISME

L'intense activité nécessaire pour creuser le sable et au moment de la dispersion en mer repose sur un métabolisme anaérobie et sur les réserves énergétiques résiduelles. Pendant l'intervalle de 3 à 5 jours entre éclosion et émergence, les nouveau-nés sont soumis à une quasi-anoxie et survivent grâce aux apports nutritifs du sac vitellin.

Le sac vitellin, externe au moment de l'éclosion, est ensuite rétracté dans la cavité abdominale, au niveau de la suture médiane du plastron, entre le 1^{er} et le 4^{ème} jour. La valeur calorique et la masse sèche du nouveau-né ne varient pas après l'éclosion. La chute du rapport masse sèche du jaune / masse sèche du nouveau-né ne peut donc pas s'expliquer par un gain de poids, mais par l'utilisation des réserves vitellines pour faire face à la dépense énergétique élevée dans les premiers jours de vie. Les périodes pendant lesquelles le coût métabolique est le plus élevé sont l'intervalle entre l'éclosion et l'émergence puis les premières 24h suivant l'émergence (Kraemer et Bennett, 1981).

Le dosage de lactate sanguin met en évidence l'intervention d'un métabolisme anaérobie, venant suppléer le métabolisme aérobie, pendant les phases d'activité musculaire intense et soutenue. Il a été montré que le taux de lactate est bas dans la chambre des œufs, où la quantité d'oxygène est suffisante après l'éclosion, puis s'accroît lors de trois phases : ascension de la colonne de sable, course à travers la plage, nage à travers les eaux peu profondes. Un niveau significativement plus bas est mesuré sur des individus en aquarium et peut être attribué à un comportement de nage très différent de la frénésie observée en milieu naturel (Baldwin *et al.*, 1989).

Redfearn et Wyneken (2000) ont montré que le niveau de lactate est corrélé positivement avec la profondeur du nid. Le taux de lactate redescend après une immobilisation de 20 minutes vers la surface, mais l'accumulation de lactate (qui entraîne une léthargie chez les reptiles) ne semble pas avoir une réelle influence sur le moment de l'émergence, même s'il est bénéfique pour les nouveau-nés de voir le taux d'acide lactique baisser avant la dispersion en mer.

La quantité limitée des réserves disponibles après l'éclosion et jusqu'à la fin des premières 24h en mer implique que l'allongement d'une des phases du parcours a des répercussions sur la survie ultérieure.

L'émergence des nouveau-nés de tortues marines est un phénomène essentiellement nocturne. Elle est déclenchée par la chute de la température du sable en deçà d'un seuil autorisant une activité locomotrice, ce qui se produit après le coucher du soleil ou pendant de fortes pluies. Les mouvements reposent sur les réserves issues de l'œuf et sur un métabolisme anaérobie et doivent donc être les plus efficaces possibles. L'émergence en groupe permet de limiter considérablement le coût énergétique.

En conséquence, l'orientation des nouveau-nés reposera sur des signaux présents pendant la nuit et les conséquences de la photopollution seront d'autant plus fortes que tous les individus d'une population sont potentiellement concernés.

II.B. ORIENTATION VERS LA MER

L'utilisation de signaux multiples au cours de la migration, avec une préférence ou une hiérarchie précise, semble être la règle pour toutes les espèces. Dans les conditions naturelles, les animaux sont rarement confrontés à des signaux en conflit, mais la multiplication des repères permet de minimiser les erreurs. Chez les abeilles, la relation entre les différents signaux n'est pas strictement hiérarchique, mais dépend de leur force relative (Able, 1991). Par ailleurs, certains signaux peuvent être utilisés pour calibrer un autre signal pendant le développement (Able, 1993). Les phénomènes migratoires ont largement été étudiés, notamment chez les oiseaux. Chez les vertébrés, les champs magnétiques sont souvent utilisés comme repères, de même que le soleil pour les animaux diurnes et les étoiles pour les oiseaux nocturnes.

Une expérience simple de relocalisation de nouveau-nés de tortues marines provenant d'une plage de la côte Est vers la côte Ouest, montre que l'orientation de la plage est sans influence sur l'habileté à trouver la bonne direction. On en conclut deux éléments importants : les nouveau-nés n'ont pas de sens inné de la direction de l'océan et ils réagissent à leur environnement direct (Carr et Ogren, 1960). Nous présenterons ici les différentes études concernant les mécanismes et les repères permettant l'orientation des nouveau-nés de tortues marines en milieu naturel. Les modèles utilisés sont essentiellement les nouveaux-nés des espèces *Chelonia mydas* et *Caretta caretta*.

II.B.1. VISION

Les signaux visuels ont été les plus étudiés et les travaux se sont multipliés depuis les années 1960. La plage est un milieu complexe avec de nombreux stimuli. Les expériences sont basées sur des relâchers en milieu contrôlé, reproduisant les conditions naturelles, mais en faisant varier un nombre limité de paramètres environnementaux. Les nouveau-nés constituent des objets d'expérimentation aisés à obtenir et beaucoup plus manipulables que les adultes. Leur orientation est donc beaucoup mieux connue que celle des adultes, difficiles à suivre en mer.

II.B.1.1. Signaux et mécanismes impliqués

II.B.1.1.1. Mise en évidence

L'importance des éléments visuels est démontrée par des expériences simples de privation sensorielle. Des nouveau-nés sont capturés, puis relâchés dans une arène circulaire, dans laquelle on mesure l'orientation à partir de l'angle défini par la trajectoire et le plus court chemin vers l'océan. Les nouveau-nés sont ainsi placés dans des conditions contrôlées. Les expériences de relâchers sont interprétées par rapport au groupe. L'orientation moyenne est mesurée suite à la répétition des relâchers. L'incapacité d'un groupe à montrer une direction moyenne significative est considérée comme une désorientation des nouveau-nés.

Des tortues luth nouveau-nées aveuglées de façon bilatérale par un petit capuchon placé sur la tête sont incapables de s'orienter correctement, que les narines soient couvertes ou non (Mrosovsky et Shettleworth, 1975). Les nouveau-nés de tortue verte réagissent de façon similaire (Carr et Ogren, 1960 ; Mrosovsky et Shettleworth, 1968 ; Van Rhijn, 1979 ; Kingsmill et Mrosovsky, 1982). Les nouveau-nés tournent sur eux-mêmes ou se dispersent dans toutes les directions.

Le même comportement est observé en plaçant les nouveau-nés dans une arène entourée d'un mur suffisamment haut pour supprimer tous les signaux visuels à hauteur d'yeux (Mrosovsky, 1970 chez la tortue imbriquée et Mrosovsky et Shettleworth, 1975, chez la tortue luth). Leur capacité à s'orienter est significativement meilleure en l'absence de mur, bien que l'océan reste invisible. L'orientation ne nécessite donc pas une vision directe de l'océan (Ehrenfeld et Carr, 1967). Sur la plage, les algues, coquillages ou autres débris marins font souvent obstacle à hauteur des nouveau-nés, les empêchant de voir l'horizon directement.

Les repères sont essentiellement visuels, mais les signaux sont multiples. Les nouveau-nés se dirigent vers l'océan grâce à un système d'orientation basé sur la détection d'éléments liés à la position de l'océan et non à partir de stimuli directement originaires de l'océan, tels que odeur, son ou humidité (*direction orientation*, par opposition à *goal-orientation*, Van Rhijn, 1979).

II.B.1.1.2. Lumière

L'influence de la lumière a été démontrée dès 1960 : Carr et Ogren rapportent qu'il est possible de détourner les nouveau-nés à l'aide d'une lampe. Elle repose sur une ou plusieurs propriétés de la lumière : intensité, longueur d'onde et périodicité.

- Intensité lumineuse

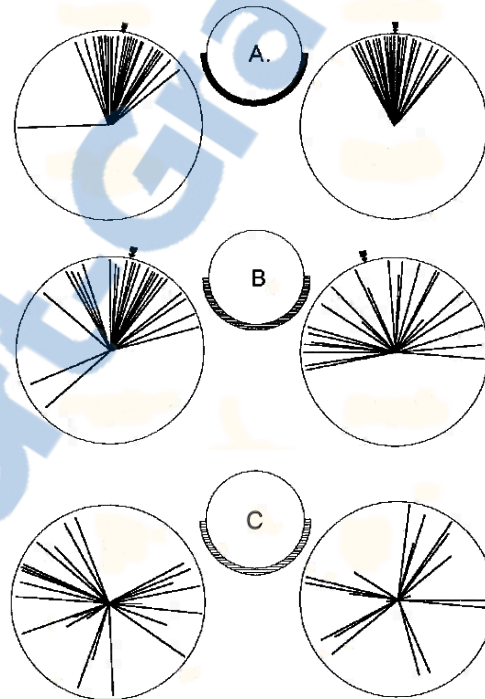
Dans les conditions naturelles, pendant la nuit, la luminosité provenant de l'océan est supérieure à celle de l'arrière-plage. En l'absence d'autre élément sur la plage que cette différence de luminosité, les nouveau-nés s'orientent de façon significative vers l'océan (Mrosovsky et Shettleworth, 1968). L'importance de l'intensité lumineuse dans l'orientation

est confirmée par des expériences mettant en scène une différence de luminosité totale ou partielle entre les différentes directions autour du nid.

Certaines expériences confrontent les tortues à un choix entre lumière et obscurité. L'addition d'une source lumineuse vive dans une arène entourée par un mur opaque (rendant les signaux visuels uniformes dans toutes les directions) attire immédiatement les nouveau-nés dans sa direction (Mrosovsky et Shettleworth, 1975). Les résultats sont comparables chez les tortues vertes et caouannes (Salmon *et al.*, 1992). L'orientation de groupe est dirigée de façon très significative vers le côté illuminé de l'arène (Figure 12 a).

D'autres expériences consistent à placer les tortues dans un environnement avec une lumière d'intensité variable selon la direction (Salmon *et al.*, 1992). Exposés à une différence de luminosité entre les deux côtés opposés de l'arène, les nouveau-nés s'orientent vers la plus forte intensité lumineuse, avec une dispersion d'autant plus faible que le contraste entre les deux côtés augmente (Figure 12 b et c).

Figure 12 : Orientation des nouveau-nés de tortues vertes et caouannes, soumis à des différences de luminosité croissantes ($C > B > A$) entre les deux côtés de l'arène (modifié d'après Salmon, 1992).



- Longueur d'onde

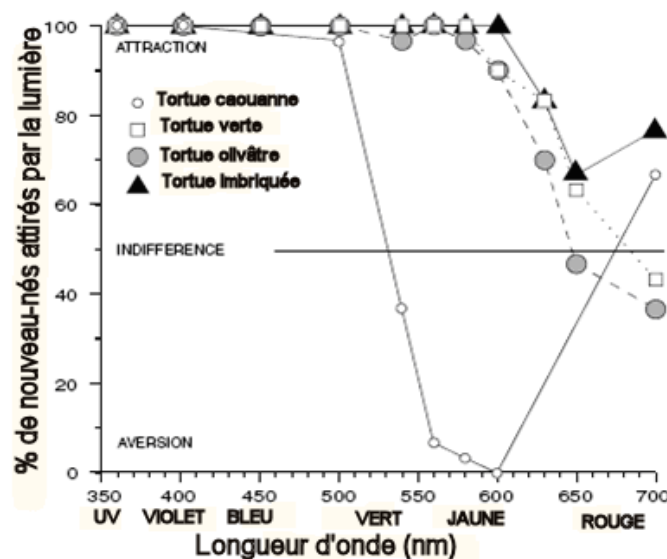
Mrosovsky et Carr (1967) réalisent une expérience croisant les facteurs couleur et intensité. Ces expériences montrent que le bleu (450 nm) et le vert (500 nm) sont aussi attractifs que le rouge (650 nm), lorsque celui-ci a une intensité lumineuse plus forte. Les lumières bleues et vertes sont plus efficaces pour détourner les nouveau-nés de leur trajet vers la mer. Lorsqu'ils doivent choisir entre le bleu et le vert, les nouveau-nés choisissent majoritairement la source de plus forte intensité. Ainsi, dans cette expérience, les nouveau-nés de tortue verte tendent à se diriger vers la source lumineuse de plus forte intensité et de plus courte longueur d'onde.

Une expérience ultérieure (Mrosovsky et Shettleworth, 1968), où la différence d'intensité entre le rouge et les longueurs d'onde courtes est augmentée, montre que lorsque le rouge est plus intense, il devient plus attractif, jusqu'à être préféré au jaune puis même au bleu. Il semble donc que l'intensité soit un facteur plus puissant. Ehrenfeld (1968) montre à l'aide de filtres de couleur que l'orientation est basée sur l'intensité plutôt que sur la couleur et que le bleu n'est pas indispensable pour gagner l'océan, même si la précision de l'orientation est un peu diminuée en son absence. Il utilise des femelles adultes, mais dont le comportement lors du retour à l'océan est comparable à celui des nouveau-nés (Mrosovsky, 1972).

Witherington et Bjorndal (1991) observent que la préférence pour les longueurs d'onde courtes est d'autant plus nette que l'intensité est forte, tandis que le nombre de nouveau-nés choisissant les fortes longueurs d'onde est presque nul quelle que soit l'intensité. Ils définissent également la sensibilité de spectre dans deux espèces. Les tortues caouannes sont attirées par des longueurs d'onde de 360 à 500 nm (ultraviolet, violet, bleu-vert) mais s'éloignent du vert-jaune ou du jaune-orange (600 nm) et ne sont attirées par le rouge (700 nm) qu'à forte intensité. Les tortues vertes ne choisissent pas de façon significative entre l'obscurité et des longueurs d'onde de 600 ou 700 nm. Les auteurs suggèrent donc de nuancer les résultats antérieurs et de revoir les modèles prédisant une orientation selon la direction de plus forte luminosité, en prenant en compte l'intensité de la lumière dans un spectre de longueur d'onde spécifique d'espèce.

La figure 13 compare la réponse de quatre espèces de tortues marines à des lumières de différentes longueurs d'onde. Les tortues caouannes diffèrent des autres espèces par leur aversion pour les lumières jaunes.

Figure 13 : Réponse de quatre espèces de tortues marines à des lumières de différentes longueurs d'onde, l'orientation étant mesurée par la proportion des nouveau-nés qui choisissent la direction de la lumière plutôt que l'obscurité (modifié d'après Witherington et Martin, 1996).



- Périodicité

L'exposition à une source lumineuse intermittente est moins attractive pour les tortues vertes que l'exposition à une lumière continue, mais la réponse ne dépend pas de la fréquence du clignotement. En revanche, si l'intensité augmente pour une même durée d'éclairement global ou si la proportion du temps pendant laquelle la lumière est allumée augmente pour

une même intensité, l'attractivité augmente. Il semble donc que la lumière clignotante est moins attractive, non pas en raison de son intermittence, mais parce que la quantité globale de lumière qui atteint l'animal diminue (Mrosovsky, 1978b).

Ces expériences montrent que la luminosité n'est pas le seul facteur qui contrôle l'orientation. La prédiction de la direction choisie doit prendre en compte l'intensité lumineuse dans l'espace et dans le temps, dans un spectre de longueur d'onde spécifique d'espèce.

II.B.1.1.3. Formes et ombres

Un modèle basé sur la seule attirance pour la lumière est incomplet. Les nouveau-nés tiennent compte également de signaux de formes, créés par la présence de tous les éléments présents sur la plage qui forment des silhouettes sombres pendant la nuit.

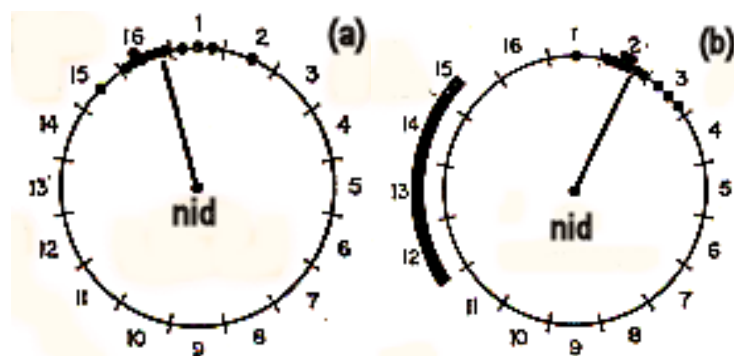
- Objet ponctuel

En l'absence de tout autre repère visuel dans une arène entourée par un mur, l'addition d'une silhouette plus haute restaure une orientation, dans le sens opposé à cette forme sombre (Mrosovsky, 1970).

Dans le paysage naturel, lorsque de larges obstructions visuelles sont introduites dans le champ de vision des nouveau-nés, leur orientation est déviée. Ils se dirigent vers le centre de la zone ouverte, quelle que soit la direction de l'océan (Mrosovsky et Shettleworth, 1968).

Mrosovsky et Shettleworth (1975) ont placé un obstacle de dimension importante, mais centré à 90° par rapport au trajet le plus direct vers l'océan, donc ne bloquant pas le chemin ni les signaux visuels en direction de l'océan. Les nouveau-nés montrent un changement de direction significatif et s'écartent vers la direction opposée (Figure 14).

Figure 14 : Orientation des nouveau-nés de *Dermochelys coriacea* dans les conditions naturelles (a) ou en présence d'une forme sombre (b). L'océan est situé en position 1 (modifié d'après Mrosovsky et Shettleworth, 1975).



- Hauteur de l'horizon

L'observation de plusieurs milliers d'émergences en Australie (Limpus, 1971) montre que certains groupes de nouveau-nés échouent à s'orienter vers l'océan dans les conditions naturelles. On constate que ces nids ne sont jamais placés au sommet ou sur le versant proche

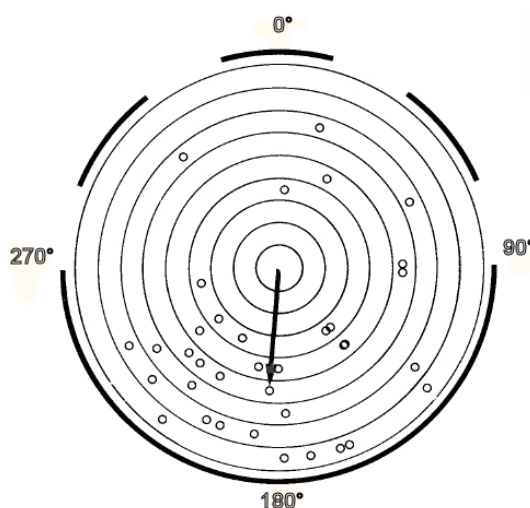
de l'océan de la première dune, ni dans des zones bordées par une forêt dense, ni entre deux dunes dont la deuxième surplombe la première. Des essais de relâcher dans ces différentes situations confirment que les nouveau-nés s'orientent dans la direction où la ligne d'horizon est la plus basse par rapport à leur position.

Expérimentalement, dans une arène entourée d'un mur sur lequel sont placés deux tableaux peints en blanc, les nouveau-nés choisissent indifféremment l'un ou l'autre s'ils sont de taille similaire, mais préfèrent le moins haut s'il existe une différence entre les deux tableaux (Limpus, 1971). Pour une même luminosité, les nouveau-nés choisissent donc l'horizon le plus bas.

- Continuité de l'horizon

Placées dans une arène dont un côté est bordé par une large silhouette et l'autre par plusieurs petites formes sombres (Figure 15), les jeunes tortues vertes s'orientent en direction de l'élément continu (Van Rhijn et Van Gorkom, 1983). Les nouveau-nés choisissent donc un horizon continu plutôt qu'un horizon interrompu.

Figure 15 : Orientation des tortues vertes nouveau-nées en présence de trois petits objets sombres faces à un seul objet large. L'océan est situé à 0°, la luminosité est homogène dans toutes les directions (d'après Van Rhijn et Van Gorkom, 1983).



L'orientation semble basée sur l'intensité lumineuse, mais aussi sur la topographie de la ligne d'horizon tout autour du nid. En l'absence de repères lumineux, les nouveau-nés semblent en effet capables d'intégrer la répartition des silhouettes. La direction est influencée par les formes sombres ponctuelles ou continues, qui modifient à la fois l'élévation et la continuité de l'horizon.

Il est difficile de distinguer l'influence des formes de celle de l'intensité lumineuse : les nouveaux-nés s'éloignent-ils réellement des formes sombres ou est-ce une conséquence de la différence de luminosité (Witherington, 1997) ?

L'observation de tortues vertes adultes ne semblant pas changer de direction face à des billes de bois (Ehrenfeld et Carr, 1967) laisse penser que les objets sombres constituent surtout un élément de la configuration lumineuse sur laquelle les tortues basent leur sélection de la direction la plus ouverte, plutôt qu'un élément visuel en tant que tel.

L'orientation vers la mer de nouveau-nés de tortue caouanne, dont les yeux ont été couverts avec du papier sulfurisé, ne présente pas de perturbation majeure, même si le trajet semble un peu moins direct. Le papier sulfurisé atténue la vision des formes, mais pas de la luminosité. Il semble donc que la vision directe des formes ne soit pas déterminante pour l'orientation des tortues (Mrosovsky et Kingsmill, 1985). Mais dans une expérience similaire en présence de la lune se couchant dans une direction opposée à la mer, les nouveau-nés privés de la vision des formes se dirigent vers la lune, tandis que le groupe témoin s'oriente aisément vers la mer (Witherington et Martin, 1996).

Les expériences de conflit de signaux (hypothèse de *cues conflict* en anglais) apportent des éléments de réponse plus précis.

II.B.1.1.4. Conflit des signaux

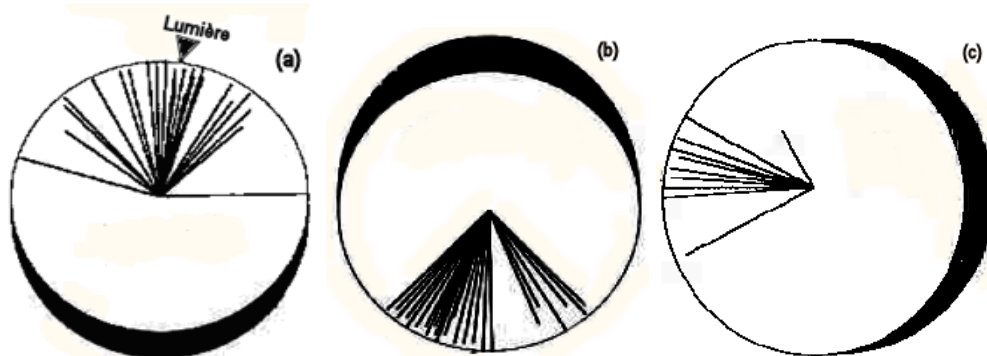
Les expériences de conflit des signaux visent à déterminer les rôles respectifs des deux types de signaux lumineux, ombres et lumières.

L'élévation de l'horizon semble plus importante que l'intensité lumineuse. Dans une expérience mettant en scène des barrières peintes de couleurs différentes et de tailles similaires, les nouveau-nés préfèrent les barrières claires. Lorsque la taille de la plus claire est augmentée, on observe qu'ils préfèrent les barrières sombres mais basses aux barrières claires mais hautes. Ainsi, ils s'orientent vers le plus bas angle d'élévation des zones claires parmi la mosaïque environnante d'ombre et de lumière (Limpus, 1971).

Van Rhijn et Van Gorkom (1983), utilisant des tortues vertes en laboratoire, cherchent à choisir entre l'hypothèse d'une orientation visuelle basée sur des signaux de configuration et de formes et l'hypothèse d'une orientation photique (de photos = lumière) basée sur la distribution angulaire de la radiance lumineuse. Si une orientation photique est impossible (isotropie du champ visuel), les nouveau-nés s'orientent dans la direction opposée à la silhouette. Lorsque l'importance relative des différents éléments varie, il semble que les signaux visuels prédominent par rapport aux signaux lumineux.

Ce résultat est confirmé par Salmon *et al.* (1992). Lorsque les deux éléments donnent des informations contradictoires sur la position de l'océan, les nouveau-nés ignorent la lumière et choisissent la direction opposée aux silhouettes sombres, qu'elles soient placées en travers de la direction la plus lumineuse ou perpendiculairement (Figure 16).

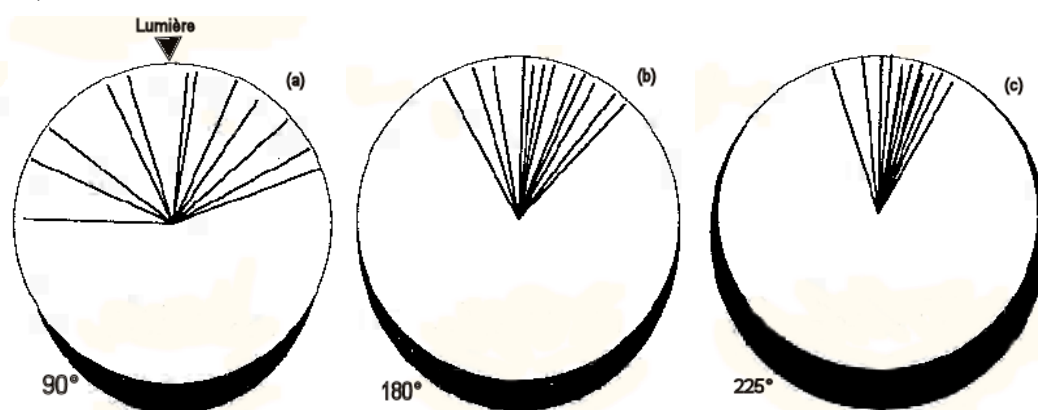
Figure 16 : Orientation des nouveau-nés de tortues verte et caouanne en présence d'une forme sombre, située à l'opposé (a), face (b), ou perpendiculairement (c) à l'océan (modifié d'après Salmon *et al.*, 1992).



Ces résultats sont nuancés par l'étude du comportement des nouveau-nés pour différentes tailles de formes sombres.

Salmon *et al.* (1992) montrent qu'en présence d'une silhouette d'une hauteur de 16°, représentant la végétation et placée à hauteur de l'horizon, les tortues nouveau-nées s'orientent du côté opposé, quelle que soit la direction de la plus forte luminosité, mais face à une silhouette d'une hauteur de 2 ou 4° seulement, selon l'espèce, on n'observe plus d'orientation significative. De même, l'influence d'une forme sombre diminue lorsque sa largeur diminue (Figure 17).

Figure 17 : Orientation des nouveau-nés de tortues verte et caouanne en présence d'une forme sombre dont l'étendue est de 90° (a), 180° (b) ou 225° (c) (d'après Salmon *et al.*, 1992).



Les nouveau-nés montrent également une tendance à s'éloigner des zones contrastées avec alternance de bandes sombres et claires, pour préférer les zones où la lumière est uniforme, même lorsque la luminosité est deux fois plus forte dans la zone discontinue. Toutefois, lorsqu'elle est trois fois plus forte, ils deviennent indécis et lorsqu'elle est cinq fois plus forte, ils se dirigent vers la zone discontinue. Il semble que les nouveau-nés préfèrent soit s'orienter par rapport aux formes contrastées, soit par rapport à la luminosité, selon la directivité de la source lumineuse, lorsque les repères sont contradictoires dans les conditions naturelles (Witherington et Martin, 1996).

BILAN :

Le modèle ombre et lumière, associé à la présence de formes sur la plage aide les nouveau-nés à trouver le chemin de l'océan. Dans les conditions naturelles, il semble donc que les nouveau-nés s'orientent du côté opposé aux formes sombres, quelle que soit la direction de la lumière, si elles sont de taille suffisante, en largeur et en hauteur et avec une dispersion d'autant plus faible que la silhouette est large et haute.

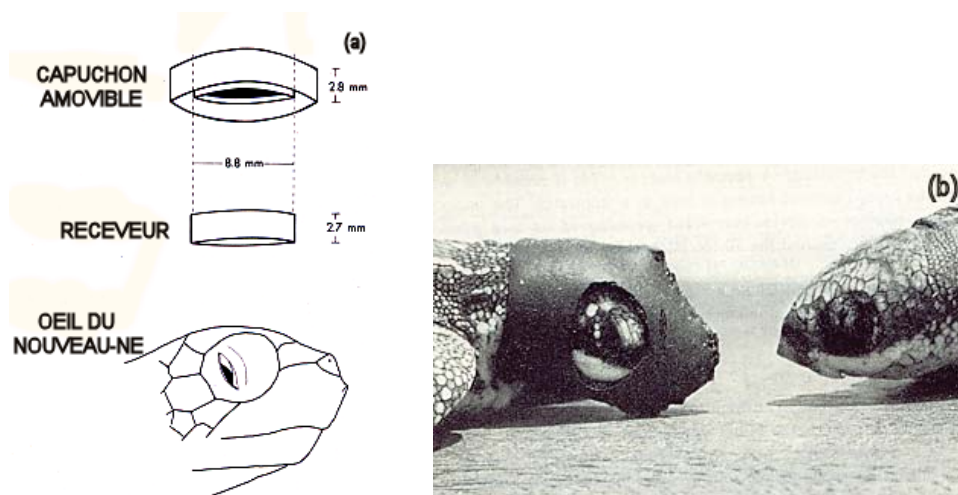
La nécessité de comprendre ce mécanisme pour prévoir la direction des nouveau-nés est évidente dans le cadre de l'étude de la pollution lumineuse et nous reviendrons sur des études de conflit de signaux plus précises menées avec des lumières artificielles.

II.B.1.1.5. Mécanismes

L'objectif de ce paragraphe n'est pas de détailler un mécanisme qui n'est pas encore totalement élucidé, mais de présenter les principales hypothèses étudiées, notamment les éléments nécessaires pour comprendre comment le système peut être perturbé. Les mécanismes de l'orientation des nouveau-nés ont fait l'objet de nombreuses études, dans un but de recherche fondamentale, mais aussi pour des raisons de conservation. En effet, comprendre un mécanisme permet d'être capable de prévoir les conséquences d'un élément perturbateur.

De nombreuses expériences ont été menées pour comprendre le mécanisme par lequel les tortues nouveau-nées s'orientent vers la lumière. Ces expériences reposent principalement sur des tests comportementaux avec aveuglement partiel ou total, grâce à un petit cache amovible ou un capuchon troué (Figure 18) (Mrosovsky et Shettleworth, 1974 ; Mrosovsky, 1977 ; Kingsmill et Mrosovsky, 1982) dont il a été montré que la présence du montage seul ne perturbe pas l'orientation (Van Rhijn, 1979).

Figure 18 : Montages utilisés pour aveugler unilatéralement les nouveau-nés de tortues marines : schéma de l'anneau receveur et du cache amovible utilisés par Kingsmill et Mrosovsky, 1982 (a) et photo de tortues luth nouveau-nées avec ou sans capuchon en néoprène, percé d'un trou en face de l'œil droit (d'après Mrosovsky, 1977) (b).



- La notion de cône d'acceptance

A un instant donné, les nouveau-nés analysent leur environnement visuel dans une zone limitée, qui peut être une partie seulement du champ visuel. Cette aire est définie par un angle vertical et un angle horizontal, dont l'ensemble forme un cône d'acceptance.

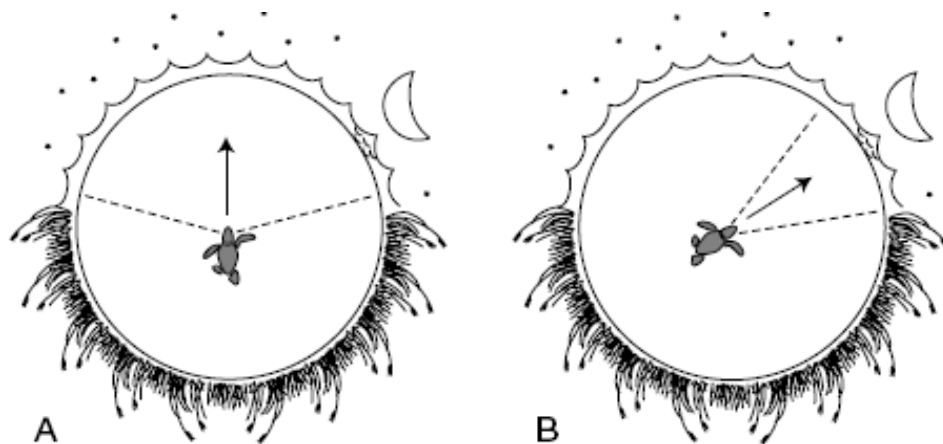
L'expérience de Mrosovsky et Shettleworth (1968) visant à étudier l'influence des silhouettes sombres sur l'orientation, montre également que les nouveau-nés recueillent les informations visuelles sur une large portion du champ visuel, puisqu'ils choisissent le centre d'un horizon ouvert et non un élément ponctuel.

Des expériences de champs visuels contrôlés, avec de nombreuses sources lumineuses dans des positions variables horizontalement ou verticalement ont permis d'estimer les angles d'acceptance. En moyenne, le choix correspond à la direction la plus lumineuse, mesurée avec un large angle horizontal, estimé à 180°. L'angle vertical est estimé à 30° maximum et est centré sur l'horizon (Witherington et Martin, 1996).

L'étude histologique de l'œil des nouveau-nés de *Dermochelys coriacea*, *Chelonia mydas* et *Caretta caretta* montre qu'il possède des stries visuelles, constituées par une concentration des récepteurs ganglionnaires disposés horizontalement selon l'axe antéro-postérieur de la rétine. Ces aires spécialisées permettent de voir avec une forte résolution la partie du champ visuel située près de l'horizon (Oliver *et al.*, 2000).

La taille du cône d'acceptance influence la mesure de la lumière et permet de comprendre comment un nouveau-né détermine la direction où la luminosité est la plus forte. La figure 19 illustre la différence de direction prise par un nouveau-né selon qu'il utilise un cône d'acceptance large ou étroit. Dans les deux cas, il se dirige vers le centre de la zone la plus lumineuse, mais une source lumineuse ponctuelle telle que la lune a une influence plus grande dans le deuxième cas.

Figure 19 : Illustration des conséquences d'une mesure de luminosité selon un cône d'acceptance large (A) ou étroit (B) sur l'orientation des nouveau-nés de tortues marines (d'après Witherington, 1997).



Les nouveau-nés analysent d'une façon globale les informations visuelles dans une zone très large (environ 180°), mais restreinte en hauteur et centrée sur l'horizon.

- L'intégration des informations visuelles

Deux mécanismes sont proposés pour expliquer le mouvement des nouveau-nés vers la lumière : phototropotactisme (*photos* : lumière, *tropos* : tourner et *tasso* : arranger) et télotactisme (*telopos* : voir de loin et *tasso* : arranger).

L'hypothèse la plus simple est celle d'un phototropotactisme, qui consiste à comparer puis à équilibrer les signaux reçus par des récepteurs orientés dans deux directions différentes.

Phototropotactisme simple

Ce modèle repose essentiellement sur l'observation des mouvements circulaires systématiquement décrits par les nouveau-nés aveuglés sur un seul œil, ce qui n'est jamais observé dans le groupe témoin. Les mouvements circulaires s'expliquent d'une façon satisfaisante par une interférence unilatérale avec un système sensoriel pair. De plus, on a déjà signalé que les tortues s'orientent au centre d'un horizon ouvert et que des sources de lumières ponctuelles telles que la lune semblent avoir peu d'influence. Ces observations sont en faveur d'un tropotactisme positif simple, mécanisme mettant en œuvre la comparaison

simultanée d'intensité entre les deux yeux, suivie de l'orientation selon l'équilibre trouvé (Mrosovsky et Shettleworth, 1968).

Dans une expérience avec des tortues vertes adultes, Ehrenfeld (1968) induit des mouvements en cercles transitoires en plaçant un filtre sur un œil. Les tortues se dirigent ensuite vers l'océan, mais montrent une légère déviation vers l'œil découvert. Ce résultat est cohérent avec un phototropotactisme. Après une adaptation à l'obscurité, la déviation s'expliquerait par la nécessité de compenser la présence du filtre en tournant cet œil du côté le plus lumineux pour équilibrer la lumière reçue par les deux yeux.

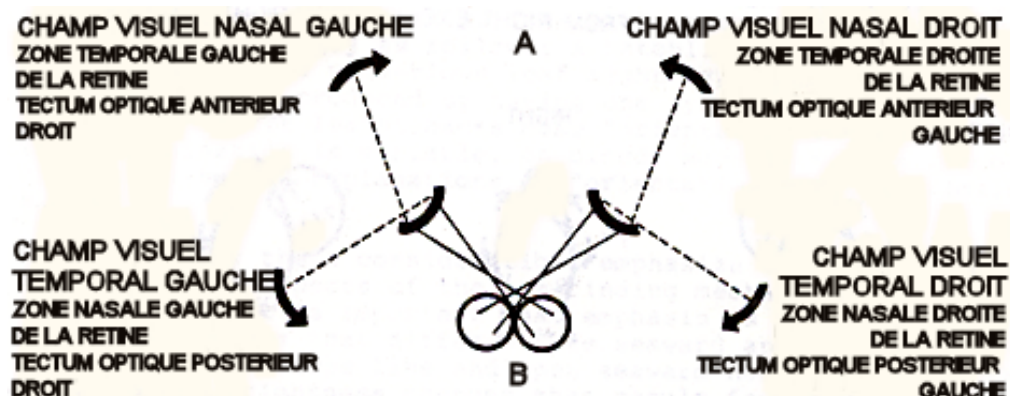
Toutefois, certains nouveau-nés se tournent dans la direction de l'œil caché, ce qui exclut un mécanisme simple d'équilibration entre les deux yeux (Ehrenfeld, 1968).

Phototropotactisme complexe

S'appuyant sur des mécanismes démontrés chez les alligators, Mrosovsky (1972) formule l'hypothèse que chez les tortues, il existe une décussation des fibres provenant de la rétine, c'est-à-dire qu'elles peuvent se projeter sur le côté du tectum optique opposé à l'œil d'origine. La lumière reçue par un œil pourrait ainsi entraîner des mouvements de la tête orientés latéralement ou médialement selon la zone de la rétine impliquée.

Mrosovsky et Shettleworth (1974) explorent, dans un groupe de tortues vertes, l'hypothèse d'une comparaison de la luminosité, non pas seulement entre les deux yeux, mais aussi entre différentes zones de la rétine. Par analogie avec d'autres espèces de reptiles ou des insectes, ils suspectent l'existence d'un champ visuel nasal, dont les informations induisent des mouvements contralatéraux et d'un champ visuel temporal, dont les informations induisent des mouvements ipsilatéraux. L'orientation proviendrait donc d'une confrontation des stimuli lumineux reçus par les champs nasal droit et temporal gauche aux stimuli reçus par les champs nasal gauche et temporal droit (Figure 20). Dans tous les cas, le résultat est un mouvement de la tête vers la lumière.

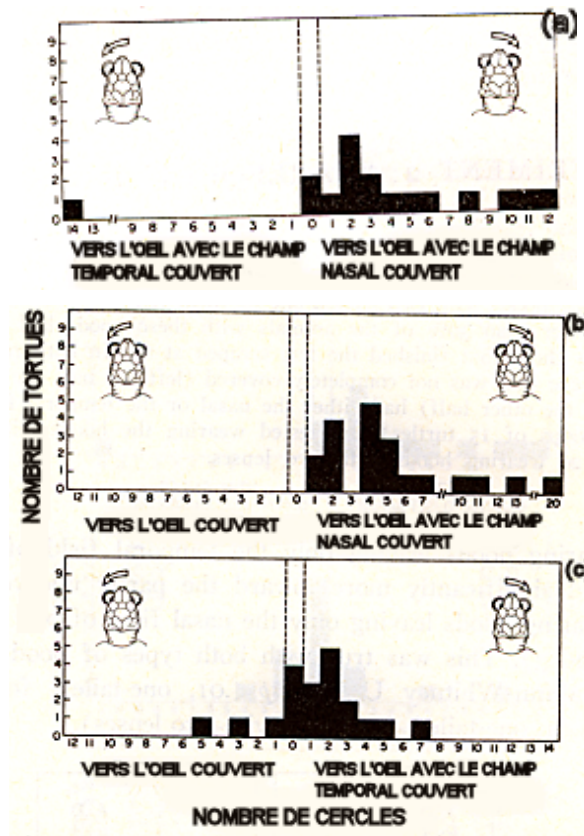
Figure 20 : Modèle de l'organisation spatiale du système phototropotactique impliqué dans l'orientation des tortues marines nouveau-nées. Les flèches représentent la direction contralatérale (A) et ipsilatérale (B) du mouvement de la tête, selon la zone du champ visuel d'où provient la lumière et les zones correspondantes de la rétine et du tectum optique (modifié d'après Mrosovsky, 1978a).



L'hypothèse est appuyée par des expériences dans lesquelles les nouveau-nés choisissent la direction prédite par ce modèle. Lorsque la moitié temporale de l'œil gauche et la moitié nasale de l'œil droit sont couvertes simultanément, les nouveau-nés décrivent des cercles vers

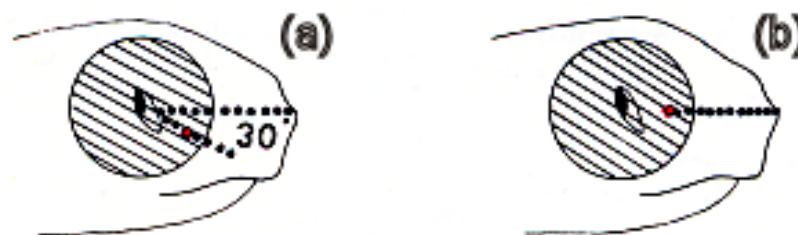
la droite. Avec un capuchon ne découvrant que la partie temporale d'un œil, les nouveau-nés choisissent la direction de cet œil de façon très significative, tandis que lorsque c'est la partie nasale qui est dégagée, certains choisissent la direction controlatérale (Figure 21) (Mrosovsky et Shettleworth, 1974). Ce modèle est appelé « système phototropactique complexe ».

Figure 21 : Histogramme de répartition des nouveau-nés selon le nombre de cercles effectués vers la gauche ou vers la droite, pour différents types de capuchon : champs visuels temporal droit et nasal gauche (a), temporal droit (b) ou nasal droit (c) découverts (modifié d'après Mrosovsky et Shettleworth, 1974).



Mrosovsky et Kingsmill (1985) observent également qu'une partie des nouveau-nés choisissent la direction ipsilatérale lorsque le capuchon ne laisse voir que la partie nasale d'un seul œil, contrairement à ce que prédit le modèle. Ils réduisent alors la taille du trou qui laisse voir l'animal et montrent que la direction ipsilatérale domine lorsque le trou est dans le plan horizontal, tandis que la direction controlatérale est choisie lorsque le trou est abaissé de 30° (Figure 22). Il semble donc que le champ nasal associé avec le mouvement controlatéral proposé par le modèle soit très petit.

Figure 22 : Position de l'ouverture dans le capuchon (○), induisant un mouvement controlatéral (a) ou ipsilatéral (b) en réponse à la lumière, lorsque l'autre œil est totalement aveuglé (modifié d'après Mrosovsky et Kingsmill, 1985).



Variations individuelles

La comparaison de la réponse comportementale de différentes espèces à un aveuglement unilatéral (Mrosovsky et Shettleworth, 1975) est intéressante. En effet, les tortues vertes s'orientent majoritairement vers l'œil ouvert, tandis que les tortues luth choisissent autant les deux côtés. Ces observations suggèrent que l'importance du système ipsilatéral et du système controlatéral varie selon l'espèce et selon l'individu.

Mrosovsky (1977) explore ces différences individuelles chez les tortues luth en fonction du temps et montre que les cercles du côté de l'œil ouvert sont plus précoces que les cercles du côté de l'œil caché. Il existe une potentialisation transitoire du système ipsilatéral, associée à la stimulation d'un œil lorsque l'autre est aveuglé ou lorsqu'un capuchon est retiré brutalement. Ce phénomène explique l'augmentation du nombre de cercles vers l'œil ouvert, si le système ipsilatéral domine ou la diminution du nombre de cercles vers l'œil caché, si le système controlatéral domine.

Van Rhijn (1979) reproduit le même type d'expérience, mais en plaçant le bandeau au moins deux heures avant le début de l'expérience. Les nouveau-nés décrivent peu ou pas de cercles et sont capables de s'orienter correctement vers l'océan avec un seul œil découvert. De plus, le sens des cercles change après ce délai, y compris pour les tortues vertes, qui tournent majoritairement vers l'œil fermé, contrairement à ce que l'on observe immédiatement après la pose du bandeau (Mrosovsky et Shettleworth, 1975). Ces observations sont confirmées chez des tortues caouannes par l'étude du sens et du nombre de cercles en fonction du temps pendant lequel les individus testés ont été soumis à l'obscurité (Kingsmill et Mrosovsky, 1982).

Ces expériences montrent l'importance de l'intégration temporelle des informations dans l'orientation et peuvent suggérer une succession des systèmes controlatéral et ipsilatéral dans le temps. L'hypothèse d'un phototropotactisme est donc conservée, mais avec un système beaucoup plus complexe, du fait de l'existence de plusieurs zones sur la rétine, d'une composante temporelle et d'une variabilité inter- et intra espèce.

Télotactisme

La seconde hypothèse est celle d'un télotactisme, c'est-à-dire un mouvement de l'animal vers un stimulus ciblé. Ce mécanisme repose sur l'existence d'un système directionnel, capable d'intégrer de multiples informations, pour une analyse plus fine de l'environnement visuel. Les nouveau-nés seraient alors capables de localiser instantanément la zone lumineuse dans un large cône d'acceptance visuelle et de s'y diriger.

Cette hypothèse est soutenue par les travaux de Van Rhijn (1979), qui s'appuient sur l'absence de corrélation entre la direction choisie par les nouveau-nés et la direction du vecteur de radiance lumineuse maximale, créé par le soleil. Les nouveau-nés ne se dirigent pas vers une zone lumineuse ponctuelle, mais semblent capables d'intégrer simultanément un ensemble d'informations visuelles. Le système d'orientation semble alors basé sur un système multi sensoriel (*raster* en anglais, que l'on peut traduire par quadrillage de points) permettant la vision des formes. Un système multi sensoriel implique la perception d'un gradient par la rétine, par opposition au système bi sensoriel impliqué dans un tropotactisme simple. Plus qu'une perception du détail, il permettrait une mesure de la distribution de luminosité dans une zone large.

Alors que le phototropotactisme s'appuie sur une comparaison des stimuli dans plusieurs directions et un mouvement de l'individu jusqu'à équilibrer ces stimuli, l'hypothèse développée par Van Rhijn est basée sur la localisation immédiate du stimulus le plus fort dans une zone très large, ce qui initie ensuite un mouvement dans cette direction.

Bilan

Certaines observations rapportées par Salmon et Witherington (1995) sont également en contradiction avec le modèle phototropotactique. En présence de la lune, la luminosité ambiante augmente, donc le contraste diminue. Or la dispersion diminue, alors qu'on s'attendrait à ce que les nouveau-nés aient plus de difficultés à s'orienter. D'autre part, lorsque la direction choisie par les nouveau-nés est ramenée vers l'océan lors des nuits de pleine lune, la plus forte luminosité provient toujours de la terre et des lumières artificielles. Un mécanisme reposant sur la détection des formes et de la hauteur d'horizon doit être distingué des deux modèles précédents. Un tel mécanisme ne repose pas sur la différence d'intensité lumineuse, à la différence du phototropotactisme.

Une classification des modèles selon les stimuli et non plus sur les récepteurs est proposée par Verheijen (1985). Un système d'orientation basé sur une sensibilité à la lumière repose soit sur un système photique (caractéristiques scalaires ou vectorielles du champ visuel), soit sur un système visuel (caractéristiques configurationnelles, c'est-à-dire les choses visibles). Un système photique peut être uni-, bi- ou multi sensoriel, tandis qu'un système visuel est multi sensoriel, par exemple l'assemblage de photorécepteurs dans la rétine.

Il est difficile de séparer les deux mécanismes sur la base des observations comportementales. La plupart des observations peuvent être expliquées aussi bien par un phototactisme dans la direction où la lumière est la plus intense, que par la comparaison simultanée de l'intensité lumineuse dans différentes parties du champ de vision. On ne peut exclure la complémentarité voire la succession des deux mécanismes, qui deviennent difficiles à distinguer, car plus le tropotactisme est complexifié, plus il ressemble fonctionnellement au télotactisme (Witherington et Martin, 1996).

Les tortues intègrent les signaux visuels dans l'espace, mais aussi dans le temps. L'expérience décrite plus haut avec les lumières clignotantes montre que les nouveau-nés intègrent les signaux visuels au cours du temps (Mrosovsky, 1978b).

Les nouveau-nés de tortues marines s'orientent très certainement grâce à plusieurs mécanismes complémentaires, qui permettent l'intégration de multiples informations visuelles perçues dans un large champ de vision plutôt que dans de petites zones lumineuses, dans un large espace de temps plutôt que dans de brefs flash lumineux.

On retiendra finalement trois modèles : phototropotactisme, système directionnel ou vision des formes, ce dernier étant distinct mais complémentaire de l'un des deux précédents.

II.B.1.2. Vision dans un paysage naturel

II.B.1.2.1. Signaux naturels

Les expériences précédentes permettent de déterminer à quel type de stimuli les nouveau-nés sont capables de répondre pour s'orienter. De tels stimuli et repères sont-ils naturellement disponibles sur la plage et orientés de façon à guider les nouveau-nés vers l'océan ?

La topographie des plages est en général relativement simple (Mrosovsky, 1970). Un gradient lumineux est naturellement présent vers l'océan qui reflète la lune, contrairement à la végétation qui absorbe la lumière. Cependant, si la direction la plus lumineuse est généralement celle de l'océan, ce n'est pas toujours le cas, notamment lorsque le lever ou le coucher de la lune est proche (Van Rhijn, 1979 et Witherington et Martin, 1996).

La topographie de la plage crée une différence de hauteur d'horizon, d'autant plus forte que des dunes ou une végétation plus ou moins haute bordent la bande de sable. Ces repères visuels ont une position assez constante dans l'arrière-plage ; ils indiquent donc la direction de l'océan.

Ainsi, même dans les conditions naturelles, les signaux peuvent être en conflit. Les nouveau-nés semblent favoriser l'élévation plutôt que l'intensité lumineuse, lorsque la dune ou la végétation est suffisamment haute et sombre ; il semble que l'intensité lumineuse vienne plutôt renforcer la réponse à l'élévation, lorsque les deux éléments concordent. Cette préférence semble avoir une valeur adaptative, la topographie étant un repère fixe et fiable, tandis que les nuages ou la lune peuvent éclaircir le ciel dans de multiples directions (Salmon et Wyneken, 1994). De même, la moindre attirance pour les longueurs d'onde telles que le jaune, serait un mécanisme pour éviter les erreurs induites par les astres lorsqu'ils sont proches de l'horizon, c'est-à-dire dans le champ de vision.

II.B.1.2.2. Influence de la lune et du soleil

Les corps célestes représentent une forte source de luminosité et il est légitime d'envisager le rôle de ces stimuli visuels dans l'environnement des jeunes tortues, surtout au couchant et au levant, quand les astres sont proches de l'horizon. Les conclusions des différentes expériences divergent et leur influence sur l'orientation est controversée.

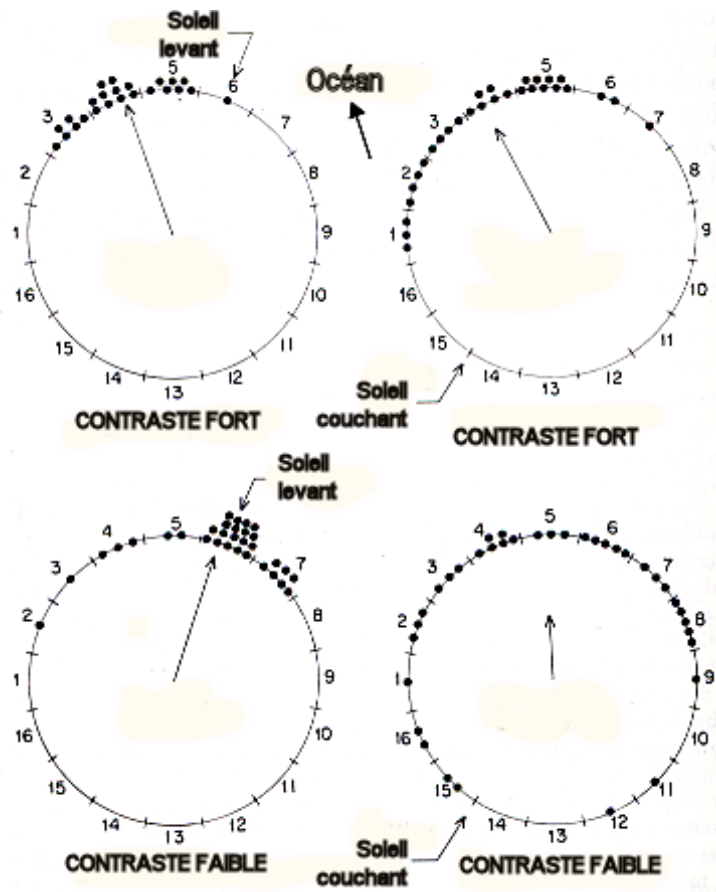
Ehrenfeld et Carr (1967) rapportent que dans les conditions naturelles, l'orientation ne varie pas selon l'heure du jour ou la position de la lune et du soleil. De plus, la présence de nuages masquant les corps célestes n'affecte pas l'orientation de façon significative.

Selon Mrosovsky (1970), cela est dû à l'orientation Nord-Sud de la plage, qui ne permet pas de mesurer l'orientation dans un conflit d'informations, le soleil étant au-dessus de l'océan ou caché par les arbres. Il réalise donc une étude similaire au Surinam, avec des tortues vertes et imbriquées, sur une plage orientée Est-Ouest. Ainsi, le lever et le coucher du soleil sont visibles depuis la plage, dans une direction perpendiculaire au plus court chemin vers l'océan. Dans les deux espèces, la direction empruntée le matin est significativement différente de celle choisie le soir et déviée en direction du soleil. L'auteur en déduit que la position du soleil influence l'orientation des tortues nouveau-nées. Pourtant, Van Rhijn (1979) mesure la distribution horizontale de la radiançe, dont le vecteur majeur est fortement

influencé par la course du soleil et compare l'orientation des nouveau-nés au début et à la fin du jour. Alors que la direction de la plus forte luminosité est très différente, il n'y a pas de différence significative entre l'orientation des tortues selon le moment de la journée et surtout il n'y a pas de corrélation avec la position du soleil.

Mrosovsky et Kingsmill (1985), dans une étude sur des caouannes en Géorgie, introduisent un paramètre important en comparant deux zones dont la topographie de l'arrière-plage produit un contraste faible ou fort avec l'océan. La direction observée sur la plage, ne varie pas au cours de la journée lorsque le contraste est fort. Dans la zone de basse végétation au contraire, la direction empruntée le matin est significativement différente et déviée vers le soleil, tandis que les nouveau-nés décrivent des cercles et perdent une orientation de groupe le soir, lorsque le soleil se couche au-dessus de la terre (Figure 23).

Figure 23 : Orientation des nouveau-nés (*Caretta caretta*) au lever (à gauche) et au coucher du soleil (à droite), sur une portion de plage présentant une végétation haute (en haut) ou basse (en bas) dans l'arrière-plage (modifié d'après Mrosovsky et Kingsmill, 1985).



Il est remarquable que le soleil, aussi intense que soit sa lumière, affecte si peu les nouveau-nés, y compris dans les expériences où l'influence est considérée comme significative. Ce constat doit certainement être relié à la faible attirance pour les grandes longueurs d'onde émises par les corps célestes au levant et au couchant (Witherington et Bjørndal, 1991).

D'autres études se sont intéressées à leur influence indirecte, comme modulateur du niveau de luminosité ambiante. Mrosovsky et Carr (1967) suggèrent que la lumière de la lune diminue le pouvoir d'une autre source lumineuse à attirer les tortues. Ces travaux concernent

surtout la lune et son impact sur la photopollution et seront présentés dans le chapitre correspondant.

La position du soleil peut perturber l'orientation lorsque la topographie de la plage ne constitue pas un signal visuel assez puissant. Dans les conditions naturelles, l'influence directe des astres sur l'orientation des nouveau-nés est absente ou faible.

II.B.1.2.3. Cas de désorientation d'origine naturelle

Dans la majorité des cas, même si l'océan n'est pas directement visible, une différence de luminosité et de hauteur est toujours perceptible entre l'horizon au-dessus de la mer et au-dessus de la terre, quelles que soient les variations locales de sable, de débris marins ou de végétation dans l'arrière-plage. Il existe cependant des cas de désorientation naturelle.

La capacité des nouveau-nés à s'orienter vers l'océan est altérée lorsqu'ils sont issus de nids entourés par la végétation. A hauteur des yeux de tortue, la végétation forme un milieu homogène, dépourvu des repères visuels habituels. En milieu ouvert, la direction choisie est l'océan, tandis qu'au milieu de la végétation, ils ont tendance à se disperser et mettent beaucoup plus de temps à choisir une direction (Godfrey et Barreto, 1995). Cette situation est rare, surtout pour les tortues luth qui pondent plutôt en dessous de la ligne de végétation. Elle concerne surtout les nids relocalisés pour des raisons de conservation.

D'autres cas plus anecdotiques ont été rapportés. Il arrive parfois que la femelle franchisse une dune avant de construire son nid. Les nouveau-nés s'orientent alors vers les terres (Limpus, 1971). Il a été observé de graves perturbations de l'orientation des nouveau-nés en présence d'un énorme nuage surplombant l'océan (Mrosovsky, 1967).

L'île d'Aves, dans les Caraïbes, est constituée d'une large bande de sable située à des kilomètres des côtes ; l'horizon est ouvert et constant tout autour de l'île. Les traces de femelles montrent la multitude des chemins empruntés pour regagner la mer (Mrosovsky, 1967). Une situation comparable au Gabon, dans la zone de Loango, a des répercussions plus graves, puisque la zone de ponte est une presque île, donc certains chemins mènent à la lagune.

II.B.1.2.4. Trajectoire en cercles

Les nouveau-nés de *Dermochelys coriacea* se déplacent plus lentement que ceux de *Chelonia mydas* et présentent la particularité de former des cercles au cours de leur trajectoire vers l'océan. L'orientation en cercle est un comportement naturel chez certains individus lors de l'émergence, le jour comme la nuit, tandis qu'il n'est observé qu'au cours d'expérience d'aveuglement unilatéral dans les autres espèces. Les cercles tendent à être orientés en direction du soleil, ne sont pas influencés par la qualité du sol, mais leur fréquence augmente en présence de signaux visuels sombres supplémentaires (Mrosovsky et Shettleworth, 1975).

Mrosovsky (1978a) compare la présence d'une forme sombre naturelle sur la plage à une expérience d'aveuglement d'un œil et émet l'hypothèse que ces cercles sont dus à une différence de dominance entre les systèmes ipsi- et controlatéral, qui se traduit par une réponse plus forte à la potentialisation transitoire du système ipsilatéral chez les tortues luth.

II.B.2. STIMULI SECONDAIRES

Dans les conditions naturelles, les nouveau-nés peuvent être privés de repères visuels significatifs, notamment en présence de nombreux nuages, pendant la nouvelle lune ou lorsque le nid est placé dans la végétation.

II.B.2.1. Mise en évidence

Des tortues nouveau-nées dont les deux yeux sont cachés par un bandeau bilatéral sont capables de s'orienter dans certaines situations. Cette orientation en l'absence de signaux visuels peut être attribuée au relief du sol (Van Rhijn, 1979).

Dans l'obscurité, des nouveau-nés de *Chelonia mydas* montrent une tendance significative à descendre une pente de 8° ; cette préférence n'est donc pas liée à une différence de hauteur d'horizon (Salmon *et al.*, 1992). Cette réponse à l'inclinaison du sol est cependant annulée par la présence d'une lumière, même très faible.

II.B.2.2. Hiérarchie

Schnars et Standora (2001) montrent que les nouveau-nés utilisent le géomagnétisme, les sons et le géotropisme pour s'orienter vers l'océan.

Des nouveau-nés de tortue luth naïfs, c'est-à-dire recueillis immédiatement à la sortie du nid montrent un géotropisme négatif, qui s'explique par la nécessité de remonter vers la surface depuis la chambre d'incubation souterraine. Au contraire, des individus expérimentés, c'est-à-dire soumis aux stimuli naturels avant d'être transférés dans l'arène ont un géotropisme négatif.

Les nouveau-nés préfèrent toutefois utiliser d'autres repères, notamment le géomagnétisme, s'ils sont disponibles. La combinaison du géotropisme et du son exerce une attraction aussi forte que le géomagnétisme seul. Toutefois, ces mécanismes ne sont pas retrouvés chez les tortues olivâtres et semblent donc différer selon les espèces.

La combinaison de plusieurs signaux permet de minimiser les erreurs de direction lorsqu'il y a conflit. L'utilisation de ces stimuli secondaires est régie par une hiérarchie. De plus, il semble qu'un signal puisse en influencer un autre, modifiant ainsi la hiérarchie et la réponse selon l'âge du nouveau-né.

Comment les tortues marines nouveau-nées s'orientent-elles vers l'océan ?

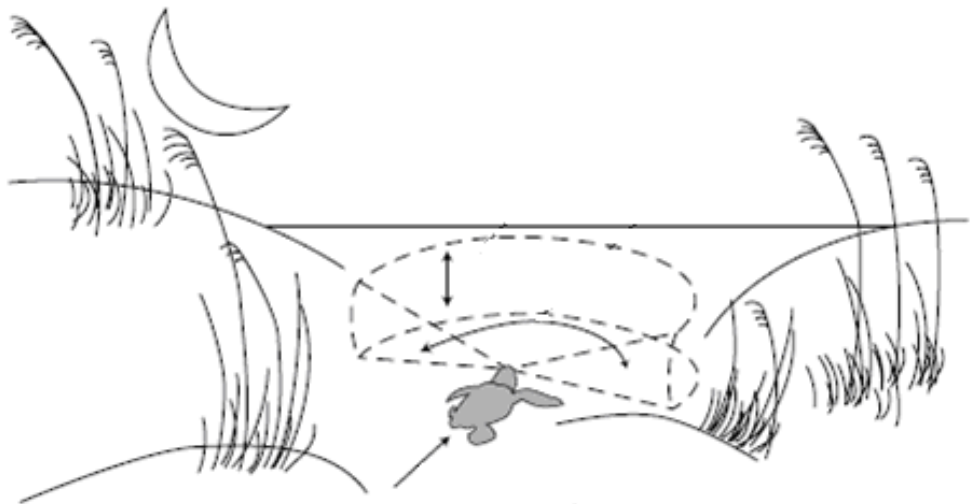
Sur la plage, les nouveau-nés s'orientent en fonction de deux éléments : l'intensité lumineuse et l'élévation de l'horizon.

Ils se dirigent donc :

- 1) en s'éloignant des silhouettes hautes et des alternances ombre/lumière (dunes, végétation) ;
- 2) en se tournant vers les régions ouvertes et lumineuses (horizon au-dessus de l'océan) ;
- 3) lorsque les signaux sont en conflit, ils favorisent en général l'élévation dans les conditions naturelles et ne choisissent la luminosité la plus forte que lorsque la hauteur de l'horizon est partout la même.

La reconnaissance de l'océan est indirecte. Les nouveau-nés analysent leur environnement dans une zone large (180°) et basse ($<30^\circ$) et s'orientent vers le centre de l'horizon éclairé le plus bas (Figure 24).

Figure 24 : Schéma de l'orientation d'un nouveau-né de tortue marine, à l'aide des repères visuels naturels, analysés selon un large angle d'acceptance horizontal (d'après Witherington, 1997)



Les éléments visuels sont largement dominants dans l'orientation vers l'océan, mais les nouveau-nés sont capables de répondre à d'autres signaux (inclinaison du sol, géomagnétisme, son) en leur absence.

Les nouveau-nés sont capables d'intégrer de multiples signaux provenant de leur environnement et de sélectionner les plus forts. En conséquence, on peut prévoir qu'un élément perturbateur aura plus ou moins d'influence selon la qualité des stimuli naturels spécifiques de la plage concernée.

II.C. PERTURBATIONS D'ORIGINE ANTHROPIQUE

Tous les signaux présents sur la plage sont susceptibles d'interférer avec les mécanismes d'orientation et d'influencer l'orientation des nouveau-nés. Sur les côtes d'Afrique centrale, les principaux éléments qui modifient l'environnement naturel sont la lumière et les billes de bois. L'érosion, qui est un phénomène naturel, bien qu'aggravé par les activités humaines, n'est pas envisagée dans cette partie.

Nous n'avons relevé qu'une seule référence à l'interférence des billes de bois dans l'orientation des tortues. Mrosovsky et Carr (1967) citent le cas des « grumes flottantes, qui peuvent dévier les tortues momentanément seulement, avant qu'elles continuent vers la mer », mais sans préciser l'impact des grumes échouées, ni s'il s'agit de tortues adultes ou nouveau-nées. Seule la photopollution sera traitée ici.

Verheijen (1985) définit la pollution comme une « intrusion de matériel indésirable ou dangereux dans l'environnement naturel, mais aussi tout changement indésirable ou dangereux d'un facteur environnemental ». Il propose le terme de « photopollution » pour décrire les effets néfastes de la lumière artificielle, qui modifie l'illumination naturelle de l'environnement, sur la faune sauvage.

L'éclairage artificiel nocturne et ses conséquences sur les oiseaux migrateurs et les tortues nouveau-nées sont bien documentés dans la littérature scientifique (Verheijen, 1985).

II.C.1. MECANISME

Les nouveau-nés semblent en général plus sensibles à la photopollution que les femelles adultes (Salmon, 2005). Pourtant, l'intérêt manifesté dans la littérature scientifique pour l'influence des lumières artificielles sur l'orientation vers l'océan semble tardif (Van Rhijn, 1979). La perturbation du comportement de nidification est assez bien décrite chez les femelles adultes.

La photopollution est un vrai problème de conservation pour les nouveau-nés. Sur les plages très éclairées, il leur est parfois impossible de se détourner de cette lumière artificielle pour trouver l'océan.

II.C.1.1. Compétition entre stimuli naturels et artificiels

Les lumières naturelles et artificielles constituent des stimuli différents, c'est pourquoi le comportement dans l'orientation diffère. La différence de source leur confère des propriétés physiques très différentes, notamment d'intensité et de spectre (Tableau 3). Selon la définition donnée par Verheijen en 1958, la directivité de la lumière correspond au contraste d'irradiance entre les sources de lumière et le milieu ambiant.

Tableau 3 : Propriétés de l'éclairage artificiel par comparaison avec l'éclairage naturel (modifié d'après Verheijen, 1985, Salmon, 2003 et Salmon et Witherington, 1995)

	Lumière naturelle	Lumière artificielle
Source	Corps célestes (soleil, lune, étoiles)	Objets proches
Dispersion	Dispersée par l'atmosphère	Proche donc dispersion faible avant d'être détectée
Réflexion	Abondante, par les objets proches ou lointains et dans toutes les directions	Vive à proximité de la source mais diminue rapidement avec la distance, donc peu réfléchie
Directivité	Faible, comme conséquence de sa forte réflexion	Forte : rayonne dans une seule direction, donc la différence de luminosité avec les autres directions est très grande
Direction	Constante	Variable
Spectre		Variable, longueurs d'onde longues ou courtes

Reprenant la terminologie utilisée pour les Oiseaux, Verheijen (1985) distingue 3 situations :

- La « désorientation » (*disorientation* en anglais) désigne l'inaptitude à suivre une direction cohérente. Les nouveau-nés effectuent alors des cercles similaires à ceux décrits par les nouveau-nés placés dans l'obscurité ou dont les yeux sont masqués.
- La « mauvaise orientation » (*misorientation* en anglais) survient lorsque les nouveau-nés décrivent une ligne droite, mais dans une direction autre que le chemin le plus direct vers l'océan.
- L'« orientation anormale » (*abnormal orientation* en anglais) permet de distinguer les cas où l'orientation est compulsive et perd une signification fonctionnelle voire met en danger la survie de l'individu (cas très facile à observer des insectes qui se brûlent sur les lampes).

Dans la suite du texte, le terme de désorientation sera employé pour décrire les deux premiers cas, le terme *misorientation* n'ayant pas de terme équivalent en français.

L'orientation photique dépend de plusieurs centres coordonnés de façon hiérarchique avec un rétrocontrôle optique des mouvements résultant des différences d'intensité lumineuse. La lumière artificielle est par nature un stimulus supra normal qui modifie ces rétrocontrôles en éliminant plus ou moins les centres supérieurs du processus d'orientation et du mécanisme de fixation des yeux dans la direction à suivre. Il y a donc une déviation forcée de l'animal, même si des phénomènes incompatibles avec la survie interviennent.

Dans un système photique bi sensoriel (2 yeux) ou multi sensoriel (régions de la rétine), la lumière artificielle produirait une différence de luminosité plus forte dans le champ de vision. Sa directivité serait alors la cause d'une orientation anormale, résultant de signaux erronés et pouvant même annuler les mécanismes de contrôle. Le terme de super stimulus peut être employé.

Dans un système visuel, l'effet de la lumière artificielle est similaire. Il a été démontré chez les oiseaux qu'une forte lumière, induisant la vue d'une obscurité profonde autour de la source, provoque une tendance anormale à s'approcher de la seule lumière visible. C'est l'effet de capture décrit par Verheijen (1958) chez les poissons et les insectes, lors de l'obtention de trajectoires forcées au moyen d'une source lumineuse. Selon Witherington (1997), il n'est pas nécessaire que la lumière aveugle véritablement l'animal, il suffit qu'elle perturbe par sa forte directivité l'équilibre entre les informations visuelles perçues. Lorsque l'animal s'approche de la source, le champ visuel perçu devient moins multi directionnel, soit plus directif, jusqu'à ce que la perception soit réduite au seul point lumineux.

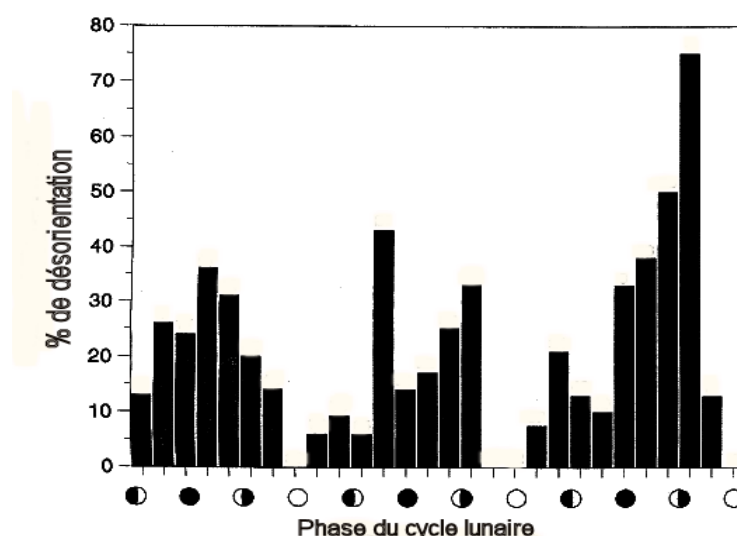
Dans cette hypothèse, la lumière de la lune diminuant la directivité, on devrait pouvoir vérifier une périodicité des effets de la photopollution liée au cycle lunaire.

II.C.1.2. Influence de la lune

Le rôle direct de la lune, très controversé, a été envisagé dans un paragraphe précédent. Nous nous intéressons ici au rôle indirect de la lune, comme modulateur de la luminosité ambiante.

Salmon et Witherington (1995) mettent en évidence une relation inverse entre la fréquence de désorientation et le nombre de jours depuis la nouvelle lune (Figure 25). L'orientation redevient correcte en présence de la lune, dès le premier quartier, même si l'intensité lumineuse n'est pas la plus forte dans la direction de l'océan et quelle que soit la position de la lune. L'orientation ne résulte donc pas d'une attraction exercée par la lumière de la lune. Elle est restaurée lorsque la luminosité ambiante, créée par la lune ou le soleil dépasse un certain seuil, qui varie selon les sites et les propriétés d'intensité et de spectre de la lumière artificielle. Ainsi, selon les cas, le seuil peut être atteint avec un quartier de lune, plusieurs quartiers, voire jamais atteint. On peut émettre l'hypothèse que l'augmentation de la luminosité ambiante diminue l'anisotropie, c'est-à-dire le contraste entre lumière artificielle et signaux naturels et permet de retrouver la perception des autres signaux, tels que les ombres, pour s'orienter.

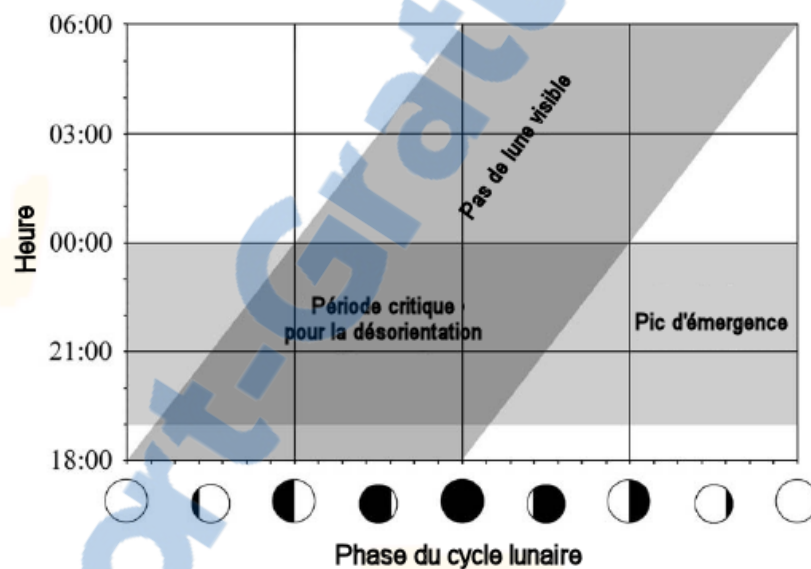
Figure 25 : Taux de désorientation en fonction de la phase du cycle lunaire (nouvelle lune ●, premier quartier, pleine lune ○ ou dernier quartier) au moment de l'émergence, pendant la saison 1993 en Floride (modifié d'après Salmon et Witherington, 1995).



Un résultat similaire est obtenu chez *Dermochelys coriacea* dans les îles Vierges américaines, dans les Caraïbes (Mayor, 2002). L'orientation est perturbée surtout en l'absence de lune, dans les zones où la lumière est directement visible. La désorientation est mesurée à la fois par la déviation de la direction moyenne du groupe et la dispersion des traces. Dans cette étude, il semble que n'importe quel croissant de lune, quelle que soit sa taille, restaure la dispersion à un niveau normal. En revanche, la déviation est corrélée négativement à la taille de la lune.

La lune est un facteur clé pour déterminer les effets de la lumière artificielle sur l'orientation des nouveau-nés. Les heures où la lune est visible en l'absence de nuages peuvent être calculées en fonction de calendrier lunaire. La comparaison avec les heures où ont lieu la plupart des émergences permet de déterminer la période critique pendant laquelle le risque de désorientation est très élevé (Figure 26).

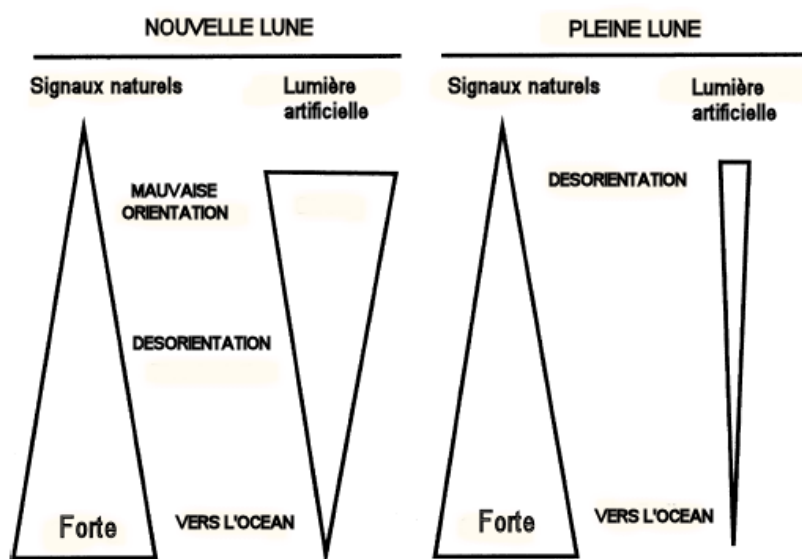
Figure 26 : Périodes de la nuit critiques pour la perturbation de l'orientation par la photopollution en fonction du calendrier lunaire (d'après Mayor, 2002).



Tuxbury et Salmon (2005) réalisent une expérience en arène permettant de modifier la hauteur de l'horizon et la directivité de la lumière. Les lumières artificielles attirent les nouveau-nés, mais leur effet peut être contré par des formes sombres dont la hauteur est supérieure à 15°, selon l'angle mesuré à hauteur des yeux d'un nouveau-né placé au centre de la plate-forme. Les formes sombres de taille inférieure deviennent efficaces quand la luminosité ambiante augmente.

Cette étude est très en faveur de l'hypothèse de compétition des signaux, selon laquelle l'interaction entre les signaux visuels naturels et artificiels est compétitive et la réponse des nouveau-nés est graduelle, selon la perception relative des différents stimuli. L'orientation vers la mer prédomine en l'absence de lumière artificielle ou en présence de la lune, qui augmente la luminosité ambiante et donc réduit la directivité. La désorientation se produit lorsque la perception relative des 2 stimuli est comparable; la mauvaise orientation lorsque la perception des lumières artificielles est plus forte que celle des signaux naturels (Figure 27).

Figure 27 : L'hypothèse de compétition des signaux, en l'absence (à gauche) ou en présence (à droite) de lune. La largeur des triangles est proportionnelle à la perception relative des stimuli. La réponse des nouveau-nés est graduelle : orientation correcte, « mauvaise orientation » ou désorientation (modifié d'après Tuxbury et Salmon, 2005).



La lumière artificielle est visible à une distance relativement faible et est très peu réfléchiée par les autres éléments qui contribuent à constituer le champ lumineux (nuages, paysages). Cependant, elle peut paraître extrêmement forte à des nouveau-nés proches de la source et peut alors agir comme un super stimulus, qui les détourne du chemin vers l'océan.

Les conséquences de la photopollution sont très variables selon la topographie de la plage et le calendrier lunaire. La réponse des nouveau-nés dépend de l'intensité relative des stimuli artificiels par rapport aux stimuli naturels, selon l'hypothèse de compétition des signaux. La lune réduit la contribution relative de la lumière artificielle dans le champ lumineux en augmentant le niveau de luminosité ambiant, donc diminue la directivité du champ lumineux, ce qui permet aux nouveau-nés de s'orienter par rapport aux formes sombres.

II.C.2. IMPACT DE LA PHOTOPOLLUTION SUR LES NOUVEAU-NES

II.C.2.1. Désorientation des nouveau-nés

Les cas de désorientation observée se sont multipliés dans toutes les espèces, avec l'augmentation des lumières artificielles à proximité des plages de ponte (Tableau 4). De nombreuses études ont été menées en Floride, pour évaluer l'impact de la photopollution et tester des mesures de protection. Les lumières artificielles responsables de la désorientation de plusieurs milliers de tortues nouveau-nés chaque année, le nombre d'événements rapportés est en constante augmentation depuis plus de 10 ans et les principales sources incriminées sont les immeubles, les réverbères, les maisons individuelles et les parkings (Mueller *et al.*, 2000).

Au Gabon, le problème de photopollution est connu dans plusieurs sites pour les tortues adultes, mais n'a jamais été décrit pour les nouveau-nés. Les lumières de l'aéroport et de la ville de Mayumba (Figure 2) sont visibles depuis les plages voisines (Billes, 2000). Le rapport d'activité dans le complexe d'aires protégées de Gamba mentionne un épisode au cours duquel « 100 % des petits d'un nid situé à environ 400 m de la jetée du terminal pétrolier de Shell Gabon » ont été attirés par les lumières de la torchère (Verhage *et al.*, 2006).

Tableau 4 : Cas de désorientation de nouveau-nés de tortues marines rapportés dans la littérature.

Source	Source lumineuse	Ampleur (espèce)	Localisation géographique
McFarlane, 1963	Hôtels	72 % des nouveau-nés de <i>Caretta caretta</i>	Sud-est de la Floride
Philibosian, 1976	Stade de baseball	<i>Eretmochelys imbricata</i>	Iles Vierges américaines (Caraïbes)
Mann, 1978	Immeubles	<i>Chelonia mydas</i> <i>Caretta caretta</i>	Sud-est de la Floride
Ross, 1978	Immeubles	<i>Caretta caretta</i>	Oman (île de Masirah)
Mortimer, 1979	1 feu sur la plage	500 nouveau-nés de <i>Chelonia mydas</i>	Ile d'Ascension (Atlantique Sud)
Ehrhart et Witherington, 1987	Motels, maisons individuelles	7,5 % des émergences de <i>Caretta caretta</i>	Floride (plage de Melbourne)
Peters et Verhoeven, 1994	Usine de papier, village de vacances	63 % des nouveau-nés de <i>Caretta caretta</i>	Turquie
Witherington et al., 1996		10 à 35 % des émergences	23 plages de l'est, du sud et de l'ouest de la Floride
Billes, 1998	Feux sur la plage, restaurant	<i>Dermochelys coriacea</i>	Guyane française (plage de Yalimapo)
Marcovaldi, 2000	Hôtels	<i>Caretta caretta</i>	Brésil
Chaves et du Toit, 2002	Hôtels	<i>Chelonia mydas</i>	Costa Rica
Mayor, 2002	Ville de Frederiksted	<i>Dermochelys coriacea</i>	Iles Vierges américaines (Caraïbes)
Verhage <i>et al.</i> , 2006	Terminal pétrolier	100 % des nouveau-nés de <i>Dermochelys coriacea</i> (1 nid observé)	Gabon (plage de Gamba)

II.C.2.2. Conséquences sur la survie des nouveau-nés

Limpus (1971) décrit la situation classiquement observée, où des nouveau-nés ayant échoué à trouver la bonne orientation effectuent des mouvements en tous sens pendant plusieurs heures, jusqu'à ce qu'ils soient capturés par un prédateur ou épuisés par la chaleur.

La désorientation des nouveau-nés a des conséquences sur leur survie, qu'ils regagnent ou non l'océan. En effet, le temps passé à terre est une période de grande vulnérabilité. Tout élément perturbant l'orientation est responsable d'un allongement du trajet, qui se traduit par une baisse du taux de survie. La mortalité due à la désorientation est très difficile à évaluer car

il existe aussi des pertes ultérieures liées à la dépense d'énergie excessive pour regagner l'océan.

La mort survient par épuisement des réserves d'énergie limitées, par déshydratation, si le séjour à terre est prolongé jusqu'au lever du soleil ou par prédation. Ces risques sont accrus lorsque l'émergence a lieu pendant la journée.

La prédation est influencée par la dynamique de groupe. Paradoxalement, les grands groupes bénéficient de l'effet dilution à terre, mais sont plus exposés à la prédation en mer. En conséquence, bien que les nouveau-nés émergent en groupe, ces groupes ne constituent jamais la totalité du nid, même si les événements d'émergence se succèdent au cours de la même nuit (Glen *et al.*, 2005).

Certains auteurs ont émis l'hypothèse que les plus petits individus seraient favorisés, car ils bénéficient de réserves énergétiques plus importantes. Au contraire, des expériences de relâcher et re-capture montrent que la pression de prédation sur la plage favorise les individus de grande taille, dont le taux de survie est plus élevé (Janzen, 1993). La morphologie des nouveau-nés dépend de facteurs génétiques et environnementaux. La mobilisation des nutriments et la taille corporelle augmentent pour des températures basses et des substrats humides.

Les prédateurs terrestres sont nombreux (mammifères, crustacés, oiseaux). Alors que les ocyptides (*Ocypode quadrata*) ou « crabes fantômes » étaient considérés essentiellement comme des charognards, des observations répétées effectuées sur les individus d'une plage en Australie ont montré que cette espèce est en réalité prédatrice pour plus de 90 % de son régime alimentaire (Wolcott, 1978). Stancyk (1982) confirme leur capacité à capturer un nouveau-né de tortue marine vivant. De plus, ils sont actifs aussi bien la nuit que le jour. Le rôle des oiseaux est relativement faible, car la plupart des émergences se produisent pendant la nuit (de 0.1 à 2% selon les sites et les espèces, Limpus, 1971).

Fretey et Frenay (1980) se sont intéressés à l'impact d'une population d'une centaine de chiens, nourris par les déchets de poisson d'un village indien, en Guyane française. L'impact est difficilement chiffrable, mais il note que les nouveau-nés sont des proies faciles pendant l'ascension à travers le sol et la course vers la mer, même pour des chiots de 4 semaines et cite le cas d'une chienne dont l'estomac contenait une douzaine de *D. coriacea* nouveau-nés. Il estime ainsi que la destruction peut atteindre 100% certaines nuits.

Les vautours, diurnes, ne creusent pas mais accompagnent les mammifères et sont des prédateurs efficaces des nouveau-nés émergeant pendant la journée (Fowler, 1979).

Stancyk (1982) estime que dans les conditions naturelles, les pertes des nouveau-nés dues aux prédateurs terrestres (mammifères, crabes, oiseaux) sont faibles, comparées aux pertes occasionnées par les prédateurs aquatiques (poissons, requins, invertébrés). Lors de désorientation, la durée d'exposition aux prédateurs terrestres est considérablement augmentée ; le potentiel de fuite en mer est diminué par la surconsommation des réserves.

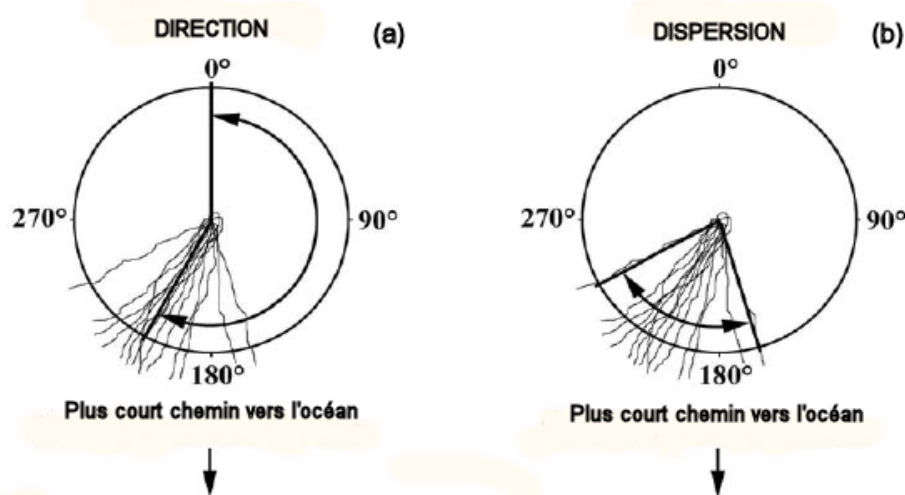
Des cas anecdotiques de mortalité directement liée à la source de photopollution ont été rapportés, notamment des nouveau-nés se jetant dans un feu sur la plage en Guyane (Billes, 1998). La désorientation expose parfois les nouveau-nés à de nouveaux facteurs de mortalité en les entraînant hors de la plage. Ils sont alors fréquemment écrasés par les voitures (McFarlane, 1963 ; Philibosian 1976 ; Mann, 1978 ; Peters et Verhoeven, 1994).

II.C.3. MISE EN EVIDENCE

Aucune mesure de l'intensité lumineuse ne permet de conclure qu'une source lumineuse est responsable de désorientation : le niveau nécessaire varie selon le niveau de lumière ambiant et les autres signaux disponibles. Chaque plage potentiellement concernée doit faire l'objet d'une évaluation particulière *in situ*. Witherington et Martin (1996) proposent une règle simple : toute lumière visible par un observateur se tenant debout à un endroit quelconque de la plage est susceptible d'interférer avec l'orientation naturelle des tortues marines adultes ou nouveau-nées.

Witherington *et al.* (1995) proposent un index pour mesurer l'orientation des nouveau-nés soumis à des lumières artificielles (HOI : *Hatchling Orientation Index*, index d'orientation des nouveau-nés), basé sur l'estimation de la direction moyenne du groupe et de la dispersion des traces (distance entre les deux traces les plus éloignées) (Figure 28). Les mesures sont effectuées à partir des traces laissées par une émergence naturelle. La perturbation est qualifiée de modérée, si la direction dévie de 30° à 90° par rapport au chemin le plus direct vers la mer ou si la dispersion est supérieure à 90°. Elle est qualifiée de sévère si la déviation est supérieure à 90° ou la dispersion supérieure à 180°.

Figure 28 : Méthode de mesure de la direction (a) et de la dispersion (b) des traces, selon la méthode du HOI (Hatchling Orientation Index) (modifié d'après Mayor, 2002).



L'impact réel des lumières artificielles peut être mesuré par le relâcher en arène de nouveau-nés sur cette même plage pour observer leur comportement. Il est recommandé de réaliser un essai en l'absence de lune, période pendant laquelle l'influence des lumières artificielles est maximale, ainsi qu'un essai pendant la pleine lune, alors que l'impact des lumières artificielles est minimal (Salmon, pers. comm.).

Le HOI est plus simple que le relâcher en arène, sur une plus grande surface et il permet d'évaluer un grand nombre de nids, dans les conditions d'émergence naturelles. Il présente les inconvénients d'une moins grande précision de la direction mesurée et du possible effacement des traces par la pluie ou illisibles selon le type de sable.

II.C.4. SOLUTIONS

Lorsque la désorientation est démontrée et que la source de pollution a été identifiée, plusieurs stratégies de conservation sont envisageables, si possible simultanément et selon leur applicabilité sur la plage considérée (Witherington, 1997).

Deux stratégies différentes peuvent être employées (Salmon, 2005), consistant à prévenir les effets sur les tortues ou à réduire les lumières artificielles.

II.C.4.1. Mesures de prévention

La relocalisation des nids dans des éclosiers ou sur des plages sombres est un moyen de soustraire les nouveau-nés à la photopollution. Mais ce procédé est coûteux et délicat, la manipulation et la concentration des nids pouvant augmenter la mortalité embryonnaire. L'orientation n'est pas toujours améliorée, si le nid est placé dans la végétation (Godfrey et Baretto, 1995). Par ailleurs, il augmente le risque de prédation en mer lors des relâchers massifs.

Des cages, initialement utilisées comme protection contre les prédateurs, ont parfois été installées à la sortie du nid pour récupérer les nouveau-nés et les placer sur le bon chemin. L'efficacité est limitée et de nombreux nouveau-nés perdent de l'énergie à tourner dans la cage au lieu de regagner l'océan.

II.C.4.2. Mesures de protection

Ces mesures ont été développées grâce à l'étude des signaux et des mécanismes visuels impliqués dans l'orientation.

Différentes tentatives ont été testées, afin de :

- réduire l'intensité de la lumière émise
- modifier les propriétés de spectre à l'aide de filtres pour rendre les lumières moins attirantes (Witherington et Bjorndal, 1991b). L'efficacité de cette méthode n'est pas toujours évidente en dépit des nombreux filtres testés et variable selon les espèces (Tuxbury *et al.*, 2001 ; Cowan *et al.*, 2000 ; Mueller *et al.*, 2000 et Conti *et al.*, 2001).
- utiliser des écrans pour faire obstacle à la lumière. De telles installations ont montré leur efficacité pour atténuer l'impact lumineux de ville situées à une grande distance de la plage. Une alternative plus durable est le renforcement de la végétation naturelle pour cacher la lumière.
- réduire la durée d'éclairement. Les études ont montré que l'orientation est également basée sur l'intégration des mesures de la luminosité dans le temps (Mrosovsky, 1978b)
- fournir des éléments visuels supplémentaires sur lesquels peuvent s'appuyer les nouveau-nés pour s'orienter vers l'océan, par exemple en restaurant les dunes naturelles (Tuxbury et Salmon, 2005). Cette méthode s'appuie sur l'hypothèse de compétition des signaux et semble efficace et viable à long terme.

Les mesures de lutte contre la photopollution doivent être envisagées en fonction de la source lumineuse, de la topographie de la plage et des contraintes économiques. L'action doit être renforcée lors des périodes critiques que sont les saisons des pics de nidification et d'éclosion.

Le temps passé à terre est une période de vulnérabilité, pendant laquelle les nouveau-nés sont soumis aux prédateurs naturels et à la chaleur. Les pertes naturelles peuvent être aggravées par des perturbations d'origine anthropique, qui perturbent l'orientation (lumières, billes de bois), constituent des obstacles physiques (billes) ou des facteurs directs de mortalité (véhicules de type quad).

La production est difficile à quantifier pour les pertes sur terre car la prédation n'est pas mesurable et les charognards font rapidement disparaître les traces de mortalité. De plus, il existe des pertes ultérieures liées à la dépense en énergie excessive.

Dans l'étude expérimentale, nous chercherons à déterminer l'importance de ces pollutions, notamment lumineuses, sur l'orientation des nouveau-nés sur une plage du Parc National de Pongara.

2ème partie :
ETUDE PERSONNELLE

I. CADRE ET OBJECTIFS

I.A. CADRE DE L'ETUDE

Cette étude a été menée sur la plage la plus au nord du Parc National de Pongara, lieu de ponte fréquenté par les tortues luth de novembre à mai. La population est suivie par une organisation non gouvernementale gabonaise, Aventures Sans Frontières (ASF), présente sur le terrain depuis 1996 et travaillant depuis quelques années en partenariat avec la Wildlife Conservation Society (WCS). Les études antérieures et les activités mises en place concernent essentiellement les femelles adultes nidifiant sur la plage.

La recherche présentée ici a été initiée par le Dr Sharon Deem (Smithsonian Institution) et s'inscrit dans un projet d'étude de la santé de l'écosystème marin au Gabon, avec une attention particulière portée sur les tortues et les mammifères marins. Dans le cadre de ce projet, nous avons réalisé une étude sur les nouveau-nés de tortue luth, sur le site de Pongara. Le travail sur le terrain a été effectué de mars à mai 2006, avec l'aide technique d'ASF. Cette étude a été financée par l'Institut Smithsonian, qui a pris en charge les frais de séjour dans le Parc National de Pongara et le salaire d'un assistant de terrain. L'hébergement a été assuré par ASF pendant cette période. Deux bourses, accordées par l'Académie d'Agriculture de France et par l'Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes ont permis de couvrir les frais de déplacement jusqu'au Gabon et une partie des frais de séjour.

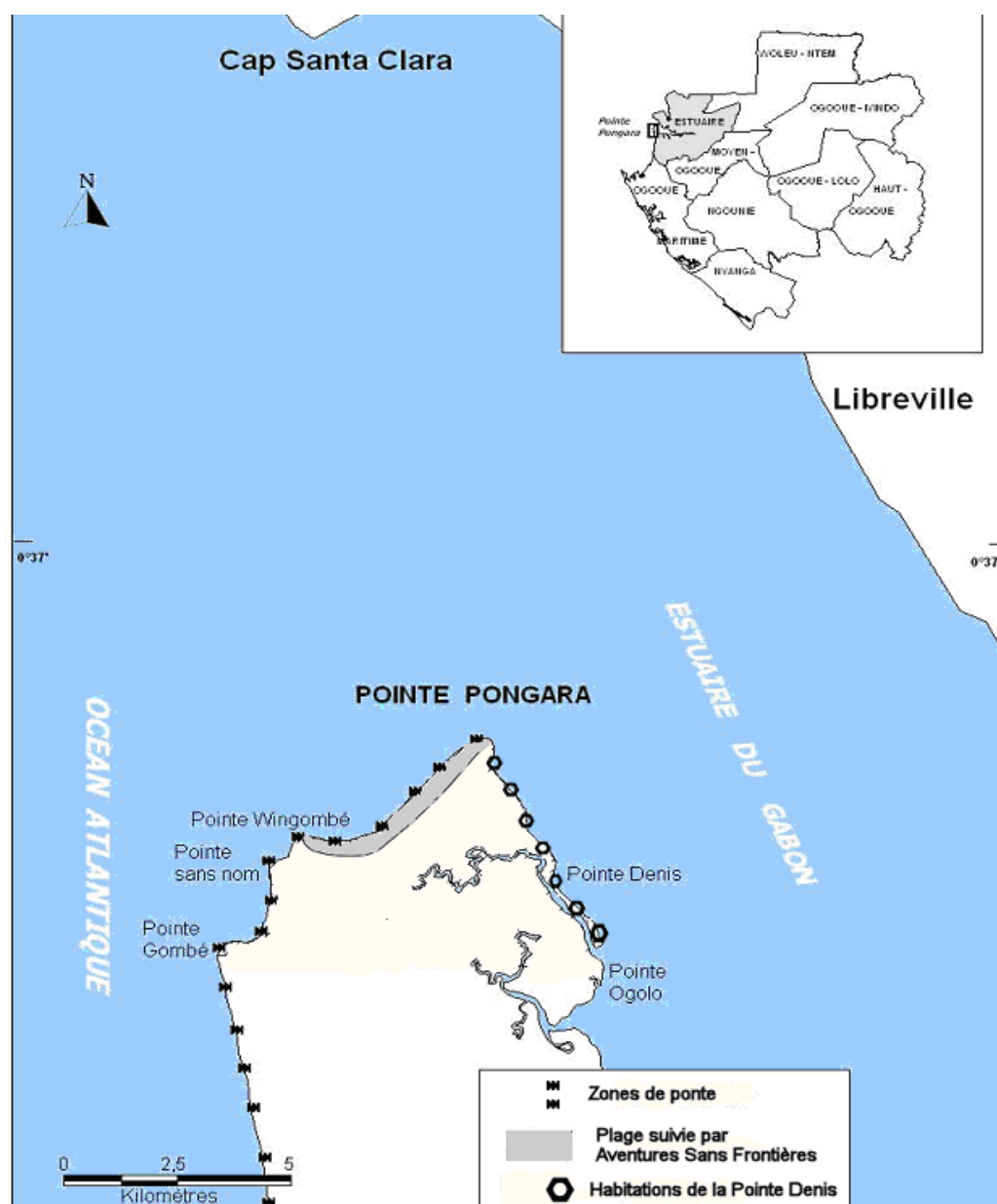
Le choix de la zone d'étude tient à la particularité de cette plage, unique par sa population de tortues préservée à une telle proximité de la capitale. La plage est incluse dans le Parc National de Pongara, créé en 2002, mais est cependant marquée par une forte présence humaine. Le Gabon est un pays avec une très faible densité de population, plus de la moitié des habitants étant concentrée sur la péninsule de Libreville. La capitale est très visible depuis la plage (Figure 29). A proximité immédiate se trouve le village de la Pointe Denis, à la limite du parc. La population autochtone est vieillissante, les jeunes fuyant les activités traditionnelles et le manque d'infrastructures. Elle est remplacée par les populations étrangères essentiellement d'origine ouest-africaine. La rive sud de l'estuaire du fleuve Komo est occupée sur environ 6 km par 6 hôtels et restaurants et plus d'une centaine de maisons secondaires, appartenant à des librevillois, expatriés européens ou hauts dignitaires gabonais (Figure 29). La destination attire ainsi plus de 300 personnes chaque fin de semaine et jours fériés (ASF, données non publiées), dont les activités sont essentiellement tournées vers les loisirs (baignade, sports nautiques, quads, ULM) et la pêche.

Figure 29 : Vue de Libreville depuis la rive sud du Komo (à droite, photo : Deem, 2006) et résidences secondaires de la Pointe Denis (à gauche, photo : Bigot, 2006).



La figure 30 présente la situation géographique de la plage étudiée, ainsi que sa position par rapport à Libreville et à la Pointe Denis.

Figure 30 : Carte de la situation géographique de la plage étudiée dans le pays, de Libreville et de la Pointe Denis.



Aucun prélèvement d'œufs ou d'adultes n'a été observé sur la façade atlantique depuis plusieurs années, suite à un travail de sensibilisation mené par ASF auprès des populations locales – le devenir des rares adultes qui s'aventurent à pondre sur la rive de l'estuaire et de leurs œufs est plus incertain, mais ces cas sont anecdotiques. Toutefois, si les menaces directes sont réduites, les tortues sont encore soumises à d'autres menaces, liées aux nombreuses activités humaines, locales ou touristiques, inorganisées. De plus, le développement de l'exploitation forestière aux limites du parc et de l'exploitation pétrolière offshore pourrait devenir une menace sérieuse pour cette population de tortues marines. La préservation de cette population présente un intérêt énorme pour la conservation de l'espèce et pour des activités de sensibilisation, en raison de sa facilité d'accès pour un large public venant de la capitale. Elle passe par l'évaluation des menaces pesant sur l'écosystème et sur les tortues marines.

La nécessité d'étudier l'orientation des nouveau-nés est évoquée depuis plusieurs années sur cette plage, suite au constat de traces s'éloignant de l'océan et à l'observation répétée de femelles égarées dans la savane. Elle était surtout envisagée pour surveiller le développement des activités touristiques et des résidences privées à la Pointe Denis. L'étude des nids est prévue dans le protocole d'ASF, mais cette activité n'a pas encore été réalisée sur le site. Notre étude sur l'orientation des nouveau-nés nous a offert l'opportunité de réaliser en même temps, sans coût supplémentaire, une étude du contenu des nids. L'étude des nids n'a jamais été réalisée sur cette plage et il était nécessaire d'évaluer leur réussite et d'initier un suivi à long terme, face aux menaces croissantes, mais les conditions dans laquelle notre étude a été réalisée expliquent ses limites. Elle doit plutôt être considérée comme une étude préliminaire.

I.B. OBJECTIFS

Les observations effectuées sur la plage et la situation actuelle ont permis de formuler certaines hypothèses. Avant d'effectuer l'étude de la production de nouveau-nés, nous nous attendions à une forte perturbation de l'orientation des nouveau-nés à cause des lumières de Libreville et de la Pointe Denis, surtout dans la zone nord-est.

Les observations répétées de traces de quads au-dessus des nids et de chiens domestiques de plus en plus nombreux sur la plage nous faisaient suspecter une perturbation du développement des œufs. Le développement des activités pétrolières et l'observation ponctuelle de taches de pétrole sur le sable, par exemple en janvier 2005 (ASF, pers. comm.) nous ont incité à surveiller l'impact de la pollution sur la production de nouveau-nés. Nous pouvons supposer aussi que l'érosion, étant donné la rapidité du remaniement de la topographie de la plage, a un impact négatif sur la réussite des nids.

Etude des nids

Les objectifs étaient de mettre en place une méthode de relevé des informations sur le contenu des nids, adaptée à la situation sur cette plage et d'établir un premier bilan de la réussite d'un stade de développement complètement inexploré sur le site. Il s'agit d'examiner le succès d'éclosion et d'établir le profil des nids afin d'identifier les principales menaces.

Etude de l'orientation des nouveau-nés

L'objectif était de quantifier l'impact des lumières de Libreville et de la Pointe Denis sur les tortues luth nouveau-nées sur une plage du Parc National de Pongara, afin d'évaluer la nécessité et la possibilité de prendre des mesures de lutte contre la photopollution.

Ces deux études s'intègrent dans l'étude de la production de nouveau-nés sur cette plage, avec une évaluation des menaces qui pèsent sur les nids et les nouveau-nés afin d'établir les meilleures stratégies de protection. Etablir le profil des nids permet de juger de la qualité des conditions d'incubation offertes par la plage et de la santé générale de la population. Ce suivi doit être mené à long terme, les mesures de gestion reposant surtout sur la quantification de changements dans le profil des nids. L'orientation des nouveau-nés est directement liée à leur survie et à la proportion qui va réussir à gagner l'océan en bonne condition physique.

II. MATERIEL ET METHODE

II.A. ZONE D'ETUDE

II.A.1. PRESENTATION GENERALE DU SITE

L'étude a été menée à la pointe Pongara, au Gabon, pendant les mois de mars et avril 2006. La zone d'étude est incluse dans la plage de 5 km suivie par ASF depuis 1996, située à 11 km au sud-ouest de Libreville, de l'autre côté de l'estuaire du fleuve Komo. Cette plage s'étend de la pointe Pongara, qui constitue la limite entre l'océan Atlantique et la rive gauche de l'estuaire, jusqu'à la pointe Ouingombé (Figure 31). La zone étudiée correspond aux premiers 3,5 km de cette plage à partir de la pointe Pongara (00°19'975" N, 009°19'665" E – 00°21'149" N, 009°21'298" E).

Figure 31 : Vue de la plage étudiée depuis la pointe Pongara, à l'extrémité nord-est (Photo : Bourgeois, 2006).



La région est protégée depuis 2002, avec la création du Parc National de Pongara, visant à la préservation des oiseaux d'eau migrateurs, des tortues marines et des écosystèmes de mangroves. De la rivière Denis à la pointe Pongara, puis tout le long de la côte atlantique s'étendent des plages de sable blanc et des dunes basses, lieu de ponte privilégié des tortues marines.

La région subit un climat équatorial de transition, avec une grande saison sèche de juillet à septembre. Les précipitations sont fortes, avec une moyenne de 2800 à 3000 mm/an, les pluies les plus fortes ayant lieu en octobre-novembre et en avril-mai. La température annuelle moyenne est de 25 à 26° C, mais atteint souvent 32 ou 33° C pendant les mois les plus chauds, en mars-avril.

La bande sableuse est assez étroite vers le sud-ouest (10 à 12m), puis s'élargit vers la pointe Pongara (>30m). Elle présente une pente très variable selon la force des marées, mais généralement assez forte. L'arrière-plage est constituée sur quelques dizaines de mètres d'une formation herbacée dense composée de plantes basses assurant une couverture complète du substrat. Ensuite se développent des fourrés littoraux et des savanes herbacées.

II.A.2. ENVIRONNEMENT NATUREL

- Erosion

L'hydrodynamisme marin est le principal facteur responsable de la morphologie de la côte. Il est caractérisé par des transferts transversaux, qui ont tendance à arracher des sédiments sur la côte, et des transferts longitudinaux qui ont tendance à les étaler. L'érosion est très forte dans la région et tend à faire reculer le trait de côte. L'arrachage de sédiments crée des falaises de sable dont la hauteur varie de moins d'un mètre à plus de deux mètres dans les zones les plus exposées (Figure 32).

La façade atlantique se compose d'une plage dite de transit, puis de plusieurs plages d'anses à partir de la pointe Ouingombé. Une plage de transit est définie comme une plage au tracé rectiligne, favorisant la dérive littorale. Une anse est une petite plage en arc de cercle, longue d'environ 1 km.

Au Gabon, comme sur la plupart des côtes de l'océan Atlantique, les marées sont de type semi-diurne, c'est-à-dire qu'elles ont une périodicité double en vingt-quatre heures. Le rôle morphogénique de la marée est très fort dans les embouchures fluviales. Ainsi, au niveau de la Pointe Pongara, les sédiments sont repoussés vers le large, ce qui crée un long banc de sable parallèle à la plage. Comme la marée, les vagues représentent des transferts transversaux qui ont tendance à arracher des sédiments sur la côte. Leur action est beaucoup plus forte à l'entrée que dans le fond des anses.

La dérive littorale est un transfert longitudinal qui permet l'étalement des sédiments le long de la côte. Entre la Pointe Gombé et la Pointe Pongara, la dérive côtière a une direction sud-ouest/nord-est qui permet leur déplacement le long des anses et, surtout, le long de la plage de transit de la Pointe Pongara (Nkame Nze, 2006).

C'est la plage de transit de la Pointe Pongara qui reçoit les vagues les plus fortes. Le profil de la plage peut être modifié considérablement en quelques jours par le phénomène d'érosion-sédimentation. Ainsi se succèdent le long de la plage et d'un jour à l'autre, des zones plates et ouvertes, des pentes fortes et des falaises de sable atteignant parfois plus d'un mètre de hauteur.

- Végétation

Les plages océaniques sont relativement étroites et en remaniement constant au gré des vents et des marées. Elles ont tendance à reculer et à partir de la pointe Ouingombé, les plages sont adossées directement à la forêt. Vers la pointe Pongara, elles sont bordées par des savanes herbeuses, entretenues annuellement par les feux de brousse. Les sables se déposent alors et la zone située au-dessus de la ligne de haute marée peut être colonisée par la végétation pour former une dune basse. Cette végétation herbacée rampante est dominée par les espèces *Alternanthera maritima* et *Ipomea pes-caprae* (Figure 32). Cette formation végétale est ensuite colonisée par des graminées ou des arbustes : filaos *Casuarina equisetifolia* et badamiers *Terminalia catappa* en petit nombre, puis arbustes plus denses vers l'extrémité sud-ouest de la plage (Vande Weghe, 2005).

Au nord-est, la zone de la pointe Pongara est une large bande de sable blanc (>20 m), de forme concave, qui marque la limite entre la façade atlantique et la rive gauche de l'estuaire du Komo. L'arrière-plage est constituée principalement de cocotiers (*Cocos nucifera*) et de

filas plantés autour des habitations, qui laissent place à la savane herbacée après 300 m environ, tandis que la largeur de la bande sableuse diminue progressivement et qu'apparaît une végétation herbacée rampante, qui s'étend sur quelques mètres en largeur. A environ 450 m de la limite nord de la plage apparaît une falaise de sable, haute d'environ 2 m, qui ne laisse aucune zone de sable sec au moment de la marée haute. Cette partie de la plage était indisponible pour la ponte des tortues marines au moment de l'étude, mais des pontes avaient été enregistrées au mois de janvier, ce qui témoigne de la rapide évolution du profil de la plage. Cette falaise recule vite, ce qui est visualisable par la disparition progressive de la piste qui la longeait. Le phénomène est aggravé par le mouvement des billes de bois dans la zone. Environ 100 m plus loin, la plage est relativement plane et large. La vue est dégagée vers la savane qui borde la végétation herbacée rampante.

Deux filas situés aux alentours du kilomètre 1,5 marquent un changement dans l'orientation et la topographie de la plage. La zone qui leur succède est incurvée, étroite et bordée sur presque toute sa longueur par une petite falaise de sable d'environ 80 cm, que surplombe une végétation herbacée rampante puis arbustive. Ensuite s'étend la savane sur plusieurs centaines de mètres, puis s'avancent des forêts-galeries. Vers la pointe Ouingombé, la mangrove rejoint la plage. Cette zone n'est pas incluse dans notre zone d'étude.

Figure 32 : Erosion et végétation sur la plage de Pongara (Photo : Bourgeois, 2006).



La plage peut ainsi être divisée en deux zones, de longueur à peu près égale. La première zone est constituée d'une bande de sable relativement plane, qui se prolonge par une végétation herbacée rampante puis de savane. La deuxième zone est plus étroite et bordée par une falaise quasi-continue de sable et de végétation. Cette description concerne la période d'étude, mais le remaniement du profil de la plage sous l'action de l'océan est très rapide et profond.

II.A.3. BILLES DE BOIS

Le Gabon, comme les autres pays d'Afrique centrale, fait l'objet d'une forte pollution par les billes de bois, tombées en mer lors du transport par bateaux et représentant un danger pour l'Homme et les écosystèmes, aussi bien au large que lorsqu'elles s'échouent sur les plages. Les tortues marines sont particulièrement vulnérables à la pollution de leur lieu de ponte, par ces portions de tronc d'arbre massives, d'un diamètre de 30 à 90 cm de diamètre en général et

de plusieurs mètres de longueur. Au moins 4 effets délétères sur les adultes ont été démontrés ; au cours d'une étude à la pointe Pongara au cours des saisons 2002-2003 et 2003-2004, on a constaté qu'au moins 1,4 % des montées de femelles n'étaient pas suivies de nidification ; au moins 6,1 % étaient suivies de ponte, mais sous la ligne de haute marée, ce qui soumet le nid aux inondations ; 0,2 % des adultes étaient séquestrées sur la plage par les billes ; 1,0 % désorientées, puis retrouvées mortes d'épuisement ou de déshydratation (Laurence *et al.*, in press.). Aucune étude n'a encore déterminé précisément leur impact sur les nouveau-nés.

La pollution des plages a été estimée en 2003 par survol aérien, depuis la frontière avec la Guinée équatoriale jusqu'à celle avec le Congo. Les deux zones abritant la plus forte densité de billes de bois (jusqu'à 247 billes/km), Pongara et Mayumba, sont aussi deux sites privilégiés de ponte des tortues luth au Gabon. Sur le site de Pongara, 30,5 % de la plage sont inaccessibles pour les tortues à cause des billes, qui obstruent des portions de plage allant de 3,5 à 290 m de longueur (Figure 33).

Ces billes de bois sont présentes surtout vers le nord-est de la plage, mais elles sont très mobiles au gré des marées et leur disposition change souvent d'un jour à l'autre. La mobilisation lors des grandes marées des billes de bois incluses dans la dune basse aggrave l'érosion et peut être à l'origine de fortes modifications du profil de la plage en moins de 24h (obs. pers.).

Figure 33 : Billes de bois échouées sur la plage de Pongara (Photo : Deem, 2006).



II.A.4. PREDATEURS

La côte abrite une faune importante, notamment d'oiseaux migrateurs, de mammifères terrestres et de poissons, parmi lesquels se trouvent des prédateurs des œufs ou des nouveau-nés.

Les ocypodes ou crabes fantômes (*Ocypodes cursor*) abondent sur la plage et creusent de nombreuses galeries dans le sable. Ils sont actifs aussi bien la nuit que le jour. Ce sont de redoutables prédateurs des nids, mais aussi des nouveau-nés qu'ils stoppent dans leur migration vers l'océan.

Les oiseaux sont fréquemment rencontrés sur la plage, mais les cigognes épiscopales (*Ciconia episcopus*) sont les seuls prédateurs des nouveau-nés. Un petit groupe de 4 ou 5

individus est présent régulièrement dans la zone, attiré par les savanes inondées et le milieu marin et constitue un bon indicateur des endroits où ont eu lieu les émergences.

Les carnivores naturels sont abondants, comme en témoignent les traces de genettes (*Genetta sp.*), civettes (*Civettictis civetta*) ou varans (*Varanus ornatus*) à proximité des nids éclos.

Les chiens domestiques (*Canis domesticus*), provenant du village ou de la pointe Ngombé divaguent dans toute la zone par petits groupes organisés pour se nourrir et se reproduire (obs. pers.). Ils ont l'habitude de parcourir systématiquement la plage le long de l'estuaire en fin de semaine, où ils obtiennent de la nourriture auprès des touristes et le long de l'océan la nuit à la recherche des nouveau-nés de tortues. Ceux-ci ne sont pas seulement consommés de façon occasionnelle, mais ils font partie du régime alimentaire de la majorité des chiens entre décembre et mai (Figure 34).

Figure 34 : Chien domestique tenant un nouveau-né de tortue luth dans sa gueule, sur la plage de Pongara (Photo : Deem, 2006).



II.A.5. LUMIERES ARTIFICIELLES

La capitale s'étend sur plusieurs dizaines de kilomètres le long de l'estuaire du Komo et constitue une source de lumière artificielle continue, forte et constante toute la nuit, bien visible depuis la Pointe Denis. Ces lumières sont visibles à hauteur de l'horizon, depuis le nord-est, c'est-à-dire sur le côté droit pour un observateur se positionnant face à l'océan (Figure 35).

Les lumières de la Pointe Denis proviennent essentiellement des hôtels et du palais présidentiel, ainsi que des résidences secondaires. Ces lumières sont plus nombreuses en fin de semaine et forment des sources lumineuses discontinues, visibles directement depuis la plage ou un halo lumineux diffus, visible indirectement au-dessus de la ligne des arbres. Elles sont visibles vers l'est, c'est-à-dire du côté opposé à l'océan.

La capitale est visible tout au long de la plage, tandis que les lumières de la Pointe Denis ne sont visibles qu'entre les kilomètres 0,5 et 1,5 environ. Avant et après cette zone, elles sont masquées par les arbres qui entourent les habitations, puis par les galeries de forêt.

Figure 35 : Vue des lumières de Libreville sur la rive droite de l'estuaire du Komo, depuis la pointe Pongara (Photo : Deem, 2006).



II.B. COLLECTE DES DONNEES

II.B.1. ETUDE DES NIDS

La plage a été parcourue tous les matins, entre 6h et 11h, pendant les mois de mars et avril 2006, pour relever les émergences de la nuit précédente. Une émergence est définie dans notre étude comme la sortie d'au moins un nouveau-né vers la surface au cours de la nuit précédente. Le point d'émergence est repéré à l'aide de la convergence des traces laissées dans le sable par les nouveau-nés et par une légère dépression au point d'émergence. L'emplacement précis dans le sable correspond à une zone de moindre résistance, identifiée à l'aide d'un bâton, laissé en place pour marquer le nid tandis que les traces s'effacent rapidement au cours de la journée sous l'effet du vent, de la pluie ou de la marée.

Tous les nids qui ont pu être repérés ont été inclus dans l'étude et ont été excavés au moins 48 heures après l'émergence. Plusieurs paramètres ont été enregistrés pour chaque nid : date, position sur la plage (coordonnées GPS), distance à la ligne de haute marée (sur une ligne perpendiculaire à la trace laissée par l'océan et passant par le centre du nid) et à la végétation et exposition particulière à une forme de prédation quelconque.

Au moment choisi pour l'excavation des nids, la fouille débute à l'emplacement du bâton mis en place quelques jours plus tôt. Les nids ont été creusés à la main. En effet, il est ainsi possible de repérer le trajet suivi par les nouveau-nés, qui est beaucoup plus meuble que le sable environnant. La localisation du nid *a posteriori*, c'est-à-dire sans observation de la ponte avec pose d'un repère oblige à recourir à cette méthode. La localisation de la chambre à la main s'est révélée efficace sur le terrain, tandis que l'utilisation d'outils aurait certainement entraîné un nombre d'échecs élevé lié au trajet des nouveau-nés, qui n'est pas toujours strictement vertical, à la profondeur et à la petite taille de la chambre des œufs.

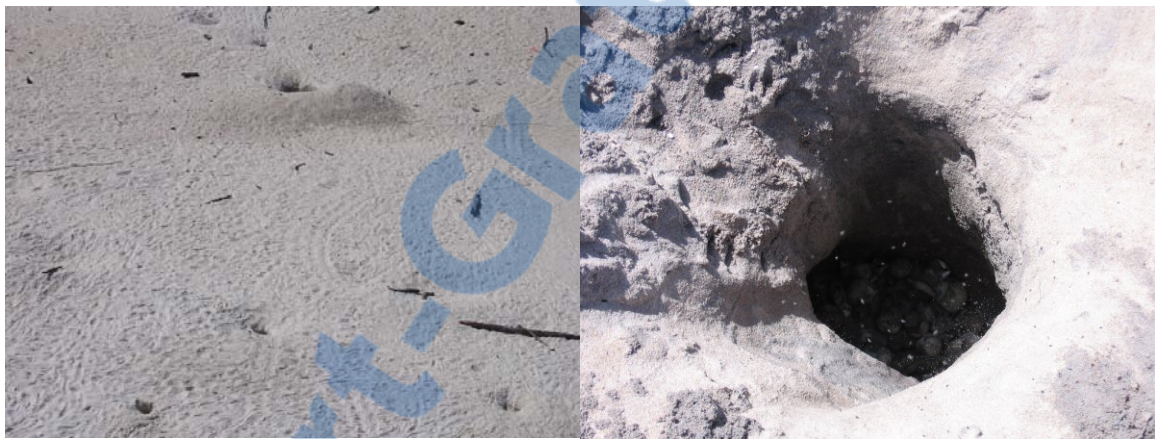
Une fois les premiers œufs ou coquilles mis à jour, l'ensemble du contenu de la chambre a pu être prélevé. Là encore, il est aisé pour un manipulateur avec un peu d'entraînement de délimiter les contours précis de la chambre, le sable y étant beaucoup moins tassé que dans

l'environnement du nid. Les œufs sont sortis à la main, avec précaution, en veillant à ne pas fendre les œufs entiers, casser les fragments de coquilles ou blesser les nouveau-nés vivants. Les nids pour lesquels il n'a pas été possible d'obtenir le contenu complet ont été exclus de l'étude. Les causes principales sont la dispersion du contenu par les crabes après l'éclosion ou la difficulté de creuser dans un sable trop meuble ou trop sec.

Les nouveau-nés vivants ont été relâchés pour qu'ils regagnent l'océan. La sortie de la quiescence et la reprise de l'activité locomotrice sont facilement déclenchées quelques minutes après une mise en contact avec l'eau fraîche. Les nouveau-nés sont relâchés lorsqu'ils sont jugés suffisamment actifs pour rejoindre l'océan et pour nager, aidés si besoin par une administration orale de solution glucosée.

La figure 36 présente les traces laissées par les tortues luth nouveau-nées sur le sable, telles qu'elles sont visibles le lendemain matin et l'intérieur d'un nid, après qu'il ait été excavé.

Figure 36 : Traces de nouveau-nés sur le sable le lendemain de l'émergence et vue de l'intérieur d'un nid après excavation (Photos : Bourgeois, 2006).



II.B.2. ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES

L'étude a été menée sur les nids *in situ*, émergeant dans les conditions naturelles. La portion de plage étudiée a été parcourue chaque matin pendant les mois de mars et avril 2006, période qui correspond au pic des éclosions, la plus forte densité de femelles nidifiantes étant enregistrée chaque année au mois de janvier. Les nids sont repérés grâce aux traces laissées par les nouveau-nés dans le sable, qui convergent vers le nid.

Les traces ont une durée de vie courte et les ombres allongées aident à les visualiser, c'est pourquoi le comptage est effectué à l'aube. Les intempéries font que chaque matin, les traces visibles sont celles de la nuit précédente.

Un cercle de 5 m de rayon a été ensuite tracé dans le sable autour du point d'émergence. Chaque trace individualisable a été marquée à l'aide d'un bâtonnet en périphérie du cercle (Figure 37). L'emplacement de l'ensemble des traces a été enregistré à l'aide de dessins ou de photographies. Le cercle a été aisément divisé en 8 zones de 45°, dont les limites ont été reportées sur le dessin. La distance de 5 m a été choisie suffisante pour que les traces soient assez séparées, mais avec les contraintes liées à la largeur de la plage et à la présence de nombreux obstacles. L'effacement des traces par la marée nous a contraint, pour un faible nombre de nids, à compter les traces avant la ligne tracée à 5 m du nid.

Des données complémentaires ont été relevées pour chaque nid :

- Date ;
- Coordonnées GPS ;
- Dessin de la ligne d'érosion, du couvert végétal et des billes de bois entourant le nid et mesure de leur distance au nid (sur une ligne perpendiculaire à ces éléments et passant par le centre du nid) ;
- Heure d'émergence, estimée grâce à la hauteur d'effacement des traces et à l'heure de la marée haute ;
- Phase du cycle lunaire ;
- Pluies de la nuit, enregistrées à l'aide d'un pluviomètre.

La direction et l'étendue des lumières artificielles ont été évaluées le long de la plage, tous les 250 m, pendant la nuit, à l'aide d'une boussole.

La plage a également été parcourue au moment de la tombée de la nuit, pour s'assurer de ne pas inclure dans l'étude des émergences survenues pendant la journée. L'heure estimée de l'émergence a permis d'éliminer les émergences survenues vers le lever du soleil.

Figure 37 : Comptage des traces de nouveau-nés : marques placées au point d'émergence et sur les traces sur un cercle tracé dans le sable (à gauche, Photo : Bourgeois, 2006) et repérage des traces de nouveau-nés dans le sable (à droite, Photo : Deem, 2006).



II.C. ANALYSE DES DONNEES

II.C.1. ETUDE DES NIDS

Une fois excavés, les contenus des nids ont été examinés, classés en différentes catégories (Figure 38) et comptabilisés :

- œufs éclos, estimés par le nombre de fragments de coquilles propres correspondant à au moins 50 % de l'œuf ;
- œufs non éclos, de taille normale ;
- œufs inertes, d'un diamètre inférieur à la normale, de forme parfois aberrante et au contenu clair et visqueux (ils peuvent être ouverts pour confirmation si la taille est subnormale) ;

- nouveau-nés trouvés vivants ou morts dans la chambre des œufs ou dans la colonne de sable.

Les œufs dits normaux correspondent aux œufs avec jaune, par opposition aux œufs inertes ou sans jaune et incluent donc les catégories œufs éclos et non éclos.

Les œufs non éclos ont ensuite été répartis en deux tas, selon qu'ils ont été prédatés ou non. Toute ouverture de la coquille a été considérée comme une trace de prédation. Leur contenu a ensuite été examiné, en l'état pour les œufs très prédatés ou après ouverture si nécessaire. Toutes les anomalies ont été relevées, notamment les signes d'infection, parmi lesquels on inclut toute modification de couleur, de consistance ou d'odeur de l'albumen et/ou du jaune, ainsi que la présence d'asticots ou une décomposition de l'embryon. La présence d'une marque de développement a été recherchée systématiquement. Elle est constituée par une simple trace de sang ou l'observation d'un embryon, dont la taille, la pigmentation et les malformations éventuelles ont été notées.

Figure 38 : Contenu d'un nid de tortue luth. Les œufs ont été classés en plusieurs tas : éclos, inertes, non éclos et prédatés (Photo : Bourgeois, 2006).



Ces critères ont été affinés au fur et à mesure de l'étude, suite à la multiplication des observations et au perfectionnement de la reconnaissance des types d'œufs observés. La différence entre les fragments de coquilles issus d'œufs éclos et d'œufs prédatés est basée sur la propreté et la blancheur de la face interne après l'éclosion. On retrouve fréquemment des traces de pigmentation ou d'albumen plus ou moins sain sur les œufs consommés par un prédateur.

Les œufs dans lesquels aucun signe de développement embryonnaire n'a pu être observé ont été classés comme non développés. Les œufs dont le contenu était trop modifié par l'infection (albumen opacifié, pas de jaune individualisable) ou vidés par les crabes ont été classés comme indéterminés.

Selon la définition retenue par le groupe spécialiste des tortues marines de l'UICN, le succès d'éclosion correspond à la proportion de nouveau-nés sortis de l'œuf parmi l'ensemble des œufs viables pondus et le taux d'émergence à la proportion de nouveau-nés parvenant jusqu'à la surface parmi l'ensemble des œufs viables pondus (Miller, 1999).

Succès d'éclosion = nombre de coquille vide / nombre total d'œufs normaux

Succès d'émergence = (nombre de coquilles vides – nombre de nouveau-nés morts ou vivants restés dans le sable) / nombre total d'œufs normaux



Les résultats sont exprimés sous la forme moyenne $\pm$ écart-type (n = taille de l'échantillon, extrêmes). Les statistiques ont été traitées avec le logiciel R (R Foundation, version 2.3.1, www.r-project.org).

II.C.2. ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES

La direction de chaque trace correspond à l'angle entre le plus court chemin vers l'océan, le point d'émergence et l'intersection entre le cercle de 5 m et la trajectoire du nouveau-né (Figure 39). Elle a été estimée à partir des dessins et photographies. Pour les nids étudiés, les traces étaient très regroupées et l'espacement des traces individualisables était régulier. Les traces ont été réparties dans des zones de 45°, en considérant qu'elles étaient équidistantes, ce qui a permis de calculer chaque direction. La valeur 0° a été attribuée au plus court chemin vers l'océan ; les valeurs d'angle sont positives vers le nord-est et négatives vers le sud-ouest.

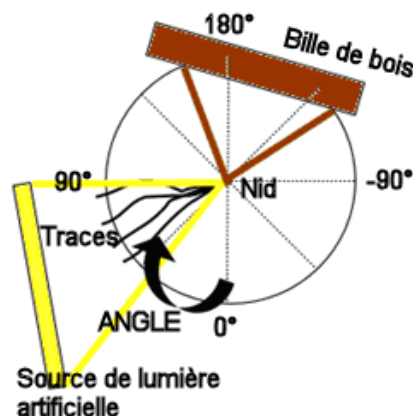
Le contenu des nids a été vidé quelques jours après l'émergence pour estimer l'efficacité du comptage de traces. L'écart entre le nombre total de traces et le nombre de nouveau-nés ayant émergé (nombre de coquilles vides – nombre de nouveau-nés morts ou vivants dans le nid) a été estimé.

L'étendue des silhouettes formées par la végétation, l'érosion et les billes de bois a été estimée par l'angle horizontal (en degrés) formé par les deux intersections de la silhouette avec le cercle tracé à 5 m et le point d'émergence. Cette valeur a été calculée à partir des mesures de distances (en mètres). Cette valeur représente donc la largeur des formes sombres à hauteur des yeux d'un nouveau-né, lorsqu'il émerge du nid.

Leur position a été caractérisée par une variable qualitative à 5 modalités : 0 (absence de forme sombre), 1 (entre le nid et l'océan), 2 (vers le nord-est), 3 (entre le nid et la savane) ou 4 (vers le sud-ouest). On ne tient pas compte de l'érosion devant le nid quand celle-ci ne surélève pas l'horizon. Il semble que cela ne dévie pas les nouveau-nés qui ont choisi cette direction. Un seul nid avec une bille de bois en position 1 a pu être comptabilisé ; il a été retiré de l'analyse. Cette variable prend donc 4 modalités dans notre étude.

Les lumières artificielles sont caractérisées de façon similaire. Leur étendue est estimée par l'angle entre les deux lumières les plus extrêmes et la position de l'observateur au niveau du sol. Leur direction est estimée par la bissectrice de cet angle, en degrés d'écart au plus court chemin vers l'océan (Figure 39).

Figure 39 : Schéma utilisé pour estimer la direction des traces, l'étendue des lumières et d'une silhouette sombre.



La normalité de la distribution des traces est vérifiée par le test de normalité de Shapiro-Wilk. Un test de Chi-2 est utilisé pour tester la répartition uniforme des nids le long de la plage.

Les coordonnées GPS Nord (en minutes) décroissent régulièrement le long de la plage. Ces valeurs sont utilisées pour tester la régression entre l'étendue des silhouettes sombres et des lumières artificielles et la position des nids sur la plage.

L'influence des lumières artificielles, des silhouettes sombres et de la lune sur la direction choisie par les nouveau-nés (TRACK) a été étudiée à l'aide d'un modèle linéaire mixte. Ce type de modèle a permis d'utiliser les traces individuelles, tout en corrigeant l'absence d'indépendance entre les traces d'un même nid.

Le nid (NID) d'où provient chaque nouveau-né a été étudié comme effet aléatoire et plusieurs variables ont été testées comme effets fixes :

- Etendue des lumières artificielles (LIGHT), convertie en variable qualitative à deux modalités ;
- Taille de la lune (MOON), variable qualitative à deux modalités ;
- Etendue des formes sombres (SHAPE), variable quantitative ;
- Position de la forme sombre par rapport au nid (POSI), variable qualitative à 4 modalités.

Les variables LIGHT et MOON ont également été testées comme effets aléatoires, en raison de la variabilité de leur présence réelle au moment de l'émergence. Les interactions LIGHT x POSI et LIGHT x MOON ont également été incluses dans le modèle, pour comparer l'influence de la lumière dans différentes conditions et tester l'hypothèse de compétition des signaux. Les résidus ont été modélisés, pour prendre en compte la variation de la dispersion des traces pour un nid, qui caractérise la désorientation.

La comparaison des modèles a été effectuée à l'aide du critère d'Akaike (AIC : Akaike Information Criterion).

Le traitement statistique a été effectué avec le logiciel R (R Foundation, version 2.3.1, www.r-project.org).

RESULTATS

II.D. PROPOSITION D'UNE CLASSIFICATION DES ŒUFS

Cette classification doit être simple à mettre en œuvre sur le terrain, mais aussi suffisamment complète pour pouvoir surveiller la réussite de l'incubation et identifier les menaces. La description des catégories est donnée dans le tableau 5.

Tableau 5 : Critères de classification des œufs pour l'étude des nids après éclosion sur la plage de la pointe Pongara

Catégorie	Description
Œufs éclos	Fragments de coquilles propres, correspondant à au moins 50 % de l'œuf.
Œufs sans jaune	Œufs d'un diamètre inférieur à la normale, de forme parfois aberrante et au contenu clair et visqueux.
Œufs non éclos	Œufs de taille normale, entiers ou fragments de coquilles de taille supérieure à 50 % d'un œuf et présentant sur la face interne des traces de pigmentation ou d'albumen, généralement infecté.
Œufs prédatés	Œufs non éclos, présentant une ou plusieurs ouvertures sur la coquille, en général une fente nette causée par les crabes.
Œufs infectés	Œufs non éclos, dont le jaune et/ou le blanc présente une couleur blanchâtre, rose ou verte et/ou une consistance caséeuse et/ou une odeur forte.
Œufs non développés	Œufs sans trace d'embryon et dont le jaune et l'albumen sont assez peu modifiés.
Embryon précoce	Signe de la présence d'un embryon (tâche blanche, trace de sang) ou embryon de taille inférieure à 10 mm, non pigmenté.
Embryon moyen	Présence d'un embryon visible, de taille comprise entre 10 et 30 mm, œil pigmenté, corps non pigmenté.
Embryon tardif	Présence d'un embryon de taille supérieure à 30 mm, corps pigmenté.
Indéterminé	Œuf non éclos, dont le contenu est vidé ou trop altéré pour affirmer l'absence d'embryon.

Trois éléments sont à considérer sur les œufs non éclos : traces de prédation, d'infection et stade de développement. La figure 40 illustre l'aspect des œufs inertes, non éclos, éclos, prédatés et infectés.

La caractérisation du stade de développement doit tenir compte de la pigmentation comme premier critère. La taille est un critère plus grossier qui peut être utilisée lorsque l'embryon

est mal conservé. Nous avons facilement pu distinguer la couleur rouge des traces de sang indiquant l'arrêt de développement à un stade embryonnaire précoce, de la couleur rose de certaines infections bactériennes.

Les œufs ne peuvent être classés comme non développés que si le contenu est propre avec un jaune séparé ou suffisamment clair pour affirmer l'absence de signe d'embryon. Les œufs indéterminés correspondent aux œufs dont il est impossible d'identifier le contenu avec certitude. Les coquilles vidées par un prédateur peuvent être confondues avec les œufs éclos ; il est cependant possible de les distinguer en examinant la face interne de la coquille, qui présente des restes d'albumen ou de pigments pour les œufs prédatés.

Les œufs peuvent appartenir à plusieurs catégories : prédatés et infectés. Les œufs prédatés sont presque systématiquement infectés. Les traces de prédation que nous avons relevées sur 207 œufs étaient exclusivement des fentes assez nettes, que l'on peut attribuer aux ocypodes.

Figure 40 : Aspect d'un œuf éclos, inerte ou non éclos, prédaté et infecté (de haut en bas et de gauche à droite) (Photos : Bourgeois, 2006).



II.E. PROFIL DES NIDS

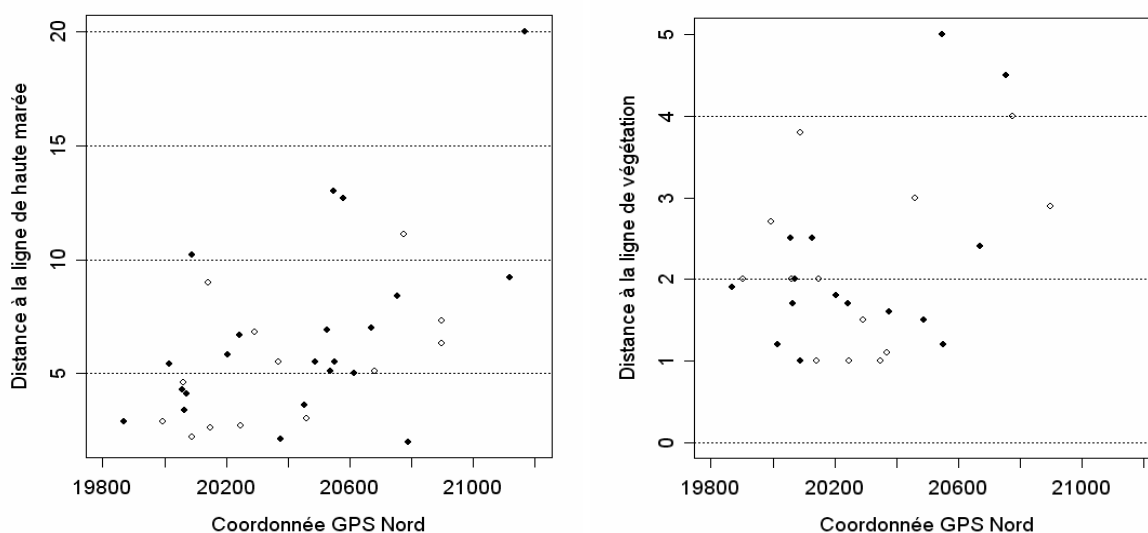
Au total, 43 nids ont été analysés parmi l'ensemble des nids ayant produit au moins un nouveau-né en mars-avril 2006. Le tableau 6 présente les causes pour lesquelles certains nids ont été exclus de l'étude.

Tableau 6 : Devenir des nids ayant produit au moins un nouveau-né en mars-avril 2006 sur la plage de Pongara.

Nombre de nids excavés : 51 nids
Nombre de nids analysés : 43 nids
Creusement impossible (éboulement du sable) : 1 nid
Interruption par la pluie : 1 nid
Perte du contenu après l'émergence à cause de l'érosion : 1 nid
Dispersion du contenu après l'émergence par les crabes et/ou les chiens : 4 nids

Ces nids sont répartis sur l'ensemble de la plage. La figure 41 montre la distribution horizontale (dans le sens de la longueur) et verticale (entre l'océan et l'arrière-plage) des nids ayant produit au moins un nouveau-né sur la plage de Pongara. La bande de sable, étroite vers le sud-ouest (10 à 12 m) s'élargie vers le nord-est (>30 m). Le nombre de nids est moins important vers le nord-est de la plage, à cause de la présence de billes de bois entravant la progression des femelles nidifiantes et à cause du type de sable rendant l'excavation difficile. La plage est plus large dans cette zone, donc les nids sont plus éloignés de la végétation et recouverts par un sable blanc, sec, dépourvu de terre et qui s'effondre facilement.

Figure 41 : Répartition horizontale (du sud-ouest vers le nord-est) et verticale, selon la distance à la ligne de haute marée (a) et à la ligne de végétation (b) des nids analysés sur la plage de Pongara. Les nids sont distingués selon leur succès d'éclosion supérieur (●) ou inférieur (○) à 80 %.

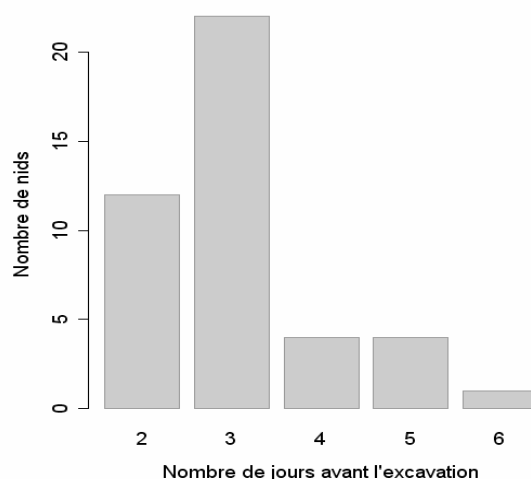


Les nids ont été excavés dans un délai de 2 à 6 jours. Les premiers nids étudiés ont été analysés 2 jours après l'émergence, puis nous avons essayé de respecter un délai de 3 jours (Tableau 7 et figure 42).

Tableau 7 : Effectifs de nids pour différents délais entre l'émergence et l'excavation, en mars-avril 2006, sur la plage de Pongara.

Délai entre émergence et excavation (jours)	2	3	4	5	6
Nombre de nids	12	22	4	4	1

Figure 42 : Histogramme de répartition des nids selon le délai entre l'émergence et l'excavation (d'après le tableau 6).



- Succès d'éclosion

La taille moyenne des pontes était de $95,7 \pm 26,3$ œufs ($n = 43$, 37-187). Le nombre d'œufs inertes était de $34,1 \pm 12,7$ ($n = 43$, 6-62) et le nombre d'œufs normaux de $61,6 \pm 19,7$ ($n = 43$, 31-132) (Figure 43). Nous n'avons pas mis en évidence de corrélation entre le délai avant excavation et le nombre total d'œufs dans le nid.

Au total, nous avons examiné 2650 œufs normaux, dont 833 non éclos, parmi lesquels 566 présentaient des signes d'infection et 207 des traces de prédation, ces deux caractères n'étant pas exclusifs. Le détail des comptages est donné dans le tableau 8.

Figure 43 : Nombre d'œufs dans les trois principales catégories dans un nid moyen de tortue luth sur la plage de Pongara ($n = 43$) (d'après le tableau 8).

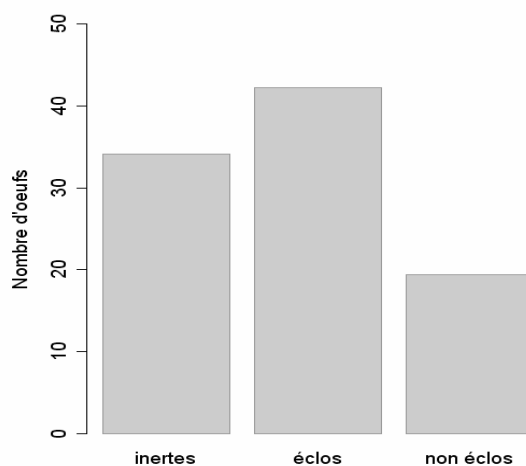


Tableau 8 : Types d'œufs dans les 43 nids étudiés de tortue luth sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

TYPE D'ŒUF	NOMBRE D'ŒUFS PAR NIDS ^a		TOTAL
		% des œufs normaux	
Inertes	34,1 ± 12,7 (6-62)		1466 (35,6 %)
Normaux	61,6 ± 19,7 (31-132)	100 %	2650 (64,4 %)
Eclos	42,3 ± 16,2 (6-71)		1817 (44,1 %)
Emergés	41,8 ± 16,0 (5-71)	70,9 ± 24,6 % (11-96 %)	1799
Vivants dans le nid	0,1 ± 0,5 (0-3)	0,2 ± 0,8 % (0-5 %)	6
Morts dans le nid	0,3 ± 0,7 (0-4)	0,4 ± 0,9 % (0-3 %)	12
Non éclos	19,4 ± 20,5 (2-91)		833 (20,2 %)
Non développés	11,1 ± 11,1 (1-63)	29,1 ± 24,6 % (4-89 %)	479
< 10 mm	0,7 ± 1,5 (0-7)	17,2 ± 14,1 % (3-73 %)	29
10-30 mm	0,5 ± 1,4 (0-8)	0,9 ± 1,7 % (0-9 %)	20
> 30 mm	2,7 ± 6,0 (0-25)	0,6 ± 1,5 % (0-6 %)	118
Indéterminés	4,3 ± 7,9 (0-39)	3,9 ± 8,4 % (0-40 %)	187
Prédatés	7,1 ± 11,9 (0-48)	6,5 ± 11,1 % (0-43 %)	
Non développés	1,0 ± 2,4 (0-11)	11,9 ± 18,1 % (0-76 %)	207 (5,0 %)
< 10 mm	0,0 ± 0,2 (0-1)	1,9 ± 4,3 % (0-20 %)	30
10-30 mm	0,0 ± 0,0 (0-0)	0,1 ± 0,3 % (0-3 %)	1
> 30 mm	1,4 ± 4,3 (0-23)	0,1 ± 0,3 % (0-3 %)	0
Indéterminés	4,7 ± 9,1 (0-43)	0,0 ± 0,0 % (0-0 %)	40
Infectés	13,1 ± 17,1 (0-67)	2,3 ± 6,8 % (0-37 %)	136
Non développés	4,9 ± 6,6 (0-27)	7,7 ± 13,4 % (0-61 %)	
< 10 mm	0,2 ± 0,6 (0-3)	19,6 ± 22,0 % (0-89 %)	566 (13,8 %)
10-30 mm	0,1 ± 0,3 (0-1)	8,9 ± 12,8 % (0-66 %)	209
> 30 mm	1,9 ± 5,8 (0-25)	0,3 ± 1,0 % (0-6 %)	8
Indéterminés	6,1 ± 13,1 (0-67)	0,1 ± 0,4 % (0-2 %)	3
Malformations		2,8 ± 6,8 % (0-40 %)	82
Total Oeufs analysés		7,5 ± 13,2 % (0-51 %)	264
			2 ^b (0,04 %)
			4116 (100 %)

(^a n = 43, sauf pour les oeufs prédatés n = 29, ^b Nombre d'embryons)

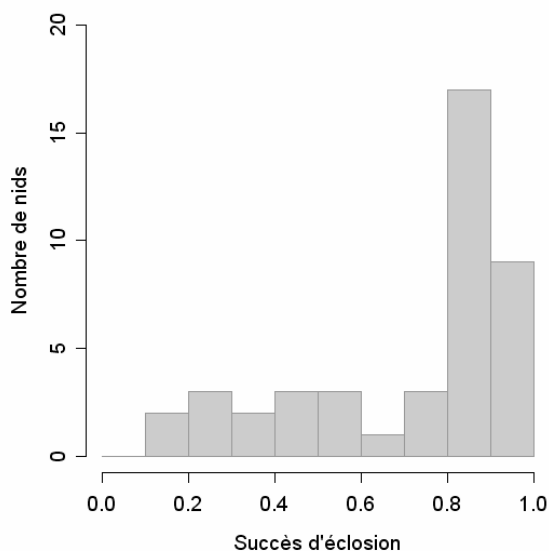
Le succès d'éclosion des nids ayant produit au moins un nouveau-né était de $70,9 \pm 24,6$ % ($n = 43$, 11,1-95,9 %). Plus de la moitié des nids ont un succès d'éclosion supérieur à 80 % (Tableau 9 et figure 44).

Tableau 9 : Effectifs de nids selon les différentes classes de succès d'éclosion, en mars-avril 2006, sur la plage de Pongara.

Succès d'éclosion	]0 -10 %]	]10-20 %]	]20-30 %]	]30-40 %]	]40-50 %]
Nombre de nids	0	2	3	2	3

Succès d'éclosion	]50-60 %]	]60-70 %]	]70-80 %]	]80-90 %]	]90-100 %]
Nombre de nids	3	1	3	17	9

Figure 44 : Histogramme de répartition des succès d'éclosion des nids ayant produit au moins un nouveau-né sur la plage de Pongara en mars-avril 2006 (d'après le tableau 9).



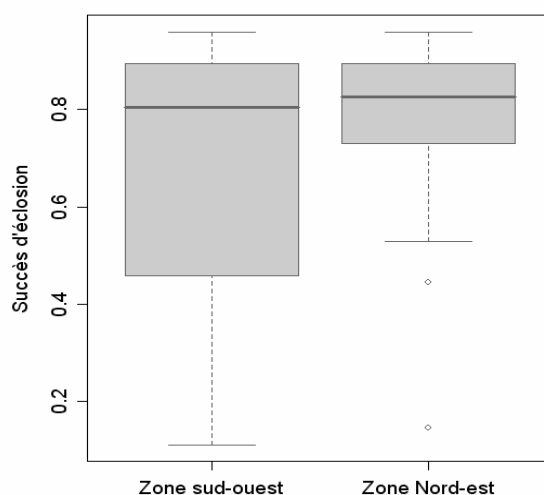
Il n'y a pas de corrélation entre la position longitudinale sur la plage et le succès d'éclosion. Toutefois, le succès d'éclosion est très faible pour certains nids situés dans la zone sud-ouest. Dans la zone nord-est, 50 % des valeurs de succès d'éclosion sont comprises entre 70 et 90 % (Tableau 10 et figure 45). Le succès d'éclosion ne semble pas non plus influencé par la position transversale du nid sur la plage : il n'est corrélé ni à la distance à la ligne de haute marée, ni à la distance à la végétation.

Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre la date d'éclosion et le succès d'incubation.

Tableau 10 : Succès d'éclosion dans la zone sud-ouest et la zone nord-est de la plage de Pongara, en mars-avril 2006

ZONE SUD-OUEST					
Minimum	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Maximum
11,11 %	45,74 %	80,36 %	66,93 %	89,33 %	95,95 %
ZONE NORD-EST					
Minimum	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Maximum
14,63 %	74,97 %	82,65 %	76,30 %	89,33 %	95,89 %

Figure 45 : Diagramme en boîte du succès d'éclosion des nids de tortue luth situés dans la zone sud-ouest ou nord-est de la plage de Pongara, en mars-avril 2006 (d'après le tableau 10).



- Emergence

Le succès d'émergence était de $70,2 \pm 24,6$ % ($n = 43$, 11,1-95,9 %). Le nombre de nouveau-nés retrouvés morts ou vivants lors de l'excavation est de moins de un dans la quasi-totalité des nids (d'après le tableau 11). Ces nouveau-nés meurent généralement dans le nid et ne participent pas à la production de nouveau-nés sur la plage.

Tableau 11 : Effectifs de nids selon le nombre de nouveau-nés vivants et morts mis à jour lors de l'excavation des nids, sur la plage de Pongara en mars-avril 2006.

Nombre de nouveau-nés vivants	0	1	2	3	4
Nombre de nids	39	3	0	1	0

Nombre de nouveau-nés morts	0	1	2	3	4
Nombre de nids	36	4	2	0	1

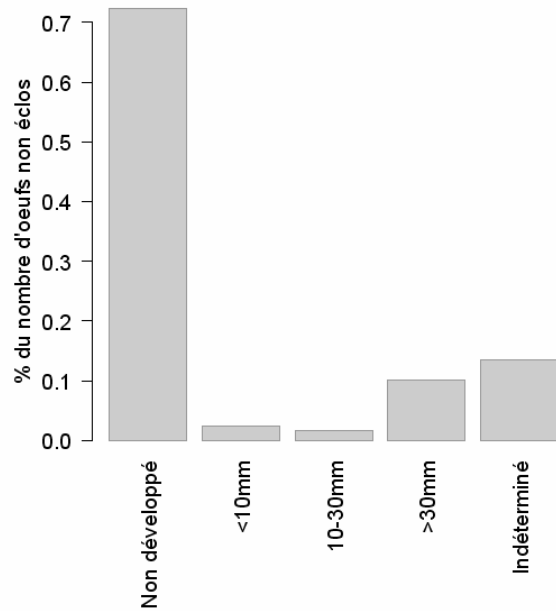
- Fertilité / Stades de développement

Le taux de fertilité apparent est de $82,8 \pm 14,1$ % ($n = 43$, 27-97 %). Les œufs non éclos sont essentiellement classés comme non développés et 22,4 % des œufs non éclos ont été classés comme indéterminés. Nous avons examiné 167 œufs fertiles, contenant des embryons à tous les stades de développement, mais la plupart des embryons observés ont interrompu leur développement à un stade tardif (d'après le tableau 12 et figure 46).

Tableau 12 : Proportion d'œufs non éclos selon leur stade de développement, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

Catégorie	Non développés	Embryon <10 mm	Embryon 10-30 mm	Embryon >30 mm	Indéterminé
Proportion des œufs non éclos	$72,3 \pm 24,7$ %	$2,4 \pm 5,0$ %	$1,6 \pm 4,0$ %	$10,1 \pm 14,3$ %	$13,5 \pm 19,6$ %

Figure 46 : Répartition moyenne des œufs non éclos selon leur contenu dans les nids de tortues luth sur la plage de Pongara (d'après le tableau 12).



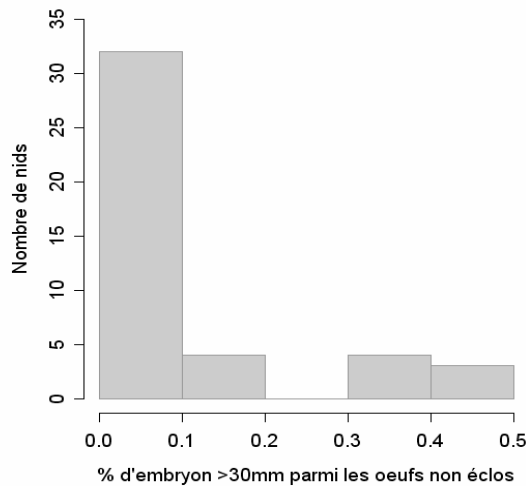
On a observé très peu d'embryons de taille inférieure à 30 mm. Plus de la moitié des nids ne contenaient aucun œuf classé dans ces catégories et les maxima étaient à 5 et 4 œufs par nids – à l'exception du nid 69.

La mortalité embryonnaire tardive est également très faible pour la majorité des nids, avec moins de 5 œufs concernés. On a observé dans sept nids une proportion supérieure à 30 % des œufs non éclos, soit 11 à 25 œufs à un stade tardif très homogène (Tableau 13 et figure 47).

Tableau 13 : Effectifs de nid selon les différentes classes de taux d'embryons au stade tardif, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

Proportion d'embryon >30 mm parmi les œufs non éclos					
	[0-10 %] [10-20 %] [20-30 %] [30-40 %] [40-50 %]				
Nombre de nids	32	4	0	4	3

Figure 47 : Répartition des nids selon le pourcentage d'œufs contenant un embryon de taille supérieure à 30 mm en mars-avril 2006, sur la plage de Pongara (d'après le tableau 13).



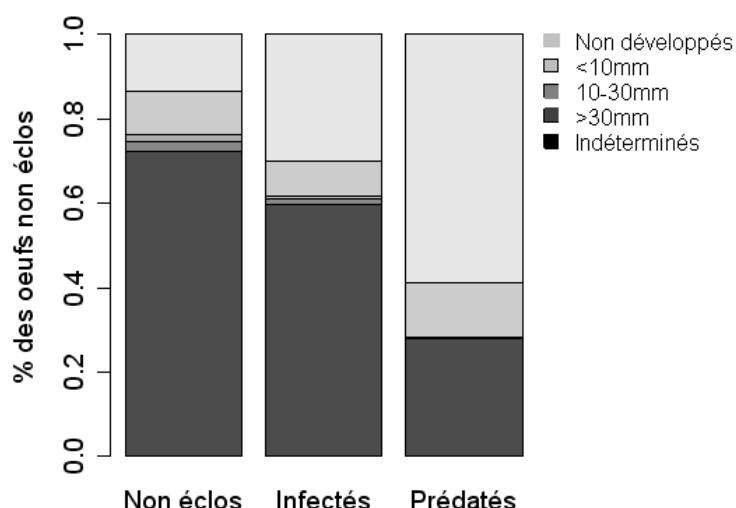
- Taux d'infection et de prédation

Le tableau 14 et la figure 48 montrent la répartition des œufs, selon leur contenu, parmi l'ensemble des œufs non éclos ou pour les œufs prédatés et infectés. La proportion d'œufs indéterminés est beaucoup plus forte pour les œufs prédatés, tandis que la proportion d'œufs infectés classés non développés est supérieure à celle des œufs prédatés.

Tableau 14 : Proportion d'œufs non éclos, infectés et prédatés selon leur stade de développement, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

Catégorie	Non développés	Embryon <10 mm	Embryon 10-30 mm	Embryon >30 mm	Indéterminé
% des œufs non éclos	72,3 ±24,7 %	2,4 ±4,9 %	1,6 ±4,0 %	10,1 ±14,3 %	13,5 ±19,6 %
% des œufs infectés	59,7 ±41,3 %	1,2 ±5,3 %	0,6 ±2,2 %	8,5 ±16,5 %	30,0 ±39,4 %
% des œufs prédatés	27,8 ±35,5%	0,5 ±2,0%	0,0 ±0,0 %	12,9 ±14,9 %	58,7 ±35,2 %

Figure 48 : Proportion des catégories d'œufs non éclos, parmi le nombre total d'œufs non éclos ou parmi l'ensemble des œufs infectés et prédatés (d'après le tableau 14).



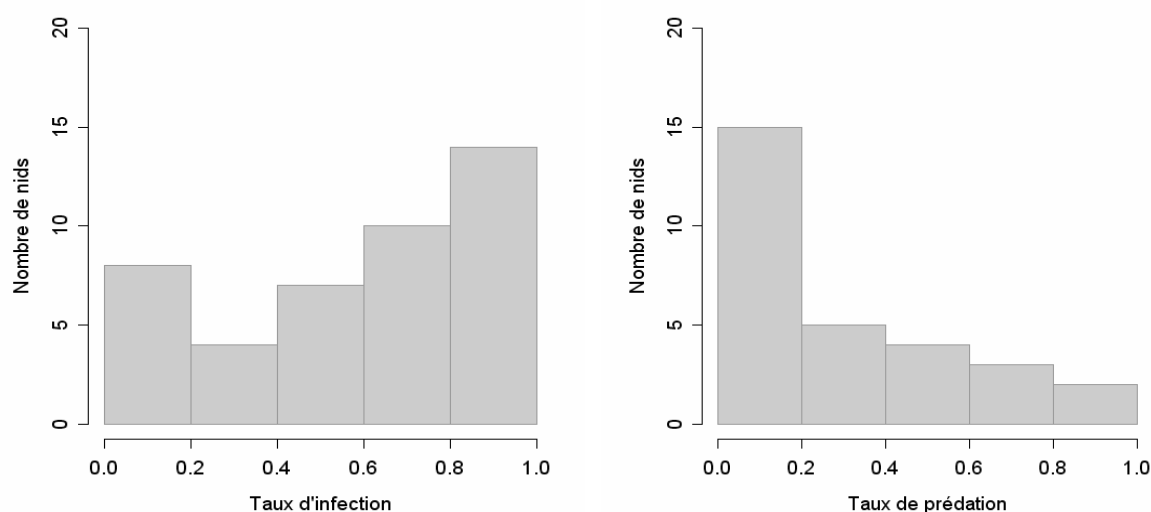
Le tableau 15 et la figure 49 montrent la répartition des nids selon le taux d'infection ou de prédation parmi les œufs non éclos. Le taux d'infection est élevé (> 50 % des œufs non éclos) dans la plupart des nids, tandis que le taux de prédation reste faible (< 20 % des œufs non éclos).

Tableau 15 : Effectifs de nid selon les classes de taux d'infection et de prédation, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

Taux d'infection	]0-20 %]	]20-40 %]	]40-60 %]	]60-80 %]	]80-100 %]
Nombre de nids	8	4	6	10	14

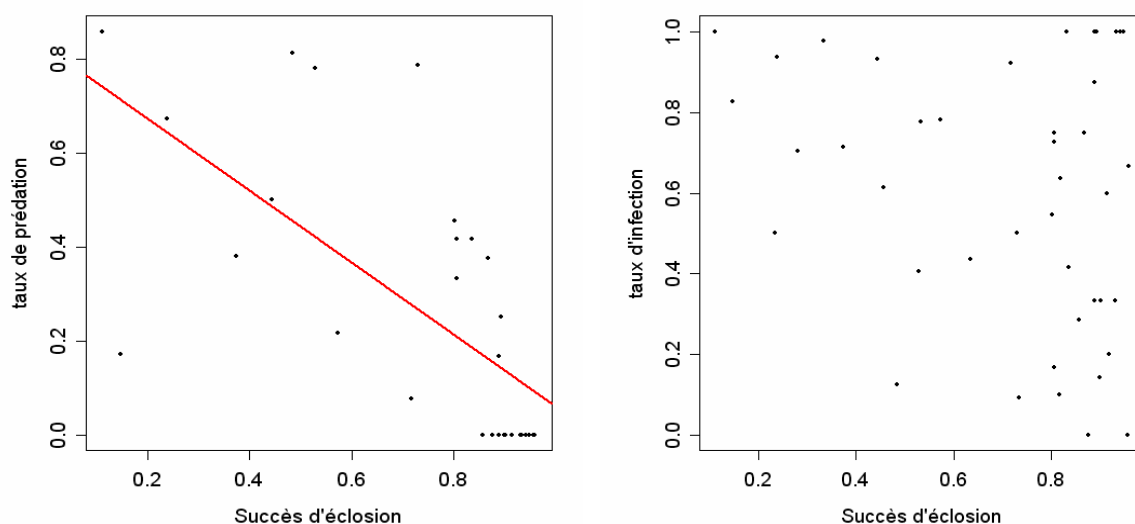
Taux de prédation	]0-20 %]	]20-40 %]	]40-60 %]	]60-80 %]	]80-100 %]
Nombre de nids	15	5	4	3	2

Figure 49 : Histogrammes de répartition des nids de tortue luth selon le taux d'infection et le taux de prédation des œufs non éclos, sur la plage de Pongara, au cours des mois de mars et avril 2006 (d'après le tableau 15).



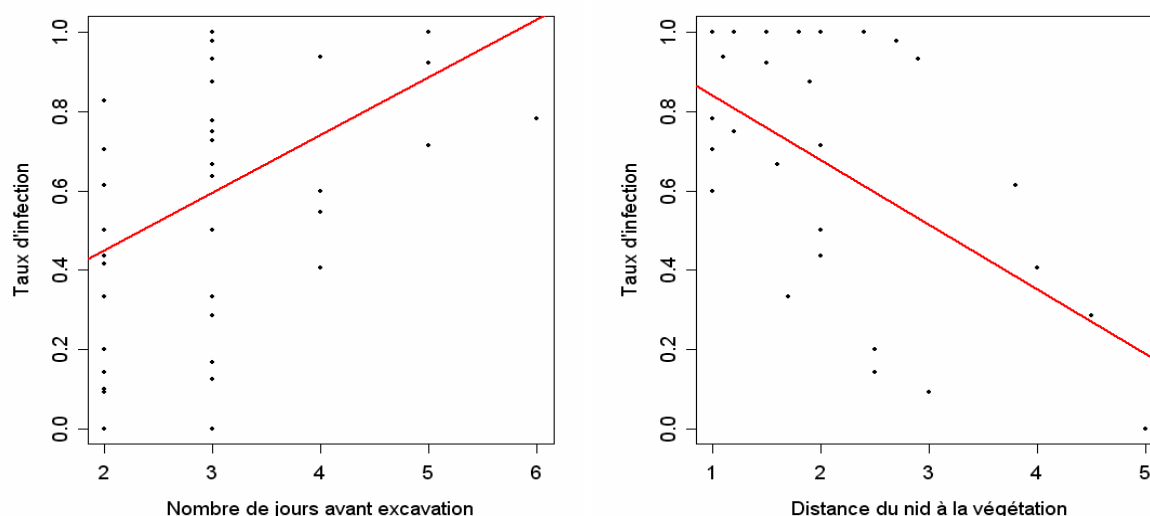
Aucune corrélation n'a été mise en évidence entre le taux d'infection et le succès d'éclosion ($r^2 = 0,053$, $p = 0,138$, $n = 43$). Cependant, lorsque le succès d'éclosion est faible, le taux d'infection est toujours élevé. Le succès d'éclosion et le taux de prédation sont corrélés négativement ($r^2 = 0,4428$, $p = 8.195e-05$, $n = 29$) (Figure 50).

Figure 50 : Taux de prédation (a) et d'infection (b) des nids de tortues luth ayant produit au moins un nouveau-né, en fonction du succès d'éclosion ($n = 29$ (a) et $n = 43$ (b)).



Il n'a pas été mis en évidence de corrélation entre le taux de prédation et la position longitudinale ou transversale sur la plage, ni avec le délai entre l'émergence et l'excavation. Le taux d'infection n'est pas corrélé à la position longitudinale du nid sur la plage, mais il est corrélé négativement à la distance du nid à la ligne de végétation ($r^2 = 0,2963$, $p = 0.002746$, $n = 43$) et positivement au délai entre l'émergence et l'excavation ($r^2 = 0,192$, $p = 0.003296$, $n = 43$) (Figure 51).

Figure 51 : Taux d'infection des œufs non éclos en fonction du délai entre l'émergence et l'excavation (a) et de la distance entre le nid et la ligne de végétation (b) chez *Dermochelys coriacea*, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.



- Autres

Nous avons observé une coloration vert sombre de la coquille de 4 œufs, répartis dans 2 nids ; une coloration rose vif du contenu dans 21 œufs, répartis dans 5 nids.

Nous avons observé 2 œufs présentant des malformations. L'un contenait des jumeaux, de tailles déséquilibrées ; l'autre contenait un embryon incomplet, auquel il manquait la moitié supérieure droite de la tête. Les quatre nouveau-nés vivants trouvés dans les nids étaient de petite taille et présentaient une carapace déformée, mais se sont avérés capables de nager correctement (Figure 52).

Figure 52: Malformations observées dans les nids de tortues luth sur la plage de Pongara : jumeaux, réduction de l'hémicorps supérieur droit, déformation de la carapace (Photos : Bourgeois, 2006).



II.F. ORIENTATION DES NOUVEAU-NES SUR LA PLAGE DE PONGARA

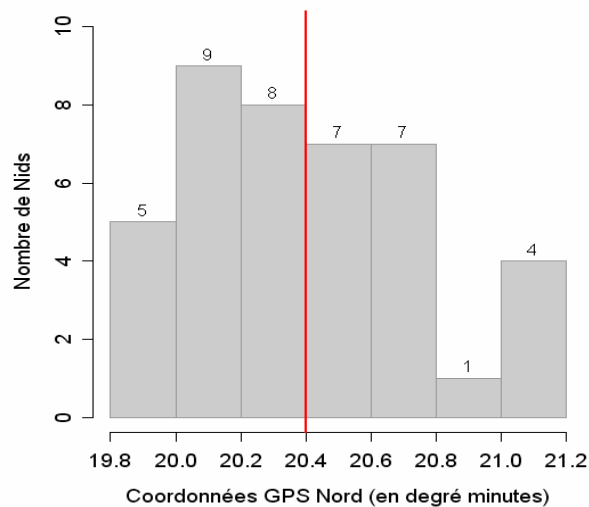
II.F.1. ANALYSE DESCRIPTIVE

- Variable à étudier

Au total, nous avons analysé 726 traces de nouveau-nés, issues de 41 nids répartis de façon uniforme sur l'ensemble de la plage étudiée ($\chi^2 = 7$, ddl = 6, $p = 0,321$). La zone comprise entre les points de coordonnées GPS Nord 00°20'800'' et 00°21'000'' correspond à une zone très marquée par l'érosion, dans laquelle nous n'avons observé qu'un seul nid (Figure 53).

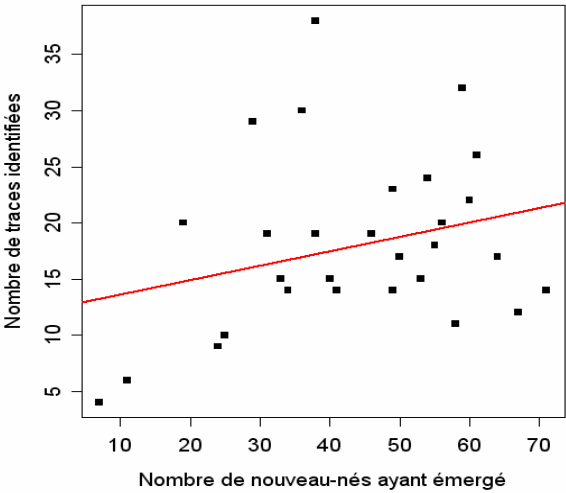
Quatre nids étaient situés entre deux billes de bois et les traces en cercle n'ont pas pu être comptabilisées. Deux nids constituaient des cas particuliers : un nid avec une bille de bois en position 1 et un nid avec l'érosion en position 1, c'est-à-dire avec l'océan à un niveau très inférieur. Ces nids ont été retirés de l'analyse. Sept nids ont été exclus de l'étude, car l'heure d'émergence estimée était postérieure au lever du soleil.

Figure 53 : Répartition des 41 nids analysés le long de la plage, du sud-ouest vers le nord-est (la ligne sépare la zone sud-ouest de la zone nord-est).



Nous avons identifié en moyenne $17,7 \pm 6,9$ traces par nid (4-38), alors que le nombre d'œufs éclos par nid est en moyenne de $42,3 \pm 16,2$ (Tableau 8). Le nombre de traces estimées n'est pas corrélé de façon significative au nombre de nouveau-nés ayant émergé (nombre de coquilles vides – nombre de nouveau-nés morts ou vivants dans le nid) ($r^2 = 0,0759$, $F = 2,383$, $p = 0,1335$) (Figure 54). La proportion de traces comptabilisées est variable et d'autant plus faible que les traces sont regroupées en direction de l'océan.

Figure 54 : Nombre de traces comptabilisées par nid en fonction du nombre de nouveau-nés ayant émergé, estimé à l'excavation du nid.

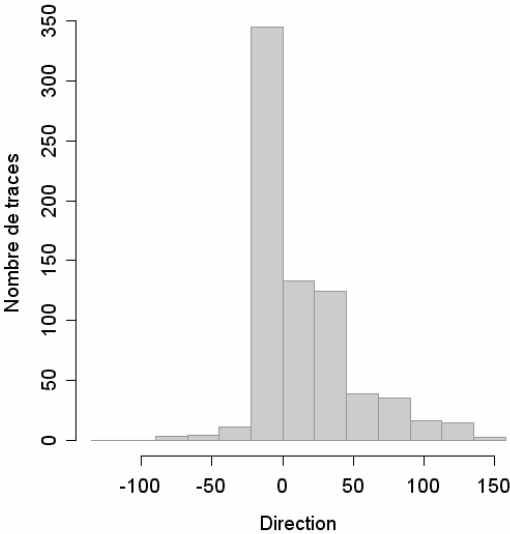


La direction des traces ne suit pas une distribution normale (Shapiro-Wilk : $W = 0,835$, $p < 0,001$). La médiane est égale à 0° , la moyenne à $16,97^\circ$. La direction des nouveau-nés varie entre -126 et 150° , mais il y a peu de valeurs négatives. La plus grande partie des traces sont situées vers l'océan ou déviées vers le nord-est (Tableau 16 et figure 55). La méthode utilisée pour définir l'angle de chaque trace explique le grand nombre de traces à 0° .

Tableau 16 : Effectifs de trace selon les classes d'angle entre la direction choisie par le nouveau-né et le plus court chemin vers l'océan, pour les nids ayant émergés en mars-avril 2006, sur la plage de Pongara.

Direction (degrés)	$< 0^\circ$	0°	$[0-45^\circ]$	$[45-90^\circ]$	$> 90^\circ$
Nombre de traces	32	331	257	74	32

Figure 55 : Histogramme de répartition des traces de nouveau-nés en fonction de la direction sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006 (d'après le tableau 16).



- Variables explicatives sur la plage de Pongara

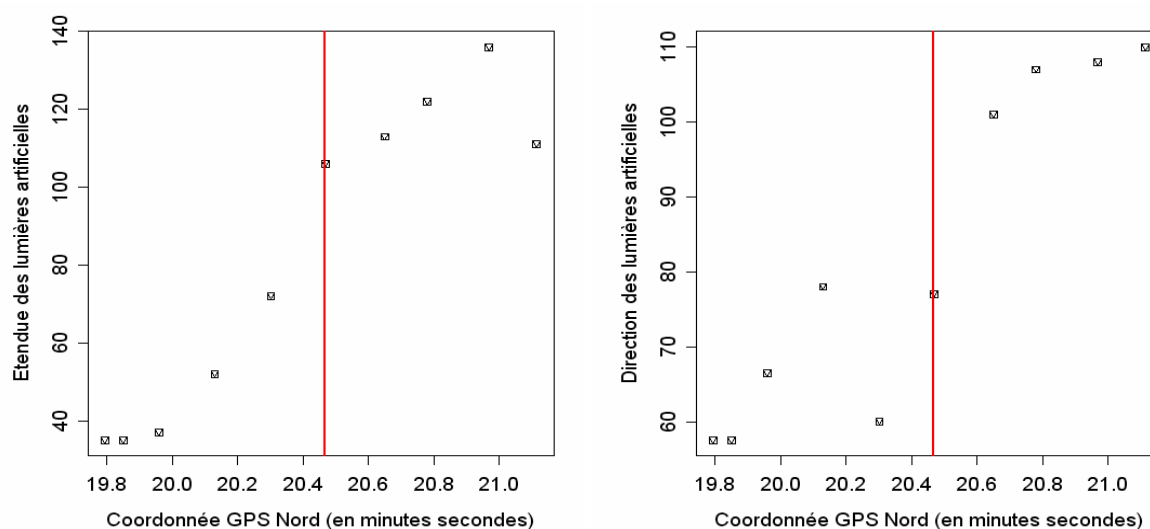
L'ampleur des lumières artificielles augmente vers le nord-est de la plage. Aux environs du point de coordonnées GPS Nord 00°20'468'', on observe une forte augmentation de l'étendue des lumières, qui correspond à l'apparition des lumières de la Pointe Denis dans le champ visuel des tortues. La direction diminue, à cause de la forme de la plage en anse qui fait varier l'orientation par rapport à Libreville, puis augmente brusquement lorsque la Pointe Denis devient visible. On distingue ainsi deux zones par leurs caractéristiques lumineuses, au sud-ouest et au nord-est de ce point (Tableau 17 et figure 56).

Tableau 17 : Etendue et direction (en degrés) des lumières artificielles, tous les 250 m, sur la plage de Pongara.

Coordonnées GPS Nord	00°19'795"	00°19'850"	00°19'850"	00°20'130"	00°20'302"
Etendue des lumières artificielles	35°	35°	37°	52°	72°
Direction des lumières artificielles	57,5°	57,5°	66,5°	78°	60°

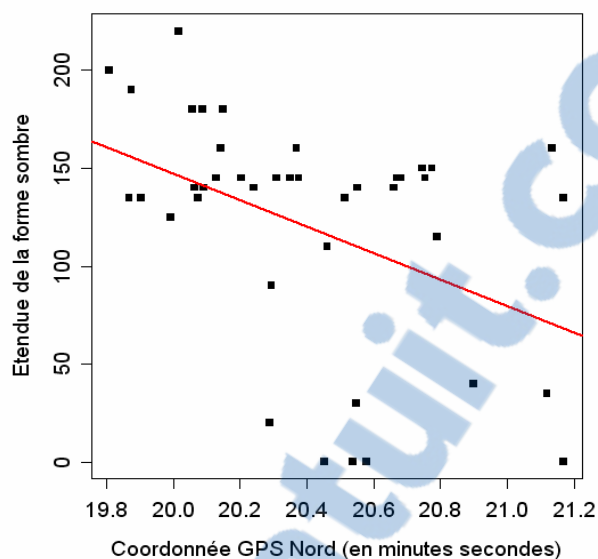
Coordonnées GPS Nord	00°20'468"	00°20'649"	00°20'779"	00°20'968"	00°21'113"
Etendue des lumières artificielles	106°	113°	122°	136°	111°
Direction des lumières artificielles	77°	101°	107°	108°	110°

Figure 56 : Etendue et direction moyenne des lumières artificielles visibles depuis la plage de Pongara, du sud-ouest vers le nord-est (la limite est tracée entre la zone sud-ouest et la zone nord-est) (d'après le tableau 17).



La régression entre l'étendue des formes sombres et la position sur la plage est significative ($r^2 = 0,24$, $p < 0,001$). Les silhouettes présentes dans l'environnement des nids sont plus larges vers le sud-ouest (Figure 57).

Figure 57 : Etendue des formes sombres visibles depuis le nid, selon la position du nid sur la plage, du sud-ouest vers le nord-est.

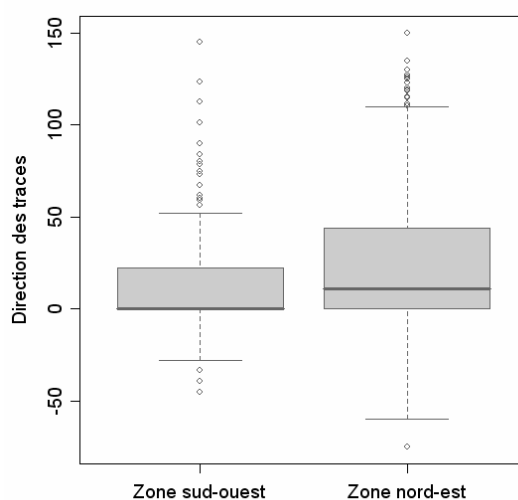


Les traces sont significativement plus déviées du plus court chemin vers l'océan dans la zone nord-est ($F = 14,785$, $p < 0,001$), où un quart des traces sont orientées selon un angle supérieur à 45° (Tableau 18 et figure 58).

Tableau 18 : Direction des nouveau-nés (en degrés d'écart au plus court chemin vers l'océan) dans les deux zones de la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

ZONE SUD-OUEST					
Minimum	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Maximum
-45°	0°	0°	$12,4^\circ$	$22,2^\circ$	145°
ZONE NORD-EST					
Minimum	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Maximum
-75°	0°	$11,2^\circ$	$25,7^\circ$	$43,5^\circ$	150°

Figure 58 : Diagrammes en boîte de la direction choisie par les tortues luth nouveau-nées dans les zones sud-ouest et nord-est de la plage de Pongara (d'après le tableau 18).



Le long de la plage, du sud-ouest vers le nord-est, les lumières artificielles augmentent, tandis que l'étendue des formes sombres diminue. Les traces sont de plus en plus déviées du plus court chemin vers l'océan.

- Relations entre la variable étudiée et les variables explicatives

Parmi les 42 nids étudiés, 4 étaient dépourvus de formes sombres dans un rayon de 5 m autour du point d'émergence et 30 étaient bordés par une bille de bois ou un mur d'érosion à l'opposé de l'océan. Les billes de bois occupent différentes positions autour du nid (Tableau 19).

Tableau 19 : Nombre de nids étudiés, selon le type et la position des formes sombres visibles depuis le nid, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

	Absence	0°	90°	180°	-90°	Total
Rien	4	--	--	--	--	4
Bille de bois	--	0	5	9	2	17
Erosion et/ou végétation	--	0	0	21	1	22
Total	4	0	5	30	3	42 nids

La direction des traces semble diminuer en présence de formes sombres entre le nid et les lumières artificielles (position 2) ou dans l'arrière-plage (position 3) et augmenter en présence d'une silhouette en position 4. L'étendue des formes sombres situées à 180° semble diminuer l'angle des traces laissées par les nouveau-nés. Lorsqu'elle est supérieure à 120°, 50 % des traces sont comprises entre 0 et 45° (Tableau 20 et 21 et figure 59).

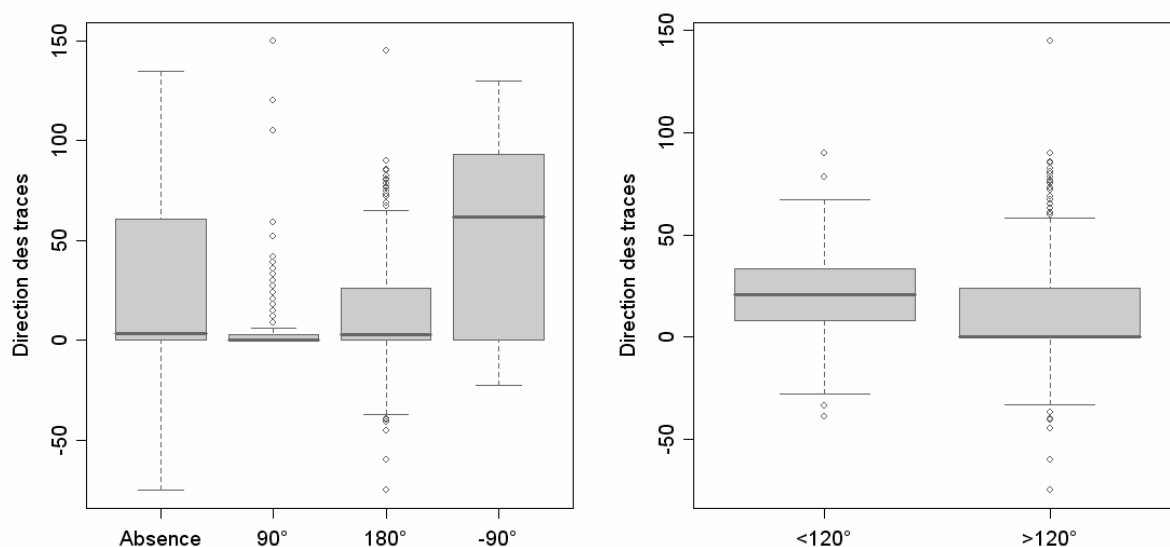
Tableau 20 : Direction des traces de nouveau-nés, selon la position des formes sombres dans l'environnement du nid, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

Position de la forme sombre	Minimum	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Maximum
Absence	-75°	0°	3,3°	29,8°	60,4°	135°
90°	0°	0°	0°	11°	3°	150°
180°	-75°	0°	2,9°	13,5°	26°	145°
-90°	-22,4°	0°	61,8°	54,7	93,1°	130°

Tableau 21 : Direction des traces de nouveau-nés, selon la position des formes sombres dans l'environnement du nid, sur la plage de Pongara, en mars-avril 2006.

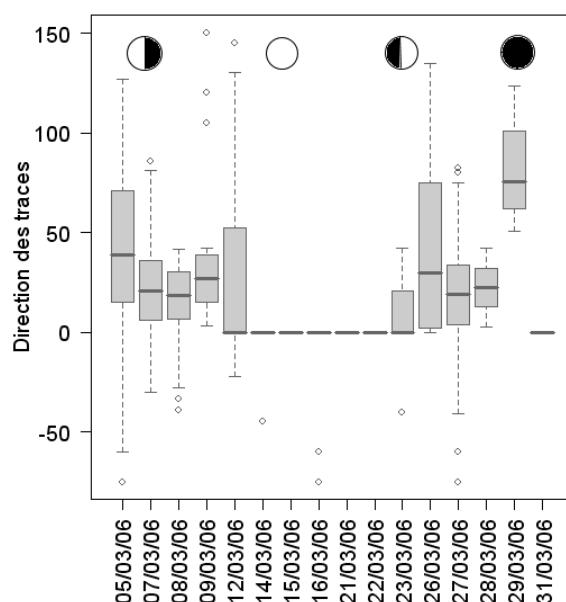
Etendue de la forme sombre	Minimum	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Maximum
<120°	-75°	0°	19,4°	30,9°	49°	150°
>120°	-75°	0°	0°	12,5°	22,4°	145°

Figure 59 : Diagrammes en boîte de la direction des traces de nouveau-nés, selon la position des silhouettes sombres autour du nid (à gauche) et selon l'étendue des silhouettes sombres situées à 180° (à droite), sur la plage de Pongara (d'après les tableaux 20 et 21).



Le nombre de désorientations semble lié au calendrier lunaire. La figure 60 montre qu'il n'y a pas de désorientation pendant les nuits autour de la pleine lune, tandis que la nuit du 29 avril, qui correspond à la nouvelle lune, connaît le plus fort taux de désorientation.

Figure 60 : Direction des traces de nouveau-nés en fonction de la date d'émergence, au cours du mois de mars 2006 (● Nouvelle lune, ○ Pleine lune).



II.F.2. MODELE EXPLICATIF

- Choix du modèle

Le tableau 22 présente les AIC obtenus pour les modèles à une, deux, trois ou quatre variables. Les modèles sont testés avec effets fixes, puis avec interactions, ajout d'effets variables et modélisation des résidus. Les effets fixes représentent les effets moyens d'un facteur sur la direction des traces, tandis que les effets variables représentent la réponse spécifique des nouveau-nés provenant d'un même nid. Le modèle prédit la valeur moyenne de la direction prise par les nouveau-nés. La modélisation des résidus permet de tester des hypothèses sur la relation entre la variance des angles et leur moyenne.

La comparaison des AIC montre que l'ajout de la variable POSI au modèle nul ou à un modèle à un, deux ou trois facteurs améliore le plus fortement le modèle. Les variables LIGHT et MOON améliorent le modèle nul et les modèles à un, deux ou trois facteurs. L'ajout de la variable SHAPE produit dans tous les cas un modèle moins bon que le précédent.

L'interaction LIGHT:POSI diminue l'AIC des modèles, plus fortement que la variable MOON seule et que l'interaction LIGHT:MOON. L'interaction LIGHT:SHAPE augmente l'AIC du modèle testé. Le modèle qui prend en compte les quatre variables, ainsi que les interactions LIGHT:POSI, LIGHT:MOON et LIGHT:SHAPE atteint un AIC bas, mais le principe de parcimonie nous fait préférer le modèle $\text{TRACK} \sim \text{LIGHT:POSI} + \text{LIGHT:MOON}$.

L'introduction de LIGHT comme effet variable améliore les modèles. L'AIC des modèles augmente lorsqu'ils sont testés avec MOON en effet variable seul, mais diminue lorsque l'effet variable MOON est ajouté après que l'effet variable LIGHT ait été pris en compte.

L'argument « VarPower » utilisé pour modéliser les résidus signifie que l'écart type des résidus augmente proportionnellement à la valeur prédite. Il améliore fortement les modèles : l'AIC est diminué et les résidus sont divisés par deux.

La comparaison des AIC, l'observation des résidus et la parcimonie nous font choisir le modèle faisant intervenir les variables LIGHT, POSI et MOON, avec interactions (LIGHT:MOON) et effets variables (LIGHT et MOON), ainsi que l'augmentation des résidus proportionnellement à la valeur attendue (Tableau 22 et Annexe 4).

Tableau 22 : Caractéristiques des différents modèles testés pour prédire l'orientation des nouveau-nés sur la plage de Pongara (np : nombre de paramètres, logLik : vraisemblance et AIC : critère d'Akaike).

modèle	np	logLik	AIC
Nul	3	-3396.852	6799.705
Modèles à un facteur :			
LIGHT	4	-3393.391	6794.783
MOON	4	-3392.781	6793.562
POSI	6	-3381.082	6774.164
SHAPE	4	-3397.800	6803.601
Modèles à deux facteurs :			
LIGHT+POSI	7	-3378.215	6770.43
+LIGHT:POSI	10	-3363.154	6746.308
LIGHT+MOON	5	-3389.291	6788.583
+LIGHT:MOON	6	-3385.537	6783.075
LIGHT+SHAPE	5	-3394.691	6799.381
+LIGHT:SHAPE	6	-3393.864	6799.728
POSI+MOON	7	-3376.253	6766.506
POSI+SHAPE	7	-3382.707	6779.414
Modèles à trois facteurs :			
LIGHT+POSI+MOON	8	-3373.372	6762.744
+LIGHT:POSI	10	-3358.412	6738.823
+LIGHT:MOON	9	-3369.881	6757.762
+LIGHT:POSI +LIGHT:MOON	12	-3354.957	6733.914
LIGHT+POSI+SHAPE	8	-3379.768	6775.536
+LIGHT:POSI	11	-3364.513	6751.027
LIGHT+MOON+SHAPE	6	-3389.901	6791.802
POSI+MOON+SHAPE	8	-3377.324	6770.648
Modèles à quatre facteurs :			
LIGHT+POSI+MOON+SHAPE	9	-3374.514	6767.027
+LIGHT:POSI +LIGHT:MOON	13	-3355.448	6736.897
+LIGHT:POSI +LIGHT:MOON +LIGHT:SHAPE	14	-3353.043	6734.087
Modèles à effets variables :			
LIGHT*POSI+LIGHT*MOON +random= ~MOON	14	-3354.260	6736.519
LIGHT*POSI+LIGHT*MOON +random= ~LIGHT	14	-3349.096	6726.193
LIGHT*POSI+MOON +random= ~MOON	13	-3357.75	6741.5
LIGHT*POSI +MOON +random= ~LIGHT	13	-3352.665	6731.33
Modélisation des résidus :			
LIGHT+POSI+MOON+VarPower	9	-3222.245	6462.489
LIGHT*POSI+MOON+VarPower	12	-3190.158	6404.315
LIGHT*POSI+LIGHT*MOON+VarPower	13	-3190.322	6406.643
LIGHT*POSI+MOON +random= ~LIGHT +VarPower	14	-3127.828	6283.656
LIGHT*POSI+MOON +random= ~ MOON +VarPower	13	-3201.636	6431.272
LIGHT*POSI+MOON +random= ~LIGHT +MOON +VarPower	17	-3074.700	6183.401
LIGHT*POSI+LIGHT*MOON +random= ~LIGHT +VarPower	15	-3124.038	6278.076
LIGHT*POSI+LIGHT*MOON +random= ~MOON +VarPower	15	-3203.502	6437.004

- Modèle retenu

Ce modèle s'écrit sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} \text{TRACK}_{ij} = & \beta_0 + \beta_1.\text{LIGHT} + \beta_{2k}.\text{POSI}_k + \beta_{3k}.\text{LIGHT}:\text{POSI}_k + \beta_4.\text{MOON} \\ & + u_{0i} + u_{1i}.\text{LIGHT} + u_{2i}.\text{MOON} \\ & + \varepsilon_{ij} \end{aligned}$$

où TRACK est la direction de la trace laissée par le nouveau-né j issu du nid i (en degré d'écart au plus court chemin vers l'océan) ; LIGHT est la quantité de lumières artificielles visibles, POSI la position des silhouettes sombres autour du nid et MOON la phase du cycle lunaire (LIGHT, POSI et MOON sont des variables qualitatives).

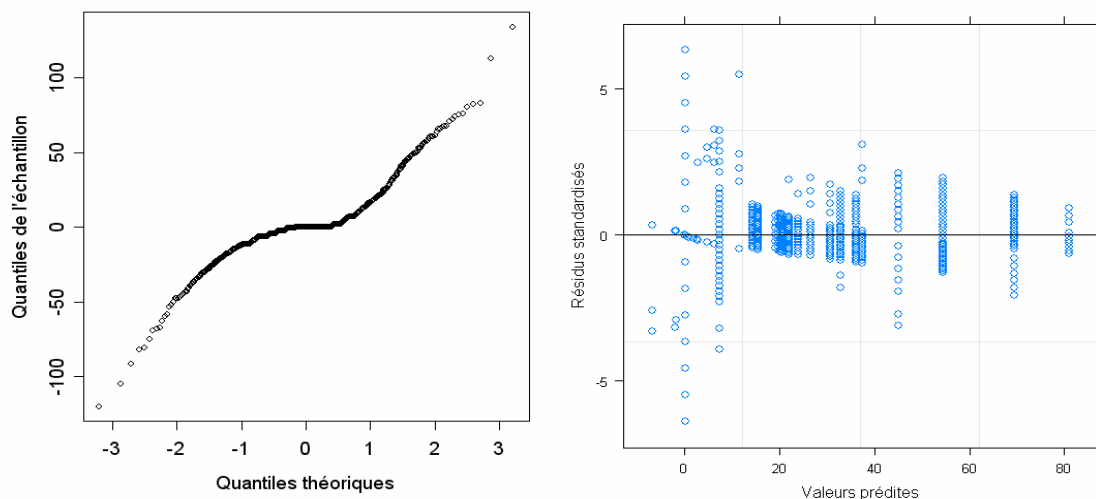
Ce modèle est un modèle mixte. Il inclut une partie fixe, qui rend compte des effets moyens de la lumière, des formes sombres et de la lune (1^{ère} ligne de la formule) et une partie aléatoire (2^{ème} et 3^{ème} lignes de la formule). La deuxième ligne rend compte des effets variables, propres à chaque nid. Cet effet « nid » (u_{0i} , u_{1i} , u_{2i}) correspond à l'écart de la réponse moyenne des nouveau-nés du nid i à la réponse prévisible par les seuls effets fixes. Il inclut notamment la variabilité de la réponse à l'augmentation des lumières artificielles et à la présence de la lune, d'un nid à l'autre.

ε_{ij} est la variance résiduelle du modèle et rend compte de la variabilité intra nid, c'est-à-dire de la dispersion des traces (proportionnelle à la valeur attendue, donnée par les effets fixes et variables).

- Validation du modèle

Les effets variables du prédicteur linéaire et les résidus n'ont pas une distribution normale, à cause de la variable étudiée, qui est bornée et dont le nombre d'individus à la valeur 0° est artificiellement augmenté par la méthode. La figure 61 montre un écart à la normalité dans la distribution des résidus autour de 0°, ainsi qu'une augmentation des résidus pour les faibles valeurs prédites. En effet, la valeur 0° a été attribuée à l'ensemble des traces pour les groupes orientés vers l'océan, alors que le modèle prévoit une variabilité intra nid non nulle.

Figure 61 : Courbe de normalité des résidus (qqplot) (à gauche) et résidus standardisés pour les différentes valeurs prédites par le modèle (à droite).



II.F.3.INTERPRETATION DU MODELE

Le tableau 23 et l'annexe 3 donnent les valeurs estimées des différents paramètres du modèle mixte retenu.

Dans la zone sud-ouest, la direction choisie par les nouveau-nés s'écarte en moyenne de $6,3^\circ$ ($p = 0,556$) du plus court chemin vers l'océan, en l'absence de forme sombre et à plus de sept jours de la pleine lune. L'influence des formes sombres du côté des lumières artificielles ou vers l'arrière-plage n'est pas significative. La présence d'une forme sombre opposée aux lumières artificielles éloigne fortement les nouveau-nés de l'océan, d'un angle moyen de $74,6^\circ$ de plus qu'en l'absence de formes sombres ($p = 0,001$). La présence de la lune, au moins à moitié pleine, rapproche la direction moyenne vers l'océan, selon un angle de $12,7^\circ$ ($p = 0,009$).

Dans la zone nord-est, les lumières artificielles augmentent de $38,6^\circ$, par rapport à la zone sud-ouest ($p = 0,023$), l'écart entre la direction moyenne des nouveau-nés et le plus court chemin vers l'océan. La présence d'une bille de bois entre le nid et les lumières artificielles rapproche, en moyenne, la direction des traces de l'océan, mais elle peut aussi l'éloigner ($p = 0,212$). La présence d'une forme sombre visible vers l'arrière-plage diminue l'angle moyen de $28,1^\circ$ ($p = 0,039$) et ramène exactement la direction moyenne à la valeur prédite dans la zone nord-ouest. Une bille de bois opposée aux lumières artificielles l'augmente de $2,5^\circ$ ($p = 0,036$). La présence de la lune, au moins à moitié pleine, rapproche la direction moyenne vers l'océan, selon un angle de $12,7^\circ$ ($p = 0,009$).

La direction choisie par les nouveau-nés dans la zone sud-ouest, en l'absence de forme sombre et à plus de sept jours de la pleine lune varie selon les nids de $10,1^\circ$ en écart-type, ce qui est supérieur à la moyenne estimée. L'influence de l'augmentation des lumières artificielles dans la zone nord-est varie selon les nids de $24,6^\circ$ en écart-type. L'influence de la lune varie de $15,9^\circ$ en écart-type, ce qui est supérieur à l'effet estimé. La décomposition de la variance due aux effets aléatoires est la suivante :

- 89,1 % est due à l'effet « nid », c'est-à-dire à la variabilité inter nids, dont la majorité (56,2 %) est due à la variabilité de l'effet LIGHT (9,5 % est due à l'effet « nid » sur l'intercept et 23,4 % est due à la variabilité de l'effet de la lune d'un nid à l'autre) ;
- 10,9 % est due à la variabilité résiduelle, c'est-à-dire aux écarts intra nid entre les directions prises par tous les nouveau-nés.

La variabilité entre les nouveau-nés au sein d'un nid augmente proportionnellement à l'angle moyen prévu par les effets fixes et aléatoires du modèle. L'écart type des résidus est estimé à $10,84 \times (\text{Angle attendu})^{0,333}$.

Tableau 23 : Paramètres estimés pour le modèle mixte retenu.

Variable	Valeur	ddl	Test t	p-value
Effets fixes				
Ordonnée à l'origine	6,319	685	0,589	0,556
LIGHT	38,637	32	2,394	0,023**
POSI=2	-3,967	32	-0,304	0,762
POSI=3	10,308	32	0,901	0,374
POSI=4	74,581	32	3,568	0,001**
MOON	-12,706	32	-2,805	0,009**
LIGHT:POSI=2	-29,455	32	-1,275	0,212
LIGHT:POSI=3	-38,404	32	-2,156	0,039**
LIGHT:POSI=4	-72,053	32	-2,191	0,036**
Effets variables				
Ordonnée à l'origine	10,127			
LIGHT	24,611			
MOON	15,875			
Résidus	10,839*(Prédit) ^{0,333}			

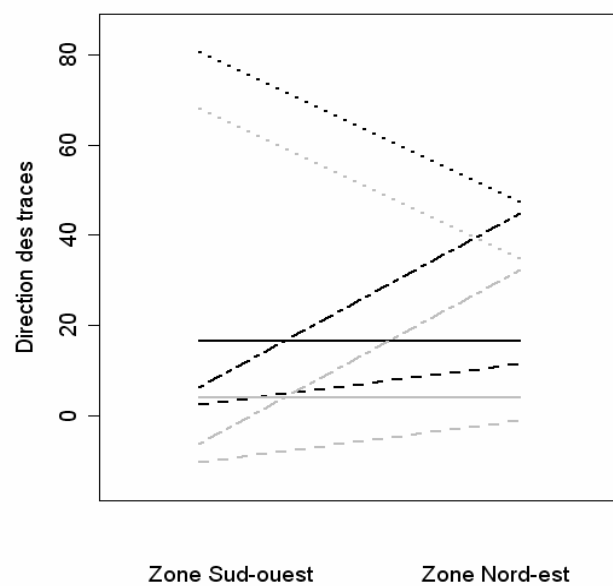
Le tableau 24 présente les valeurs prédites par le modèle, selon la localisation du nid, son environnement et la phase du cycle lunaire, au moment de l'émergence. Les valeurs sont données sous la forme moyenne $\pm$ écart-type. Le modèle prévoit que l'effet « nid » est beaucoup plus fort dans la zone nord-est, d'autant plus que l'émergence a lieu plus de 7 jours après la pleine lune. La direction moyenne est influencée par d'autres variables qui n'apparaissent pas dans ce modèle.

Tableau 24 : Direction moyenne des traces issues d'un nid, prédite par le modèle pour les différentes modalités des variables explicatives (moyenne $\pm$ écart-type).

	ZONE NORD-EST		ZONE SUD-OUEST	
	> 7 jours de la pleine lune	< 7 jours de la pleine lune	> 7 jours de la pleine lune	< 7 jours de la pleine lune
Absence de forme sombre	44,96 $\pm$ 45,60°	32,25 $\pm$ 61,44°	6,32 $\pm$ 20,97°	-6,32 $\pm$ 36,84°
Forme sombre à droite du nid	11,50 $\pm$ 45,60°	-1,17 $\pm$ 61,44°	2,35 $\pm$ 20,97°	-10,35 $\pm$ 36,84°
Forme sombre dans l'arrière-plage	16,85 $\pm$ 45,60°	4,15 $\pm$ 61,44°	16,63 $\pm$ 20,97°	3,92 $\pm$ 36,84°
Forme sombre à gauche du nid	47,50 $\pm$ 45,60°	34,78 $\pm$ 61,44°	80,90 $\pm$ 20,97°	68,20 $\pm$ 36,84°

Selon le modèle, il semble que l'augmentation des lumières artificielles dans la zone nord-est soit sans effet pour les nids avec une forme sombre dans l'arrière-plage. La pente est faible lorsque la forme sombre est entre le nid et les lumières artificielles et forte en l'absence de forme sombre dans l'environnement du nid. La pente est identique quelque soit la phase du cycle lunaire, puisque le modèle prévoit que l'effet de la lune est similaire pour les deux zones (Figure 62).

Figure 62 : Directions moyennes des traces, prévues par le modèle selon la zone, la position des formes sombres ($-\cdot-\cdot-$ Posi0, $---$ Posi2, $—$ Posi3, $\cdots$ Posi 4) et la lune (< 7 jours de la pleine lune en gris, >7 jours de la pleine lune en noir).



DISCUSSION

II.G. METHODE

Peu d'études ont été réalisées sur la production de nouveau-nés de tortue luth en Afrique. Des analyses du succès des nids sont en cours dans plusieurs sites au Gabon, mais les résultats n'ont pas encore, à notre connaissance, été publiés. Aucune étude n'a été publiée sur l'orientation des tortues marines nouveau-nées le long des côtes africaines. La méthode utilisée dans notre étude est donc comparée avec d'autres sites de reproduction de la tortue luth dans le monde.

II.G.1. ETUDE DES NIDS

- Echantillonnage

Les nids ont été repérés après l'émergence, donc seuls les nids ayant produit au moins un nouveau-né ont été analysés. L'échantillonnage réalisé ici est incomplet pour une étude du succès des nids pour deux raisons. Il ne prend pas en compte les nids avec 0% d'éclosion, ce qui est très préjudiciable pour l'interprétation de la réussite de la reproduction. Les analyses doivent être complétées par l'étude de nids marqués au moment de la ponte, puis analysés qu'il y ait eu émergence ou pas (Mortimer, 1990). De plus, les tortues luth ayant une reproduction cyclique tous les deux ou trois ans, l'étude doit être prolongée pendant le même intervalle de temps pour évaluer la réussite de la reproduction d'une population de femelles.

L'échantillonnage réalisé dans cette étude a été contraint par le calendrier prévu pour l'étude de l'orientation des nouveau-nés, ce qui explique ses manquements. Toutefois, il est suffisant pour répondre à notre objectif de validation d'une méthode de classification ; l'interprétation du succès d'éclosion doit tenir compte de ces informations manquantes.

- Délai avant excavation

Il est nécessaire d'attendre quelques jours avant l'excavation du nid, après que l'émergence ait été observée, afin de s'assurer que tous les nouveau-nés sont effectivement sortis du nid. Nous n'avons jamais observé de nouvelle trace dans les jours suivant l'émergence ; il semble que le schéma d'émergence soit assez bien regroupé pendant une seule nuit sur la plage de Pongara. Nous avons choisi un délai de deux jours (Eckert et Eckert, 1990), qui a été allongé à 3 jours, suite à la découverte de deux embryons vivants, mais non éclos dans l'un des nids.

Le délai doit être le plus court possible, pour éviter une trop grande dégradation des œufs par l'infection, qui nuit à la qualité de la classification. Les résultats montrent que le taux d'infection est élevé sur la plage de Pongara, d'autant plus que le délai est grand. Un intervalle de trois jours permet de maintenir un taux d'infection acceptable.

Le biais lié à la différence de délai entre l'émergence et l'excavation est difficile à réduire, étant donné les contraintes climatiques. L'intervalle émergence – excavation fluctue en fonction des conditions climatiques et des contraintes imposées par l'organisation du travail. En effet, la matinée est consacrée au comptage des traces de femelles et au relevé des

émergences et les fortes chaleurs du milieu de journée excluent un travail sur la plage dépourvue de zones ombragées. L'excavation ne peut avoir lieu qu'au cours d'une fenêtre de 2 heures en fin de journée et il est fréquent que les fortes pluies, nombreuses en cette saison, ne laissent pas la possibilité d'effectuer le travail prévu.

- Identification des oeufs

Les premiers nids ont été exclus, le temps d'acquérir une certaine technicité pour l'excavation. La reconnaissance des types d'œufs et la classification ont été affinées au cours de l'étude. Par conséquent, les premiers nids analysés ont des données manquantes, notamment concernant les traces de prédation.

Le comptage des coquilles peut créer un biais. Fowler (1979) estime son erreur de 0 à +/- 8 œufs sur une ponte de 164 environ. Il est préférable de le confier à un nombre réduit d'expérimentateurs.

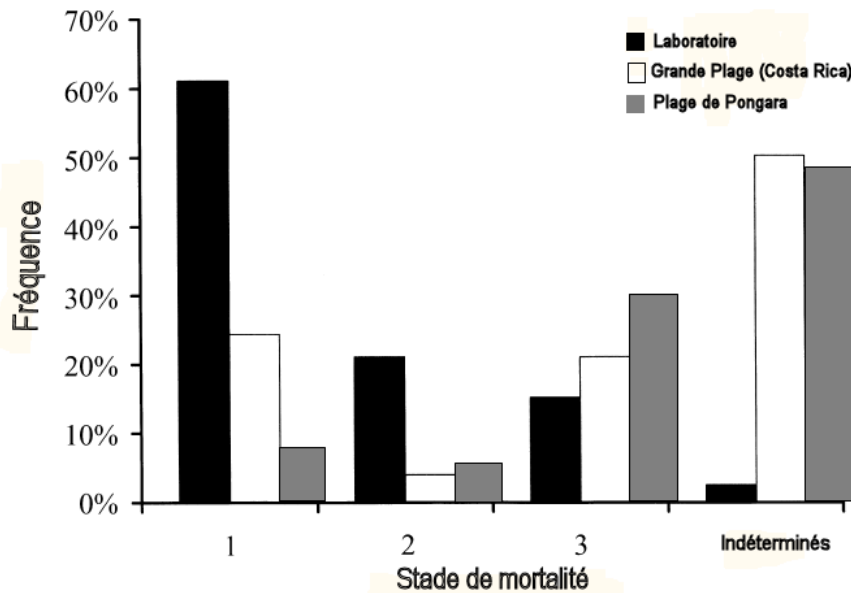
Les œufs infertiles sont difficiles à comptabiliser. Leur nombre est surestimé, car il est impossible de distinguer la mortalité embryonnaire précoce d'une vraie infertilité. Il est probable qu'un nombre non négligeable de ces œufs soit des œufs fertiles, dont les signes de mortalité embryonnaire intra oviducte ou précoce ont été masqués par la dégradation post-mortem ou sont encore indécélables à l'œil nu. Le seul signe externe visible est la tache blanche sur la coquille, qui peut améliorer la classification mais nous a paru peu évidente à objectiver en pratique. Leur nombre peut aussi être sous-estimé car les œufs infectés sans trace d'embryon visible sont classés comme indéterminés. Ce biais ne peut pas être éliminé, mais le terme d'œufs non développés doit être préféré à celui d'infertiles. De même, on utilisera le terme de fertilité apparente.

L'étude du profil des nids est réalisée fréquemment et il existe une technique standardisée. On enregistre néanmoins des variations d'une plage à l'autre, qui méritent que l'on adapte la classification pour analyser certaines menaces et pour définir les critères de reconnaissance afin que ceux-ci puissent être utilisés efficacement par les techniciens sur le site. Contrairement à la plupart des autres études, la classification proposée insiste sur la prédation et l'infection des oeufs, ce qui semble pertinent compte tenu des forts taux observés. Ces forts taux de prédation et d'infection sont une contrainte, car ils rendent parfois impossible l'attribution d'un œuf à une catégorie. Ils doivent être évalués pour tenir compte de ce biais inévitable et pouvoir comparer les données.

La classification de certains œufs comme infertiles par excès est aggravée par les signes d'infection. Il est souvent difficile d'affirmer l'absence d'embryon lorsque le contenu est trop infecté, vidé par les prédateurs ou dégradé par les asticots. Il n'est pas rare d'observer des œufs dont le contenu a laissé la place à un paquet de sable et d'asticots. De même, la distinction entre œufs avec ou sans jaune est parfois délicate, lorsque la taille est quasiment normale et que le contenu est trop opacifié pour pouvoir affirmer l'absence de jaune. Il est très probable que la catégorie embryon <10 mm (et peut-être 10-30 mm) soit incomplète par attribution de certains œufs aux catégories « indéterminés » ou « non développés ». La prédation entraîne le même type d'erreur de classification, masquant les signes d'embryon <10 mm, 10-30 mm et même >30 mm lorsque la totalité du contenu est consommée par les crabes. La dégradation est renforcée par l'infection qui touche souvent les œufs ouverts et la présence d'asticots abondants. La figure 63 montre la faible proportion d'embryons aux stades 1 et 2 identifiés sur le terrain, à cause de la dégradation entre la mort de l'embryon et l'examen des œufs. La comparaison de nos résultats à ceux de Bell *et al.* (2003) montre que la fréquence des stades précoces est encore plus faible sur la plage de Pongara, probablement à

cause du fort taux d'infection et de prédation. La proportion d'œufs indéterminés parmi les œufs non éclos est identique.

Figure 63 : Comparaison des stades de mortalité (trois stades de terrain) des embryons de tortue luth, dans les œufs non éclos sur la plage de Pongara en 2006, avec les embryons provenant de la Grande Plage, au Costa Rica, identifiés sur le terrain ou en laboratoire, à l'aide d'un microscope (modifié d'après Bell *et al.*, 2003)



II.G.2. ETUDE DE L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NES

- Echantillonnage

L'échantillonnage correspond à l'ensemble des nids éclos pendant la période choisie et dont les traces ont pu être comptabilisées le lendemain.

La période d'étude correspond au pic d'éclosions et à la fin de la saison de ponte sur les plages gabonaises. Il est donc possible d'observer des éclosions en nombre suffisant et dont les traces ne sont pas effacées par les montées des femelles.

La perte d'information sur certains nids est due à l'effacement des traces principalement par la mer, en fonction de l'amplitude et de l'heure des marées ou par la pluie, parfois encore par les nombreuses traces de crabes ou le vent. Les grandes marées et les fortes pluies du mois d'avril sont probablement responsables du très faible nombre de nids observés. Les nids présentant une trop grande confusion des traces n'ont pu être inclus dans l'étude. C'est le cas des nids trop proches les uns des autres ou entourés par les billes de bois.

- Comptage des traces

La différence observée entre le comptage des traces et le nombre de nouveau-nés, estimé par l'excavation des nids, est élevée et variable d'un nid à l'autre. Elle s'explique par la superposition des traces, notamment en direction de l'océan et la forte prédation avant la ligne de comptage, contrairement à Peters et Verhoeven (1994). Ces auteurs estiment à 75 % l'efficacité de leur comptage, sur une plage où plus de 60 % des nouveau-nés sont

désorientés. On constate que ce biais est d'autant plus important que le nombre de traces en direction de l'océan augmente lorsque la désorientation diminue ou lorsque le succès d'émergence augmente. Les traces dans les autres directions sont dispersées, moins nombreuses et peuvent être suivies sur une plus longue distance en dehors des 5 m ; le comptage peut être considéré comme exact. Le comptage peut être biaisé également par la superposition de traces de prédateurs (crabes), la pluie, la distance à l'océan (sable plus sec) et le vent.

Au cours des patrouilles sur la plage, il n'a jamais été observé de traces d'émergence à l'emplacement d'un nid éclos au cours des nuits précédentes. Il semble donc que sur le site de Pongara, les tortues luth émergent principalement au cours de la première nuit. L'écart entre le nombre de coquilles comptabilisées et le nombre de traces observées ne peut probablement pas être expliqué par le schéma d'émergence.

Pour éviter le problème de la superposition des traces qui rend difficile le comptage, Witherington et Martin (1996) recommandent d'y substituer la mesure de la distribution angulaire (largeur selon laquelle les traces sont dispersées) et de la direction moyenne (direction que semble avoir suivi la plupart des nouveau-nés). La distribution des traces sur le site de Pongara nous a cependant incités à préférer le comptage individuel des traces, comme dans Peters et Verhoeven (1994). La désorientation concerne en effet un nombre plus ou moins important de nouveau-nés qui s'écartent du groupe principal de façon très dispersée. Le schéma d'un nid est constitué en général d'un groupe de traces très serrées en direction de l'océan et de quelques traces très éparses dans plusieurs autres directions. La mesure de la direction moyenne nous ferait perdre l'information de ces nouveau-nés désorientés en petit nombre, tandis que la mesure de la dispersion ne permettrait pas de rendre compte de l'importance quantitative de la désorientation.

Nous avons donc choisi de prendre en compte les traces individuellement, en corrigeant l'absence d'indépendance entre les traces d'un même nid à l'aide d'un modèle mixte. L'estimation de l'angle a été estimée *a posteriori*, ce qui explique la non normalité de la distribution des valeurs. En effet, la valeur d'angle de 0° a été attribuée à l'ensemble des individus d'un groupe de traces serrées et centrées vers l'océan, alors que la dispersion réelle est de quelques dizaines de degrés.

- Contraintes d'une étude en conditions naturelles

L'étude est réalisée *in situ* et non dans un site expérimental contrôlé. De nombreux facteurs présents sur la plage sont susceptibles d'interférer avec l'orientation des nouveau-nés. Contrairement aux expériences de relâcher, l'expérimentateur n'est pas présent sur la plage au moment de l'émergence. Il est impossible d'évaluer la présence réelle des facteurs qui varient au cours de la nuit. Ainsi, il est difficile d'estimer l'heure exacte de l'émergence, pour la comparer avec les heures d'apparition et de disparition de la lune. De plus, il est impossible de prendre en compte la variabilité du couvert nuageux, qui peut influencer fortement sur la luminosité ambiante en saison des pluies et qui change très rapidement. La pluie diminue fortement la visibilité des lumières artificielles. Il est probable qu'une forte pluie, lorsqu'elle se produit sur la plage de Pongara, efface les traces, ce qui exclut le nid de l'étude. Toutefois, une forte pluie localisée au-dessus de Libreville rend les lumières momentanément invisibles depuis la plage, mais il est impossible de prendre en compte cette variabilité sur des émergences non observées.

D'autres facteurs sont grossièrement évalués ce qui ne permet pas de mettre en évidence un impact sur l'orientation, tels que la densité de prédateurs ou la distance à l'océan au

moment de l'émergence. L'inclinaison de la plage n'a pas été mesurée car elle est très variable d'un jour à l'autre. Salmon *et al.* (1992) et Schnars et Standora (2001) mettent en évidence le rôle de la pente comme élément secondaire intervenant dans l'orientation. La pente peut être très forte sur la plage de Pongara, ce qui peut laisser penser qu'elle peut avoir un impact. Ces facteurs ne sont probablement pas déterminants dans l'orientation des nouveau-nés, mais on peut faire l'hypothèse d'un lien entre la multiplicité de facteurs secondaires et le très fort regroupement des traces pour certains nids.

L'autre inconvénient d'une étude dans les conditions naturelles est l'impossibilité de contrôler l'intensité lumineuse. Il est possible de mesurer à l'aide d'un photomètre la distribution angulaire de la radianse et la direction de plus forte intensité. Néanmoins, l'intensité lumineuse varie probablement peu le long de la plage, qui mesure 3,5 km de longueur, tandis que Libreville est située à 11 km. Les variations temporelles sont probablement plus fortes que les variations spatiales. La grande variabilité, due à la pluie, aux nuages, à la lune, impliquerait de faire cette mesure pour chaque nid au moment de l'émergence (Van Rhijn, 1979). Nous avons considéré que la mesure de la distribution angulaire de la lumière visible, à l'aide d'une boussole, est une bonne approximation de la variabilité de la photopollution le long de la plage.

Aucune influence du jour de la semaine n'a pu être mise en évidence, malgré l'hypothèse que les lumières de la Pointe Denis sont plus nombreuses le vendredi et le samedi soir. Toutefois, il est difficile de séparer l'influence des deux sources de photopollution, les lumières de Libreville étant en réalité tout aussi visibles à travers les arbres en direction de la Pointe Denis.

Il aurait été souhaitable d'évaluer l'orientation des nouveau-nés de tortues luth dans une zone témoin, ne subissant pas l'influence des lumières artificielles. Cependant, les lumières de Libreville sont visibles depuis n'importe quel point sur la plage et une telle zone n'existe pas.

- Analyse statistique : le modèle mixte

A notre connaissance, ce type de modèle n'a jamais été utilisé pour une étude portant sur l'orientation des nouveau-nés de tortues marines. Les études antérieures analysent l'orientation d'un groupe de nouveau-nés issus d'un nid ou le taux de désorientation par nid. L'utilisation des données individuelles de chaque nouveau-né permet de mesurer les effets moyens de différents facteurs sur un grand échantillon. Le modèle mixte est intéressant, car il permet de mesurer la variabilité entre les nids et entre les individus. Il met ainsi en évidence des facteurs non mesurés.

La modélisation des résidus permet de tenir compte de la dispersion des traces au sein d'un nid. Le modèle permet ainsi de prévoir la direction moyenne des traces d'un nid, mais aussi les écarts entre individus. La désorientation par les lumières artificielles se manifeste en effet par un changement de direction moyenne, mais aussi par une augmentation de la dispersion des traces.

II.H. SUCCES D'ECLOSION ET HYPOTHESES EXPLICATIVES

Le succès d'éclosion est bon sur la plage de Pongara, si on le compare à celui des autres études. Il doit cependant être nuancé par l'absence de données concernant les nids qui n'ont pas éclos.

La taille des pontes observées est dans la moyenne de l'espèce (tableau 1). Le maximum est très élevé à cause de deux nids, dont il est probable qu'ils sont le résultat de 2 pontes au même endroit, étant donné leur écart avec l'ensemble des nids de la plage étudiée. Cette hypothèse est d'autant plus probable que le nombre d'œufs éclos est dans la moyenne du site et suggère que la ponte d'une femelle a interrompu le développement de l'ensemble des œufs du premier nid présent à cet endroit. Parmi les autres nids, le maximum est de 131 œufs au total et de 75 œufs normaux. Les minima sont abaissés par la dispersion des œufs après l'éclosion par les prédateurs, notamment les crabes.

Le profil des nids observé sur la plage de Pongara permet de discuter les causes de mortalités présentées dans la littérature scientifique.

- Fertilité

La fertilité réelle est sous-estimée par la difficulté de distinguer la mortalité embryonnaire précoce ou intra oviducte d'une vraie infertilité. Les stades précoces sont les plus difficiles à identifier à l'œil nu du fait de leur taille et du délai entre la mort et l'excavation, qui permet une forte dégradation des structures. Le taux de fertilité apparente a été estimé sur la plage de Pongara. Il est comparable aux taux rapportés dans d'autres études, évalués dans les mêmes conditions (Tableau 25).

Tableau 25 : Succès d'éclosion *in situ* des nids de *Dermochelys coriacea*, sur différentes plages de ponte de à travers le monde

Source	Localisation géographique	Succès d'éclosion (%)	Taux de fertilité apparente (%)
Cette étude	Gabon (Pongara)	70,9	82,8
Whitmore et Dutton, 1985	Surinam	53	93,9
Eckert et Eckert, 1990	Iles Vierges américaines, St Croix	64,1	79,2
Arauz et Naranjo, 1994	Costa Rica, Playa Grande	31,4	84,6
Schwandt <i>et al.</i> , 1996	Costa Rica, Playa Grande	53,8	--
Bilinski <i>et al.</i> , 2001	Costa Rica, Playa Grande, Playa Ventanas, 1997-1998	19,8	62,6
Mayor, 2002	Iles Vierges américaines, St Croix	63,8	--
Bell <i>et al.</i> , 2003	Costa Rica, Playa Grande	54,2	78,5
Hilterman et Goverse, 2003	Surinam, Matapica	63,7	--
Hilterman et Goverse, 2003	Surinam, Babunsanti	34,9	--
Maros <i>et al.</i> , 2005	Guyane française, Awana-Yalimapo, 2000	30	--

- Pollution

Aucune recherche spécifique de toxiques n'a été réalisée sur les œufs, mais l'étude n'a pas révélé d'indices de la présence de polluants. Les malformations observées sont rares et dans des proportions normales pour l'espèce (Whitmore et Dutton, 1985 ; Eckert et Eckert, 1990).

- Prédation

Les prédateurs sont nombreux sur la plage. La plupart des nids montrent la présence de crabes. Toutefois, il est difficile de savoir si la prédation influe sur le succès d'éclosion ou si elle est secondaire à la mortalité embryonnaire.

Les chiens sont responsables de la destruction totale des nids qu'ils découvrent. Peu de nids dévastés par les chiens ont été observés au cours de l'étude, mais leur impact est très probablement plus important sur les nouveau-nés regagnant l'océan. Il serait intéressant d'estimer la proportion de nids concernés pour l'ensemble de la saison. La prédation des nids augmente probablement en début et en fin de saison, lorsque les émergences sont rares (Fowler, 1979).

Les larves d'insectes sont retrouvées dans de nombreux nids, y compris avec un succès d'éclosion élevé, même si cette donnée n'a pas été chiffrée. Il est très probable qu'elles suivent les prédateurs et consomment des œufs déjà morts.

L'observation de plusieurs nouveau-nés blessés, au bec ou à l'œil, et des traces de crabes autour des émergences montre que les crabes sont capables de prédation. Cependant, l'hypothèse d'une prédation secondaire à la mortalité embryonnaire est très probable, à cause de la multiplication des trous de crabes observée en surface après l'émergence. De plus, on observe dans les nids avec une forte mortalité tardive, que certains œufs sont intacts, bien que le taux de prédation soit élevé. La cause de mortalité est certainement antérieure à la prédation.

Le taux de prédation est corrélé négativement au succès d'éclosion, mais il concerne généralement une faible proportion des œufs non éclos. Il est probable que les crabes consomment les œufs morts, qu'ils trouvent en creusant des galeries au hasard ou parce qu'ils sont attirés par les odeurs émises lors de leur dégradation. Cette hypothèse est compatible avec les forts taux de prédation observés lorsque le nombre d'œufs non éclos augmente. Il est possible que les crabes soient attirés également par les gaz libérés lors de l'éclosion, ce qui pourrait expliquer les taux de prédation autour de 50 % observés pour plusieurs nids dont le succès d'éclosion dépasse 80 %.

Les crabes creusent continuellement des galeries dans le sable et il est probable qu'ils consomment les œufs qu'ils trouvent ainsi. L'analyse des nids avec un taux d'éclosion nul permettrait d'explorer l'hypothèse d'une prédation par les crabes, responsables de la destruction totale du nid, qui est peut-être masquée dans notre étude.

- Infection

Les résultats montrent que le taux d'infection augmente après l'émergence, ce qui est favorable à l'hypothèse d'une contamination post-mortem des œufs (Mo *et al.*, 1990). Le taux d'infection n'est pas corrélé au succès d'éclosion, mais il est généralement élevé, sauf pour des nids dont le succès d'éclosion dépasse 80 %. Il est très probable que l'infection se propage d'un œuf mort à l'autre, d'autant plus facilement qu'ils sont nombreux, donc proches les uns des autres.

D'autres facteurs, tels que la position du nid sur la plage semblent liés au taux d'infection. Les taux sont plus élevés pour des nids proches de la végétation, ce qui est probablement lié à la qualité du sable. Le sable situé à proximité de la végétation arbustive est en effet souvent noir ou orange et très humide.

Des œufs de couleur rose vif ont été observés en nombre significatif dans trois nids seulement. *Serratia marcescens* est systématiquement associée à la couleur rose, selon Wyneken *et al.* (1988) et pourrait être responsable de la mort des œufs atteints. La présence de mycoses a été recherchée, mais s'est avérée très rare sur cette plage. Seulement deux nids présentant une modification de couleur et des taches noires sur la coquille ont été supposés infestés.

- Inondation

Les nids sont généralement au-dessus de la ligne de haute marée, mais peu éloignés. Aucun nid n'a été observé au-delà de la ligne de végétation, ce qui est fréquent chez la tortue luth, dont les nids sont bas et soumis au risque d'inondation (Whitmore et Dutton, 1985 ; Binckley *et al.*, 1998).

L'inondation des nids est un paramètre difficile à objectiver. Les résultats de l'étude montrent que la mortalité embryonnaire tardive est une mortalité de groupe. Peu de nids sont touchés, mais ils présentent un nombre très élevé d'embryons morts, non infectés et présentant une forte homogénéité dans le stade de mortalité. Ces observations permettent de suspecter un arrêt du développement dû à un événement brutal, tel que le recouvrement du nid par la mer. Cette hypothèse est d'autant plus probable que pendant la période d'étude, des marées de forte amplitude ont été observées, pouvant recouvrir la plage dans toute sa largeur à certains endroits.

- Erosion

Le facteur érosion n'a pas été mesuré pendant cette étude, mais l'observation répétée de nids mis à découvert ou de la profonde modification de la plage, à des endroits où la présence d'un nid avait été enregistrée permettent d'envisager l'érosion comme une menace réelle pour la survie des nids.

Mortimer (1990) montre que la corrélation est faible entre la profondeur du nid au moment de la fouille et le succès d'éclosion. A Pongara, l'ampleur du phénomène d'érosion entraîne une fluctuation de la quantité de sable présente au-dessus du nid pendant toute l'incubation et une mesure de la valeur à l'émergence serait peu informative. La profondeur des nids creusés dans cette étude était variable. La plupart des nids étaient situés à une longueur de bras, mais certains étaient beaucoup plus profonds, probablement à cause de l'accumulation de sable avant l'émergence.

L'érosion est probablement une cause prépondérante de destruction des nids avant l'éclosion. Il n'est pas rare d'observer sur la plage de Pongara des nids mis à jour au milieu d'une falaise d'érosion (obs. pers.) ou des zones de plage emportées par la marée, à des endroits où des pontes avaient été enregistrées deux mois plus tôt.

Les taux d'infection et de prédation interfèrent fortement avec l'analyse du profil des nids, mais cette étude préliminaire révèle cependant un bon succès d'éclosion et l'absence de menace majeure sur les nids qui ont produit au moins un nouveau-né, sur la plage de Pongara. L'analyse doit être complétée par l'étude des nids totalement détruits.

II.1. FACTEURS INFLUENÇANT L'ORIENTATION DES NOUVEAU-NÉS SUR LA PLAGE DE PONGARA

La plage de Pongara est soumise à l'influence des lumières artificielles, tout au long des 3,5 km de la zone étudiée. Ces lumières augmentent du sud-ouest vers le nord-est, à cause de l'orientation de la plage, qui rend Libreville de plus en plus visible. Ces lumières sont renforcées par les lumières provenant de la Pointe Denis, visibles dans l'arrière-plage dans la zone nord-est. Cependant, les résultats montrent que la différence d'orientation des nouveau-nés entre les deux zones existe, mais à un niveau relativement faible.

L'étude des autres éléments présents dans l'environnement des nids (végétation, érosion, billes de bois) a montré un gradient dans l'étendue des formes sombres, du nord-est vers le sud-ouest. L'observation sur le terrain permet de constater que les billes de bois sont présentes dans la zone nord-est, tandis que la zone sud-ouest est marquée par une érosion continue, généralement associée à une végétation basse. De plus, la position de l'érosion est constante vers l'arrière-plage, tandis que les billes de bois sont mobiles.

Ces résultats soulèvent deux points importants. D'une part, il serait utile de distinguer la responsabilité de l'augmentation des lumières ou de la diminution des formes sombres dans l'augmentation des désorientations vers le nord-est. D'autre part, il est nécessaire de comprendre la faible désorientation globale des nouveau-nés, par rapport à d'autres sites (Peters et Verhoeven, 1994) et compte tenu de la taille de la source de pollution lumineuse.

Selon l'hypothèse de compétition des signaux développée expérimentalement par Tuxbury et Salmon (2005), l'interaction entre les signaux visuels naturels et artificiels est compétitive. Le comportement d'un nouveau-né dépend donc de la façon dont il perçoit les lumières artificielles aussi bien que les signaux naturels. La désorientation survient si les lumières artificielles constituent le stimulus le plus fort. La luminosité ambiante, créée par la lune pendant la nuit, influence l'orientation en faisant varier la perception relative de la lumière artificielle par rapport aux signaux naturels. On sait que peu de nouveau-nés sont désorientés lors de pleines lunes. Mayor (2002) conclut même que n'importe quel croissant de lune quelle que soit sa taille est susceptible d'annuler l'effet des lumières artificielles.

La plage de Pongara est étroite et remarquable par la présence de nombreux éléments dans le champ de vision des nouveau-nés. Il est connu (Tuxbury et Salmon, 2005) que les dunes de l'arrière-plage ont un rôle positif sur l'orientation des nouveau-nés, en jouant le rôle de silhouettes sombres en direction opposée à l'océan. L'érosion crée un environnement similaire. La végétation basse a une influence sur l'orientation à hauteur des yeux de tortues nouveau-nées (Godfrey et Baretto, 1995) et son rôle dans l'atténuation de la désorientation par les lumières artificielles a déjà été évoqué (Cowan *et al.*, 2000 ; Mueller *et al.*, 2000). Même en l'absence d'étude sur l'influence des billes de bois sur l'orientation des nouveau-nés, il est légitime de considérer qu'elles ont un impact similaire, en tant que silhouettes sombres de taille importante.

Dans la zone sud-ouest, les traces sont orientées vers l'océan ou légèrement déviées en direction de Libreville. L'influence des formes sombres n'est pas significative, probablement parce que dans cette zone, les nids sont presque tous bordés par un mur d'érosion associé à la végétation. Le modèle n'a donc pas pu mettre en évidence de différence significative entre les nids avec ou sans forme sombre. La présence d'une forme sombre du côté du nid opposé aux lumières artificielles augmente très fortement la direction des traces. La végétation agit probablement comme un signal qui renforce l'information fournie par la lumière artificielle. La lune semble être le facteur responsable de la variation de l'orientation dans cette zone. En l'absence de lune, les traces sont groupées, mais un peu déviées vers le nord-est. La direction choisie par les nouveau-nés est probablement le résultat d'une perception des signaux légèrement en faveur des lumières artificielles, par rapport à l'érosion, qui constitue un signal les dirigeant vers l'océan. L'influence de la présence d'une lune au moins à moitié pleine semble pouvoir rétablir l'orientation en direction de l'océan.

Dans la zone nord-est, la présence d'une silhouette sombre dans l'arrière-plage influence significativement l'orientation des nouveau-nés. La valeur des paramètres indique qu'une forme sombre compense exactement l'augmentation des lumières dans la zone nord-est et ramène à la direction moyenne à celle observée dans la zone sud-ouest. Cependant, le modèle semble indiquer que la compétition des signaux est également légèrement en faveur des lumières artificielles dans cette zone, en l'absence de lune. L'influence d'une forme sombre derrière le nid, conjuguée à celle de la lune, dépasse largement celle des lumières artificielles.

L'étendue des silhouettes sombres semble n'avoir aucune influence sur leur rôle dans l'orientation des nouveau-nés. Ce résultat semble indiquer que l'érosion et les billes de bois dans l'arrière-plage ont une étendue qui est toujours supérieure au seuil nécessaire pour influencer les nouveau-nés (Salmon *et al.*, 1992). Le critère de présence ou absence d'une silhouette sombre semble plus pertinent que sa taille. De même, nous avons considéré que la hauteur d'une bille de bois ou de l'érosion observée sur la plage de Pongara est toujours suffisante. Les silhouettes sombres prises en compte sont situées à moins de 5 mètres du nid. Leur hauteur est donc supérieure au seuil évalué par Salmon *et al.* (1992). Ce paramètre n'a donc pas été testé dans le modèle. Le modèle indique que l'influence des billes de bois située sur le côté du nid est non significative ou très faible. Il est probable qu'une silhouette sombre, située entre le nid et Libreville masque la lumière et réduise ainsi la désorientation, tandis qu'en position opposée, elle renforce les signaux dans la mauvaise direction. Toutefois, les billes de bois sont amenées par l'océan et généralement parallèles à la ligne de haute marée. Il semble que leur largeur, lorsqu'elles sont vues depuis le nid, soit variable et insuffisante pour exercer une influence forte. Elles ont alors un simple rôle mécanique. Le nombre de nids présentant cette configuration était toutefois trop faible pour explorer cette hypothèse.

Le modèle mixte est en faveur d'une influence forte de l'augmentation des lumières artificielles vers le nord-est. La désorientation se manifeste par un écart de la direction moyenne des traces en direction de la source lumineuse et par une augmentation de la dispersion. Salmon et Witherington (1995) considèrent que l'on peut parler de perturbation dans l'orientation des nouveau-nés, lorsque la direction moyenne s'éloigne de plus de 30° par rapport au trajet le plus direct vers l'océan ou lorsque la dispersion des traces est supérieure à 90°. Les prédictions du modèle indiquent qu'il y a un risque de désorientation dans la zone nord-est, quel que soit l'environnement du nid ; le risque de désorientation dans la zone sud-ouest concerne les nids avec une bille de bois du côté opposé aux lumières artificielles.

L'influence des lumières artificielles et de la lune est très variable d'un nid à l'autre. Ces paramètres ont été inclus dans le modèle en raison de la difficulté d'objectiver leur présence réelle au moment de l'émergence. Le modèle semble confirmer cette hypothèse. L'influence

de la lumière artificielle serait variable d'un nid à l'autre, à cause de sa position transversale sur la plage et de la variation temporelle de l'intensité lumineuse, notamment à cause de la pluie, très fréquente en cette saison. Une forte pluie de l'autre côté de l'estuaire est capable de diminuer, voire de faire disparaître totalement les lumières de Libreville aux yeux d'un observateur présent sur la plage (obs. pers.). Une forte pluie sur la plage au moment d'une émergence diminue probablement la visibilité, mais les traces sont effacées et ces nids ne sont pas inclus dans l'étude. La présence de la lune est encore plus difficile à estimer, à cause de ses heures de présence pendant la nuit et de la couverture nuageuse variable.

L'utilisation du modèle mixte permet de distinguer la variabilité inter nid, qui est très forte sur la plage de Pongara. Elle peut être expliquée notamment par un effet de coopération entre les nouveau-nés. Cette hypothèse est très peu documentée dans les études sur l'orientation des nouveau-nés de tortues marines. Carr et Hirth (1960) émettent l'hypothèse d'une coopération lors de l'émergence, qui se poursuit à la surface, lors du trajet vers l'océan. L'observation répétée, au cours de cette étude, d'un groupe de traces en direction de l'océan, y compris pour les nids présentant des désorientations, est très en faveur de cette hypothèse, qui mériterait d'être testée sur la plage de Pongara.

Le modèle indique que l'influence des lumières artificielles sur l'orientation des nouveau-nés est plus forte que l'influence des silhouettes sombres ou de la lune. Toutefois, ces deux éléments conjugués ont une influence supérieure et rétablissent une orientation normale en direction de l'océan. Ces résultats sont cohérents avec l'observation de nombreux nids dont toutes les traces sont correctement orientées, malgré le haut niveau de photopollution.

II.J. PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION

La stratégie de reproduction des tortues marines consiste en une production abondante de nouveau-nés, pour qu'un petit nombre survive. C'est une adaptation aux menaces pesant sur les nids livrés à eux-mêmes puis sur les nouveau-nés très vulnérables. Les modifications de l'écosystème d'origine anthropique, qui augmentent la survie des prédateurs ou ajoutent des facteurs de mortalité supplémentaires, perturbent cet équilibre, ce qui à terme menace la survie de la population.

Le modèle démographique développé par Spotila *et al.* (1996) prévoit que la population mondiale de *Dermochelys coriacea* peut être décimée aussi bien par un taux de mortalité adulte modéré à élevé, que par le seul prélèvement des œufs. On considère que la mortalité due aux captures accidentelles pourrait être réduite mais reste inévitable. Il est intéressant de signaler que chez les espèces à fort taux de fécondité, l'augmentation de la survie pendant la première année a le plus grand impact sur la taille de la population. Le modèle cité indique en effet que, pour la tortue luth et en tenant compte des effectifs actuels, la protection des sites de nidification pour améliorer la survie des nids et des nouveau-nés peut compenser la mortalité des adultes, si celle-ci est ramenée à un faible niveau. Il apparaît donc essentiel d'effectuer un suivi des premiers stades de développement.

Dans le Pacifique, où les populations de *Dermochelys coriacea* sont en déclin, Kaplan (2005) montre, par des modèles de croissance prenant en compte les taux de mortalité en pleine mer ou côtière, que la préservation des sites de ponte est indispensable à l'accroissement des populations. La réduction des facteurs de mortalité côtière, tels que le prélèvement des œufs ou des adultes, les maladies et les prises accessoires par les engins de

pêche côtiers, serait une mesure de conservation plus bénéfique que la simple réduction des prises accessoires à la palangre.

Dutton *et al.* (2005) rapportent l'augmentation d'une population de tortues luth dans les Caraïbes, survenue 12 à 14 ans après la mise en place, au début des années 1980, d'une stratégie de protection des plages de ponte et de relocalisation des nids. Des analyses génétiques renforcent l'hypothèse que les femelles adultes sont originaires du site et que la protection des stades terrestres est une stratégie de conservation efficace pour cette population.

La conservation de la tortue luth implique une survie des adultes en mer, mais aussi une production de nouveau-nés suffisantes sur les plages de ponte, ce qui implique une protection des stades terrestres : embryon, dans le nid enfoui sous le sable, puis nouveau-né, en surface, dans sa course vers l'océan.

II.J.1. PROFIL DES NIDS

L'étude repose sur l'observation des traces laissées par les nouveau-nés pour repérer les émergences. Seuls les nids ayant produit au moins un nouveau-né ont été inclus. Le principal manque dans cette étude est l'analyse de nids marqués lors de la ponte, non éclos, pour estimer leur proportion et les causes de mortalité. L'étude des nids doit être mise en place plus tôt pendant la saison de ponte. L'étude réalisée plus au sud, sur le site de Gamba, en 2004-2005 a montré que la réussite des nids est seulement de 54 %, alors que le succès d'éclosion est de 68,7 %. Les principales causes de destruction des nids identifiées sont la prédation par les crabes, l'inondation et l'envahissement par les racines. De plus, sur les plages directement voisines de notre site d'étude, une espèce de fourmi a été identifiée comme responsable de la destruction totale d'un nombre important de nids. Il est probable que ce prédateur soit absent de notre site d'étude, étant donné qu'il n'est pas bordé par la forêt, mais l'hypothèse ne peut être écartée sans l'analyse des nids dont le succès d'éclosion est nul.

Sur la plage de Pongara, deux facteurs de mortalité sont probablement responsables de l'échec d'un nombre non négligeable de nids : la prédation par les chiens domestiques, abondants à cause de la proximité du village et l'érosion, très forte dans cette zone proche de l'estuaire. Les dégâts occasionnés par l'érosion doivent être évalués en priorité. Le marquage des nids lors de la ponte est une méthode peu fiable pour mesurer l'érosion ou la destruction par les chiens. La marque déposée sera rapidement perdue. L'analyse nécessite un suivi régulier des nids au cours des patrouilles quotidiennes, pour comptabiliser le nombre de nids détruits.

Une étude bactériologique ne semble pas, compte tenu des résultats obtenus cette saison, être une priorité pour la conservation. Des analyses toxicologiques se justifieraient à cause du contexte. Il a déjà été observé des nappes noires sur la plage, notamment en janvier 2005 (ASF, comm. pers.). Le développement de l'exploitation offshore et le projet de gazoduc traversant le parc national pourraient être surveillés par la recherche d'une influence sur les œufs. Les résultats ne sont pas en faveur d'un impact direct de la pollution sur le développement des œufs, mais les nids pourraient être utilisés comme indicateurs du niveau de pollution (Sakai *et al.*, 1995). La réussite des nids dépend étroitement de la qualité de l'habitat.

L'étude du profil des nids est intéressante à long terme. La répétition des mesures permettra de mieux dégager les causes de mortalité et d'estimer le succès reproducteur sur la

plage. La quantification des changements dans le profil des nids est nécessaire pour estimer la qualité du site de ponte et établir des mesures de gestion. Il serait souhaitable d'envisager l'examen d'un échantillon des nids pondus chaque saison. Dans le cas où une trop forte destruction des nids par l'érosion ou la prédation serait constatée, des mesures de protection devraient être envisagées (relocalisation des nids, lutte contre les prédateurs domestiques).

II.J.2. ORIENTATION DES NOUVEAU-NES

Plusieurs recommandations peuvent être formulées, à partir des résultats de l'étude, pour améliorer la survie des nouveau-nés sur la plage de Pongara.

- Distinguer l'impact des lumières de Libreville et de la Pointe Denis

Les lumières artificielles sont responsables de la désorientation des nouveau-nés sur la plage de Pongara. Les traces semblent déviées majoritairement en direction de Libreville, mais il faudrait déterminer la part de responsabilité des lumières provenant des hôtels et des habitations de la Pointe Denis, sur lesquelles des mesures préventives peuvent être envisagées.

Contrairement aux hypothèses avancées, l'étude semble indiquer que la responsabilité des lumières de la Pointe Denis est faible par rapport à celles de Libreville. Il est difficile de distinguer l'impact réel des lumières provenant des hôtels, étant donné que Libreville est visible dans cette direction à travers les arbres. Les lumières de la Pointe Denis ne sont visibles que dans la deuxième moitié de la zone nord-est et très peu de traces ont été observées en direction de la Pointe Denis. De plus, la désorientation ne semble pas augmenter en fin de semaine, lorsque les lumières de la Pointe Denis augmentent. Il a été montré que les nouveau-nés réagissent plus fortement à un signal lumineux continu qu'à des lumières ponctuelles, même de forte intensité (Van Rhijn et Van Gorkom, 1983). L'horizon est très discontinu du côté de Libreville, à cause de l'interruption des lumières par les arbres. Ce constat renforce l'hypothèse que l'essentiel du problème de désorientation des nouveau-nés proviendrait de la capitale.

Une situation similaire a été rapportée en Turquie, où une population de tortue caouanne nidifie à proximité d'une usine de papier et d'un village de vacances (Peters et Verhoeven, 1994). Dans la zone proche des sources de lumière artificielle, seulement 21% des nouveau-nés s'orientent en direction de l'océan ; la majorité ne s'oriente pas vers la plus forte intensité lumineuse, à savoir l'usine bordée par les montagnes, mais vers la ville plus éloignée, mais qui produit un halo de lumière continu.

La mise en place d'une réglementation concernant l'éclairage des hôtels de la Pointe Denis ne semble pas prioritaire dans la lutte contre la désorientation des nouveau-nés. Cependant, seule une étude expérimentale, basée sur des expériences de relâchers de nouveau-nés en arène, permettrait de distinguer l'impact des deux sources lumineuses sur l'orientation des nouveau-nés.

- Renforcer l'arrière-plage

La désorientation est moins forte qu'on pouvait le prévoir, compte tenu de la proximité d'une grande ville, à cause de la présence de nombreux éléments venant compenser l'impact

négatif des lumières. Cependant, étant donné la modification constante et rapide du profil de la plage sous l'action des marées, il serait préférable de renforcer l'arrière-plage par des éléments plus durables, tels que des billes de bois. Le coût de cette opération paraît d'autant plus lourd qu'elle devrait être renouvelée régulièrement, à cause de l'érosion, qui fait reculer les limites de la plage et ce d'autant plus rapidement que des billes de bois sont emportées avec le sable. Une autre solution pourrait être de renforcer la végétation arbustive, bien présente dans la zone sud-ouest, mais quasiment absente de la zone nord-est.

Dans la zone sud-ouest, l'influence des lumières artificielles n'est pas complètement compensée par l'érosion en l'absence de lune. Néanmoins, la direction est peu déviée par rapport à l'océan. Les traces sont comprises entre 0 et 45° environ, ce qui rallonge le trajet, mais n'empêche pas les nouveau-nés de regagner l'océan. Des mesures de renforcement des signaux de l'arrière-plage ne sont pas prioritaires.

Dans la zone nord-est, la présence d'un élément sombre dans l'arrière-plage est indispensable pour contrer l'effet des lumières artificielles. Cependant, dans la première moitié de la zone nord-est, la largeur de la plage est telle que des billes de bois dans l'arrière-plage ne protégeraient pas des nids situés près de l'océan. Dans la seconde moitié de la zone, l'utilisation des billes de bois masquerait les lumières visibles en direction de la Pointe Denis, mais qui semblent responsables de la désorientation d'un nombre limité de nid. Toutefois, cette mesure serait efficace pour bloquer les femelles adultes, mais aussi, en présence de la lune, pour détourner les nouveau-nés des lumières de Libreville.

- Surveiller l'extrémité nord-est de la plage

Dans la zone nord-est, la désorientation est plus sévère. Certains nouveau-nés longent la plage vers le nord-est, dans une direction parallèle à l'océan. Leurs chances de survie sont alors presque nulles. On observe que les nouveau-nés mal orientés ne regagnent jamais l'océan : ils se perdent dans la végétation ou bien la trace est interrompue après quelques dizaines de mètres, lorsqu'elle croise celle d'un oiseau ou un trou de crabe. Les facteurs de mortalité sont nombreux sur la plage de Pongara : lumières, billes de bois, prédateurs, crabes, touristes.

A l'extrémité de la plage, dans la zone de la pointe Pongara, particulièrement exposée aux lumières de Libreville et trop large pour envisager un effet bénéfique des billes de bois sur l'orientation des nouveau-nés, il serait souhaitable de réduire la pression de prédation et de renforcer la surveillance du site pendant la nuit. Une équipe d'ASF est présente sur la plage toutes les nuits. Il serait souhaitable d'intervenir pour réorienter les nouveau-nés, pendant les nuits où la lune est insuffisante pour renforcer l'influence des billes de bois, c'est-à-dire environ quinze nuits par mois.

- Quantifier l'impact des billes de bois sur l'orientation des nouveau-nés

La pollution par les billes de bois est abordée dans notre étude mais mériterait d'être explorée davantage. Elle peuvent entraîner la désorientation des nouveau-nés et constituent donc un facteur de mortalité. Dans d'autres cas, elles semblent jouer le rôle d'écran protecteur vis-à-vis de la lumière. Il est important de signaler que plusieurs nids ont été exclus de l'étude, car les traces n'ont pas pu être comptabilisées. Ces nids étaient tous situés entre deux billes de bois, qui ont très probablement enlevés les repères des nouveau-nés, qui ont ainsi tournés en rond sans parvenir à choisir une direction. Ce phénomène serait intéressant à quantifier sur d'autres plages, non exposées à des lumières artificielles.

CONCLUSION

Cette étude visait à mettre en évidence et à quantifier certains facteurs pouvant affecter la survie des embryons et des nouveau-nés de tortue luth sur la plage de Pongara, au Gabon.

L'étude des nids a montré que le succès d'éclosion des nids ayant produit au moins un nouveau-né est globalement assez élevé sur la plage de Pongara, comparativement à d'autres sites de ponte de l'espèce. Cette étude est un travail préliminaire. La collecte des données est insuffisante pour appréhender l'ensemble des causes de mortalité des nids, mais l'étude a répondu à ses objectifs. Nous avons ainsi proposé une classification des œufs validée sur la plage de Pongara et établi un profil des nids. Cette étude a montré que le succès d'éclosion est élevé et n'a pas révélé de facteur de mortalité alarmant au cours de la saison 2006/2007.

L'étude de l'orientation des nouveau-nés a révélé des résultats un peu différents de ce que l'on pouvait prévoir, en présence de deux sources de lumières assez fortes, l'une par sa proximité et l'autre par son étendue. Les lumières artificielles entraînent une désorientation modérée et sont responsables de mortalité chez les nouveau-nés sur la plage de Pongara. Contrairement à l'idée admise, les habitations de la Pointe Denis semblent avoir une responsabilité faible dans la désorientation des nouveau-nés. Il aurait été plus facile d'agir sur ces lumières que sur celles de Libreville. Notre étude a montré également que la topographie de la plage modifie largement l'influence des lumières artificielles. Toutefois, ces facteurs sont très instables. Le profil de la plage est profondément et rapidement bouleversé par l'érosion et le phénomène est à surveiller. Il faudra peut-être envisager de fournir des points de repère plus durables aux nouveau-nés.

Les billes de bois ont un rôle plus ambigu et si leur présence influence l'orientation des nouveau-nés, notamment dans les zones très dégagées, leur impact négatif mériterait d'être mieux étudié, pour quantifier l'impact réel de cette pollution sur les nouveau-nés.

La production de nouveau-nés est un enjeu pour la conservation de la population de tortues luth. Cette étude contribue partiellement à son estimation ; il reste des étapes à explorer. Il serait utile d'évaluer la proportion de nids totalement détruits, par l'érosion en priorité, ainsi que les pertes occasionnées par la prédation lors de la course vers l'océan, notamment par les chiens. Dans le cadre de l'étude globale sur la santé des populations de tortues et de l'écosystème marin au Gabon, on pourra envisager notamment la recherche de toxiques dans les œufs, comme indicateurs de la pollution marine. Ce suivi est intéressant en raison du développement de l'exploitation pétrolière.

L'estimation globale des pertes de nouveau-nés permettrait de déterminer les phases prioritaires pour la conservation et de prendre des mesures éclairées pour la conservation. L'étude de l'orientation est un bon exemple de la nécessité de quantifier une menace avant de prendre des décisions coûteuses ; la quantité des désorientations observée n'a de sens que si on peut la rapporter à un nombre de nouveau-nés produit à l'étape précédente. Cette étude est la première étude réalisée sur les embryons et les nouveau-nés sur une plage de Pongara où le suivi des adultes est effectué depuis dix ans. Elle mériterait d'être suivie par des études plus approfondies.

L'impact de la préservation des stades précoces sur la survie de la population et la fidélité des tortues marines à leur site de ponte justifient des actions de protection localisées. La conservation de la tortue luth de l'Océan Atlantique nécessite des mesures au niveau des sites

de ponte et la réduction de la mortalité adulte en pleine mer. C'est seulement ainsi que l'on pourra espérer sauvegarder une espèce très ancienne et emblématique dans le monde entier.

Le problème de photopollution est croissant, puisqu'il accompagne le développement urbain. Les conséquences sur l'orientation des tortues marines sont bien connues en Amérique du Nord, où elles concernent surtout les tortues écailles, la tortue luth y étant moins abondante. Dans les zones de ponte de la tortue luth, la désorientation a été très peu étudiée, mais le phénomène est certainement le même à proximité de toutes les autres grandes villes africaines proches de l'océan qu'à quelques kilomètres de Libreville. L'impact sur les nouveau-nés peut annuler les efforts de conservation concernant les stades antérieurs. L'impact sur les femelles nidifiantes est fort et peut être considéré comme une réduction d'habitat. Cette problématique est une des questions fondamentales de la biologie de la conservation à l'heure actuelle. Il est remarquable que les tortues marines, à cause de leur lien avec le milieu terrestre, y soient confrontées, ce qui conforte l'idée que la conservation des espèces animales, quelle que soit leur taille, impose de préserver la quantité et la qualité d'habitat disponible.

BIBLIOGRAPHIE

- ABLE KP (1991) Common themes and variations in animal orientation systems. *Amer. Zool.*, **31**, 157-191.
- ABLE KP (1993) Orientation cues used by migratory birds: a review of cue-conflict experiments. *Trends Ecol. Evol.*, **8**, 367-371.
- ACKERMAN RA (1980) Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *Am. Zool.* **20**:575-583
- ACKERMAN RA (1981). Growth and gas exchange of embryonic sea turtles (*Chelonia mydas*, *Caretta caretta*). *Copeia*, 757-765.
- ACUNA M.T., DIAZ G., BOLANOS H., BARQUERO C., SANCHEZ O., SANCHEZ L.M. *et al.* (1999) Sources of *Vibrio mimicus* contamination of turtle eggs. *Appl. Env. Microb.*, vol. **65**, no. 1, pp.336-338.
- AGUIRRE AA, GARDNER SC, MARSH JC, DELGADO SG, LIMPUS CJ, NICHOLS SW (2006) Hazards associated with the consumption of sea turtle meat and eggs: a review for health care workers and the General public. *Ecohealth* **3**, 141-153.
- ARAUZ R, NARANJO I (1994) Hatching Success of Leatherback Turtles (*Dermochelys coriacea*) in the Leatherbacks of Guanacaste Marine National Park, Costa Rica. In: BA Schroeder and BE Witherington (Eds), 1994. Proceedings of the Thirteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-341, 281p., pp.11-14.
- BALDWIN J, GYURIS E, MORTIMER K, PATAK A (1989) Anaerobic metabolism during dispersal of green and loggerhead hatchlings. *Comp. Biochem. Physiol.* **94 A**(4): 663-665.
- BELL BA, SPOTILA JR, PALADINO FV, REINA RD (2003) Low reproductive success of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, is due to high embryonic mortality. *Bio. Cons.*, v. **115**, no. 1, pp. 131-138.
- BILINSKI JJ, REINA RD, SPOTILA JR, PALADINO FV (2001) The effects of nest environment on calcium mobilization by leatherback turtle embryos (*Dermochelys coriacea*) during development. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* **130**, 151-162.
- BILLES A (1998) Etude de la nidification de la tortue Luth, *Dermochelys coriacea*, en Guyane française. Thèse de Doct. Vet., Lyon n°113, France, 423 p.
- BILLES A (2000) Campagne Nyamu 1999-2000, rapport de fin de saison. Libreville : PROTOMAC, 112 p.
- BILLES A, FRETEY J (2001) Nesting of leatherback turtles in Gabon: importance of nesting population is confirmed. In: Coyne MS and Clark RD, compilers, 2004. Proceedings of the 21st Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, pp. 6-8. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-528, 368p.
- BILLES A, FRETEY J, VERHAGE B, HUIJBREGTS B, GIFFONI B, PROSDOCIMI L *et al.* (2006) First Evidence of Leatherback Movement from Africa to South America. *Marine Turtle Newsletter* No. **111**, p. 13.

- BINCKLEY CA, SPOTILA JR, WILSON KS, PALADINO FV (1998) Sex determination and sex ratios of Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia* **2**, pp. 291-300.
- BISHOP CA, BROOKS JR, CAREY JH, MING P, NORSTROM RJ, LEAN DRS (1991) The case for a cause-effect linkage between chemical contamination and development in eggs of the common snapping turtle (*Chelydra s. serpentine*) from Ontario, Canada. *J. Toxicol. Envir. Health* **33**:521-547.
- BLANCK CE, SAWYER RH (1981) Hatchery practices in relation to early embryology of the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*. *J. Exp. Mar. Biol.* **49**, 163-177.
- BRODERICK AC, HANCOCK EG (1997) Insect infestation of Mediterranean marine turtle nests. *Herp. Rev.* **28**(4):190-191.
- BRODERICK AC, GODLEY DJ, REECE S, DOWNIE JR (2000) Incubation periods and sex ratios of green turtles: highly female biased hatchling production in the eastern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **202**: 273-281.
- BUSTARD HR, GREENHAM P (1968) Physical and chemical factors affecting hatching in the green sea turtle, *Chelonia mydas* (L.). *Ecology* **49**, 269-276.
- CARR AF, OGREN L (1960) The ecology and migrations of sea turtles. 4. The green turtle in the Caribbean Sea. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* **121**, 7-48.
- CARR AF, HIRTH H (1961) Social facilitation in green turtle siblings. *Anim. Behav.* **9**:68-70.
- CAUT S, GUIRLET E, JOUQUET P, GIRONDOT M (2006) Influence of nest location and yolkless eggs on hatching success of leatherback turtle nests in French Guiana. *Can. J. Zool.* **84**: 908-915.
- CHAN EH (1989) White spot development, incubation and hatching success of leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) eggs from Rantau Abang, Malaysia. *Copeia*, 27-32.
- CHAVES A, DU TOIT L (2002) Costa Rica national strategy to reduce coastal light pollution. In: Seminoff JA (compilers). 2003. Proceedings of the twenty-second annual symposium on sea turtle biology and conservation, p. 21. NOAA tech. Mem. NMFS-SEFSC-503, 308p.
- CHEVALIER J, CAZELLES B, GIRONDOT M (1998) Approte scientifiques à la stratégie de conservation des tortues luth en Guyane française. *JATBA, revue d'ethnobiologie*, vol **40** (1-2) : 485-507.
- CLARK DR Jr, KRYNITSKY AJ (1980) Organochlorine residues in eggs of loggerhead and green sea turtles nesting at Merrit Island, Florida – July and August 1976. *Pestic. Monit. J.* **14**(1):7-10.
- CLARK DR, KRYNITSKY AJ (1985) DDE residues and artificial incubation of loggerhead sea turtle eggs. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **34**:121-125.
- COBB GP, WOOD PD (1997) PCB concentrations of eggs and chorioallantoic membranes of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) from the Cape Romain National Wildlife Refuge. *Chemosphere* **34**(3): 539-49.
- CONTI M, ARNOLD D, MOODY K, MORFORD B, TRINDELL R, WOODY T (2001) Who turned the lights off? Keeping it dark on Florida's nesting beaches. In: Coyne MS and Clark RD, compilers. 2004. Proceedings of the twenty-first annual symposium on sea turtle biology and conservation, p. 144. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-528, 368p.

- COWAN E, PENNELL J, SALMON M, WYNEKEN J, COWAN C, BROADWELL A (2000) Influence of filtered roadway lighting on the seaward orientation of hatchling sea turtles. In: Mosier A, Foley A and Brost B (comp.). 2002. Proceedings of the twentieth annual symposium on sea turtle biology and conservation, pp. 295-298. NOAA Tech Memo NMFS-SEFSC-477, 369 p.
- DINGLE H. (1996) Orientation and navigation. In: Dingle H. Migration, the biology of life on the move. Oxford university press, NY, 1996, 474 p., pp. 199-230.
- DONLAN EM, TOWNSEND JH, GOLDEN EA (2004) Predation of *Caretta caretta* (Testudines: Cheloniidae) eggs by larvae of *Lanelater sallei* (Coleoptera: Elateridae) on Key Biscayne, Florida. *Caribbean Journal of Science*, vol **40**, no 3, pp. 415-420.
- DRAKE DL, SPOTILA JR (2002) Thermal tolerances and the timing of sea turtle hatchling emergence. *Journal of thermal biology* **27**, 71-81.
- DUGUY R (1983) La Tortue luth sur les côtes de France. *Annls Soc. Sci. Nat. Charente-Mar.*, suppl.:1-38.
- DUTTON DL, DUTTON PH, CHALOUPKA M, BOULON RH (2005) Increase of a caribbean leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) nesting population linked to a long-term nest protection. *Bio. Cons.* **126**, pp. 186-194.
- ECKERT KL, ECKERT SA (1990) Embryo mortality and hatch success in *in situ* and translocated leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* eggs. *Bio. Cons.*, **53**:37-46.
- EHRENFELD DW, CARR A (1967) The role of vision in the sea-finding orientation of the green turtle (*Chelonia mydas*). *Anim. Behav.*, **15**, 25-36.
- EHRENFELD DW (1968) The role of vision in the sea-finding orientation of the green turtle (*Chelonia mydas*). II. Orientation mechanism and range of spectral sensitivity. *Anim. Behav.* **16**:281-287.
- EHRHART LM, WITHERINGTON BE (1987) Human and Natural Causes of Marine Turtle Nest and Hatchling Mortality and their Relationship to Hatchling Production on an Important Florida Nesting Beach. Report to Florida Game and Fresh Water Commission, Tallahassee, FL, 141p.
- ENGEMAN RM, SHWIFF SA, CONSTANTIN B, STAHL M, SMITH HT (2002) An economic analysis of predator removal approaches for protecting marine turtle nests at Hobe Sound National Wildlife Refuge. *Ecological economics* **42**, 469-478.
- ENGEMAN RM, MARTIN RE, CONSTANTIN B, NOEL R, WOOLARD J (2003) Monitoring predators to optimize their management for marine turtle nest protection. *Bio. Cons.*, v. **113**, no. 2, pp. 171-178.
- ETCHBERGER CR, PHILLIPS JB, EWERT MA, NELSON CE, PRANGE HD (1991) Effects of oxygen concentration and clutch on sex determination and physiology in red-eared slider turtles (*Trachemys scripta*). *J. Exp. Zool.* **258**:394-403.
- FOWLER LE (1979) Hatching success and nest predation in the green sea turtle, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology*, **60**, 946-955.
- FRAIR W, ACKMAN RG, MROSOVSKY N (1972) Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science*, vol 177, pp. 791-793.
- FRETEY J, FRENAY D (1980) Prédation des nids de tortues luth (*Dermochelys coriacea*) par les chiens des villages indiens Galibi en Guyane française. *Revue Méd. Vét.* **131**(12) : 861-867.

- FRETEY J (1984) Discovery of a leatherback nesting area in Gabon. *Marine Turtle Newsletter* 29:6.
- FRETEY J, GIRARDIN N (1988) La nidification de la tortue luth *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) (Chelonii, Dermochelyidae) sur les côtes du Gabon. *J. Afr. Zool.* 102: 125-132.
- FRETEY J, GIRARDIN N (1989) Données préliminaires sur les tortues marines au Gabon. *C.R. Soc. Biogeogr.* 65(1) : 39-57.
- FRITTS TH, MCGEHEE MA (1982) Effects of Petroleum on the Development and Survival of Marine Turtle Embryos. Contract No. 14-16-0009-80-946, FWS/OBS-82/37. U.S. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior, Washington, D.C. vii + 41 pp.
- GIRONDOT M, TUCKER AD, RIVALAN P, GODFREY MH, CHEVALIER J (2002) Density-dependent nest destruction and population fluctuations of Guianan leatherback turtles. *Anim. Cons.* 5:75-84.
- GLEN F, BRODERICK AC, GODLEY BJ, HAYS GC (2003) Incubation environment affects phenotype of naturally incubated green turtle hatchlings. *J. Mar. Biol. Assoc. (UK)* 83: 1183-1186
- GLEN F, MROSOVSKY N (2004) Antigua revisited : the impact of climate change on sand and nest temperature at a hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) nesting beach. *Global Change Biology* 10, 2036-2045.
- GLEN F, BRODERICK AC, GODLEY BJ, HAYS GC (2005) Patterns in the emergence of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtle hatchlings from their nests. *Marine Biology* 146: 1039-1049.
- GODFREY MH, BARRETO R (1995) Beach vegetation and seafinding orientation of turtle hatchlings. *Bio. Cons.* 74: 29-32.
- GODFREY MH, BARRETO R, MROSOVSKY N (1996) Estimating past and present sex ratios of sea turtles in Surinam. *Can. J. Zool.* 74: 267-277.
- GODFREY MH, BARRETO R, MROSOVSKY N (1997) Metabolically-generated heat of developing eggs and its potential effect on sex ratio of sea turtle hatchlings. *J. Herpet.*, vol 31, No. 4, pp. 616-619.
- GODFREY MH, MROSOVSKY N (1997) Estimating the time between hatching of sea turtles and their emergence from the nest. *Chel. Cons. Biol.* 2(4) 581-585.
- GODFREY MH, MROSOVSKY N (2001) Relative importance of thermal and non-thermal factors on the incubation period of sea turtle eggs. *Chel. Cons. Biol.*, 4(1) : 217-218.
- GODLEY BJ, BRODERICK AC, GLEN AF, HAYS GC (2002) Temperature-dependant sex determination on Ascension Island green turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226: 115-124.
- GRZIMEK (2003) Grzimek's animal life encyclopedia, 2nd edition. Vol 7, Reptiles, edited by M. Hutchins, JB Murphy and N Schlager. Farmington Hill, MI: Gale Group, 451 p.
- HEWAVISENTHI S, PARMENTER CJ (2001) Influence of incubation environment on the development of the flatback turtle (*Natator depressus*). *Copeia*, pp. 668-682.
- HEWAVISENTHI S, PARMENTER CJ (2002) Incubation environment and nest success of the flatback turtle (*Natator depressus*) from a natural nesting beach. *Copeia* (2), pp. 302-312.
- HILTERMAN ML, GOVERSE E (2003) Aspects of nesting and nest success of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) in Suriname, 2002. Guianas Forests and

Enviromental Conservation Project (CFECP). Technical Report, World Wildlife Fund Guianas/Biotopic Foundation, Amsterdam, The Netherlands, 31p.

HITCHINS PM, BOURQUIN O, HITCHINS S (2004) Nesting success of hawksbill turtles (*Erythmochelys imbricate*) on Cousin Island, Seychelles. *J. Zool.*, vol. **264**, Part 4, pp. 383-389.

HOUGHTON JDR, HAYS JC (2001) Asynchronous emergence by loggerhead turtle (*Caretta caretta*) hatchlings. *Naturwissenschaften*, **88**: 133-136.

JANZEN FJ (1993) An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. *Ecology* **74**:332-341.

JUAREZ CERON JA, BARRAGAN ROCHA AR, GOMEZ RUIZ H (1998) Contamination by phthalate ester plasticizers in two marine turtle species. In: FA Abreu-Grobois, R Briseño, R Márquez, and L Sarti (Comps.). Proceedings of the 18th International Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, NOAA Tech. Mem., pp. 346-349, 457 p.

KAMEL SJ, MROSOVSKY N (2004) Nest site selection in leatherbacks, *Dermochelys coriacea* : individual patterns and their consequences. *Anim. Behav.*, **68**, 357-366.

KAPLAN IC (2005) A risk assessment for Pacific Leatherback Turtles (*Dermochelys coriacea*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**: 1710–1719

KASKA Y, DOWNIE R, TIPPETT R, FURNESS RW (1998a) Natural temperature regimes for loggerhead and green turtle nests in the eastern Mediterranean. *Can. J. Zool.* **76**, 723-729.

KASKA Y, DOWNIE R, FURNESS RW (1998b) Abnormal development in sea turtle embryos. In: FA Abreu-Grobois, R Briseño, R Márquez, and L Sarti (Comps.). Proceedings of the 18th International Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, NOAA Tech. Mem., pp. 102-103, 457 p.

KINGSMILL SF, MROSOVSKY N (1982) Sea-finding behaviour of loggerhead hatchlings: the time course of transient circling following unilateral and asynchronous bilateral blindfolding. *Brain Behav. Evol.* **20**: 29-42.

KRAEMER JE, BENNETT SH (1981) Utilization of post-hatching yolk in the loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *Copeia*, pp. 406-411.

LAURENCE WF, FAY M, PARNELL RJ, SOUNGUET GP, FORMIA A (in prep). Rainforest logging threatened endangered sea turtles.

LE GALL JY, LEBEAU A, KOPP J (1985) Evaluation de la production de tortues vertes *Chelonia mydas* nouveau-nées sur les sites de ponte Europa et Tromelin (Océan Indien). *Oceanogr. Trop.* **20**:117 -133.

LIMPUS, CJ (1971) Sea turtle ocean finding behaviour. *Search* **2**, 385 –387.

LORICOURT A (2004) Etude des conditions d'incubation chez la tortue verte (*Chelonia mydas*) sur le site de Saziley, Mayotte. Mémoire de maîtrise de l'université de Pau, France, 22p.

LOVERIDGE A, WILLIAMS E (1957) Revision of the african tortoises and turtles of the sub-order Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **115**: 163-557.

MANN TM (1978) Impact of developed coastline on nesting and hatchling sea turtles in Southeastern Florida. *Flor. Mar. Res. Publ.* **33**: 53-55.

MARCOVALDI MA, BELLINI C, DE CASTILHOS JC, DIAS DA SILVA ACC, GALLO BMG, BAPTISTOTTE C *et al.* (2000). Educational campaign to reduce the impact of

artificial light on sea turtle nesting beaches in Brazil. In: Mosier A, Foley A and Brost B (comp.). 2002. Proceedings of the twentieth annual symposium on sea turtle biology and conservation, pp 358-360. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-477, 369p.

MAROS A, LOUVEAUX A, GODFREY MH, GIRONDOT M (2003) *Scapterus didactylus* (Orthoptera, Gryllotalpidae), predator of leatherback turtle eggs in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. **249**: 289-296.

MAROS A, LOUVEAUX A, LIOT E, MARMET J, GIRONDOT M (2005) Identifying characteristics of *Scaptericus spp.* (Orthoptera: Gryllotalpidae) apparent predators of marine turtle eggs. *Environmental Entomology*, vol. **34**, no. 5, pp. 1063-1070.

MATSUZAWA Y, SATO K, SAKAMOTO W, BJORN DAL KA (2002) Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Mar. Biol.* 140: 639-646.

MAYOR V (2002) Orientation of leatherback turtle hatchlings, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1961), at Sandy Point National Wildlife Refuge, US Virgin Islands. Master's thesis, university of Porto Rico, 54 p.

MCFARLANE RW (1963) Disorientation of loggerhead hatchlings by artificial road lighting. *Copeia* p.153.

MCGOWAN A, BRODERICK AC, DEEMING J, GODLEY BJ, HANCOCK EJ (2001) Dipteran infestation of loggerhead (*Caretta caretta*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtle nests in northern Cyprus. *J. Nat. Hist.* **35**:573-581.

MCGOWAN M, ROWE LV, BRODERICK AC, GODLEY BJ (2001) Nest factors predisposing loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) clutches to infestation by dipteran larvae on northern Cyprus. *Copeia*, 808-12

MILLER JD (1985) Embryology of marine turtles. In: Gans C., Billett F. (Eds.) Biology of the Reptilia Vol.14 Development A. John Wiley and Sons, New York, pp.269-328.

MILLER JD (1999) Determining clutch size and hatching success. In: Eckert KL, Bjorndal KA, Abeu-Grosbois FA and Donnelly M (eds). Research and Management Techniques for the conservation of Sea turtles. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No 4, New York, 257 p, pp.1-6.

MO CL, SALAS I, CABALLERO M (1990) Are Fungi and Bacteria Responsible for Olive Ridley's Egg Loss? In: TH Richardson, JI Richardson and M Donnelly (Eds), 1990. Proceedings of the Tenth Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-278, 286p., pp.249-252.

MORTIMER (1979) Ascension Island: British jeopardize 45 years of conservation. *Marine Turtle Newsletter* 10: 7-8.

MORTIMER JA (1990) The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia*, pp. 802-817.

MROSOVSKY N (1967) How turtles find the sea. *Science Journal* **3**, 52-57.

MROSOVSKY N, CARR A (1967) Preference for light of short wavelengths in hatchling green sea turtles, *Chelonia mydas*, tested on their natural nesting beaches. *Behaviour* **28**: 217-231.

MROSOVSKY N, SHETTLEWORTH SJ (1968) Wavelength preferences and brightness cues in the water-finding behaviour of sea turtles. *Behaviour* **32**, 211-257.

MROSOVSKY N (1970) The influence of the sun's position and elevated cues on the orientation of hatchling sea turtles. *Anim. Behav.* **18**:648-651.

MROSOVSKY N (1972) The water-finding ability of sea turtles. *Brain Behav. Evol.* **5**, pp. 202-225.

MROSOVSKY N, SHETTLEWORTH SJ (1974) Further studies of the sea-finding mechanism in green turtle hatchlings. *Behaviour* **51**: 195-208.

MROSOVSKY N, SHETTLEWORTH SJ (1975) On the orientation circle of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Anim. Behav.* **23**: 568-591.

MROSOVSKY N (1977) Individual differences in the sea-finding mechanism of hatchling leatherback turtles. *Brain Behav. Evol.* **14**: 261-273.

MROSOVSKY N (1978a) Orientation mechanisms of marine turtles. In: Schmidt-Koenig K and Keeton WT, eds. Animal migration, navigation, and homing, symposium held at the university of Tübingen, August 17-20, 1977. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, pp. 412-419.

MROSOVSKY N (1978b) Effects of flashing lights on sea-finding behavior of green turtles. *Behav. Biol.* **22**: 85-91.

MROSOVSKY N, KINGSMILL SF (1985) How turtles find the sea. *Z. Tierpsychol.* **67**, 237-256.

MROSOVSKY N, LAVIN C, GODFREY MH (1995) Thermal effects of condominiums on a turtle beach in Florida. *Bio. Cons.* **74**: 151-156.

MUELLER TL, FOOTE JJ, SPRINKEL JM, SALMON M, BROADWELL A (2000) Loggerhead (*Caretta caretta*) hatchling reactions to coastal roadway lighting and lighting modifications on the west coast of Florida. In: Mosier A, Foley A and Brost B (comp.). 2002. Proceedings of the twentieth annual symposium on sea turtle biology and conservation, pp. 331-332. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-477, 369p.

NKAME NZE V (2006) La dégradation des aires de ponte des tortues marines dans la région de la pointe Pongara. Mémoire de maîtrise, Université Omar Bongo, Libreville, 56p.

OLIVER LJ, SALMON M, WYNEKEN J, HUETER R, CRONIN WJ (2000) Retinal anatomy of hatchling sea turtles: anatomical specializations and behavioral correlates. *Mar. Behav. Physiol.* **33**:233-248.

PACKARD GC, PACKARD MJ (1988) The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. In: Gans C, Huey RB (eds), Biology of the reptilian, Vol 16, Ecology B, Defense and life history. Alan R Liss, New York, pp. 523-605.

PARRIS LB, LAMONT MM, CARTHY RR (2002) Increased incidence of red imported fire ant (*Hymenoptera: Formicidae*) presence in loggerhead sea turtle (Testudines: Cheloniidae) nests and observations of hatchling mortality. *Florida Entomologist* **85**(3), pp. 514-517.

PETERS A, VERHOEVEN KJF (1994) Impact of artificial lighting on the seaward orientation of hatchling loggerhead turtles. *J. Herp.*, vol. **28**, no. 1, pp.112-114.

PETERS A, VERHOEVEN KJF, STRIJBOOSCH H (1994) Hatching and emergence in the Turkish Mediterranean loggerhead turtle, *Caretta caretta*: natural causes for egg and hatchling failure. *Herpetologica*, **50**(3):369-373.

PHILIBOSIAN R (1976) Disorientation of hawksbill turtle hatchlings, *Eretmochelys imbricata*, by stadium lights. *Copeia*, p.824.

- PHILLOTT A, PARMENTER JC (2001) The distribution of failed eggs and the appearance of fungi in artificial nests of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles. *Austr. J. Zool.* **49**(6) 713 – 718.
- PRITCHARD PCH (1982) Nesting of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea* in Pacific Mexico, with a new estimate of the world population status. *Copeia* pp. 741-747.
- RAGOTZKIE R (1959) Mortality of loggerhead turtle eggs from excessive rainfall. *Ecology* **40**:303–305.
- RALPH CR, REINA RD, WALLACE BP, SOTHERLAND PR, SPOTILA JR, PALADINO FV (2005) Effect of egg location and respiratory gas concentrations on developmental success in nests of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Austr. J. Zool.* **53**(5) 289–294.
- REDFEARN E, WYNEKEN J (2000) A comparative approach to understanding sea turtle hatchling metabolism during emergence. In: Mosier A, Foley A and Brost B (comp.). 2002. Proceedings of the twentieth annual symposium on sea turtle biology and conservation, pp. 101-103. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-477, 369p.
- RENOUS S, LESCURE J, GASP JP, BELS V (1989) Caractéristiques du développement embryonnaire de la tortue luth *Dermochelys coriacea*. *Annales Sc. Nat. Zool.*, 13ème série, 10: 197-229.
- ROSS S (1978) Marine Turtle Survey, 1977, Sultanate of Oman. *Marine Turtle Newsletter* 7: 4-5.
- SAKAI H, ICHIHASHI H, SUGANUMA H, TATSUKAWA R (1995) Heavy metal monitoring in sea turtles using eggs. *Mar. Poll. Bull.*, vol. **30**, no. 5, pp. 347-353.
- SALMON M, WYNEKEN J, FRITZ E, LUCAS M (1992) Seafinding by hatchling sea turtles: role of brightness silhouette and beach slope as orientation cues. *Behaviour* **122**, 56-57.
- SALMON M, WYNEKEN J (1994) Orientation by hatchlings sea turtles: mechanisms and implications. *Herpetological Natural History*, **2**(1), pp 13-24.
- SALMON M, WITHERINGTON BE (1995) Artificial lighting and seafinding by loggerhead hatchlings: evidence for lunar modulation. *Copeia* **4**, 931-938.
- SALMON M (2003) Artificial night lighting and sea turtles. *Biologist* **50** (4), 163-168.
- SALMON M (2005) Part III, Reptiles and Amphibians. In: Rich C, Longcore T (eds) Ecological consequences of artificial night lighting. Island Press, Washington, 420 p., pp. 63-71.
- SCHNARS JL, STANDORA EA (2001) Secondary sea-finding cues in olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) hatchlings. In: Coyne M. S. and Clark R. D., compilers. 2004. Proceedings of the twenty-first annual symposium on sea turtle biology and conservation, p81, NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-528, 368p.
- SCHWANDT AJ, WILLIAMS KL, STEYERMARK AC, SPOTILA J, PALADINO FV (1996) Hatching Success of the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*) in Natural Nests at Playa Grande, Costa Rica. In: JA Keinath, DE Barnard, JA Musick and BA Bell, 1996. Proceedings of the Fifteenth Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-387, 355p., p.290.
- SPOTILA JR, DUNHAM AE, LESLIE AJ, STEYERMARK AC, PLOTKIN PT, PALADINO FV (1996) Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: are leatherback turtles going extinct? *Chel. Con. Biol.* **2**(2): 209-222.

- SPOTILA JR, REINA RD, STEYERMARK AC, PLOTKIN PT, PALADINO FV (2000) Pacific leatherback turtles face extinction. *Nature*, **405**: 529-530.
- STANCYK SE (1982) Non-human predators of sea turtles and their control. In: Bjorndal K A (Ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp.139–152.
- TUXBURY S, SALMON M, BROADWELL A (2001) Seafinding orientation of hatchlings exposed to filtered lighting: effects of varying beach conditions. In: Coyne MS and Clark R D (comp.). 2004. *Proceedings of the twenty-first annual symposium on sea turtle biology and conservation*, p341-343, NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-528, 368p.
- TUXBURY SM, SALMON M (2005) Competitive interactions between artificial lighting and natural cues during seafinding by hatchling marine turtles. *Bio. Cons.* **121**: 311-316.
- VANDE WEGHE JP (2005). *Les Parcs Nationaux du Gabon. Akanda et Pongara. Plages et mangroves*. Eds Wildlife Conservation Society, Libreville, Gabon.
- VAN RHIJN FA (1979) Optic orientation in hatchlings of the sea turtle *Chelonia mydas*. I. Brightness: not the only optic cue in sea-finding orientation. *Mar. Behav. Physiol.* **6**, 105-21.
- VAN RHIJN FA, VAN GORKOM JC (1983) Optic orientation in hatchlings of the sea turtle *Chelonia mydas*. III. Sea-finding behaviour: the role of photic and visual orientation in animals walking on the spot under laboratory conditions. *Mar. Behav. Phys.* **9**, 211-228.
- VASQUEZ GF, REYES MC, FERNANDEZ G, AGUAYO JEC, SHARMA VK (1997) Contamination in marine turtle (*Dermochelys coriacea*) egg shells of Playon de Mexiquillo, Michoacan, Mexico. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **58**: 326-333.
- VERHAGE B, MOUNDJIM EB, LIVINGSTONE SR (2006) Quatre années de suivi de tortues marines dans le complexe d'aires protégées de Gamba, Gabon, Afrique Centrale. Libreville : WWF, 77 p.
- VERHEIJEN FJ (1958) The mechanisms of the trapping effect of artificial light sources upon animals. *Arch. Neerl. Zool.*, **13**, 1.
- VERHEIJEN FJ (1985). Photopollution: Artificial light optic spatial control systems fail to cope with. Incidents, causation, remedies. *Exp. Biol.* **44**: 1-18.
- WALLACE BP, SOTHERLAND PR, SPOTILA JR, REINA RD, FRANKS BF, PALADINO FV (2004) Biotic and abiotic factors affect the nest environment of embryonic leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Phys. Biochem. Zool.*, vol. **77**, no. 3, pp. 423-432.
- WHITMORE CP, DUTTON PH (1985) Infertility, Embryonic Mortality and Nest-site Selection in Leatherback and Green Sea Turtles in Suriname. *Bio. Cons.* **34**(3):251-272.
- WITHERINGTON BE, BJORNDAL KA (1991a) Influences of wavelength and intensity on hatchling sea turtle phototaxis: implications for sea-finding behavior. *Copeia*, pp. 1060-1069.
- WITHERINGTON BE, BJORNDAL KA (1991b) Influences of artificial lighting on the seaward orientation of hatchling loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Bio. Cons.* **55**:139-149.
- WITHERINGTON BE, CRADY C, BOLEN L (1996) A “hatchling orientation index” for assessing orientation disruption from artificial lighting. In: JA Keinath, DE Barnard, JA Musick and BA Bell (eds.) *Proceedings of the Fifteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, pp. 344-347. NOAA Tech. Mem. NMFS–SEFSC–387, 531 p.

WITHERINGTON BE, MARTIN RE (1996) Understanding, assessing and resolving light-pollution problems on sea turtle nesting beaches. Florida Marine Research Institute Technical Report TR-2, 73p.

WITHERINGTON BE (1997) The problem of photopollution for sea turtles and other nocturnal animals. In: Clemmons J. R., Buchholz R. (Eds.). Behavioral Approaches to Conservation in the Wild. Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 303 –328.

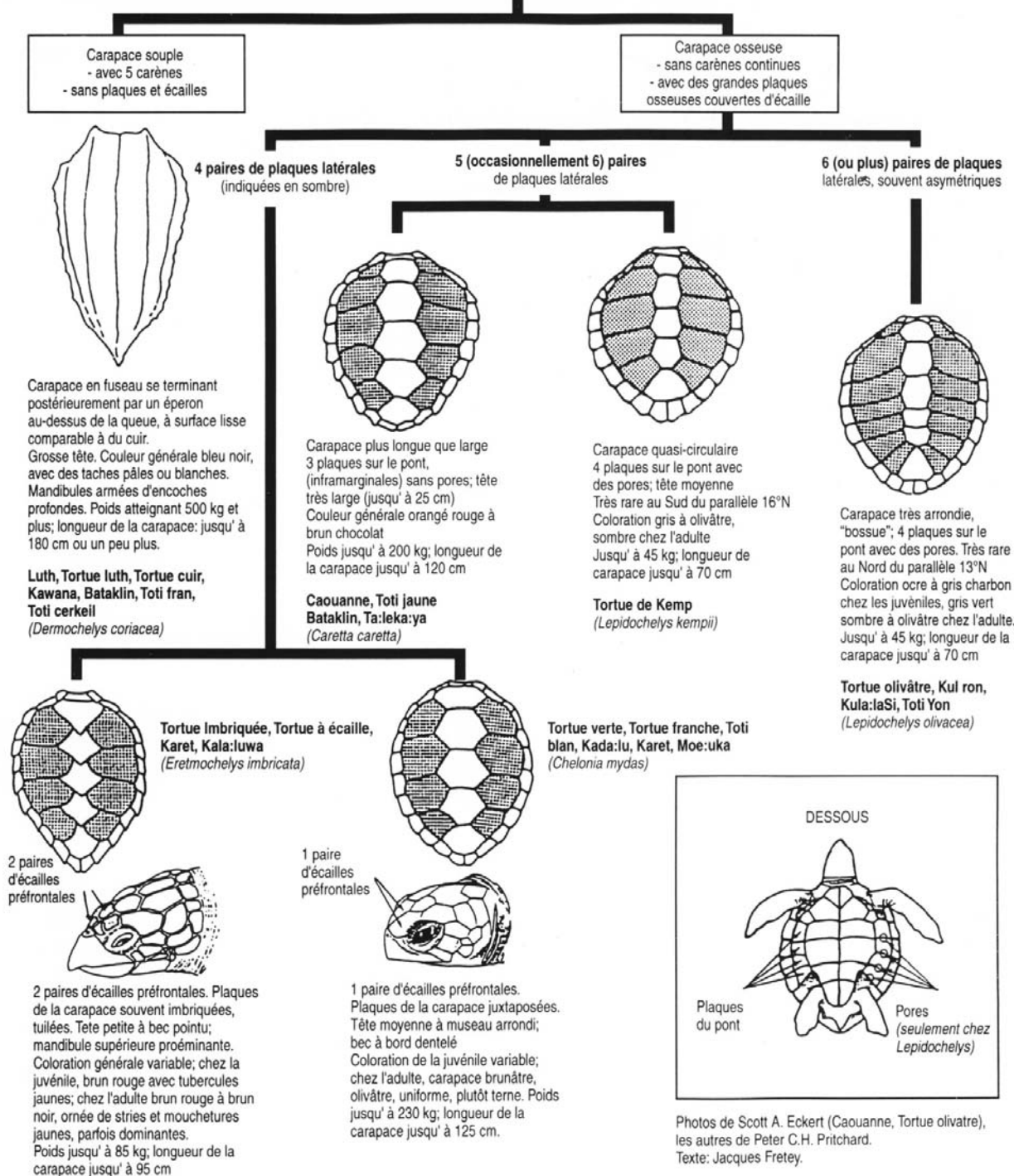
WOLCOTT TG (1978) Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators ? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **31**:67-82.

WYNEKEN J, BURKE TJ, SALMON M, PEDERSEN DK (1988) Egg failure in natural and relocated sea turtle nests. *J. Herpet.* **22**, 88-96.

ANNEXES

Tortues marines de l'Atlantique

CLÉ DE DÉTERMINATION



TAXONOMIE

Classe des Reptiles
Sous-classe des Anapsides
Ordre des Testudinés
Famille des *Dermochelyidae*
Genre *Dermochelys*
Nom d'espèce : *Dermochelys coriacea*
Nom commun : tortue luth, leatherback (anglais)

STATUT

L'espèce est inscrite sur la liste rouge de l'UICN et classée « en danger critique ». Ce statut est défini comme « faisant face à un risque très élevé d'extinction à l'état sauvage, dans un futur proche. L'espèce est classée en Annexe 1 de la CITES.

MORPHOLOGIE

Taille : 121 à 183 cm

Poids : 250-700 kg

La tortue luth est la plus grande espèce de tortue marine. Elle est dépourvue d'écailles épidermiques. Elle possède une pseudo-carapace, constituée d'un cuir épais recouvrant une épaisse couche de graisse. La pseudo-carapace noir bleuté a 7 stries longitudinales blanches. Les os de la carapace ont été perdus, mais il existe une mosaïque de plusieurs centaines de petits os dermiques sous la peau. Les nageoires antérieures, dépourvues de griffes, sont beaucoup plus longues que dans les autres espèces.

ALIMENTATION

La tortue luth a un régime carnivore. Elle se nourrit essentiellement de méduses, qu'elle suit au cours de ses migrations. La tortue luth est une espèce pélagique, qui doit respirer en surface, mais elle est capable de plonger à des profondeurs de plus de 1000m.

L'œsophage des tortues luth présente des diverticules en forme d'épines, orientés vers l'arrière, qui retiennent les proies gélatineuses.

DISTRIBUTION

La tortue luth a la plus large distribution parmi l'ensemble des Reptiles, des eaux tropicales jusqu'aux eaux froides et tempérées, entre lesquelles elle effectue de grandes migrations au cours de son cycle de vie.

La tortue luth est adaptée au froid. La température corporelle provient de la chaleur générée par l'activité musculaire, tandis que les pertes sont ralenties par l'inertie thermique due à la grande taille corporelle, à l'épaisseur de la couche graisseuse sous-cutanée isolante. Elle bénéficie également d'un système circulatoire à contre-courant dans les membres.

Les plages de ponte de la tortue luth sont tropicales ou subtropicales :

- Océan Atlantique Ouest et Caraïbes : des côtes de Floride, jusqu'au sud du Brésil. La côte Nord de l'Amérique du Sud (Guyane française, Surinam) est une zone de ponte majeure.
- Océan Atlantique Est : Afrique de l'ouest et centrale, depuis la Mauritanie jusqu'à l'Angola. La côte Sud du Gabon et la côte Nord du Congo constituent une zone de ponte majeure.
- Océan Pacifique : Malaisie, Indonésie, Mexique, Costa Rica, Nord de l'Australie.
- Océan Indien : Sri Lanka.

REPRODUCTION

La tortue luth est ovipare. Elle dépose ses œufs dans le sable, exclusivement sur des plages de ponte tropicales ou subtropicales. Les femelles atteignent la maturité sexuelle vers 13-14 ans. Elles pondent en moyenne 5 ou 6 fois par saison (jusqu'à 11), tous les 2 ou 3 ans. Les femelles montrent une grande fidélité au site de ponte, bien que ce comportement soit moins marqué chez la tortue luth que dans les autres espèces de tortues marines. A chaque ponte, la femelle dépose environ 80 oeufs sphériques (49-65 mm de diamètre), pesant 70 à 90 g et environ 30 œufs sans jaune, de taille inférieure.

L'incubation dure 50-78 jours (en moyenne 60-68 jours) et produit des femelles à haute température, des mâles à basse température.

Les premières années de développement sont mal connues ; on parle d'« années perdues », pendant lesquelles les juvéniles fréquentent probablement des zones océaniques à la recherche de nourriture.

Annexe 3 : Caractéristiques du modèle mixte choisi pour prédire l'orientation des nouveau-nés de tortue luth sur la plage de Pongara (d'après le logiciel R).

```
summary(lme(Track~as.factor(Elight>100)*as.factor(Posi)+Moon,
random=~as.factor(Elight>100)+Moon|as.factor(Nid),weight=varPower(),
data=tor))
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: tor2

AIC	BIC	logLik
6183.401	6261.177	-3074.700

Random effects:

Formula: ~as.factor(Elight > 100) + Moon | as.factor(Nid)

Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization

	StdDev	Corr
(Intercept)	10.12683	(Intr) a.(E>1
as.factor(Elight > 100)TRUE	24.61103	-0.863
Moon	15.87521	-0.942 0.907
Residual	10.83933	

Variance function:

Structure: Power of variance covariate

Formula: ~fitted(.)

Parameter estimates:

power
0.3330654

Fixed effects: Track ~ as.factor(Elight > 100) * as.factor(Posi) + Moon

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	6.31875	10.72797	685	0.588998	0.5561
as.factor(Elight > 100)TRUE	38.63710	16.13733	32	2.394268	0.0227
as.factor(Posi)2	-3.96671	13.03374	32	-0.304342	0.7628
as.factor(Posi)3	10.30764	11.43842	32	0.901143	0.3742
as.factor(Posi)4	74.58125	20.90206	32	3.568128	0.0012
Moon	-12.70603	4.52985	32	-2.804958	0.0085
as.factor(Elight > 100)TRUE:as.factor(Posi)2	-29.45547	23.10923	32	-1.274619	0.2116
as.factor(Elight > 100)TRUE:as.factor(Posi)3	-38.40422	17.81331	32	-2.155929	0.0387
as.factor(Elight > 100)TRUE:as.factor(Posi)4	-72.05352	32.87952	32	-2.191441	0.0358

Standardized Within-Group Residuals:

Min	Q1	Med	Q3	Max
-6.3960208	-0.2880783	-0.0194075	0.2415741	6.3365602

Number of Observations: 726

Number of Groups: 41

ETUDE DU SUCCES REPRODUCTIF DE LA TORTUE LUTH (*Dermochelys coriacea*) SUR LA PLAGE DE PONGARA AU GABON :

DEVENIR DES NIDS ET ORIENTATION DES NOUVEAU-NES

BOURGEOIS Stéphanie

RESUME

La première partie bibliographique présente le développement normal jusqu'à l'émergence et les conditions environnementales d'incubation d'un œuf de tortue marine, ainsi que les principales causes d'arrêt de développement à différents stades. Les stimuli et les mécanismes induisant l'orientation des nouveau-nés jusqu'à l'océan sont ensuite décrits, dans les conditions naturelles et en présence de photopollution.

La seconde partie présente un travail de terrain, réalisé en mars et avril 2006, sur une plage du Parc National de Pongara, au sud-ouest de Libreville, au Gabon. La production de nouveau-nés a été évaluée dans 43 nids naturels de tortue luth.

Tous les nids ayant produit au moins un nouveau-né ont été excavés. La taille moyenne des pontes était de 61,6 œufs. Le succès d'éclosion moyen était bon (70,9 %) et le taux de fertilité apparente était supérieur à 80 %. Les malformations embryonnaires étaient exceptionnelles. L'échec des œufs était fortement associé à l'infection microbienne et à la prédation, probablement secondaires à la mortalité embryonnaire.

La direction de toutes les traces individualisables des nouveau-nés a été enregistrée et analysée à l'aide d'un modèle linéaire mixte, pour évaluer le rôle des lumières artificielles de Libreville et des signaux naturels sur l'orientation des nouveau-nés. Il apparaît que les billes de bois et l'érosion compensent l'impact négatif de la photopollution sur cette plage, dans les zones où elles sont présentes.

MOTS CLES

Reproduction, incubation, animaux nouveau-nés, orientation, lumière artificielle, Gabon (Afrique), Chélonien, *Dermochelys coriacea*, tortue luth.

JURY

Président : Pr.

Directeur : Pr. CHERMETTE

Assesseur : Pr. ENRIQUEZ

ADRESSE DE L'AUTEUR

38, rue de la Côte

92350 Le Plessis Robinson

**REPRODUCTIVE SUCCESS OF LEATHERBACK TURTLE (*Dermochelys coriacea*) IN PONGARA NATIONAL PARK, GABON:
NESTS DEVELOPMENT AND HATCHLINGS ORIENTATION**

BOURGEOIS Stéphanie

SUMMARY

The first part is a bibliography, concerning normal development and environmental conditions during incubation of sea turtles eggs and the major factors causing egg failure at several stages. Cues and mechanisms inducing hatchlings orientation to the sea are described, in natural conditions as with photopollution.

The second part is related to the personal field work during March and April 2006, in Pongara National Park, south-east from Libreville, Gabon. Hatchlings production was examined in 43 natural nests of Leatherback.

All the successful nests were excavated. Overall clutch size averaged 61,6 eggs. Mean hatching success was high (70,9 %) and the apparent fertility rate was higher than 80 %. Developmental abnormalities were exceptional. Egg failure was associated with microbial infection and crabs predation, probably as secondary factors.

The direction of all the hatchlings whose track was individualized was recorded and analyzed with a linear mixed model to assess the impact of artificial lights from Libreville and from natural cues on hatchlings seafinding. It appeared that logs and erosion decrease the negative impact of photopollution, in the parts of the beach where they are present.

KEYWORDS

Reproduction, incubation, hatchling, orientation, artificial light, Gabon (Africa), Chelonian, *Dermochelys coriacea*, leatherback turtle.

JURY

President: Pr.

Director: Pr. CHERMETTE

Assessor: Pr. ENRIQUEZ

AUTHOR'S ADDRESS:

38, rue de la côte

92350 Le Plessis Robinson