

CARACTERISATION DES POPULATIONS REPRODUCTRICES FEMELLES DE TORTUES IMBRIQUEES (ERETMOCHELYS IMBRICATA) EN MARTINIQUE

THESE

pour obtenir le titre de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

MAGDIC Christelle

Née le 17/11/1995 à CARCASSONNE (11)

Directeur de thèse : M. Stéphane BERTAGNOLI

JURY

PRESIDENT :
M. Alexis VALENTIN

Professeur à l'Université Paul Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Stéphane BERTAGNOLI
Mme Hanna MILA

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Liste des directeurs/assesseurs de thèse de doctorat vétérinaire

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie, thérapeutique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et industrie des aliments d'origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, statistiques, modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la reproduction, endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie médicale animale et comparée*

PROFESSEURS 1^{ère} CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et industrie des aliments*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, anatomie pathologique*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et thérapeutique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des ruminants*

PROFESSEURS 2^{ème} CLASSE

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des équidés et des carnivores*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation animale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, imagerie médicale*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles*
- M. **RABOISSON Didier**, *Médecine de population et économie de la santé animale*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la reproduction*
- Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et industrie des denrées alimentaires d'origine animale*
- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et mathématiques*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
- Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et infectiologie*

MAITRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **BRET Lydie**, *Physique et chimie biologiques et médicales*
- Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
- M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie, imagerie médicale*
- M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
- Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie, bactériologie, pathologie infectieuse*
- Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et industrie des aliments*
- M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et industrie des aliments*
- M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
- Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
- Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*
- Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie, analgésie*
- M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des équidés*
- Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
- M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
- M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire, maladies animales réglementées*
- Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

INGENIEURS DE RECHERCHE

- M. **AUMANN Marcel**, *Urgences, soins intensifs*
- M. **AUVRAY Frédéric**, *Santé digestive, pathogénie et commensalisme des entérobactéries*
- M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie des ruminants*
- M. **CROVILLE Guillaume**, *Virologie et génomique cliniques*
- Mme **DEBREUQUE Maud**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- Mme **DIDIER Caroline**, *Anesthésie, analgésie*
- Mme **DUPOUY GUIRAUTE Véronique**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
- Mme **GAILLARD Elodie**, *Urgences, soins intensifs*
- Mme **GEFFRE Anne**, *Biologie médicale animale et comparée*
- Mme **GRISEZ Christelle**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **JEUNESSE Elisabeth**, *Bonnes pratiques de laboratoire*
- Mme **PRESSANTI Charline**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **RAMON PORTUGAL Félipe**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
- M. **REYNOLDS Brice**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- Mme **ROUCH BUCK Pétra**, *Médecine préventive*

REMERCIEMENTS

À Monsieur le Professeur Alexis Valentin

Praticien Hospitalier et professeur des Universités à la Faculté des Sciences Pharmaceutiques de Toulouse

Zoologie et Parasitologie

Pour nous avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury.
Veuillez trouver ici le témoignage de notre profond respect.

À Madame le Docteur Hanna Mila

Maître de conférences à l'école Nationale Vétérinaire de Toulouse

Reproduction

Pour m'avoir fait l'honneur d'être assesseur de cette thèse.
Hommages respectueux.

À Monsieur le Docteur Stéphane Bertagnoli

Professeur à l'école Nationale Vétérinaire de Toulouse

Virologie et infectiologie

Pour avoir accepté de diriger ces travaux,
Sincères remerciements pour votre accompagnement tout au long de sa réalisation, votre gentillesse, votre disponibilité et vos conseils.
Toute ma gratitude et mon estime.

À Monsieur Benjamin de Montgolfier

Directeur du bureau d'études AQUASEARCH

Pour m'avoir confié la réalisation de ce sujet de thèse. Sincères remerciements pour m'avoir encadrée pour ce passionnant projet.
Toute ma reconnaissance.

À toute l'équipe d'AQUASEARCH

Pour votre aide dans la récolte des données de terrain et leur traitement. Merci pour votre soutien et votre efficacité.
Toute mon amitié.

Table des matières

I. État des connaissances sur les populations reproductrices de tortues imbriquées en Martinique.....	13
A. Cycle de vie des tortues marines	13
1. Les espèces de tortues marines dans le monde	13
2. Les différents stades de vie des tortues marines	14
3. Le système de navigation des tortues marines	19
B. Généralités sur les tortues imbriquées	19
1. Leur répartition géographique	19
2. Caractéristiques physiques générales	21
3. Alimentation	23
C. Reproduction des tortues imbriquées dans les Caraïbes	23
1. Caractéristiques de la reproduction chez les individus matures.....	23
2. Caractéristiques de la nidification	24
3. Déroulement de la ponte	25
4. Incubation, éclosion et émergence	26
D. Situation actuelle des tortues imbriquées	27
1. La législation autour de <i>E. imbricata</i>	27
2. Le braconnage en Martinique	29
II. Travail de terrain.....	31
A. Le suivi de traces matinal à l'échelle de l'île	31
1. Un projet mené dans le cadre des plans d'actions tortues marines.....	31
2. Protocole et sites d'études	31
3. Les plages suivies par les étudiants d'Aquasearch	32
B. Caractérisation des tortues imbriquées en ponte	32
1. Étude des femelles en ponte : le suivi de pontes nocturnes.....	32
2. Étude du succès reproductif des femelles : l'excavation des nids	33

3.	Choix de la période d'étude.....	33
4.	Choix des sites d'études	33
5.	Protocole des suivis de pontes nocturnes.....	38
6.	Protocole de l'excavation des œufs	40
C.	Base de données	43
D.	Analyses statistiques	44
1.	ANOVA à un facteur.....	44
2.	Recherche de corrélation linéaire	44
3.	Pourcentage.....	45
III.	Résultats.....	46
A.	Le suivi de traces matinal dans le cadre des plans d'action.....	46
B.	Le suivi de pontes nocturnes.....	46
1.	Effort d'échantillonnage	46
2.	Sargasses sur les plages	48
3.	Nombre de pontes observées	49
4.	Caractérisation de la taille des tortues imbriquées	56
5.	Caractérisation de la ponte des tortues imbriquées.....	63
6.	Corrélation durée de ponte – nombre d'œufs pondus.....	73
7.	Vitesse de ponte	76
8.	Corrélation vitesse de ponte – nombre d'œufs pondus	77
9.	Corrélation longueur carapace – nombre d'œufs pondus.....	78
10.	Durée jusqu'à l'émergence	79
C.	L'excavation des nids.....	79
1.	Les nids excavés.....	79
2.	Résultats excavations	81
3.	Succès de l'éclosion	82
4.	Succès de l'émergence	82
IV.	Discussion.....	84

A. Suivi matinaux	84
B. Suivis de ponte nocturne	84
1. Nombre de pontes observées	84
2. Caractérisation de la taille des tortues imbriquées	85
3. Caractérisation de la ponte des tortues imbriquées	88
C. Excavation des nids	92
Conclusion	95
BIBLIOGRAPHIE.....	97
ANNEXES.....	105

Table des figures

Figure 1 : Cycle de vie des tortues marines.....	14
Figure 2 : Coupe schématique d'un nid de tortue marine	15
Figure 3 : Émergence de tortues imbriquées	16
Figure 4 : Arribadas des tortues de Kemp au Mexique.....	18
Figure 5 : Carte de répartition de <i>E. imbricata</i>	20
Figure 6 : Carte des sites de nidification des tortues imbriquées dans le monde en 2006.....	21
Figure 7 : Tortue imbriquée	22
Figure 8 : Ponte d'une tortue imbriquée aux Salines en Martinique.....	25
Figure 9 : Tortue imbriquée retournant à la mer après la ponte.....	26
Figure 10 : Carte du périmètre du Parc naturel marin de Martinique.....	29
Figure 11 : Carte des plages suivies par les étudiants d'Aquasearch dans le cadre du PNA 2020-2029.....	32
Figure 12 : Carte des quatre plages suivies en 2020.....	34
Figure 13 : Exemple de découpage de la plage en quatre zones.....	35
Figure 14 : Plage des Salines vue du ciel	36
Figure 15 : Plage du Diamant vue du ciel	37
Figure 16 : Plage de Madiana vue du ciel.....	38
Figure 17 : Photo d'une bague d'identification observée sur une tortue imbriquée au Diamant	39
Figure 18 : Œuf en cours d'éclosion	42
Figure 19 : Œufs non éclos	43
Figure 20 : Mort embryonnaire moyenne.....	43
Figure 21 : Échouage « moyen » de sargasses sur la plage du Diamant.....	49
Figure 22 : Nombre de pontes de tortues imbriquées observées par site et par semaine au cours des suivis nocturnes de 2020	50
Figure 23 : Nombre de pontes de tortues imbriquées rapporté au nombre de suivis par semaine et par site au cours des suivis nocturnes de 2020 sites	51

Figure 24 : Nombre de pontes observées par semaine lors des suivis nocturnes réalisés en 2021 sur les trois sites	52
Figure 25 : Nombre de pontes de tortues imbriquées rapporté au nombre de suivis par semaine et par site au cours des suivis nocturnes de 2021.....	53
Figure 26 : Nombre de pontes de tortues imbriquées par suivi nocturne en juillet 2020 et en juillet 2021 sur la plage de Grande Anse des Salines	54
Figure 27 : Nombre de pontes de tortues imbriquées par suivi nocturne en juillet 2020 et en juillet 2021 sur la plage du Diamant	55
Figure 28 : Nombre de pontes de tortues imbriquées par suivi nocturne en juillet 2020 et en juillet 2021 sur la plage de Madiana	56
Figure 29 : Longueurs moyennes des carapaces des tortues observées en ponte lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 sur les trois sites	57
Figure 30 : Longueurs moyennes des carapaces des tortues imbriquées observées en ponte lors des suivis nocturnes en 2021 sur les trois sites	58
Figure 31 : Largeur moyenne des carapaces des tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 sur les trois sites	59
Figure 32 : Ratios longueur/largeur des carapaces de tortues imbriquées observées par sites lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021	60
Figure 33 : Corrélation longueur-largeur des carapaces mesurées des tortues imbriquées en 2020 et 2021.....	61
Figure 34 : Répartition des ratios longueur/largeur des carapaces de tortues imbriquées mesurées lors des suivis de pontes nocturnes en 2020 et 2021	62
Figure 35 : Corrélation longueur-largeur des carapaces mesurées des tortues imbriquées en 2020 et 2021, en retirant les quatre valeurs considérées comme extrêmes	63
Figure 36 : Activités de ponte des tortues imbriquées observées à Grande Anse des Salines au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021	64
Figure 37 : Activités de ponte des tortues imbriquées observées au Diamant au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021	65
Figure 38 : Activités de ponte des tortues imbriquées observées à Madiana au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021	66
Figure 39 : Pourcentage d’aller-retours sans ponte des tortues imbriquées observées lors des différentes phases de restriction sanitaire sur la plage de Grande Anse des Salines pendant les suivis nocturnes de 2021.....	67

Figure 40 : Pourcentage d’aller-retours sans ponte des tortues imbriquées observées lors des différentes phases de restriction sanitaire sur la plage du Diamant pendant les suivis nocturnes de 2021.....	67
Figure 41 : Pourcentage d’aller-retours sans ponte des tortues imbriquées observées lors des différentes phases de restriction sanitaire sur la plage de Madiana pendant les suivis nocturnes de 2021.....	68
Figure 42 : Lieux de pontes des tortues imbriquées observées sur la plage de Grande Anse des Salines en 2020, 2021 et 2020-2021	69
Figure 43 : Lieux de pontes des tortues imbriquées observées sur la plage du Diamant en 2020, 2021 et 2020-2021	69
Figure 44 : Lieux de pontes des tortues imbriquées observées sur la plage de Madiana en 2020, 2021 et 2020-2021	70
Figure 45 : Durée de ponte moyenne des tortues imbriquées observées en ponte lors des suivis nocturnes en 2020 et 2021, sur les trois sites	71
Figure 46 : Nombre moyen d'œufs pondus par tortue imbriquée observées en ponte sur les trois sites au cours des suivis nocturnes en 2020 et 2021.....	73
Figure 47 : Durée de ponte en fonction du nombre d'œufs pondus par les tortues imbriquées observées en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana	74
Figure 48 : Pourcentage des ratios durée de ponte / nombre d'œufs pondus, par ordre croissant, pour les tortues imbriquées observées en ponte en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana	75
Figure 49 : Durée de ponte en fonction du nombre d'œufs, sans les valeurs extrêmes, pour les tortues observées en ponte en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana.....	76
Figure 50 : Vitesse de ponte moyenne en œufs/minute des tortues imbriquées observées en ponte pendant les suivis nocturnes de 2020 et 2021	77
Figure 51 : Vitesse de ponte en fonction du nombre d'œufs, pour les tortues observées en ponte en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana.	78
Figure 52 : Corrélacion nombre d'œufs pondus - longueur de la carapace des tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana.....	79
Figure 53 : Traces de ponte des tortues luth, verte et imbriquée	105

Table des tableaux

Tableau 1 : Statuts des espèces de tortues marines dans le monde et en Martinique (UICN 2020a; The IUCN Red List of Threatened Species 2021).....	13
Tableau 2 : Modèle des stades de vie de <i>E. imbricata</i> , par classe d'âge, dans le Sud-Ouest du Pacifique.....	22
Tableau 3 : Nombre de nuits échantillonnées lors des suivis de traces matinaux par année.	46
Tableau 4 : Nombre de nuits échantillonnées et de traces répertoriées lors des suivis de traces matinaux par secteur et par année.....	46
Tableau 5 : Nombre de suivis nocturnes effectués pour chaque site par semaine en 2020...	47
Tableau 6 : Activités des tortues observées sur les quatre sites lors des suivis de pontes nocturnes en 2020.....	47
Tableau 7 : Activités des tortues observées sur les trois sites lors des suivis de pontes nocturnes en 2021.....	48
Tableau 8 : Niveau d'échouage des sargasses sur la plage du Diamant au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021	49
Tableau 9 : Nombre de pontes de tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes en 2020 sur les trois sites.....	50
Tableau 10 : Nombre de pontes de tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes en 2021 sur les trois sites.....	52
Tableau 11 : Nombre de carapaces de tortues mesurées sur chaque site en 2020 et 2021...	56
Tableau 12 : Nombre de tortues observées lors des suivis nocturnes, par site et par année, pour lesquelles les durées de pontes ont pu être mesurées.....	70
Tableau 13 : Nombre de nids comptés par rapport au nombre de pontes observées pour chaque site	72
Tableau 14 : Nombre de nids repérés lors des suivis matinaux et excavés 70 jours plus tard	80
Tableau 15 : Nombre de nids repérés lors des suivis nocturnes et excavés 70 jours plus tard	80
Tableau 16 : Résultats des excavations réalisées en 2021.....	81
Tableau 17 : Succès de l'éclosion pour les quatre nids excavés	82
Tableau 18 : Succès de l'émergence pour les quatre nids excavés	82

Tableau 19 – Annexe 2 : Plages suivies en 2021 dans le cadre du protocole de suivi de traces matinales du PNA 106

Table des abréviations

ANOVA : Analysis Of Variance (Analyse de la variance)

°C : Degrés Celsius

Cm : centimètres

Km : kilomètres

Min : minutes

PNA : Plan National d'Action

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN en anglais)

Introduction

Les tortues marines, reptiles préhistoriques appartenant à l'ordre des *Testudines*, parcourent les océans depuis 110 millions d'années (Calcagno 2017). Il en existe sept espèces dans le monde, qui effectuent leur migration au gré de leur stade physiologique, pour presque toujours revenir dans les eaux qui les ont vu naître (Calcagno 2017; Fretay, Triplet 2020). La Martinique, à la frontière entre l'océan Atlantique et la mer des Caraïbes, en accueille régulièrement trois espèces : la Tortue luth, *Dermochelys coriacea*, la Tortue verte, *Chelonia mydas* et la Tortue imbriquée ou Tortue Caret, *Eretmochelys imbricata*. Deux autres espèces sont aussi présentes, de manière beaucoup plus anecdotique : la tortue olivâtre, *Lepidochelys olivacea* et la tortue caouanne, *Caretta caretta* (UICN 2020a). Tandis que la tortue verte vient majoritairement pour s'y nourrir, on observe essentiellement des juvéniles effectuant leur croissance en se nourrissant sur les herbiers de l'île (Dow et al. 2007; UICN 2020a), la tortue luth vient s'y reproduire : cette dernière est très peu observée en phase d'alimentation dans les eaux proches de la Martinique, on ne l'aperçoit qu'en pleine mer et sur les plages de ponte, pendant la période de reproduction (Dow et al. 2007; Crillon, Cuzange 2018). La tortue imbriquée, quant à elle, se nourrit fréquemment sur les récifs coraliens de l'île, et s'y reproduit à chaque saison de ponte (Dow et al. 2007; Chevalier, Lartiges 2001a). Cette dernière, chassée pour ses écailles aux Antilles jusqu'à l'interdiction de cette pratique en France en 1973 par la CITES (*Convention on International Trade of Endangered Species*), est aujourd'hui classée en danger critique d'extinction sur la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) (Laurent 2013; Crillon, Cuzange 2018; UICN 2020a).

Plusieurs plans d'actions et de restauration des tortues marines et de leurs habitats ont été mis en œuvre dans les Antilles depuis 2006. Aujourd'hui, c'est le PNA (Plan National d'Action) tortues marines des Antilles 2020-2029, qui est cours en Martinique, Guadeloupe et St-Martin. Il a pour but la restauration des populations des tortues vertes et des tortues imbriquées sur ces îles (Crillon, Cuzange 2018).

Diverses études ont montré que selon les milieux, les populations reproductrices de tortues imbriquées, et leur succès reproductif, pouvaient différer (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a; dei Marcovaldi et al. 2014; Chatting et al. 2018a). Ainsi, dans le Golfe Persique, où les conditions sont très arides, les femelles sont plus petites et pondent moins d'œufs que dans la plupart des autres régions du monde (Chatting et al. 2018a). Au sein même de l'arc caribéen, il semblerait que certains paramètres changent, par exemple, la durée de l'incubation des œufs est plus courte sur la plage de Celestun que sur celle de Isla Holbox, qui sont pourtant toute deux des plages de la péninsule de Yucatán au Mexique (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a). De fait, malgré les suivis réguliers des tortues imbriquées nidifiant sur les plages martiniquaises, via les différents plans d'actions mis en place depuis 2006 (Crillon, Cuzange 2018) et des suivis GPS menés avec des balises Argos sur certains individus (Nivière et al. 2018a), on manque de données permettant de caractériser réellement cette

population de tortues imbriquées. Nous ignorons par exemple quelles sont les caractéristiques physiques des femelles se reproduisant en Martinique.

Nous manquons de publications renseignant leurs plages de pontes favorites ainsi que la localisation préférentielle des nids sur les sites de ponte. Les caractéristiques de leur ponte (nombre d'œufs, durée de ponte, etc.) et de leur succès reproductif sont également méconnus.

La Martinique est une zone de ponte importante au sein des Caraïbes (Chevalier, Lartiges 2001a). De plus, il y a peu de mélanges entre les populations de tortues imbriquées de l'arc caribéen, surtout concernant les femelles (Bass et al. 1996; Velez-Zuazo et al. 2008). Une perte de diversité génétique dans une population semblant se répercuter sur les populations voisines (González-Garza et al. 2015), la disparition des tortues imbriquées se reproduisant en Martinique pourrait avoir un impact néfaste sur toute cette espèce, en particulier concernant la diversité génétique.

L'objectif de cette étude est de caractériser les populations reproductrices femelles de tortues imbriquées, leur ponte, ainsi que leur succès reproductif, afin de mieux comprendre et donc de mieux protéger cette espèce, ainsi que son habitat, et de proposer des mesures de préservation adéquates à l'échelle de la Martinique.

I. État des connaissances sur les populations reproductrices de tortues imbriquées en Martinique

A. Cycle de vie des tortues marines

1. Les espèces de tortues marines dans le monde

Les tortues marines sont des reptiles retournés à la vie marine il y a plus de 110 millions d'années (Calcagno 2017). Elles font partie de l'ordre des *Testudines*, et il en existe actuellement sept espèces qui sont subdivisées en deux familles : les *Dermochelyidae* et les *Cheloniidae*. La famille des dermochélyidés ne contient qu'une seule espèce de tortues marines : la tortue luth (*Dermochelys coriacea*). C'est la seule à ne pas avoir d'écaillés sur sa carapace. La famille des chéloniidés comprend les six autres espèces : la tortue caouanne (*Caretta caretta*), la tortue verte (*Chelonia mydas*), la tortue de Kemp (*Lepidochelys kempii*), la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*), la tortue plate (*Natator depressus*) et la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*) (Lescure 2001; Calcagno 2017).

Six des sept espèces de tortues marines sont classées sur la liste rouge des espèces menacées (Tableau 1) (*The IUCN Red List of Threatened Species 2021*).

Tableau 1 : Statuts des espèces de tortues marines dans le monde et en Martinique (UICN 2020a; *The IUCN Red List of Threatened Species 2021*) (Les tortues non soumises à évaluation sont celles dont la présence est marginale sur l'île.)

Espèces de tortues marines	Statut liste rouge mondiale	Statut liste rouge Martinique
Tortue luth	Vulnérable	Vulnérable
Tortue caouanne	Vulnérable	Non soumise à évaluation
Tortue verte	En voie de disparition	En danger critique d'extinction
Tortue de Kemp	En danger critique d'extinction	Non présente sur l'île
Tortue olivâtre	Vulnérable	Non soumise à évaluation
Tortue imbriquée	En danger critique d'extinction	Vulnérable
Tortue plate	Manque de données	Non présente sur l'île

2. Les différents stades de vie des tortues marines

Le cycle de vie des tortues marines se déroule pour sa plus grande partie en mer, dans des zones et avec une alimentation bien différentes selon les stades physiologiques. Une seule étape, finalement la plus importante, se déroule sur la terre ferme : la ponte. On divise le cycle de vie des tortues marines en six stades : stade œuf, stade nouveau-né, stade juvénile pélagique, stade juvénile benthique, stade subadulte et stade adulte (Figure 1) (Chevalier, Lartiges 2001a; Lescure 2001).

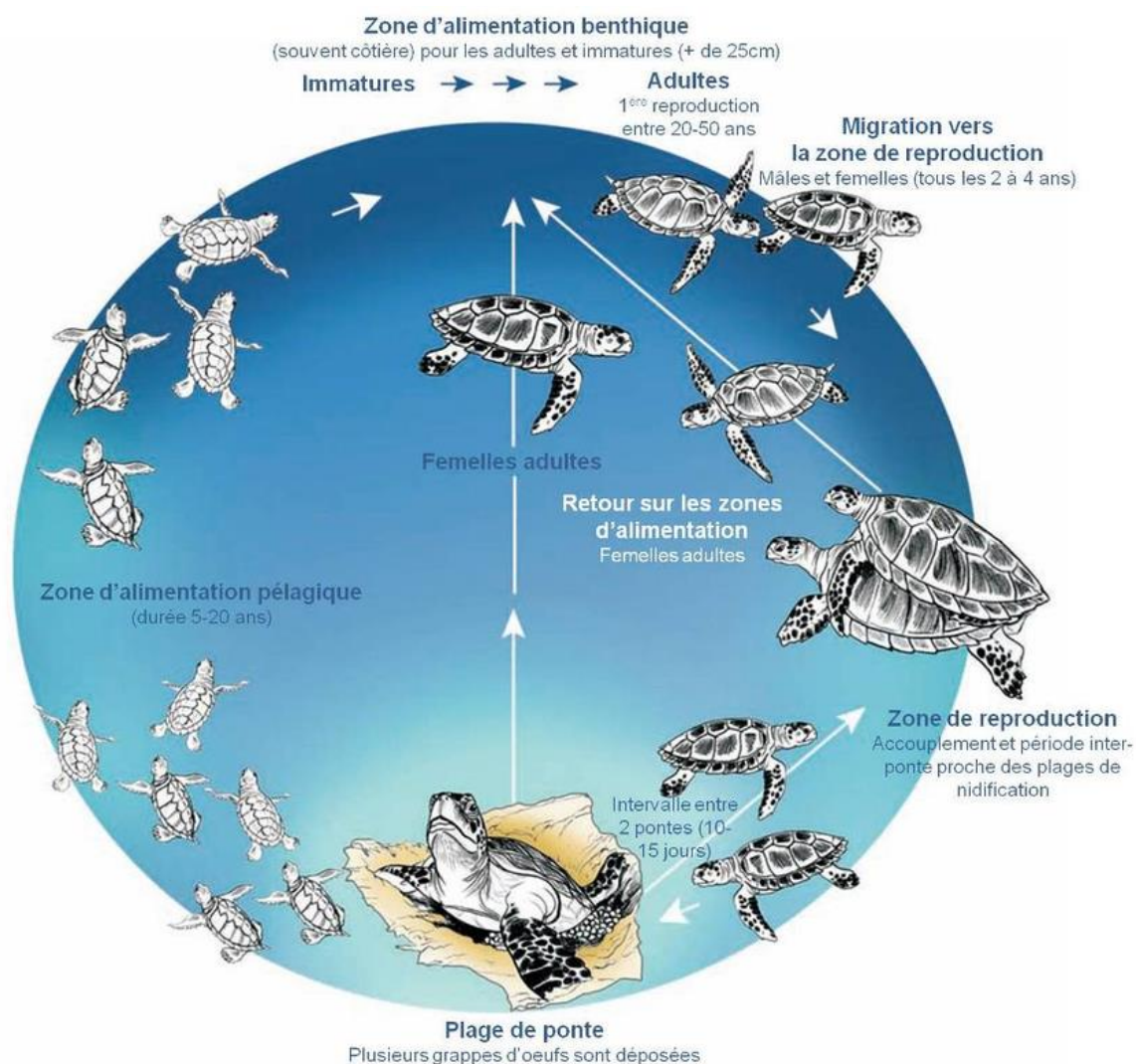


Figure 1 : Cycle de vie des tortues marines (Crillon, Cuzange 2018)

a) Stade œuf

Le stade œuf, ou incubation, débute avec la ponte des œufs sur la plage et se termine par l'éclosion. Il dure environ deux mois, mais peut varier de six à treize semaines selon la température de l'air, du substrat et selon les précipitations moyennes et accumulées durant l'incubation (Chevalier, Lartiges 2001a; Montero et al. 2018). Les extrêmes de température

pour une incubation réussie sont de 28°C minimum et 34°C maximum. La durée d'incubation diminue avec l'augmentation de température (Chevalier, Lartiges 2001a; Calcagno 2017).

Un nid est composé d'un puit d'une profondeur variant de 30 à 80 cm selon les espèces. Il est élargi dans sa partie inférieure, où sont déposés les œufs, c'est la chambre d'incubation. Chez la tortue verte et la tortue caouanne, une cuvette corporelle surplombe le nid (Figure 2) (Fretay, Triplet 2020). Les coquilles d'œufs sont poreuses, ce qui permet les échanges de gaz et d'eau nécessaires à la survie des embryons. (Bourjea, Sauvignet, Ciccione 2017).

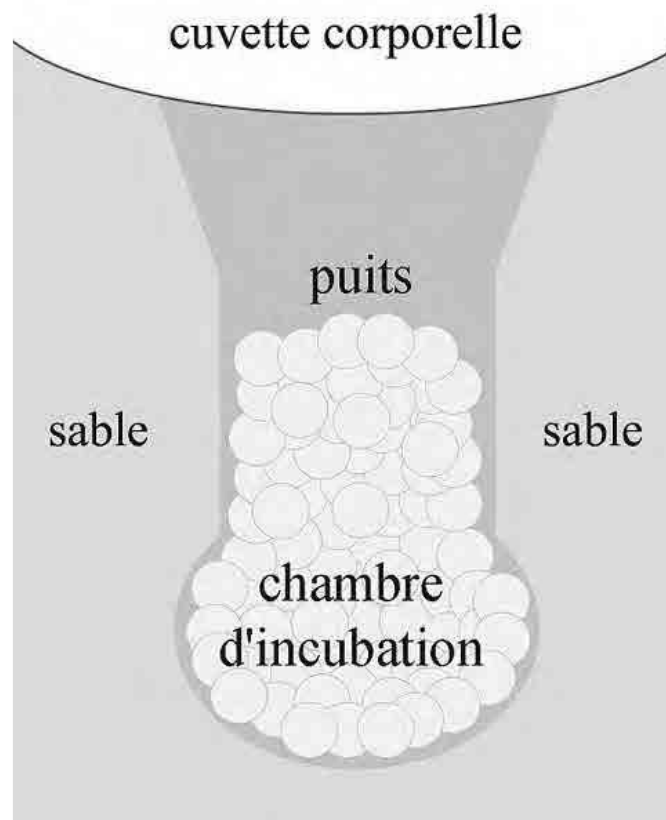


Figure 2 : Coupe schématique d'un nid de tortue marine (Fretay, Triplet 2020)

La température a aussi un rôle déterminant sur le sexe-ratio des embryons : en dessous d'une température pivot de 28 à 31°C, les individus produits sont des mâles, et au-dessus ce sont des femelles. Cette température est située aux alentours de 29°C aux Antilles. Elle dépend de l'emplacement du nid sur la plage, de sa latitude, de la couleur du sable, et de la période de l'année (Chevalier, Lartiges 2001a; Laurent 2013).

b) Stade nouveau-né

Au terme de l'incubation, les nouveau-nés utilisent leur caroncule située à l'extrémité de leur bec supérieur pour percer les différentes membranes qui les entourent : c'est l'éclosion (Fretay, Triplet 2020). S'ensuit une étape de remontée du nid, qui prend généralement trois à cinq jours, mais qui peut aller jusqu'à neuf jours, et qui aboutit à la sortie du nid, appelée émergence (Chevalier, Lartiges 2001a; Hitchins, Bourquin, Hitchins 2004; Laurent 2013;

Calcagno 2017; Fretay, Triplet 2020). Après la remontée du nid, les tortillons attendent à quelques centimètres de la surface qu'il y ait un changement de température, ce qui constitue le signal pour émerger et gagner la mer (Figure 3). Aussi, cette émergence a lieu le plus souvent la nuit, ce qui permet d'éviter les fortes chaleurs et l'exposition aux prédateurs. Les nouveau-nés s'orientent selon la pente de la plage et vers l'horizon le plus lumineux à savoir le reflet de la lune et des étoiles sur la mer. Il arrive également que les émergences aient lieu en pleine journée. En outre, certains nouveau-nés, un peu en retard sur les autres, sortent du nid un à deux jours après les autres (Chevalier, Lartiges 2001a; Laurent 2013; Calcagno 2017; Fretay, Triplet 2020).



Figure 3 : Émergence de tortues imbriquées (Bureau of Land management 2015)

Les nouveau-nés sont particulièrement vulnérables et beaucoup, à cause des obstacles sur la plage (branchages, trous, cailloux, algues, etc.), des prédateurs (oiseaux, crabes, chiens, rats, mangoustes, etc.), ou parce qu'ils sont désorientés (pollution lumineuse), n'arrivent pas à la mer (Laurent 2013; Calcagno 2017).

Des études ont montré qu'une période d'incubation plus longue, favorisée par une température d'incubation plus basse, influence la morphologie et les performances locomotrices des tortillons. Le succès de l'émergence serait plus élevé, et les tortillons auraient lors de l'éclosion une carapace plus large, des nageoires plus longues et se déplaceraient plus rapidement sur la plage (Booth 2017; Laloë et al. 2017; Kobayashi et al. 2018).

Arrivés dans l'eau, les nouveau-nés nagent vers le large pendant 24h, à contre-courant. C'est ce que l'on appelle la « période frénétique ». Là encore, ils font face à de multiples prédateurs (oiseaux, requins, etc.) (Chevalier, Lartiges 2001a; Laurent 2013; Calcagno 2017).

c) Stade juvénile pélagique

Pendant ce stade, les jeunes tortues résident au large dans un habitat dit « pouponnière » et se laissent porter par les courants. Elles se nourrissent de plancton. Cette étape dure plusieurs années, appelées les « années perdues » ou « *lost years* », car on ne possède que peu de données sur cette phase du cycle (Chevalier, Lartiges 2001a; Laurent 2013; Fretay, Triplet 2020).

La température de l'eau influence les performances de nage et le taux de croissance des jeunes tortues. Une eau plus chaude améliore les performances de nage et permet une croissance plus rapide des jeunes, dans les premières semaines de vie (Kobayashi et al. 2018).

d) Stade juvénile benthique

Arrivées à une certaine taille, les tortues marines reviennent le long des côtes et passent plusieurs années, parfois plusieurs dizaines d'années, dans un habitat de croissance, où elles continuent leur développement jusqu'à atteindre leur maturité sexuelle. C'est à ce stade que s'effectuent les modifications du comportement alimentaire, de défense vis-à-vis des prédateurs, etc. Cette phase prend fin avec le début de la puberté de l'individu (Chevalier, Lartiges 2001 ; Fretay, Triplet 2020). Les courants océaniques, qui déterminent la migration des juvéniles pendant les « *lost years* », jouent un rôle déterminant dans le recrutement des jeunes individus sur les zones d'alimentation et de croissance (Blumenthal et al. 2009).

e) Stade subadulte

Ce stade a lieu dans l'habitat de croissance décrit dans le paragraphe précédent. Les tortues immatures peuvent aussi migrer vers d'autres zones d'alimentation, mais elles côtoient en général rarement les adultes. Cette étape du cycle se caractérise par le développement des caractères sexuels secondaires. Le critère le plus visible est la taille de la queue qui reste petite chez les femelles tandis qu'elle s'allonge et s'élargit chez les mâles (Chevalier, Lartiges 2001a; Lescure 2001).

f) Stade adulte

Arrivée à maturité sexuelle, les adultes mâles et femelles alternent leurs habitats entre zone d'alimentation et zone de reproduction. Ce sont parfois les mêmes habitats. La migration des adultes vers les aires de reproduction peut être particulièrement longue, jusqu'à plusieurs milliers de kilomètres (Lescure 2001). Les femelles peuvent en effet être relativement fidèles à leur zone de ponte, c'est le « natal homing ». Certaines espèces le sont plus que d'autres : la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*) et la tortue verte (*Chelonia mydas*) par exemple

sont extrêmement fidèles à leur plage de ponte, tandis que la tortue luth (*Dermochelys coriacea*) et la tortue caouanne (*Caretta caretta*) le sont bien moins. Les mâles, eux, semblent un peu plus « libres » que les femelles, mais effectuent tout de même une grande migration pour aller dans leur zone de reproduction (Bass et al. 1996; Chevalier, Lartiges 2001a; Laurent 2013; Natoli et al. 2017).

L'accouplement, qui dure généralement plusieurs heures, a lieu au large, à la surface ou sous l'eau, à proximité des zones de ponte. Les femelles possèdent un spermathèque, qui permet de stocker les spermatozoïdes tout le long de la saison de reproduction. Plusieurs mâles peuvent donc féconder la même femelle (Bourjea, Sauvignet, Ciccione 2017; Natoli et al. 2017). Les femelles vont ensuite pondre sur la plage ; elles effectuent plusieurs pontes à quelques jours d'intervalle. Les zones de ponte sur la plage varient selon les espèces de tortues marines (Chevalier, Lartiges 2001a; Calcagno 2017).

Phénomène particulier et inexpliqué : les tortues olivâtres (*Lepidochelys olivacea*) et les tortues de Kemp (*Lepidochelys kempii*) se regroupent par centaines pour pondre en même temps sur certaines plages d'Amérique centrale, c'est ce que l'on appelle les « arribadas » (Figure 4) (Laurent 2013).



Figure 4 : Arribadas des tortues de Kemp au Mexique (Hrcheng 2017)

Les femelles peuvent pondre entre 300 et 600 œufs au cours d'une saison de ponte. Les adultes regagnent ensuite les zones d'alimentation. En général, il y a un intervalle de deux à trois ans entre deux saisons de ponte, le temps de reconstituer les réserves graisseuses nécessaires à la migration, l'accouplement et la ponte. Parfois, mais rarement, les femelles pondent deux années de suite (Chevalier, Lartiges 2001a; Fretay, Triplet 2020).

3. Le système de navigation des tortues marines

Les tortues marines, à tous les stades de leur vie, sont de grandes migratrices, et la capacité des adultes à traverser les océans pour retrouver leur plage de ponte ne cesse d'interroger les scientifiques (Lohmann, Hester, Lohmann 1999). Pendant leurs grandes migrations, les tortues alternent les phases de navigation et les phases stationnaires, au cours desquelles elles font le point sur leur situation géographique, et rectifient leur trajectoire (Shimada et al. 2016). Aujourd'hui, il est acquis qu'elles utilisent le champ magnétique terrestre pour s'orienter. Celui-ci leur permettrait en effet de se diriger et de savoir à n'importe quel moment où elles se trouvent. C'est ce qui explique qu'elles ne suivent pas forcément les courants lors de leurs migrations, et qu'elles parviennent à retrouver sans difficulté de toutes petites îles isolées au milieu des mers et océans (Lohmann, Hester, Lohmann 1999; Calcagno 2017). Elles utilisent cependant d'autres modes d'orientation : on suppose qu'elles arrivent à détecter, utiliser et combiner différents signaux chimiques et environnementaux tels que les odeurs, l'intensité du vent, les courants, la luminosité, etc., pour se repérer (Painter, Plochocka 2019).

On dénote quelques différences dans ce système de navigation selon le stade physiologique de la tortue. Les nouveau-nés s'imprègnent lors de l'émergence des signaux chimiques et plus particulièrement de l'odeur de leur plage de naissance (Bourjea, Sauvignet, Ciccione 2017). Ils utilisent ensuite les vagues pour se guider, et ne sauraient pas, au début, s'orienter via les champs magnétiques (Lohmann, Salmon, Wyneken 1990). Les juvéniles, eux, ont acquis une capacité de navigation semblable à celle d'un GPS, qui leur permet de migrer vers les zones d'alimentation et de croissance (Lohmann et al. 2004). Les adultes utilisent les signaux environnementaux non pas pour effectuer leur grande migration pour la reproduction, mais pour reconnaître une zone de ponte, une fois que leur navigation via les champs magnétiques les a amenées assez près des zones de reproduction (Lohmann, Hester, Lohmann 1999; Painter, Plochocka 2019). On observe d'ailleurs lors des pontes que les femelles s'arrêtent régulièrement pendant la montée sur la plage pour humer l'air (observation directe).

En outre, les tortues luths possèdent une tache sur leur face crâniale dorsale, appelée tache pinéale, qui leur permettrait de détecter la luminosité, également pour s'orienter (Calcagno 2017).

B. Généralités sur les tortues imbriquées

1. Leur répartition géographique

E. imbricata est présente dans presque toutes les mers et océans, dans des zones tropicales et tempérées centrées sur l'équateur. On la retrouve, comme le montre la carte ci-dessous (Figure 5) dans l'océan Indien, dans l'océan Atlantique, dans l'océan Pacifique, dans la mer méditerranée, dans la mer des Caraïbes, etc. (Chevalier, Lartiges 2001a; Calcagno 2017).

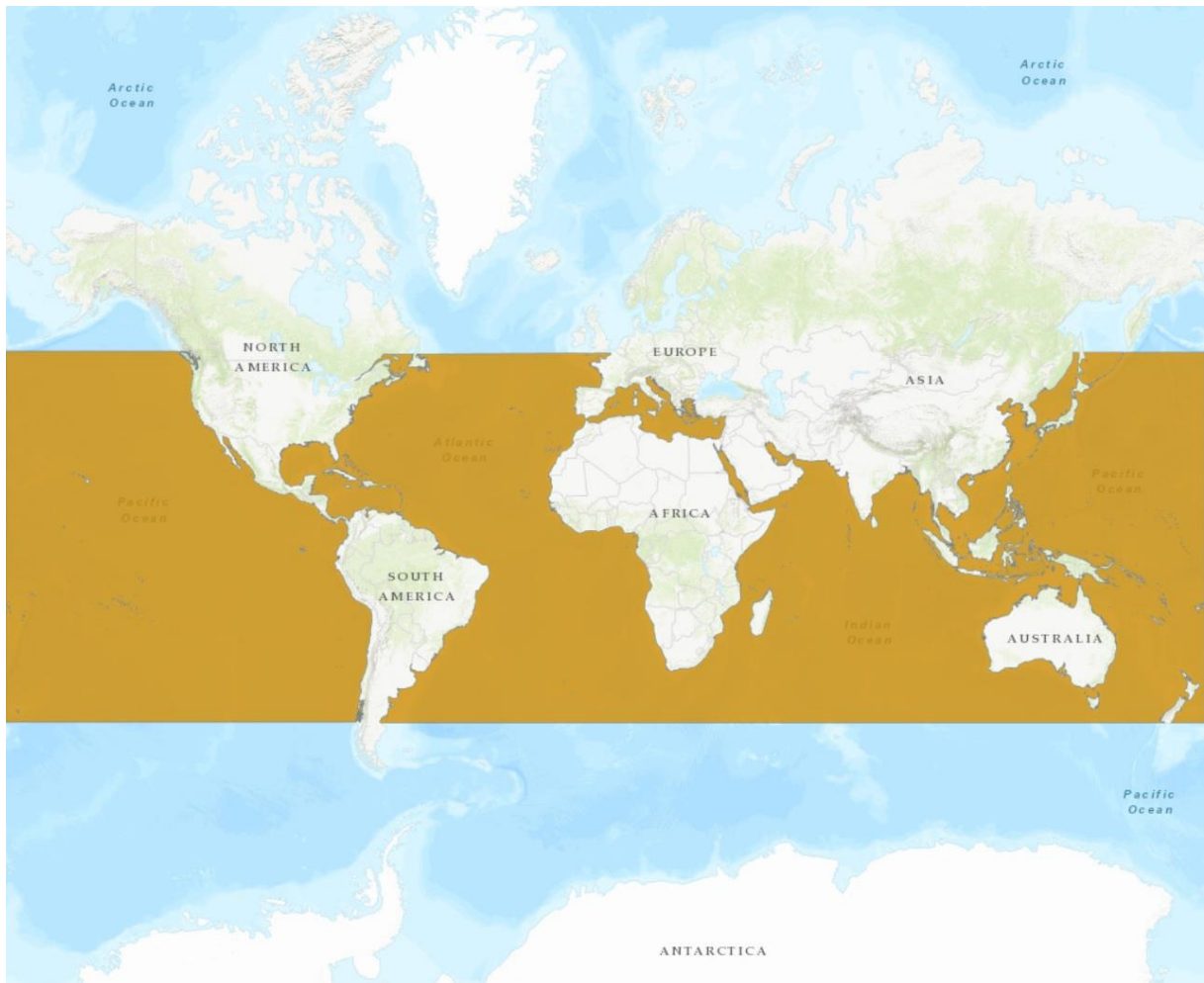


Figure 5 : Carte de répartition de *E. imbricata* (Mortimer 2008)

Le magazine scientifique SWOT a publié dans son volume 3 une carte des sites de nidification des tortues imbriquées répertoriés dans le monde en 2006. On peut y constater l'étendue du territoire de ponte de cette dernière (Figure 6).

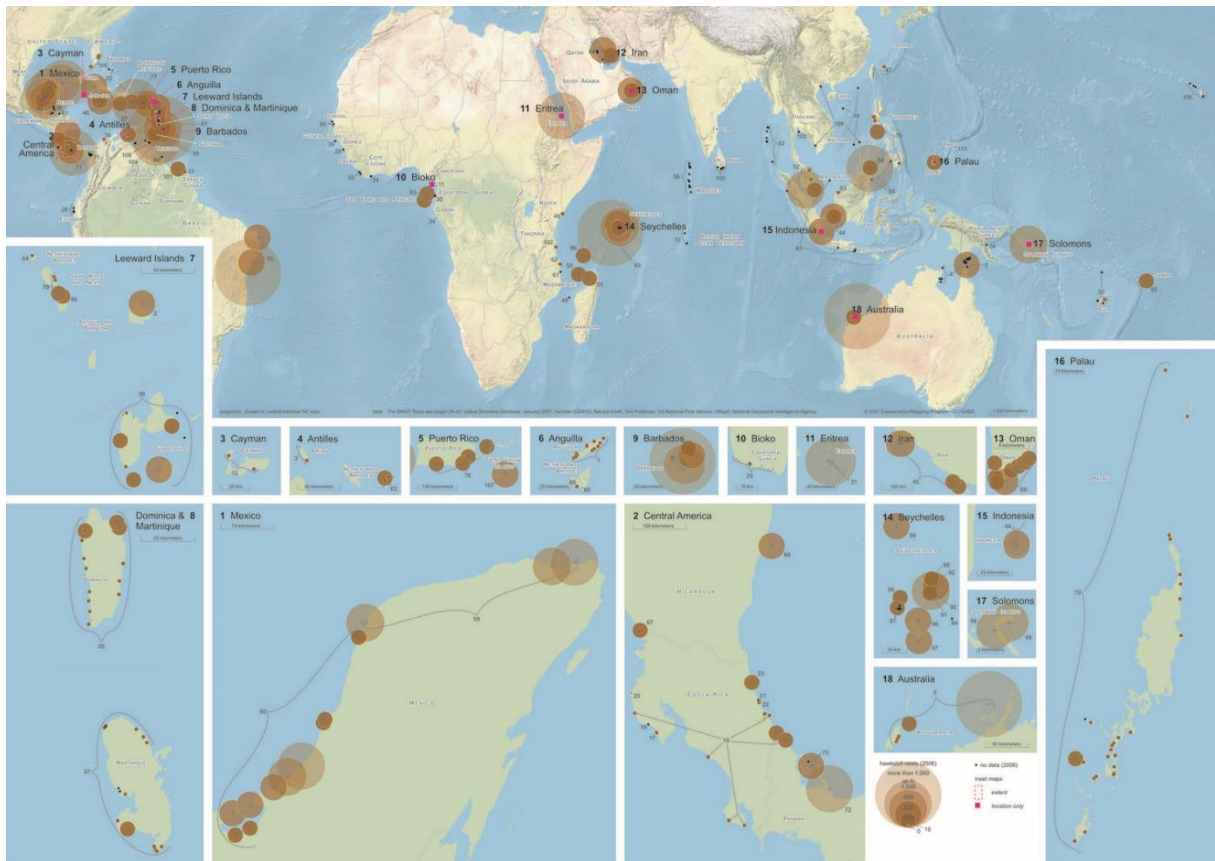


Figure 6 : Carte des sites de nidification des tortues imbriquées dans le monde en 2006 (Mast et al. 2008)

La plupart des colonies nichant dans les Caraïbes sont assez petites. En effet, plus de la moitié des pays des Caraïbes rapportent moins de 25 montées de tortues sur les plages par an. Seules trois régions des Caraïbes en comptabilisent plus de 1000 par an : Mona Island à Puerto Rico, la côte ouest des Barbades et Punta Xen au Mexique (Dow et al. 2007). L'île de Guadeloupe dans les Petites Antilles accueille également une importante population de tortues imbriquées : pas moins de 200 femelles pondent chaque année sur les deux plages des Trois-Ilets et de Folle Anse (Kamel, Delcroix 2009).

La tortue imbriquée reste, en dehors des périodes migratoires, sur les fonds côtiers peu profonds, au niveau majoritairement des récifs coralliens (Laurent 2013; Crillon, Cuzange 2018).

2. Caractéristiques physiques générales

Avec ses belles écailles et son bec crochu, la tortue imbriquée est facilement reconnaissable. En effet, sa carapace osseuse est constituée d'écailles larges, brune-orange avec des stries et des mouchetures noires et jaunes, qui sont imbriquées à la manière des tuiles d'un toit. Sa tête est effilée et son bec rappelle celui d'un faucon, d'où son nom anglais « hawksbill turtle ». Elle possède deux paires d'écailles préfrontales. La partie postérieure de sa carapace est dentelée, même si cette dentelure a tendance à se lisser avec le temps. Sa carapace est

revêtue de quatre plaques latérales de chaque côté (Figure 7) (Chevalier, Lartiges 2001a; Lescure 2001; Laurent 2013).



Figure 7 : Tortue imbriquée (Rogers 2011)

Adulte, elle pèse de 60 à 90 kg en moyenne, pour une taille variant de 60 à 120 cm (Calcagno 2017). Son poids maximal est de 130 kg, mais elle dépasse rarement les 100 kg (Chevalier, Lartiges 2001a; Lescure 2001). Une étude menée sur 41 tortues imbriquées dans l'état de Rio Grande Do Norte au Brésil, pendant les saisons de ponte de 2011 et 2012, corrobore ces données en calculant que le poids moyen des femelles venues pondre au début de la saison était de 82,2 kg \pm 11,7 kg (Goldberg et al. 2013).

Le Tableau 2 ci-dessous résume les tailles moyennes des tortues imbriquées aux différents stade de leur cycle, dans le Sud-Ouest du Pacifique. A noter qu'aux Antilles, les juvéniles rejoignent les zones benthiques plutôt à une taille de 25 cm, contre 35 cm dans le Sud-Ouest du Pacifique (Chevalier, Lartiges 2001a; Fretay, Triplet 2020).

Tableau 2 : Modèle des stades de vie de *E. imbricata*, par classe d'âge, dans le Sud-Ouest du Pacifique (Fretay, Triplet 2020)

Stade	Classe d'âge (années)	Habitat	Taille : longueur carapace (cm)
Nouveau-né	1	Océanique	4 - ?
Juvénile pélagique	2-4	Océanique	? - 35
Juvénile océanique	5-14	Zones benthiques	35 - 50
Subadulte	15-34	Habitat de croissance	50 - 80
Adulte	+ 35	Aire d'alimentation + aire d'accouplement	80

3. Alimentation

Omnivore, la tortue imbriquée se nourrit d'éponges, de crustacés, d'oursins, de mollusques, de petits poissons, d'ascidies, de calmars, etc., qu'elle arrive à attraper à l'aide de son bec, ou rhamphothèque, crochu. Il lui arrive également de manger les fruits des palétuviers (Laurent 2013; Fretay, Triplet 2020). Des observations directes dans les Caraïbes, le Pacifique, l'océan Indien et l'océan Atlantique ont permis de constater qu'elle se nourrit aussi de corail bulle des genres *Physogyra* et *Plerogyra* (Obura et al. 2010).

E. imbricata cherche sa nourriture dans les habitats benthiques : les récifs coralliens, où elle trouve ses aliments favoris dans les creux des coraux, et la mangrove (Laurent 2013; Fretay, Triplet 2020). C'est grâce à sa dossière épaisse qu'elle peut se permettre d'aller sur les récifs de corail sans risquer de se blesser (Fretay, Triplet 2020).

Dans la Caraïbe, les éponges constituent plus de 90% du régime alimentaire d'*E. imbricata*. Ces éponges appartiennent pour la majeure partie à trois ordres : *Astrosporida*, *Hadromerida* et *Spirosporida* (Crillon, Cuzange 2018). Au contraire, dans le Pacifique, les tortues imbriquées semblent être plus omnivores que spongivores, et s'alimentent autant dans les mangroves que sur les récifs coralliens, pour consommer majoritairement des macroalgues et des invertébrés (Méndez-Salgado et al. 2020).

En outre, on retrouve de plus en plus, du fait de l'altération des récifs coralliens, des tortues imbriquées se nourrissant sur les herbiers, là où s'alimentent les tortues vertes (*C. mydas*). Cela n'a pas d'impact sur leur croissance, et cette cohabitation ne semble être délétère ni pour *E. imbricata*, ni pour *C. mydas* (Bjorndal, Bolten 2010).

A noter que pendant la saison de ponte, les tortues imbriquées ne se nourrissent pas. Elles ont auparavant fait des réserves, avant d'entamer leur migration. Elles recommenceraient à s'alimenter pendant et juste après leur migration post saison de ponte (Goldberg et al. 2013).

C. Reproduction des tortues imbriquées dans les Caraïbes

1. Caractéristiques de la reproduction chez les individus matures

Les tortues imbriquées des Caraïbes sont sexuellement matures aux alentours de 18 à 23 ans (Crillon, Cuzange 2018). Les femelles mesurent alors, d'après une étude réalisée en Guadeloupe, $87,9 \pm 4,2$ cm en moyenne mais peuvent atteindre jusqu'à 99 cm de long. A noter que cette longueur est en réalité celle de leur carapace (Kamel, Delcroix 2009).

Devenues adultes, les tortues entament leur migration vers les zones de reproduction. Les populations nidifiant en Martinique proviennent de diverses zones d'alimentation réparties dans toute la Caraïbe (Laurent 2013; Crillon, Cuzange 2018). Des suivis GPS à l'aide de balises Argos effectués sur 11 tortues femelles et 2 mâles venus s'accoupler et, pour les femelles,

pondre en Martinique en 2008, ont révélé des migrations vers le Nicaragua, les Grenades, les îles Grenadines, St Lucie, les Bahamas et les îles Turks et Caïques (Nivière et al. 2018a). Les zones d'alimentation brésiliennes accueillent également des tortues caribéennes (Vilaça et al. 2013a).

Chez cette espèce, la philopatrie natale est très marquée, parfois à la plage près, même si les mâles, et plus rarement les femelles, font ponctuellement quelques entorses à la règle (Bowen et al. 2007; Vilaça et al. 2013a; Natoli et al. 2017; Nivière et al. 2018a). Si ces infidélités permettent d'empêcher les isolations alléliques entre les colonies, elles ne sont pas assez importantes pour permettre de restaurer le pattern génétique d'une colonie qui viendrait à disparaître (Bass et al. 1996; González-Garza et al. 2015).

La multi-paternité est justement un phénomène qui permet d'augmenter la taille efficace d'une population donnée, donc qui favorise la diversité génétique (Pearse, Anderson 2009). Pour rappel, la taille efficace d'une population est le nombre d'individus d'une population qui participe réellement à la population génétiquement parlant (Lorange, Trenkel 2017). Cependant, la tortue imbriquée ne la pratique que très peu. En effet, une étude réalisée au Mexique en 2015, comparant la diversité génétique des femelles nidifiant sur la péninsule de Yucatán avec celles des tortillons émergents, a montré que seuls 3 nids sur 50 étaient concernés par la multi-paternité (González-Garza et al. 2015).

2. Caractéristiques de la nidification

La période de ponte des tortues imbriquées en Martinique, identique à celle de toute la Caraïbe, s'étend d'avril à septembre, avec un pic de ponte en juin - juillet. Des pontes éparées ont cependant lieu toute l'année (Laurent 2013; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a; Chevalier, Lartiges 2001a).

Les tortues imbriquées reviennent pondre en moyenne tous les deux à trois ans (Chevalier, Lartiges 2001a; Velez-Zuazo et al. 2008). En Guadeloupe, elles reviennent tous les $2,24 \pm 0,47$ ans, mais il arrive que certaines pondent deux années d'affilée (Kamel, Delcroix 2009). Au cours d'une saison, au Mexique, elles pondent en moyenne 2,2 fois, avec des variations allant de deux à cinq pontes (Cuevas et al. 2006). Elles pondent environ tous les 15 à 17 jours (Cuevas et al. 2006; Kamel, Delcroix 2009).

Légères, agiles, et bien protégées par leur solide carapace, les tortues imbriquées n'hésitent pas à braver rochers, racines et autres obstacles naturels présents sur la plage, afin de trouver le lieu le plus approprié pour une ponte et une incubation réussies (Fretay, Triplet 2020).

De fait, si la littérature hésite à désigner une préférence des tortues caribéennes pour la lisière (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a; Kamel, Mrosovsky 2005a), la bande sableuse (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a), la basse végétation (Kamel, Mrosovsky 2005a) ou la forêt (Cuevas et al. 2006) ; sur l'île de la Martinique, le plan de

restauration de 2006 semble avoir tranché : les populations nidifiant sur l'île favorisent la basse végétation (trouvée en lisière) et la forêt (Cayol, Maillard, Dubief 2008).

3. Déroulement de la ponte

Les pontes ont généralement lieu la nuit, quand les températures sont les plus basses (Chevalier, Lartiges 2001a). La tortue sort de l'eau pour remonter la plage jusqu'à la zone choisie. Lorsqu'elle a trouvé l'endroit où elle compte creuser, elle effectue un « balayage ». C'est une étape qui consiste à déplacer le sable avec ses nageoires arrières, sur une large zone. Ensuite, elle creuse son nid, toujours à l'aide de ses nageoires postérieures. Il n'est pas rare qu'une tortue fasse plusieurs tentatives avant de réussir à creuser un nid dans un endroit adapté. En effet, les racines et les troncs d'arbre la gênent voire l'empêchent très fréquemment de creuser le trou qui servira de nid. Dès que le trou a atteint la profondeur qui lui convient, la tortue pond (Figure 8) (Observation directe).



Figure 8 : Ponte d'une tortue imbriquée aux Salines en Martinique (Magdic 2021)

Au Mexique, les femelles pondent en moyenne 140 à 150 œufs (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a). Il a de plus été constaté une augmentation du nombre d'œufs avec la taille de la tortue (Cuevas et al. 2006; Chatting et al. 2018a).

Après avoir rebouché son nid, toujours avec ses nageoires postérieures, la tortue effectue un second balayage, pendant lequel elle éparpille du sable sur le nid. Cette étape vise à rétablir les conditions environnementales adéquates à l'incubation en termes de température et en termes d'humidité. La tortue crée ensuite des leurres en s'éloignant de plus en plus du nid : elle s'arrête, éparpille du sable, change de direction et recommence. Une fois qu'elle estime avoir créé assez de leurres pour les prédateurs (entre un et quatorze d'après une étude menée sur l'île de Tobago dans les Petites Antilles (Burns et al. 2020)), elle regagne la mer (Figure 9) (Burns et al. 2020).



Figure 9 : Tortue imbriquée retournant à la mer après la ponte (Sturm 2010)

Les tortues imbriquées ne choisissent pas leur jour et heure de ponte en fonction du cycle lunaire, ni en fonction de l'heure de lever et de coucher de la lune (Nakamura et al. 2019).

4. Incubation, éclosion et émergence

Comme pour les autres espèces de tortues marines, l'incubation d'un nid de tortue imbriquée dure en moyenne deux mois (Bourjea, Sauvignet, Ciccione 2017). Au Brésil, une étude menée sur 10 plages pendant 27 années a montré que cette durée d'incubation oscillait de 45 à 70 jours (dei Marcovaldi et al. 2014). Au Mexique, elle est centrée autour de 62 à 65 jours (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a).

Le succès de l'éclosion, défini comme le pourcentage de tortillons sortis des œufs, des nids de tortues imbriquées dans les Caraïbes et alentours proches est assez important. Il est de 87 à 92 % au Mexique entre 2002 et 2004 (Cuevas et al. 2006); de 63 à 88% au Brésil entre 2005 et 2016 (Montero et al. 2018) et de $86,5 \pm 12,4\%$ en Guadeloupe en 2004 (Kamel, Mrosovsky 2005a).

Le succès de l'émergence, défini comme étant le nombre de tortillons vivants sortis du nid, est également assez haut. Ce taux est de 60 à 87% au Mexique entre 2002 et 2004 (Cuevas et al. 2006), de 82 à 91% au Brésil entre 2005 et 2016 (Montero et al. 2018) et de $84,6 \pm 13,5\%$ en Guadeloupe en 2004 (Kamel, Mrosovsky 2005a).

D. Situation actuelle des tortues imbriquées

1. La législation autour de *E. imbricata*

Sa viande, toxique à cause des éponges qu'elle ingère, ne l'a pas protégée des hommes. Elle fut chassée pour ses écailles avec lesquelles on fabriquait des peignes et des bijoux ; ses nids furent, et sont encore, braconnés ; ses habitats d'alimentation et de pontes furent abimés voire détruits... (Calcagno 2017). Le Japon notamment a occupé une place prééminente dans le commerce d'écailles de tortue imbriquée ou « bekko » jusqu'en 1992 (Mast et al. 2008). La pollution lumineuse, délétère pour la ponte des tortues marines, serait responsable de la « perte » d'environ 1800 nids en seulement deux décennies dans les Caraïbes (Brei, Pérez-Barahona, Strobl 2016). Tout cela a conduit à une diminution drastique du nombre de tortues imbriquées dans le monde, qui est aujourd'hui classée en danger critique d'extinction sur la liste rouge mondiale de l'UICN, et classée vulnérable sur la liste rouge de l'UICN des espèces de Martinique (Mortimer 2008; UICN 2020a).

Le Mexique est l'un des principaux sites de ponte des Caraïbes (Fretay, Triplet 2020). Une étude sur la plage de nidification de El Cuyo y a révélé une baisse de 40% de la fertilité au cours de trois saisons de pontes entre 2002 et 2004 (Cuevas et al. 2006). En 1996, lorsque la tortue imbriquée fut inscrite sur la liste rouge de l'UICN des espèces en danger d'extinction, l'UICN estimait une baisse de 80% du nombre d'individus de cette espèce en seulement trois générations, c'est-à-dire environ 105 ans (Meylan, Donnelly 1999). En revanche, les mesures de protection ont commencé à porter leurs fruits dans certaines régions des Caraïbes : ainsi, sur l'île de la Barbade, située dans les petites Antilles, la population de tortues imbriquées aurait considérablement augmenté ces 30 dernières années. Actuellement, plus de 600 femelles y nidifient chaque année (Mast, Hutchinson, Villegas 2020).

E. imbricata, tout comme les autres tortues marines, est sujette à plusieurs réglementations. Au niveau international, les sept espèces sont inscrites :

- A l'annexe I (espèces menacées d'extinction) de la CITES (La convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore menacées d'extinction)
- Aux annexes I et II de la CMS (La convention sur les espèces migratrices appartenant à la faune sauvage)
- En annexe II de la convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (Convention de Berne)

Au niveau des Caraïbes, elle est inscrite en annexe II du protocole de la convention pour la protection et la mise en valeur du milieu marin dans la région des Caraïbes (Convention de Carthagène). Enfin, au niveau des Antilles, les tortues marines sont strictement protégées par l'arrêté du 14 octobre 2005 (Crillon, Cuzange 2018). Certaines îles, comme St Lucie, autorisent cependant encore la chasse des tortues imbriquées pendant une saison (octobre à décembre), et ce chaque année (Mast, Hutchinson, Villegas 2020).

Des mesures de protection et de conservation ont été mises en place à l'échelle de la Caraïbe, et plus particulièrement de la Martinique. Tout d'abord, la pêche des tortues marines a été interdite en Martinique en 1993. En 2006, un « plan de restauration des tortues marines des Antilles françaises » a été mis en place, suivi entre 2010 et 2014 de plusieurs « plans d'actions pour les tortues marines ». Et enfin, après une évaluation de ces plans d'actions en 2016, un « plan national d'action pour les tortues marines » a débuté en 2020 et va se poursuivre jusqu'en 2029 (Crillon, Cuzange 2018). Le PNA tortues marines est appliqué sur trois territoires ultra-marins : la Martinique, la Guadeloupe et Saint-Martin. Il a pour objectif sur le long terme la restauration des populations des tortues vertes et des tortues imbriquées, toutes deux étant classées sur la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), respectivement « en danger » et « en danger critique » d'extinction. D'après les textes du PNA : « la stratégie adoptée pour les 10 prochaines années est de lutter contre les pressions anthropiques directes et indirectes s'exerçant sur les populations de tortues marines et leurs habitats sur le territoire d'application du PNA. [...] La réussite de cet objectif pourra être évaluée avec les données de suivi des populations en alimentation et en ponte ainsi que les suivis des habitats naturels concernés » (Crillon, Cuzange 2018).

En outre, l'étang des salines en Martinique figure aujourd'hui sur la liste des sites RAMSAR, pour la présence de *E. imbricata*. Les sites classés RAMSAR sont un ensemble de zones humides abritant des espèces d'oiseaux, de tortues et autres espèces menacées d'extinction, qu'il est nécessaire de protéger. Il est proposé pour ces sites un ensemble de mesures de gestion visant à les conserver, les protéger et les préserver (Fretay, Triplet 2020).

Aujourd'hui, en Martinique, il existe plusieurs organismes qui œuvrent pour l'acquisition de connaissances et pour la protection de cette espèce : l'ONF, Aquasearch, le CNRS, l'Université Paris Sud, l'Université des Antilles, etc. Certaines associations ont également un rôle majeur dans la réalisation des études mises en place par les organismes cités précédemment : Reflet d'Culture, Carbet des sciences, Sepanmar, Surfriider, POEME, etc. (Crillon, Cuzange 2018).

D'autre part, le parc naturel marin de la Martinique a été créé le 05 mai 2017. Il est le neuvième parc naturel marin de la France, et recouvre toute la Martinique avec ses multiples habitats : plages, mangroves, herbiers, récifs coralliens, habitats profonds et hautes mer et îlets. De fait, ce sont 48 900 km² d'habitats fréquentés par les tortues marines qui sont protégés (Figure 10). Les objectifs des parcs naturels marins sont en effet la connaissance et la protection du milieu marin tout en soutenant et développant le développement durable des activités maritimes (OBS 2018).



Figure 10 : Carte du périmètre du Parc naturel marin de Martinique (OBS 2018)

2. Le braconnage en Martinique

Le braconnage des tortues marines concerne, d'après l'arrêté du 14 octobre 2005, « tout œuf de tortue et toute tortue, vivant ou mort, ainsi que toute partie ou tout produit obtenu à partir de l'œuf ou de la tortue » (Cazé et al. 2005). Le braconnage se divise en trois catégories : le braconnage des nids, des femelles en ponte sur la plage et des subadultes et adultes en mer. En Martinique, bien que toujours présente, l'activité de braconnage semble aujourd'hui anecdotique. Dans les Antilles françaises, une nette diminution du braconnage est visible

depuis 15 ans (Crillon, Cuzange 2018). De fait, une surveillance importante est mise en place sur les Antilles françaises. Les braconniers risquent une amende allant jusqu'à 22 500€ ainsi qu'une saisie de leur véhicule et de leur bateau (Everard 2014; Crillon, Cuzange 2018).

II. Travail de terrain

Afin d'étudier les femelles imbriquées présentes sur l'île de la Martinique, plusieurs protocoles, basés sur des observations de traces laissées par les tortues venues pondre sur la plage, ou par observations directes des tortues en ponte durant la nuit, ont été mis en place.

A. Le suivi de traces matinal à l'échelle de l'île

1. Un projet mené dans le cadre des plans d'actions tortues marines

Ce protocole est utilisé dans ce travail de thèse afin de déterminer les principaux secteurs de pontes des tortues imbriquées à l'échelle de la Martinique.

Le suivi de traces matinal est un projet mené par l'ONF (Office National de la Forêt) et sous-traité à Aquasearch, dans le cadre du PNA (Plan National d'Action) tortues marines 2020-2029. Le protocole utilisé, élaboré par Marc Girondot, a débuté avec l'ONF, en 2018, dans le cadre de plans d'actions pour les tortues marines de la Martinique. Il a été maintenu pour la réalisation du PNA tortues marines 2020-2029 (Crillon, Cuzange 2018; Bonnano 2021).

2. Protocole et sites d'études

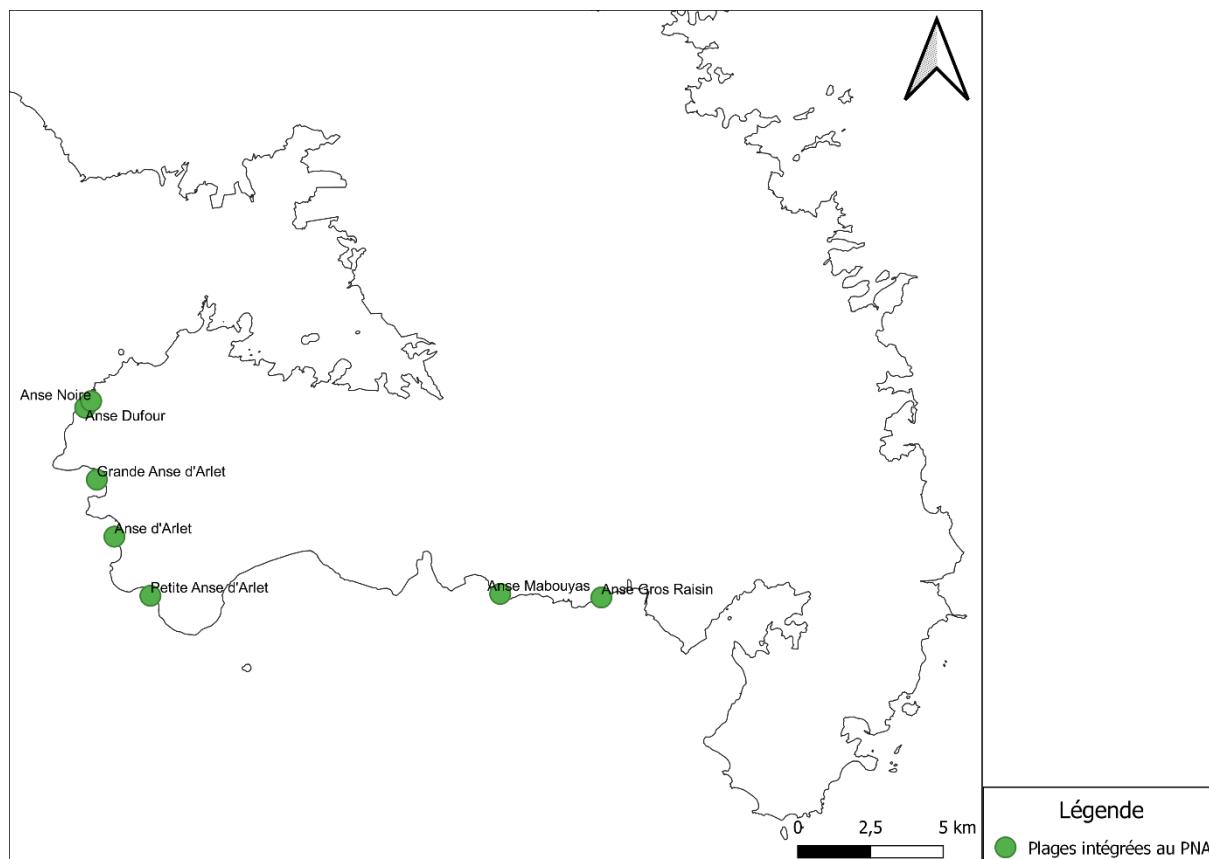
Le protocole de suivi de traces matinal consiste à parcourir les plages, en début de matinée, sur toute leur longueur, à la recherche de traces de tortues marines. Les traces observées sont mesurées, leur localisation ainsi que l'espèce de tortue marine concernée est relevée, et toute autre information utile (présence de sargasses, météo, etc.) est notée. La potentielle présence d'un nid est également relevée.

Les plages sont suivies entre neuf et quinze jours par mois, au cours de la saison de ponte en Martinique, c'est à dire de mars à avril. Les suivis se font un jour sur deux, selon le nettoyage de la plage ainsi que sa fréquentation.

Le géoréférencement des suivis s'effectue à l'aide de deux logiciels : Oruxmaps et MyTracks. Ce sont des applications de visualisation de cartes associées à un système de navigation fondé sur le positionnement GPS de notre téléphone portable. Ces logiciels permettent de retracer la zone parcourue, et indiquent le nombre de kilomètres effectués, la vitesse etc. Des « jalons » peuvent être posés le long du trajet, afin d'enregistrer les coordonnées GPS d'un point précis. Ce sont ces logiciels qui sont utilisés pour les deux protocoles de cette thèse.

3. Les plages suivies par les étudiants d'Aquasearch

Les étudiants de Aquasearch ont effectué les suivis durant le mois d'avril, et ont parcouru les plages des anses d'Arlet (anse Noire, anse Dufour, grande anse d'Arlet, bourg d'Arlet, petite anse d'Arlet) du 7 au 15 avril et deux plages de St Luce (plage Gros Raisin et plage Mabouya) du 20 au 30 avril (Figure 11).



B. Caractérisation des tortues imbriquées en ponte

1. Étude des femelles en ponte : le suivi de pontes nocturnes

Le suivi de pontes nocturnes des tortues imbriquées s'inscrit dans une étude menée par Aquasearch, qui a débuté au cours de l'été 2020. Le but de ce travail de recherche est de caractériser les populations reproductrices femelles des tortues marines se reproduisant en Martinique, mais aussi d'étudier l'impact de différents facteurs externes tels que l'anthropisation, la pollution par les sargasses, le niveau de la marée, le cycle lunaire, etc. Cette thèse ne se concentrera donc que sur un certain nombre de données recueillies au cours de cette étude menée à plus grande échelle.

2. Étude du succès reproductif des femelles : l'excavation des nids

La fertilité des tortues imbriquées ayant pondu en Martinique au cours de cette étude ne peut être étudiée que d'une seule manière : le suivi de l'éclosion et de l'émergence.

Il permet de voir, pour chaque nid, s'il y a eu éclosion ou pas, et le cas échéant, de déterminer le succès reproductif des tortues via le succès de l'éclosion et le succès de l'émergence. Pour rappel, le succès de l'éclosion est défini comme étant le pourcentage de tortillons sortis des œufs, et le succès de l'émergence comme étant le nombre de tortillons vivants sortis du nid.

3. Choix de la période d'étude

La période de ponte en Martinique débute en mars pour se terminer début octobre, mais des pontes éparses ont lieu toute l'année. Tandis que la tortue luth pond de mars à juillet avec un pic en mai – juin, les pontes des tortues imbriquées se concentrent plutôt sur les mois d'avril à fin septembre avec un pic à la mi-juillet. La tortue verte, elle, pond de mars à novembre, avec un pic de juin à août. Toutefois la tortue verte semble moins pondre sur les plages de l'île que ses deux consœurs (Laurent 2013; Crillon, Cuzange 2018).

Afin de couvrir le maximum de pontes, l'étude menée par Aquasearch se réalise donc de début avril à début septembre. Avec les arrêtés préfectoraux en vigueur suite à la situation sanitaire due au COVID-19, les suivis de 2020 n'ont pu être réalisés que sur une période restreinte, du 08 juillet au 31 août 2020. En 2021, pour les mêmes raisons, les suivis n'ont débuté que le 24 mai 2021 pour se terminer le 30 juillet 2021.

4. Choix des sites d'études

Le projet se concentrait initialement sur 4 plages dans différents secteurs de l'île : la plage des Salines dans le secteur sud Atlantique, la plage du Diamant dans le secteur sud Caraïbe, la plage de Madiana dans le secteur central Caraïbe, et la plage du Carbet dans le secteur Nord Caraïbe (Figure 12). Ces plages ont été choisies car elles étaient supposées recueillir un grand nombre de pontes au cours de la saison, et qu'elles permettaient de couvrir une grosse partie de l'île. De plus, la différence entre ces plages d'un point de vue de leur longueur, de la couleur du sable, de leur fréquentation, de leurs degrés d'anthropisation, etc. permet une représentativité plus grande de l'ensemble des plages de l'île. Les suivis effectués en juillet et août 2020, s'ils ont confirmé le choix des plages des Salines, du Diamant, et de Madiana, ont éliminé la plage du Carbet, où aucune ponte n'a pu être observée.

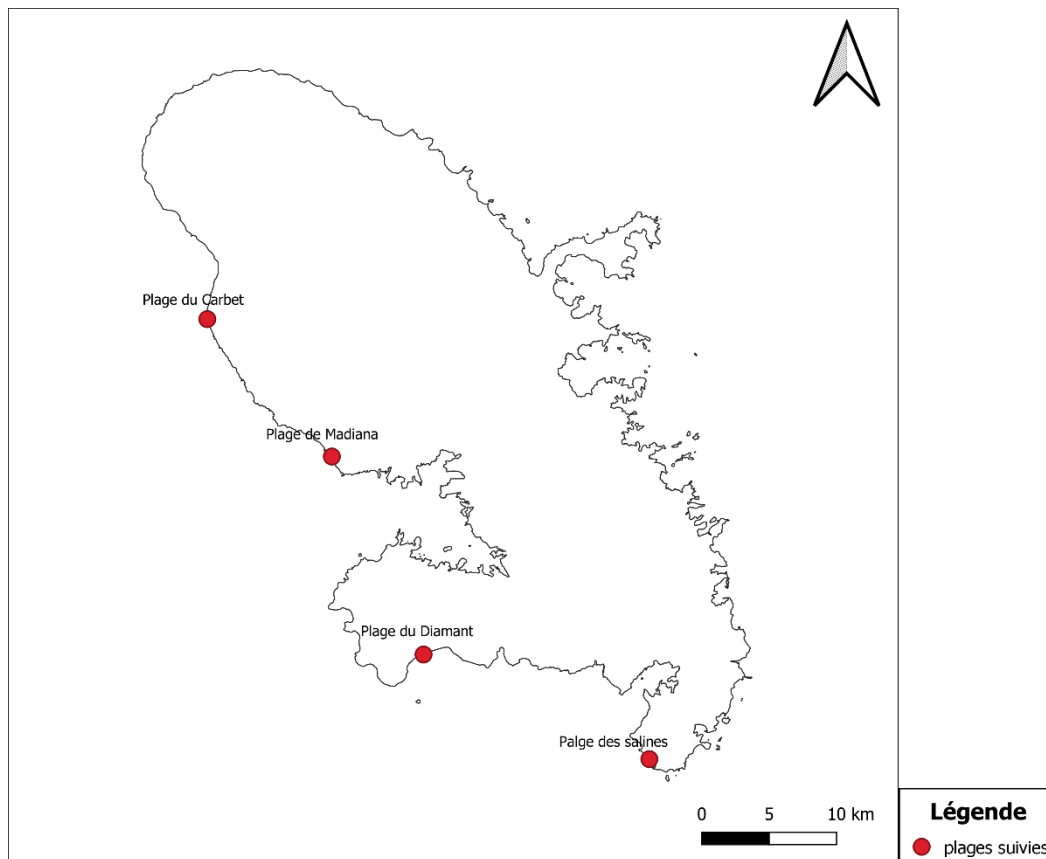


Figure 12 : Carte des quatre plages suivies en 2020 (réalisée avec le logiciel Qgix)

En 2021, seules les trois plages des Salines, du Diamant, et de Madiana sont donc conservées pour la suite de l'étude.

Les plages, conformément aux protocoles décrits dans certains articles, sont systématiquement divisées en quatre zones : la zone immergeable définie comme étant celle pouvant être immergée par les vagues lors de marée haute, le cordon littoral ou zone sableuse, la lisière de forêt et la forêt (Figure 13) (Kamel, Mrosovsky 2005a; Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a). La lisière de forêt est assez étroite, elle est composée de branches d'arbres de la forêt, le plus souvent des raisiniers, s'allongeant sur le sable.



Figure 13 : Exemple de découpage de la plage en quatre zones (plage des Salines, tirée de Géoportail)

a) Plage des Salines

La plage des Salines (Figure 14), appartenant à la commune de St-Anne, est une plage de sable blanc et fin, de 1,3 km de long, située sur la côte sud Atlantique de l'île. C'est une plage relativement fréquentée par les touristes. Son cordon littoral sableux est large de 1 à 20 mètres selon la zone sur la plage. La forêt est large de 15 à 35 mètres. Une route, derrière la forêt, longe une partie de la plage sur 900 mètres. Sur environ 200 mètres sur la zone de l'arrière plage, on trouve des restaurants et snacks, ouverts seulement en journée.

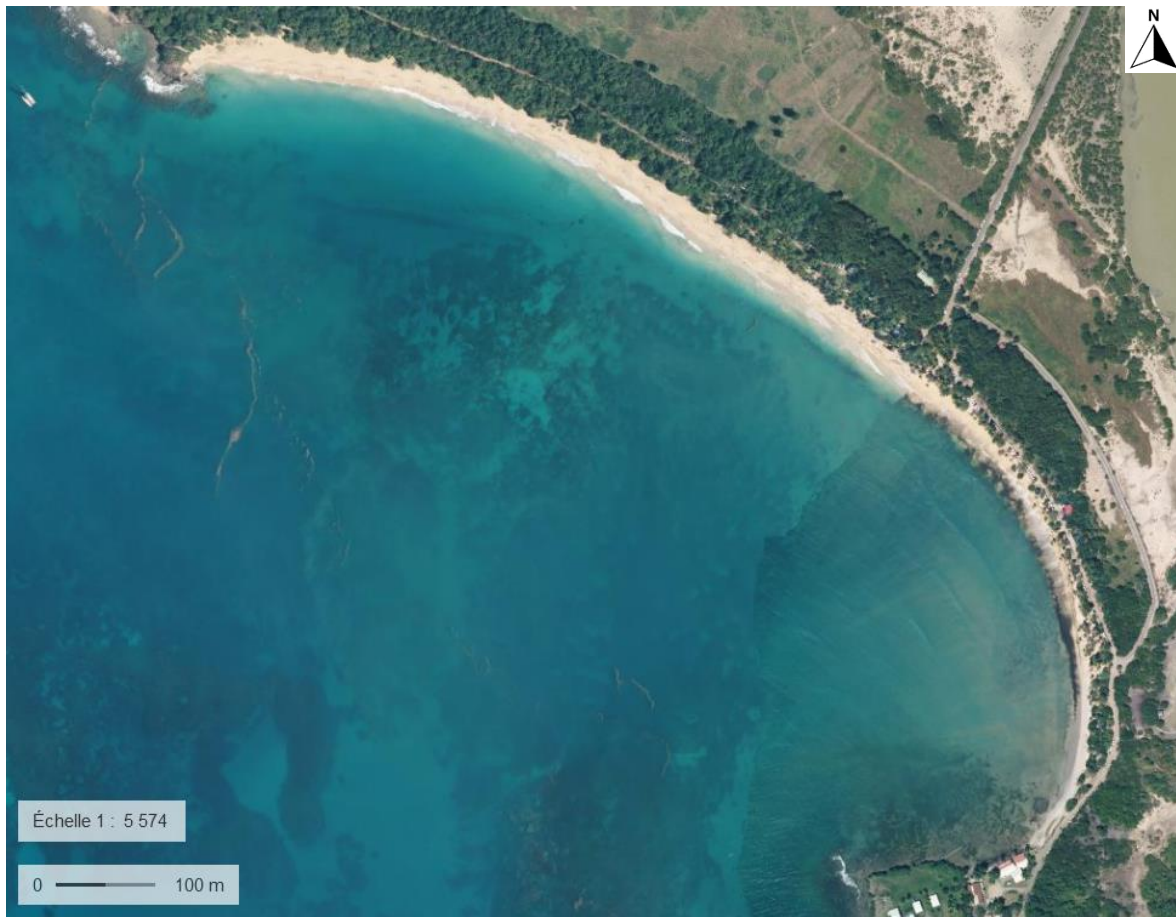


Figure 14 : Plage des Salines vue du ciel (tirée de Géoportail)

Il n’y a aucun lampadaire sur la plage, aucun logement, ni aucune bouée pour amarrer les bateaux. Ce n’est pas une plage depuis laquelle partent les bateaux de pêche. Seuls quelques pêcheurs à la ligne la fréquentent de manière ponctuelle durant la nuit.

b) Plage du Diamant

La plage du Diamant (Figure 15), de la commune du Diamant, située sur la côte sud Caraïbe, est une plage de sable noir, mesurant 2.5 km de long. La zone sableuse est plus régulière le long de la plage que celle de la plage des Salines. Elle est large d’environ sept mètres sur la quasi-totalité de la plage. C’est une plage relativement anthropisée ; des habitations, des restaurants et des bars sont présents sur 800 mètres en arrière-plage. Certains bars et restaurants sont ouverts également la nuit. Une route longe la plage sur toute sa longueur, après une forêt large de 60 à 100 mètres sur la zone non anthropisée.

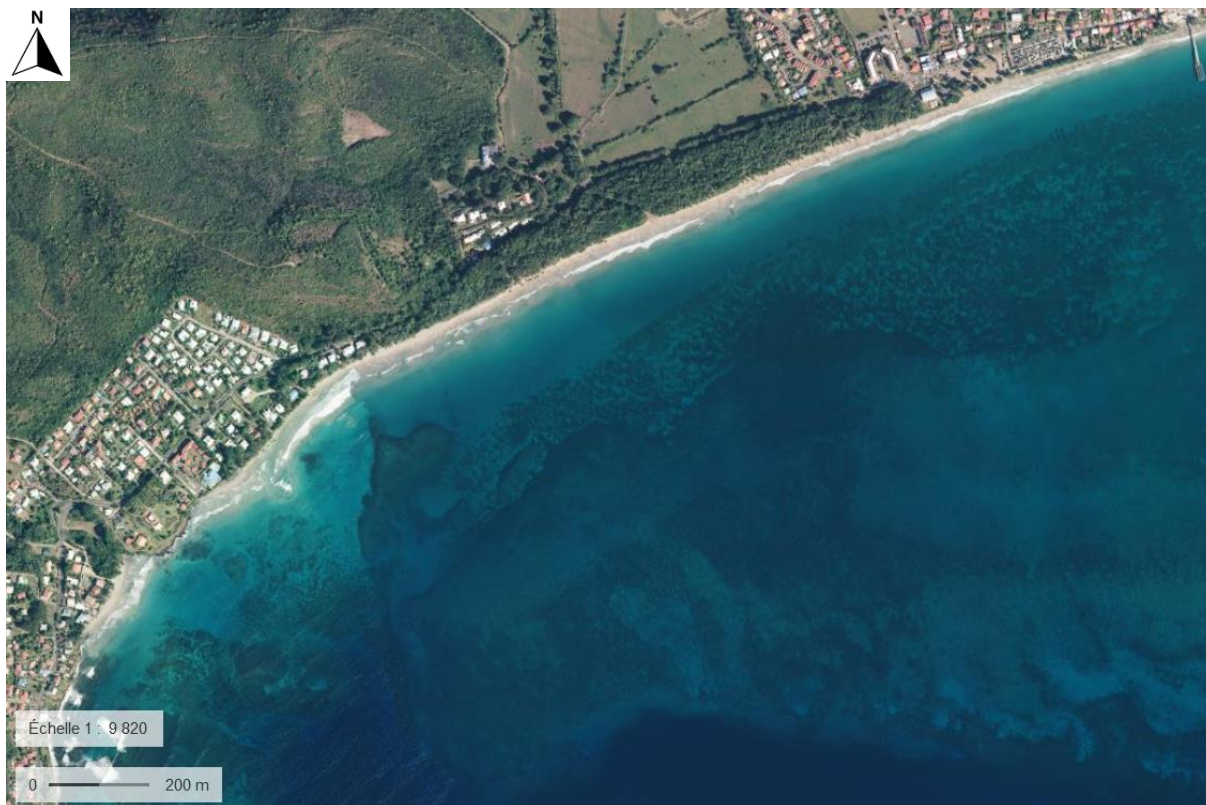


Figure 15 : Plage du Diamant vue du ciel (tirée de Géoportail)

Cette plage est relativement fréquentée par les touristes et les autochtones. Des lampadaires allumés toute la nuit y sont présents. Ce n'est pas un lieu très fréquenté pas les pêcheurs.

c) Plage de Madiana

La plage de Madiana (Figure 16) est localisée sur le secteur central Caraïbes. Elle appartient à la commune de Schoelcher. C'est une plage de sable gris-noir beaucoup plus anthropisée que les deux précédentes. Elle est localisée directement dans une grosse ville, et accueille un restaurant en arrière plage ouvert le midi et le soir. Des parties de raquettes de plage sont organisées un soir par semaine. Un gros spot de lumière est alors allumé. Sinon, il y a en permanence un lampadaire allumé sur l'extrémité nord de la plage. Assez petite, elle mesure 0,2 km de long. La forêt n'est présente que sur la moitié de la plage. Le cordon sableux mesure entre 0 et 25 mètres.



Figure 16 : Plage de Madiana vue du ciel (tirée de Géoportail)

5. Protocole des suivis de pontes nocturnes

Les suivis de pontes nocturnes, de 20h à 1h se font par binôme ou par trinôme. Durant la période de fin mai à mi-juillet 2021, les suivis ont été décalés de 19h30 à 23h, afin de s'adapter au couvre-feu en vigueur à cette période-là. Chaque observateur est habillé de couleur sombre, et possède une lampe frontale. Des mallettes contenant le matériel nécessaire aux suivis sont apportées par les étudiants. Les suivis se déroulent ainsi :

1. Arrivée sur la plage. Allumer la lampe frontale en lumière blanche. Démarrer la trace sur Oruxmaps. Remplir une bouteille avec de l'eau de mer.
2. Faire des allers-retours sur la plage. Une personne marche sur le cordon sableux à proximité de la mer, la deuxième sur l'arrière plage, et s'il y a une troisième personne, elle marche au niveau de la lisière. La marche s'arrête dès l'observation d'une tortue. Basculer la lumière des lampes frontales sur le mode lumière rouge, moins éblouissante et donc moins déboussolant et gênante pour la tortue. Les étapes suivantes sont décrites pour une tortue sortant de l'eau. Si à l'arrivée une tortue est déjà sur la plage, appliquer le protocole en cours de route.
3. Étapes à distance de la tortue : respecter une distance d'au moins 10 mètres avec la tortue, afin de ne pas la déranger.

- i. Noter l'heure de sortie de l'eau de la tortue, puis chronométrer les différentes étapes : montée jusqu'à la zone de ponte, recherche du nid, balayage, creusage du nid, ponte. Si la tortue fait plusieurs tentatives avant de choisir son nid, le noter. De même, si elle ne pond pas et retourne à la mer, le noter.
 - ii. Noter l'espèce de la tortue.
 - iii. Patienter le temps que la tortue trouve sa zone de ponte et commence à pondre. Aller voir régulièrement, sans faire de bruit, en lumière rouge, où en est la tortue. Lorsqu'elle a presque fini de creuser, se référer à l'étape suivante.
4. Étapes à proximité de la tortue. Ces étapes débutent dès lors que la tortue commence à pondre, elle rentre alors dans un état second, qui permet de l'approcher sans risquer de lui faire abandonner sa ponte. L'ensemble de ces étapes, excepté le comptage des œufs, ne doit pas excéder 10 minutes afin de limiter le dérangement de la tortue.
 - i. Une première personne s'allonge à l'arrière de la tortue et compte les œufs.
 - ii. Photo-identification : la deuxième personne réalise des photos de la tête de la tortue : une photo de face et une de profil. Favoriser le profil droit s'il n'y a pas possibilité de faire les deux profils. Si besoin, rincer légèrement la tête de la tortue avec un peu d'eau de mer récupérée lors de l'étape 1.
 - iii. Mesures de la tortue : la deuxième personne mesure la longueur de la carapace en mesurant à l'aide d'un mètre ruban la distance entre le bord central antérieur de l'écaille nuchale et le bord central postérieur des écailles supra-caudales. La largeur de la carapace est mesurée au niveau du milieu de la carapace.
 - iv. Observation de la tortue : rechercher la présence d'une bague au niveau des nageoires supérieures et inférieures (Figure 17). Observer la présence d'éléments caractéristiques (tumeurs, blessures, etc.)



Figure 17 : Photo d'une bague d'identification observée sur une tortue imbriquée au Diamant

5. Étape à distance de la tortue

- i. Mesure de la trace : la deuxième personne mesure la largeur de la trace à l'aide d'un décamètre, ainsi que son angle par rapport à la mer à l'aide d'un rapporteur. Elle prend également la trace en photo.
 - ii. La deuxième personne retourne patrouiller sur la plage : retour à l'étape 2.
 - iii. Chronométrage du temps de rebouchage du nid, de balayage, puis de retour à la mer, jusqu'à ce que la tortue ne soit plus visible.
 - iv. A la fin de la ponte : relever les coordonnées GPS du nid. Prendre en photo le nid avec deux repères naturels, et mesurer la distance entre ces repères et le nid à l'aide d'un décamètre. Cette photo servira au protocole qui étudie le succès reproductif des femelles.
6. A la fin du suivi, relever les différents paramètres pouvant potentiellement influencer la ponte : heure de lever et de coucher du soleil, heure de lever et de coucher de la lune, stade lunaire, présence de sargasses, pollution lumineuse, présence de public, etc.

A noter que les traces de tortues non observées (celles qui sont passées entre deux allers-retours et donc pour lesquelles seule la trace a été vue) sont également répertoriées.

6. Protocole de l'excavation des œufs

Ce protocole se divise en deux étapes séparées temporellement : d'une part le repérage des nids, et d'autre part l'excavation des nids post-éclosion.

a) Repérage des nids

Durant le protocole de suivi de ponte nocturne, les coordonnées GPS de chaque nid sont relevées, à l'aide du logiciel Oruxmaps.

Le couvre-feu dû à la situation sanitaire n'ayant pas permis de réaliser les suivis de pontes nocturnes durant le mois de mai, un suivi de trace matinal a été réalisé un jour sur deux sur chacune des trois plages, jusqu'au 24/05/2021, suivant le même protocole que pour le suivi de traces matinal du PNA (cf.II.A), dans le but de repérer des nids de tortues imbriquées. A partir du 24/05/2021, le suivi de ponte nocturne a pu reprendre. Les nids ont donc été repérés de manière plus précise.

Des actes de braconnage des nids ayant parfois lieu sur l'île (Everard 2014; Crillon, Cuzange 2018), il est impossible d'identifier précisément les nids après la ponte à l'aide de drapeaux, grillages etc. Aussi, pour chaque nid, que ce soit durant la nuit ou au petit matin, deux repères naturels immuables à proximité du nid sont choisis. La distance entre ces repères et le nid est relevée. Des photos du nid et des repères sont prises. Le recoupage des coordonnées GPS et des photos et distances avec les repères permet normalement de retrouver le nid pour la

deuxième partie du protocole. Les coordonnées GPS seules ne suffisent pas, car elles ne sont pas précises au centimètre près.

b) Excavation des nids

Le protocole d'excavation des nids, a été réalisé à partir de divers protocoles utilisés lors d'études au Mexique (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007a), en Guadeloupe (Kamel, Mrosovsky 2005a), au Cap Vert (Laloë et al. 2017) et en Floride (Brost et al. 2015).

Chaque nid est excavé 70 jours après la ponte. Cette date permet d'être sûre que l'émergence a eu lieu et que chaque tortillon vivant a eu le temps de sortir du nid. Le nid est déterré et l'intégralité des œufs, fragments d'œufs et tortillons sont sortis et déposés dans une bassine. Ceux-ci sont ensuite rincés à l'aide d'un tamis (Figure 18). Puis, ils sont répartis sur une bâche en différentes catégories précisées ci-dessous et comptés (Figure 18). Les œufs entiers non éclos sont ouverts à l'aide d'un couteau, afin de définir le stade de développement embryonnaire lors de la mort de l'embryon.

- Les œufs éclos : ce sont les fragments de coquilles faisant plus de 50% de la surface de la coquille. Les fragments plus petits sont mis de côté.
- Les œufs non éclos. Cette catégorie contient plusieurs sous-catégories :
 - Les œufs en cours d'éclosion : ce sont les œufs entiers fissurés dont dépasse un bout de tortillon (Figure 18)
 - Les œufs prédatés : ce sont les œufs un peu mangés, d'aspect mité et/ou présentant des petits trous signant la présence d'insectes et/ou de parasites
 - Les œufs difformes définis comme étant les œufs de taille inférieure à la norme ou de forme anormale
 - Les œufs entiers non éclos (Figure 19). Ces œufs sont divisés en plusieurs sous-catégories :
 - Les œufs clairs qui sont les œufs vides, c'est-à-dire ne contenant pas d'embryon
 - Les œufs avec une mort embryonnaire précoce, dans lesquels on ne distingue qu'un amas de déchets embryonnaires
 - Les œufs avec une mort embryonnaire moyenne, pour lesquels l'embryon est visible mais pas complètement formé (Figure 20)
 - Les œufs avec une mort embryonnaire tardive dans lesquels on trouve un tortillon entier

- Les tortillons, c'est-à-dire les nouveau-nés. Soixante-dix jours après la ponte, on ne devrait retrouver que des tortillons morts dans le nid. Toutefois, si certains sont retrouvés vivants, il faudra alors les déposer sur le sable après l'avoir humidifié, afin de les laisser gagner la mer.



Figure 18 : Rinçage et comptage des œufs



Figure 18 : Œuf en cours d'éclosion



Figure 19 : Œufs non éclos



Figure 20 : Mort embryonnaire moyenne

C. Base de données

Les fiches terrain des suivis nocturnes sont conservées et rangées dans des classeurs. Tous les relevés effectués sont répertoriés sur une base de données partagée sur Google Sheets. Une seule personne par site (la référente de chaque site) est chargée de noter ces données, afin que ces dernières soient homogènes. Les photos des tortues et traces réalisées, ainsi que les fiches terrain scannées, sont classées dans des fichiers accessibles sur un Google Drive.

Pour les excavations de pontes, les données sont également répertoriées sur un Google Sheets, et les photos et fiches terrain sont classées sur un Google Drive.

D. Analyses statistiques

Différentes méthodes d'analyse statistique permettent de comparer les populations reproductrices femelles de tortues imbriquées observées en ponte sur chacun des sites en 2020 et en 2021, et de corrélérer certains paramètres les concernant.

1. ANOVA à un facteur

La comparaison de données relevées entre plusieurs échantillons s'effectue par l'analyse de la variance (ANOVA) à un facteur.

a) Droite de Henry

Avant de comparer les valeurs de séries statistiques entre plusieurs populations, il convient de vérifier la normalité de distribution des données. La répartition gaussienne des données est vérifiée à l'aide du traçage de la **droite de Henry**, sur Excel, et de l'analyse du coefficient de détermination R^2 de la droite.

b) Analyse de la variance

En cas de normalité de distribution des données, une **analyse de la variance à un facteur** est effectuée, entre les séries statistiques à comparer, sur Excel, avec un intervalle de confiance à 95%.

La variance est calculée comme suit : $V = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$ avec (x_1, x_2, \dots, x_n) la série statistique dont la moyenne est $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$.

Le traçage de la droite de Henry et l'analyse de la variance ont été utilisés afin d'étudier les longueurs et largeurs des carapaces, la durée de ponte, le nombre d'œufs pondus et la vitesse de ponte des tortues.

2. Recherche de corrélation linéaire

La recherche de corrélation linéaire entre deux variables est réalisée à l'aide du **traçage de la droite de corrélation linéaire** sur Excel, et par analyse du coefficient de détermination R^2 .

Plus le coefficient de détermination est proche de 1, plus la corrélation linéaire entre les deux variables est importante.

Une corrélation linéaire a été recherchée entre la longueur et la largeur de carapace des tortues, entre la durée de ponte et le nombre d'œufs pondus, entre la vitesse de ponte et le nombre d'œufs pondus et entre la longueur de carapace et le nombre d'œufs pondus.

3. Pourcentage

Des pourcentages ont été utilisés afin de comparer les activités des tortues observées sur les plages (ponte, aller-retour sans ponte, aucune indication) ; l'impact des activités humaines sur le nombre de pontes ; et enfin les lieux de ponte sur les plages.

Les succès d'éclosion et d'émergence ont également été traités sous forme de pourcentages.

III. Résultats

A. Le suivi de traces matinal dans le cadre des plans d'action

Les suivis de traces matinaux sont de plus en plus importants chaque année (Tableau 3). Ainsi, 63 plages sont suivies en 2021 dans le cadre du PNA 2020-2029.

Tableau 3 : Nombre de nuits échantillonnées lors des suivis de traces matinaux par année (ONF 2018; Bonnano, Rateau 2019; Bonnano 2021)

Année	2018	2019	2020	2021
Nombre de plages suivies	28	34	53	63

L'île est divisée en quatre secteurs : Nord-Atlantique, Nord-Caraïbes, Sud-Atlantique et Sud-Caraïbes. Le nombre de traces est systématiquement moins important que le nombre de nuits échantillonnées (Tableau 4). C'est le secteur Sud-Caraïbes sur lequel on relève chaque année le plus de traces. Rapporté au nombre de suivis, c'est le secteur Nord-Caraïbes qui arrive en deuxième position.

Tableau 4 : Nombre de nuits échantillonnées et de traces répertoriées lors des suivis de traces matinaux par secteur et par année (N. E : Nuits Echantillonnées. En 2018, les plages notées dans la colonne Nord-Caraïbes sont situées en réalité dans le secteur centre-Caraïbes.) (ONF 2018; Bonnano, Rateau 2019; Bonnano 2021)

Secteur	Nord-Atlantique		Nord-Caraïbes		Sud-Atlantique		Sud-Caraïbes	
	N. E	Traces	N. E	Traces	N. E	Traces	N. E	Traces
2018	130	90	479	24	302	64	783	239
2019	476	70	840	182	687	148	1246	422
2020	441	107	744	244	446	154	489	463

B. Le suivi de pontes nocturnes

1. Effort d'échantillonnage

a) Session 2020

Les suivis nocturnes de 2020 ont commencé le 08 juillet et se sont terminés le 29 août. Ils ont eu lieu sur quatre plages : Grande Anse des Salines, Diamant, Madiana et Carbet. La plage du Carbet est celle qui a été retirée du projet en 2021. Les plages n'ont pas toutes été suivies de manière simultanées. Au total, **13 suivis nocturnes ont été effectués sur le site des Salines,**

10 au Diamant, 11 à Madiana et quatre au Carbet. Ainsi, 38 suivis nocturnes ont été réalisés en 2020 (Tableau 5).

Tableau 5 : Nombre de suivis nocturnes effectués pour chaque site par semaine en 2020

Semaine	Salines	Diamant	Madiana	Carbet	Total
28	1	2	1	1	5
29	3	2	2	1	8
30	2	2	2	1	7
31	2	0	1	1	4
32	3	1	1	0	5
33	1	1	1	0	3
34	0	1	1	0	2
35	1	1	2	0	4
Total	13	10	11	4	38

Au cours des suivis, certaines tortues observées ont pondu, d'autres ont fait un aller-retour sans ponte, d'autres n'ont pas été « terminées » dans le sens où il commençait à être trop tard pour attendre que la tortue ponde. De plus, parfois seules des traces d'allers et de retours ont été observées sans que la tortue n'ait été vue car les observateurs n'étaient pas au même endroit sur la plage que la tortue. C'est un total de **65 tortues et traces** qui ont été observées, dont **39 pontes** au cours des suivis nocturnes de 2020 (Tableau 6).

Tableau 6 : Activités des tortues observées sur les quatre sites lors des suivis de pontes nocturnes en 2020 (Sont notées comme « ponte » toutes tortues observées en ponte. Sont notées comme « aller-retour sans ponte » toutes tortues n'ayant pas pondu ainsi que toutes traces observées, sans observation de la tortue, pour lequel l'aller-retour est net. Sont notées comme « incertain » toutes pontes incertaines c'est-à-dire les tortues non « terminées » (pour lesquelles on ne sait pas si elles ont pondu), ainsi que les traces relevées pour lesquelles la tortue n'a pas été observée et pour lesquelles il y a au moins eu balayage et donc ponte potentielle.)

Activité	Nombre de tortues
Ponte	39
Aller-retour sans ponte	19
Incertain	7
Total	65

b) Session 2021

En 2021, les suivis ont commencé le 24 mai et se sont terminés le 30 juillet. Les trois plages (Madiana, Diamant, Grande Anse des Salines) ont été suivies quatre jours par semaine, le lundi, le mardi, le jeudi et le vendredi, pendant ces 10 semaines. Seuls les suivis de deux jours ont dû être annulés, les 01 et 02 juillet, à cause du passage du cyclone Elsa à l'Est de l'île. Finalement, **114 suivis nocturnes ont été effectués, sur 38 jours de suivis.**

Les plages ont été suivies entre 19h30 et 23h entre le 24 mai et le 18 juin, puis entre 20h et 01h entre le 21 juin et le 30 juillet. On dénombre au total :

$$16 \text{ jours} \times 3,5\text{h} + 22 \text{ jours} \times 5\text{h} = \mathbf{166 \text{ heures de suivies}}$$

Le nombre de km a été relevé à chaque suivi, via l'application OruxMaps ou MyTracks. Au total sur toute la période de suivis, 282,32 km ont été parcourus à Grande Anse des Salines, 338,19 km au Diamant et 51,22 km sur la plage de Madiana. Le nombre de total de km parcourus sur les trois sites est :

$$282,32 + 338,19 + 51,22 = \mathbf{674,73 \text{ km parcourus}}$$

Au cours des suivis nocturnes de la saison 2021, **188 tortues et traces, dont 77 pontes** ont été répertoriées (Tableau 7).

Tableau 7 : Activités des tortues observées sur les trois sites lors des suivis de pontes nocturnes en 2021 (Sont notées comme « ponte » toutes tortues observées en ponte. Sont notées comme « aller-retour sans ponte » toutes tortues n'ayant pas pondu ainsi que toutes traces observées, sans observation de la tortue, pour lequel l'aller-retour est net. Sont notées comme « incertain » toutes pontes incertaines c'est-à-dire les tortues non « terminées » (pour lesquelles on ne sait pas si elles ont pondu), ainsi que les traces relevées pour lesquelles la tortue n'a pas été observée et pour lesquelles il y a au moins eu balayage et donc ponte potentielle.)

Activité	Nombre de tortues
Ponte	77
Aller-retour sans ponte	89
Incertain	22
Total	188

2. Sargasses sur les plages

La plage du Diamant, est régulièrement touchée par les arrivages de sargasses, des algues brunes s'échouant sur les plages de Martinique depuis 2011 (Figure 21) (Florenne, Guerber,

Colas-Belcour 2016). Au cours de la saison de ponte des tortues marines 2021, des échouages ont eu lieu chaque semaine sur la plage, en plus ou moins grande quantité. En 2020, la plage a été épargnée (Tableau 8) (DEAL Martinique 2021).



Figure 21 : Échouage « moyen » de sargasses sur la plage du Diamant (Patrice 2018)

Tableau 8 : Niveau d'échouage des sargasses sur la plage du Diamant au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021 (DEAL Martinique 2021)

Période de suivi en 2020	Niveau échouage sargasses	Période de suivi en 2021	Niveau échouage sargasses
S28-29	Faible à moyen	S21-22	Faible à très fort
S30-31	Faible	S23-24	Moyen à fort
S32-33	Faible	S25-26	Moyen à fort
S34-35	Faible	S27-28	Moyen à fort
		S29-30	Moyen à fort

Les plages des Salines et de Madiana ne sont pas concernées par les échouages de sargasses (DEAL Martinique 2021).

3. Nombre de pontes observées

a) Session 2020

Au cours de la saison 2020, un total de 39 pontes a été observé dont 12 sur la plage de Grande Anse des Salines, 23 sur celle du Diamant et quatre sur le site de Madiana (Tableau 9).

Tableau 9 : Nombre de pontes de tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes en 2020 sur les trois sites

	Nombre de pontes
Salines	12
Diamant	23
Madiana	4

Pour rappel, en 2020, les plages n’ont pas été suivies de manière régulière, ni simultanément (voir III.B.1.a). Il n’est donc pas possible de comparer l’activité par semaine sur les trois plages. Davantage de pontes de tortues imbriquées ont été observées lors des semaines 28, 29 et 30 sur le site du Diamant avec respectivement sept, huit et quatre pontes (Figure 22). Sur le site de Madiana, des pontes (une à deux pontes) ont été relevées lors des semaines 28, 30 et 31. Aux Salines, le nombre de pontes observées varie entre zéro et deux pour chaque semaine, avec une exception pour la semaine 29 où quatre pontes ont été répertoriées.

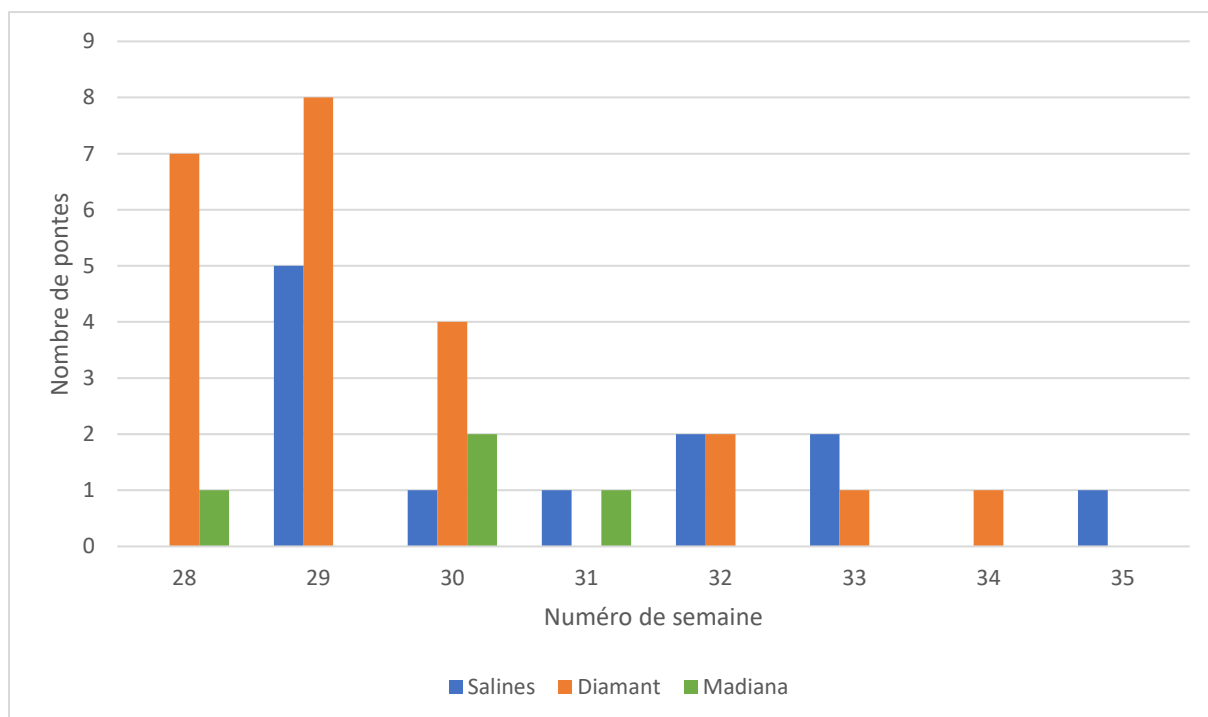


Figure 22 : Nombre de pontes de tortues imbriquées observées par site et par semaine au cours des suivis nocturnes de 2020 (En bleu les pontes observées à Grande Anse des Salines, en orange celles observées au Diamant et en vert celles observées sur la plage de Madiana.)

Afin de pouvoir comparer le nombre de pontes sur les trois sites, nous les avons rapportées au nombre de suivis effectués par site (Figure 23). On constate qu’en moyenne sur toute la période de suivi, c’est au Diamant que sont observées le maximum de pontes avec une moyenne de 1,93 ponte par suivi. Aux Salines, il y a en moyenne 0,85 ponte par suivi, et à Madiana, on observe en moyenne 0,38 ponte par suivi.

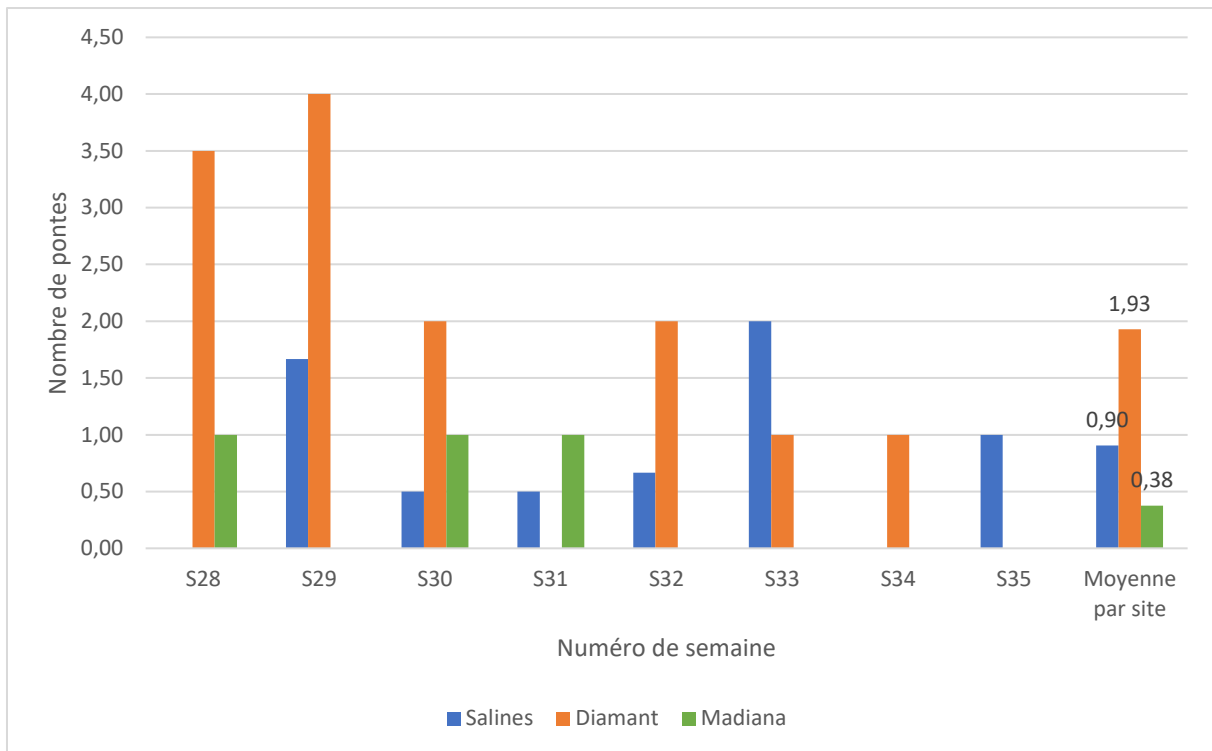


Figure 23 : Nombre de pontes de tortues imbriquées rapporté au nombre de suivis par semaine et par site au cours des suivis nocturnes de 2020 sites (En bleu les pontes observées à Grande Anse des Salines, en orange celles observées au Diamant et en vert celles observées sur la plage de Madiana. Aucun suivi n'a été réalisé au Diamant la semaine 31, ni aux Salines la semaine 34.)

Il y a une diminution du nombre de pontes sur le site du Diamant au cours de la période suivie. En effet, entre trois et quatre pontes sont observées par suivi lors des semaines 28 et 29. Puis sur les semaines 30 et 32 (pas de suivi la semaine 31), on passe à deux pontes par suivi. Enfin, une seule ponte par suivi est observée lors des semaines 33 et 34, et aucune la dernière semaine. Au contraire, le nombre de pontes aux Salines est à peu près constant entre le début et la fin de la période de suivi, avec un minimum de zéro ponte la semaine 28 et un maximum de deux pontes par suivi lors de la semaine 33. Aucune tendance à l'augmentation ou à la diminution du nombre de pontes n'est notée sur la période de suivi pour la plage des Salines. Sur le site de Madiana, une tendance à la diminution du nombre de pontes par semaine est relevée avec une ponte par suivi lors des semaines 28, 30 et 31, et un arrêt des pontes à partir de la semaine 32.

b) Session 2021

Lors des suivis nocturnes de 2021, les trois plages ont été suivies simultanément les lundi, mardi, jeudi et vendredi de chaque semaine, excepté lors de la semaine 26 pendant laquelle les suivis des jeudi et vendredi ont été annulés à cause du cyclone Elsa. Il y a eu quantitativement davantage de pontes observées au Diamant, avec un total de 36 pontes (Tableau 10). A Grande Anse des Salines, 32 pontes ont été comptabilisées, et à Madiana seulement neuf pontes ont été répertoriées.

Tableau 10 : Nombre de pontes de tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes en 2021 sur les trois sites

	Nombre de pontes
Salines	32
Diamant	36
Madiana	9

Les pontes ont commencé sur le site de Madiana lors de la semaine 23 alors que des pontes ont été observées dès la première semaine de suivi (semaine 21) au Diamant et aux Salines (Figure 24). Le nombre de pontes sur la plage de Madiana est globalement moins important chaque semaine que sur les deux autres sites, sauf lors des semaines 26 et 30 où il y a eu une ponte de plus à Madiana qu'au Diamant (aucune ponte au Diamant lors de la semaine 26 et 1 lors de la semaine 30). Les semaines 27 et 28 sont celles où le plus de pontes a été observé au Diamant avec respectivement neuf et huit pontes. Aux Salines, ce sont lors des semaines 27 et 29 qu'un maximum de pontes a été observé avec six pontes chaque semaine. Une tendance à l'augmentation du nombre de pontes par semaine au cours de la période de suivi peut être relevée sur le site de Madiana.

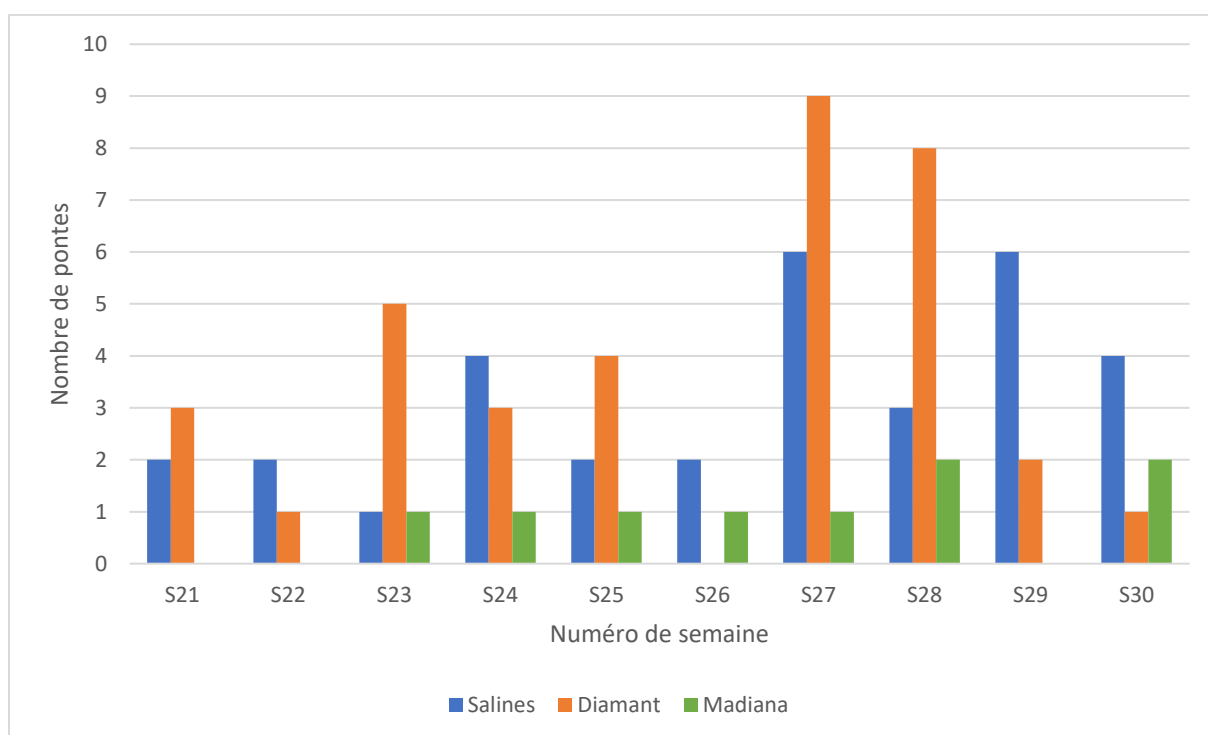


Figure 24 : Nombre de pontes observées par semaine lors des suivis nocturnes réalisés en 2021 sur les trois sites (En bleu les pontes observées à Grande Anse des Salines, en orange celles observées au Diamant et en vert celles observées sur la plage de Madiana. Seuls deux suivis par plage ont été effectués lors de la semaine 26.)

En rapportant le nombre de pontes au nombre de suivis, on constate que c'est sur la plage du Diamant qu'il y a le plus de pontes par suivi, avec 0,9 ponte par suivi. Elle est suivie de près par la plage de Grande Anse des Salines, avec 0,85 ponte par suivi. Enfin, sur la plage de

Madiana sont observées 0,3 ponte par suivi. Les tendances d'augmentation ou de baisse de nombre de ponte par semaine sont les mêmes que sur la figure précédente (Figure 25).

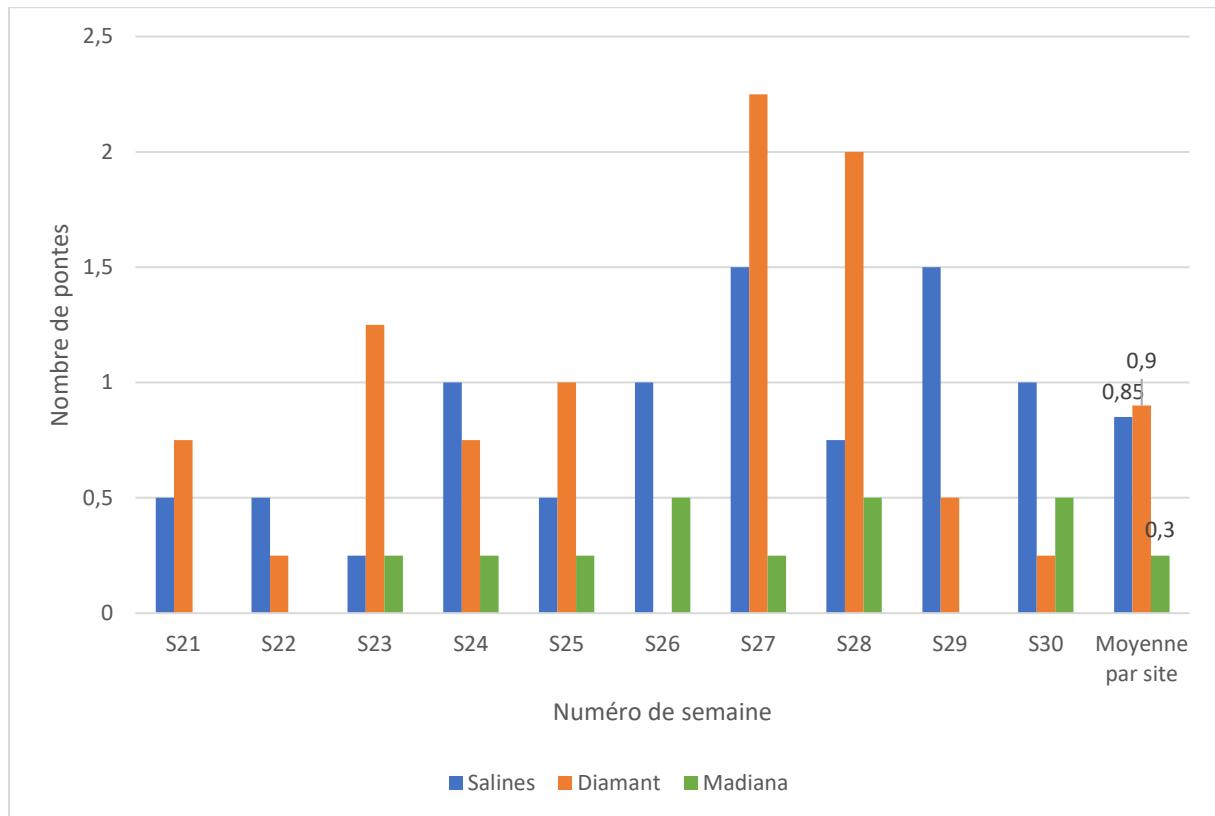


Figure 25 : Nombre de pontes de tortues imbriquées rapporté au nombre de suivis par semaine et par site au cours des suivis nocturnes de 2021 (En bleu les pontes observées à Grande Anse des Salines, en orange celles observées au Diamant et en vert celles observées sur la plage de Madiana.)

c) Comparaison des mois de juillet 2020 et 2021

Un mois est commun aux suivis nocturnes de 2020 et de 2021 : il s'agit du mois de juillet. Il est donc possible de comparer les semaines 28 à 31 de 2020 aux semaines correspondantes en 2021, c'est-à-dire les semaines 27 à 30.

Sur le site de Grande Anse des Salines (Figure 26), davantage de pontes a été observé en juillet 2021 qu'en juillet 2020, avec un nombre moyen de ponte par suivi de 0,67 en juillet 2020 et 1,19 en juillet 2021, soit une augmentation de 77,6%. Le nombre de pontes est stable au cours du mois, quelle que soit l'année. Il varie de 0,5 à 1,67 ponte par suivi en juillet 2020 et de 0,75 à 1,5 ponte par suivi en juillet 2021. Aucune ponte n'a été observée la première semaine du mois de juillet 2020.

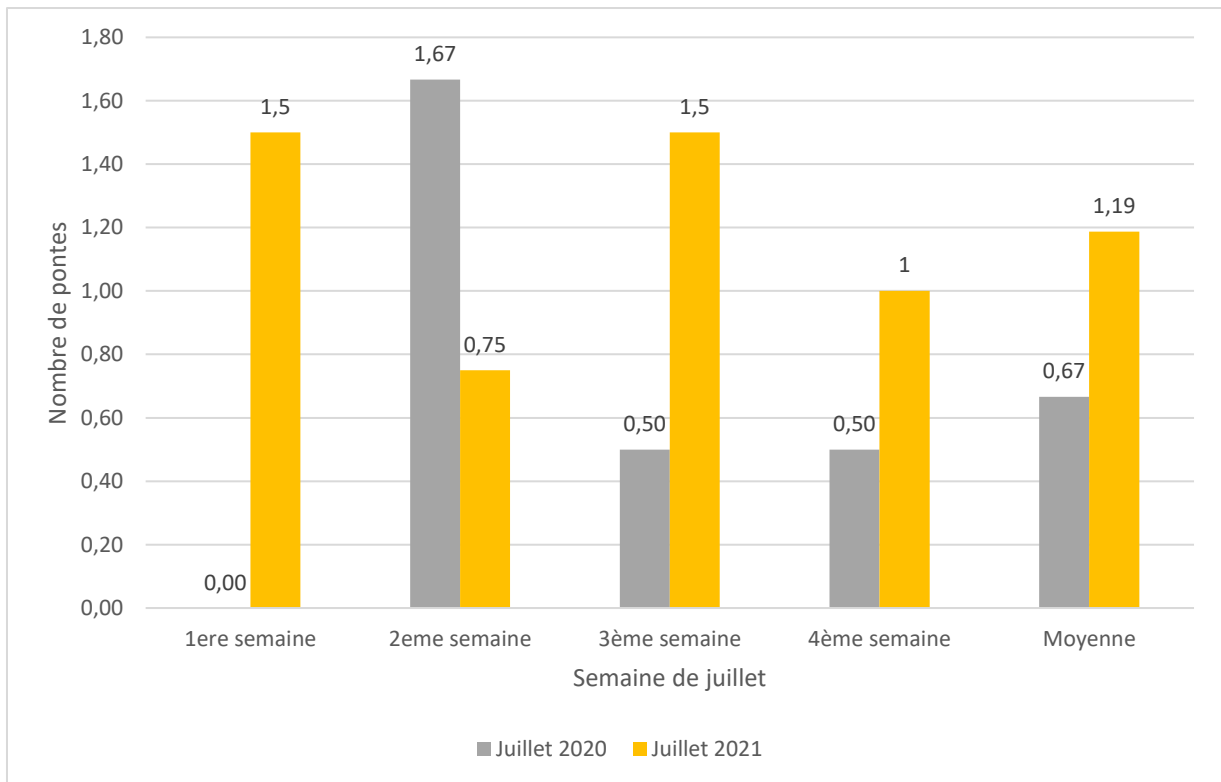


Figure 26 : Nombre de pontes de tortues imbriquées par suivi nocturne en juillet 2020 et en juillet 2021 sur la plage de Grande Anse des Salines (En gris les pontes observées en juillet 2020 et en orange celles répertoriées en juillet 2021.)

Au Diamant (Figure 27), c'est en juillet 2020 qu'il y a eu le plus de pontes observées par suivi (3,17), alors que le mois de juillet 2021 n'en comptabilise que 1,25, soit une baisse de 60,6%. Le nombre de pontes par suivi décroît fortement au cours des semaines du mois de juillet 2021 (2,25 pontes par suivi la première semaine, puis 2, 0,5 et 0,25 pontes par suivi les semaines suivantes). En juillet 2020, il décroît lors de la troisième semaine (3,5 et 4 pontes par suivi respectivement les premières et deuxièmes semaines, puis deux pontes par suivi la troisième semaine). Aucun suivi n'a été effectué la dernière semaine du mois de juillet 2020.

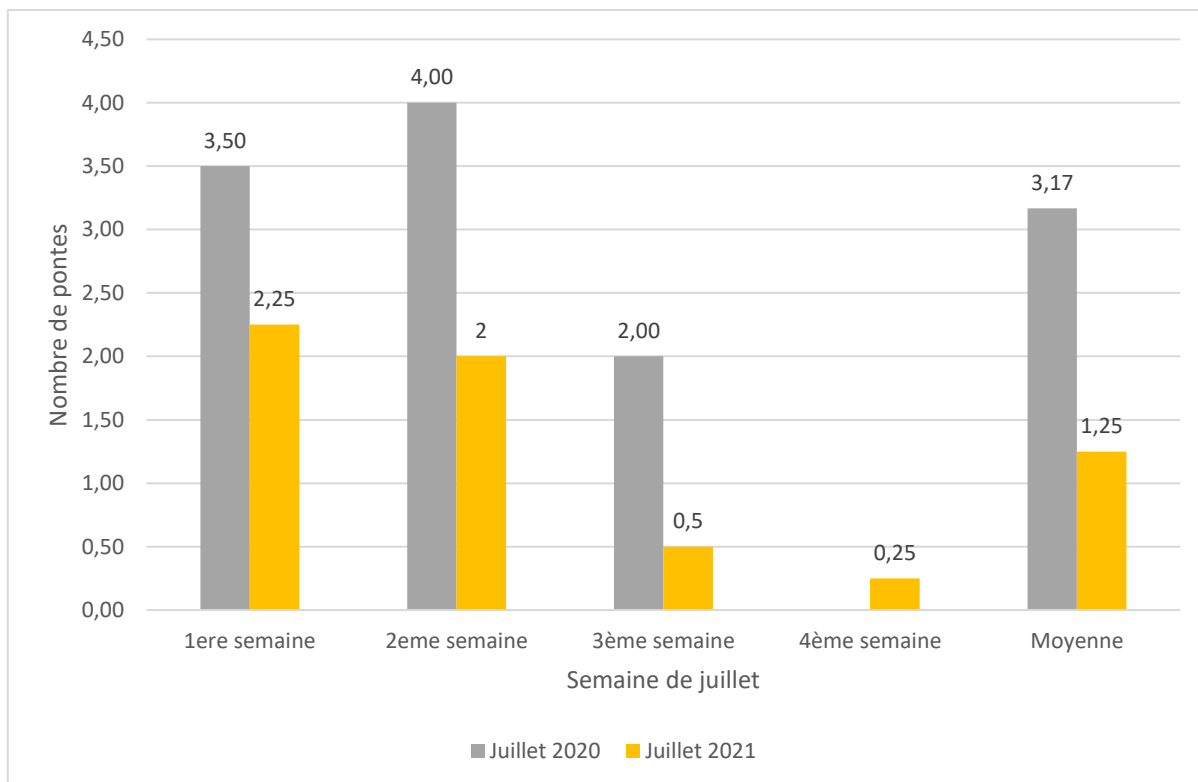


Figure 27 : Nombre de pontes de tortues imbriquées par suivi nocturne en juillet 2020 et en juillet 2021 sur la plage du Diamant (Aucun suivi n'a été effectué lors de la quatrième semaine de juillet 2020. En gris les pontes observées en juillet 2020 et en orange celles répertoriées en juillet 2021.)

Sur le site de Madiana (Figure 28), il y a eu plus de pontes en 2020 qu'en 2021. En effet, on comptabilise en moyenne 0,75 ponte par suivi en juillet 2020, contre 0,31 ponte par suivi en juillet 2021, soit une baisse de 58,7%. En juillet 2020, le nombre de ponte par suivi est stable avec une ponte par suivi chaque semaine, excepté lors de la deuxième semaine où aucune ponte n'a été observée. En juillet 2021, ce nombre est également stable, avec 0,25 ponte par suivi la première semaine, aucune la troisième semaine et 0,5 lors des deuxièmes et quatrièmes semaines.

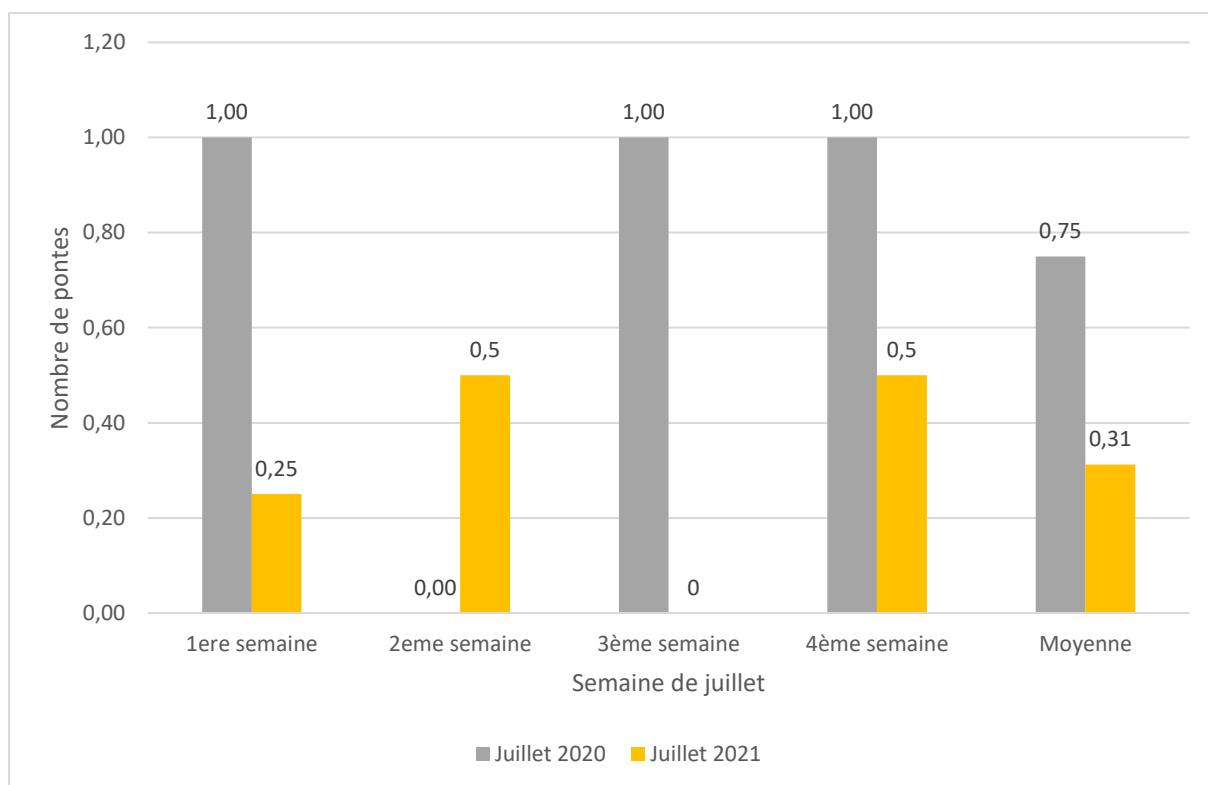


Figure 28 : Nombre de pontes de tortues imbriquées par suivi nocturne en juillet 2020 et en juillet 2021 sur la plage de Madiana (En gris les pontes observées en juillet 2020 et en orange celles répertoriées en juillet 2021.)

4. Caractérisation de la taille des tortues imbriquées

a) Longueur de la carapace

Au cours des suivis nocturnes des saisons 2020 et 2021, une totalité de **107 carapaces** a été mesurée, dont 42 aux Salines, 53 au Diamant et 12 à Madiana (Tableau 11). Les carapaces d'une tortue au Diamant en 2020, de quatre tortues au Diamant en 2021 et d'une tortue à Madiana en 2021 n'ont pas pu être mesurées à cause de la végétation environnante qui empêchait l'accès à la tortue.

Tableau 11 : Nombre de carapaces de tortues mesurées sur chaque site en 2020 et 2021

	Salines	Diamant	Madiana	Total
Session 2020	10	21	4	35
Session 2021	32	32	8	72
Total	42	53	12	107

La longueur moyenne de la carapace des tortues imbriquées observées aux Salines au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021 est de 87,4 cm, avec un écart-type de 4,2 cm (Figure 29). Au Diamant, cette longueur moyenne est de 89,3 cm avec un écart-type de 4,8 cm. Enfin, à

Madiana, la longueur moyenne des carapaces mesurées est de 88,5 cm, avec un écart-type de 5,0 cm. Un test ANOVA a été réalisé et ne montre pas de différence significative entre ces trois sites ($n = 107$, $p = 0,14 > 0,05$). **La longueur moyenne de la carapace des tortues imbriquées observées en ponte au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021, tous sites confondus, est de 88,5 cm avec un écart-type de 4,7 cm.**

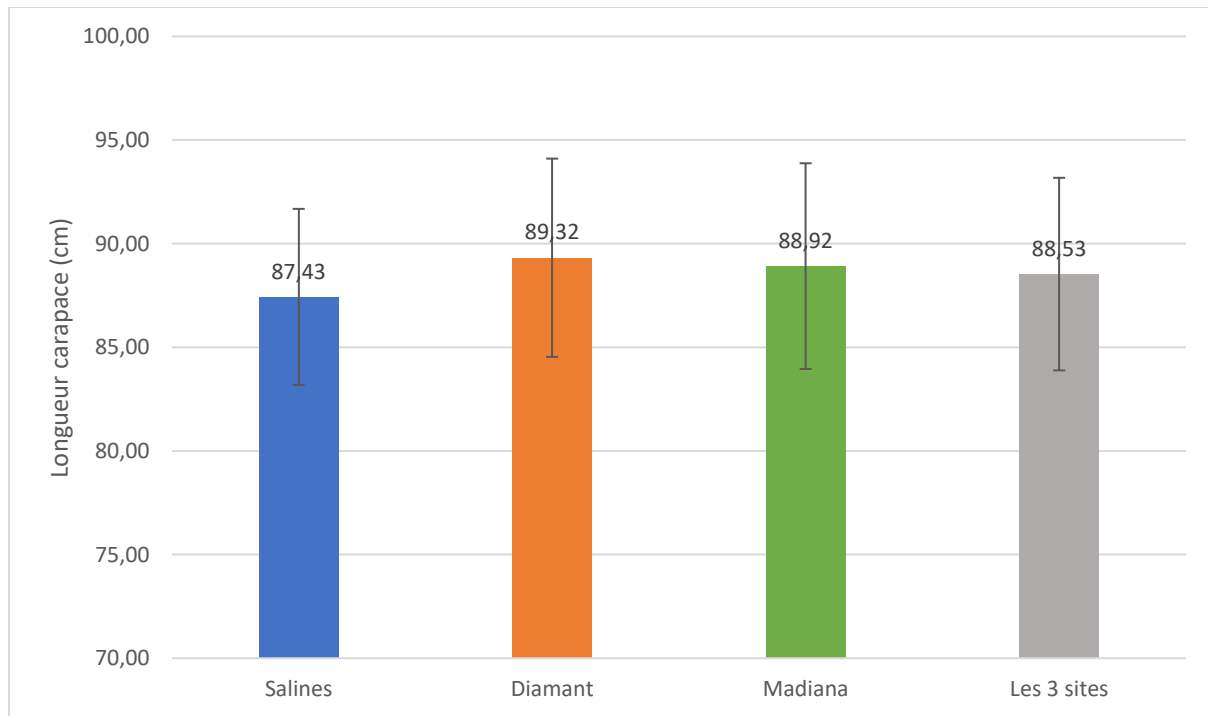


Figure 29 : Longueurs moyennes des carapaces des tortues observées en ponte lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 sur les trois sites (En bleu la plage des Salines, en orange celle du Diamant, en vert la plage de Madiana. En gris la longueur moyenne de la carapace des tortues tous sites confondus. Les barres d'erreurs apparaissant sur les histogrammes sont les écarts-types.)

Des test ANOVA ont été effectués inter sites en 2020 ($n = 35$, $p = 0,90 > 0,05$) et inter sites en 2021 ($n = 72$, $p = 0,05 \leq 0,05$). **Une différence significative entre les sites a été mis en évidence, uniquement pour l'année 2021.** La longueur moyenne des carapaces en 2021 sur la plage des Salines est de 87,19 cm avec un écart-type de 3,98 cm (Figure 30). Au Diamant, elle est de 89,84 cm avec un écart-type de 4,47 cm. A Madiana, la longueur moyenne est de 88,63 cm avec un écart-type de 5,85 cm. Un test ANOVA a été effectué entre chaque site et il s'avère que ce sont les longueurs des carapaces des tortues des Salines qui sont statistiquement différentes de celles du Diamant en 2021 ($n = 64$, $p = 0,01 \leq 0,05$). **Les tortues imbriquées du Diamant venues pondre en 2021 sont statistiquement plus longues que celles venues pondre aux Salines en 2021.**

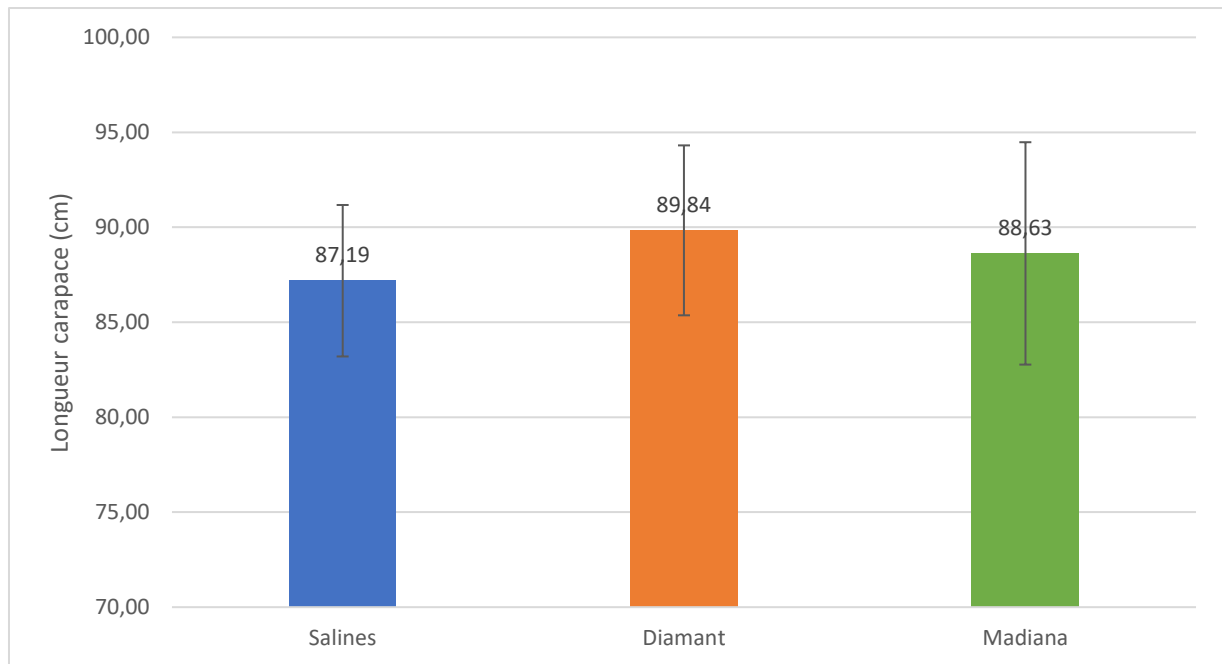


Figure 30 : Longueurs moyennes des carapaces des tortues imbriquées observées en ponte lors des suivis nocturnes en 2021 sur les trois sites (En bleu la plage des Salines, en orange celle du Diamant, en vert la plage de Madiana. En gris la longueur moyenne de la carapace des tortues tous sites confondus. Les barres d'erreurs apparaissant sur les histogrammes sont les écarts-types.)

Des test ANOVA ont également été effectués inter années tous sites confondus puis pour chaque site **et aucune différence significative n'est relevée** :

- Tortues tous sites 2020 et tortues tous sites 2021 : $n = 107$, $p = 0,91 > 0,05$
- Salines 2020 et Salines 2021 : $n = 42$, $p = 0,52 > 0,05$
- Diamant 2020 et Diamant 2021 : $n = 53$, $p = 0,25 > 0,05$
- Madiana 2020 et Madiana 2021 : $n = 12$, $p = 0,79 > 0,05$

b) Largeur de la carapace

Les largeurs de carapace, tout comme les longueurs, ont été calculées pour 107 tortues (Tableau 11). Les largeurs moyennes de carapace sont de 76,5 cm aux Salines avec un écart-type de 4,4 cm, 76,5 cm au Diamant avec un écart-type de 4,1 cm et 78,1 cm avec un écart-type de 5,5 cm (Figure 31). Un test ANOVA a été effectué et ne montre pas de différence significative concernant la largeur moyenne de la carapace des tortues imbriquées entre les trois sites ($n = 107$, $p = 0,51 > 0,05$). Tous sites confondus, **la largeur moyenne des carapaces des tortues imbriquées observées en ponte lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 est de 76,7 cm avec un écart-type de 4,4 cm.**

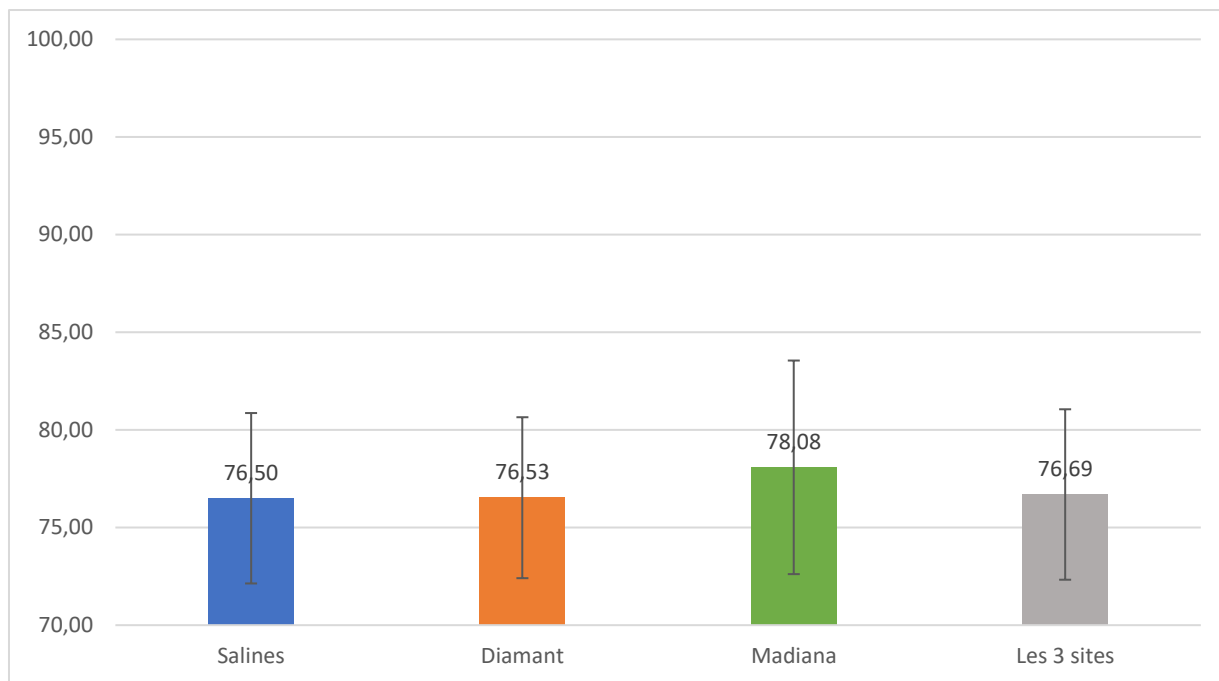


Figure 31 : Largeur moyenne des carapaces des tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 sur les trois sites (En bleu la plage des Salines, en orange celle du Diamant, en vert la plage de Madiana. En gris la largeur moyenne de la carapace des tortues tous sites confondus. Les barres d'erreurs apparaissant sur les histogrammes sont les écarts-types.)

Des test ANOVA ont été effectués inter sites en 2020 ($n = 35$, $p = 0,31 > 0,05$) et inter sites en 2021 ($n = 72$, $p = 0,20 > 0,05$). **Aucune différence significative n'a été mis en évidence.**

Des test ANOVA ont également été effectués inter années tous sites confondus puis pour chaque site **et aucune différence significative n'est relevée :**

- Tortues tous sites 2020 et tortues tous sites 2021 : $n = 107$, $p = 0,81 > 0,05$
- Salines 2020 et Salines 2021 : $n = 42$, $p = 0,12 > 0,05$
- Diamant 2020 et Diamant 2021 : $n = 53$, $p = 0,13 > 0,05$
- Madiana 2020 et Madiana 2021 : $n = 12$, $p = 0,81 > 0,05$

c) Ratios longueur – largeur

Le ratio entre la longueur et la largeur des carapaces de tortues imbriquées observées en ponte en 2020 et 2021 (Figure 32) est en moyenne de $1,14 \pm 0,05$ sur le site de Grande Anse des Salines, $1,17 \pm 0,06$ sur la plage du Diamant et de $1,14 \pm 0,11$ sur la plage de Madiana. Ces ratios sont statistiquement identiques entre les trois sites ($n = 107$, $p = 0,15 > 0,05$). **La moyenne des ratios longueur/largeur de la carapace des tortues imbriquées mesurées en 2020 et 2021, tous sites confondus, est $1,16 \pm 0,07$.**

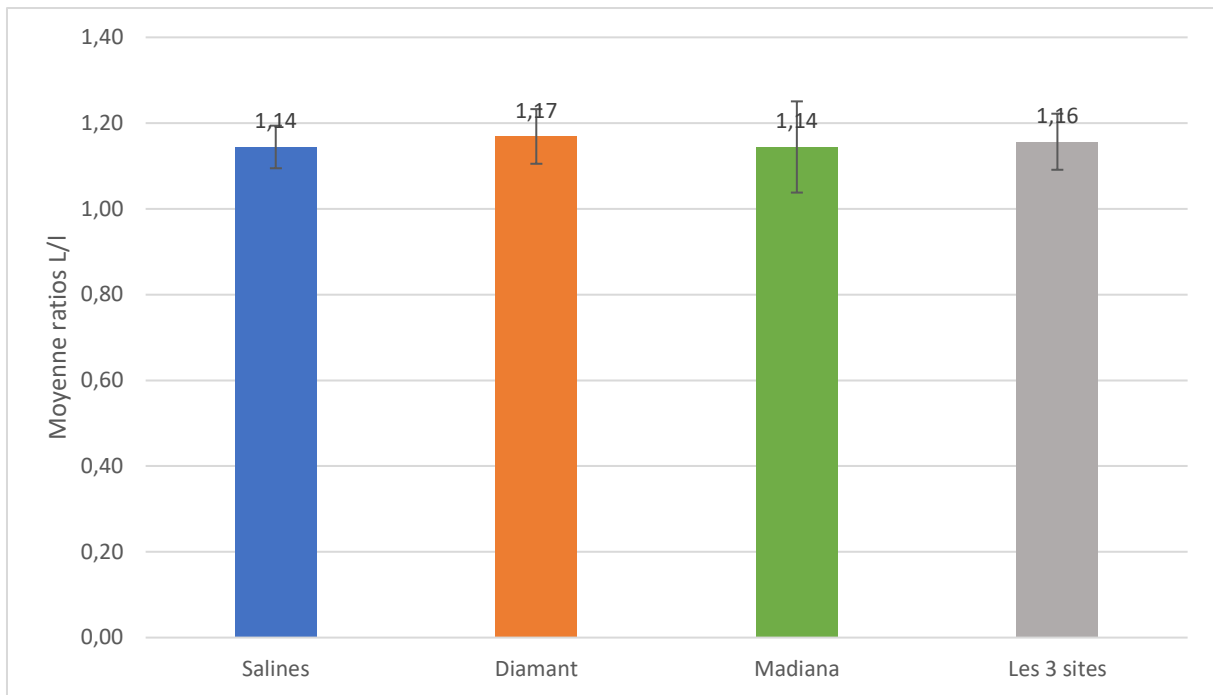


Figure 32 : Ratios longueur/largeur des carapaces de tortues imbriquées observées par sites lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 (En bleu la plage des Salines, en orange celle du Diamant, en vert la plage de Madiana. En gris la largeur moyenne de la carapace des tortues tous sites confondus. Les barres d'erreurs apparaissant sur les histogrammes sont les écarts-types.)

Des tests ANOVA ont été effectués inter-sites et inter-années. Aucune différence significative n'a été mise en évidence.

d) Corrélation longueur – largeur

La relation linéaire entre la largeur et la longueur de la carapace des tortues imbriquées mesurées lors des suivis nocturnes en 2020 et 2021 est très faible (Figure 33). L'équation de la droite de corrélation linéaire est :

$$y = 0,4689x + 52,574$$

$$R^2 = 0,1941$$

Le coefficient de détermination, pour $n = 107$, est de 0,19. Il y a donc une corrélation linéaire à hauteur de 19% entre la longueur et la largeur de la carapace des tortues imbriquées observées en ponte sur les trois sites en 2020 et 2021.

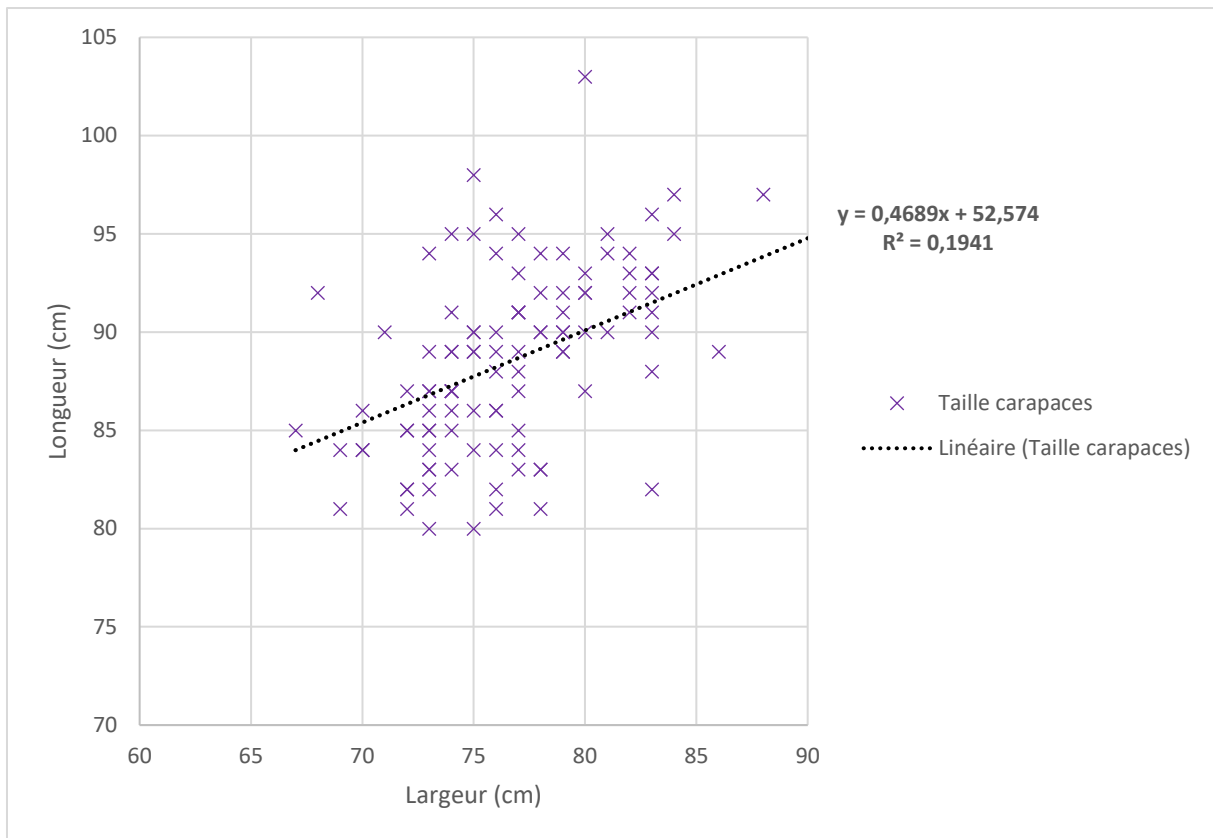


Figure 33 : Corrélation longueur-largeur des carapaces mesurées des tortues imbriquées en 2020 et 2021 (La droite apparaissant sur le graphe est la droite de corrélation linéaire entre toutes ces tailles de carapaces.)

Le ratio entre la longueur et la largeur de la carapace a été calculé pour chaque carapace mesurée (voir III.B.4.c). Ces ratios varient entre 0,9 et 1,35. Ils ont été classés en différentes catégories : 0,9-1 ; 1-1,1 ; 1,1-1,2 ; 1,2-1,3 ; 1,3-1,4 (Figure 34). Seules quatre tortues sur les 107 mesurées sont, pour la moitié d'entre elles entre 0,9 et 1 et pour l'autre moitié entre 1,3 et 1,4.

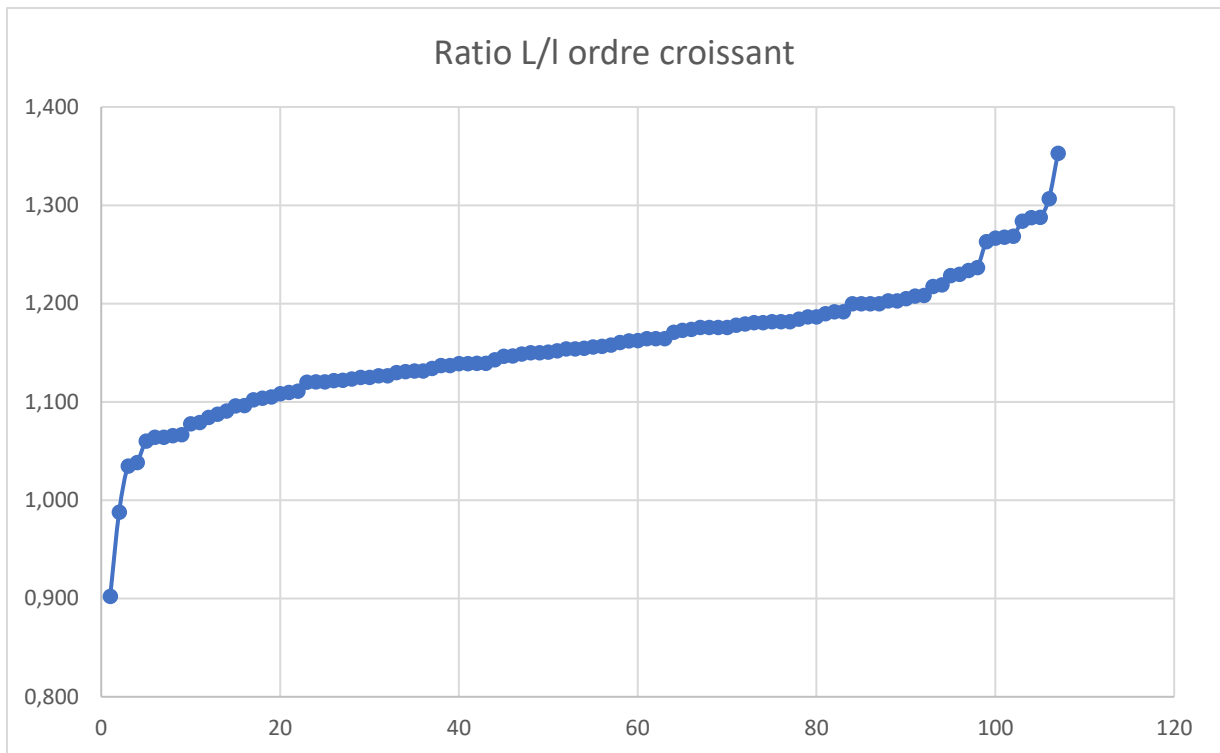


Figure 34 : Répartition des ratios longueur/largeur des carapaces de tortues imbriquées mesurées lors des suivis de pontes nocturnes en 2020 et 2021

Une nouvelle droite de corrélation linéaire a été réalisée, en éliminant les quatre mesures « extrêmes » dont les ratios étaient compris entre 0,9 et 1 et entre 1,3 et 1,4 (Figure 35). L'équation de la nouvelle droite est :

$$y = 0,6718x + 37,078$$

$$R^2 = 0,3558$$

Ainsi, le nouveau coefficient de détermination, pour un $n = 103$, est **0,36**. Il y a une relation linéaire faible entre la longueur et la largeur de la carapace des tortues imbriquées observées en ponte lors des suivis nocturnes effectués en 2020 et 2021 sur les sites de Grande Anse des Saline, du Diamant et de Madiana. Trente-six pourcent de la variation de la longueur est expliquée par la variation de la largeur de la carapace.

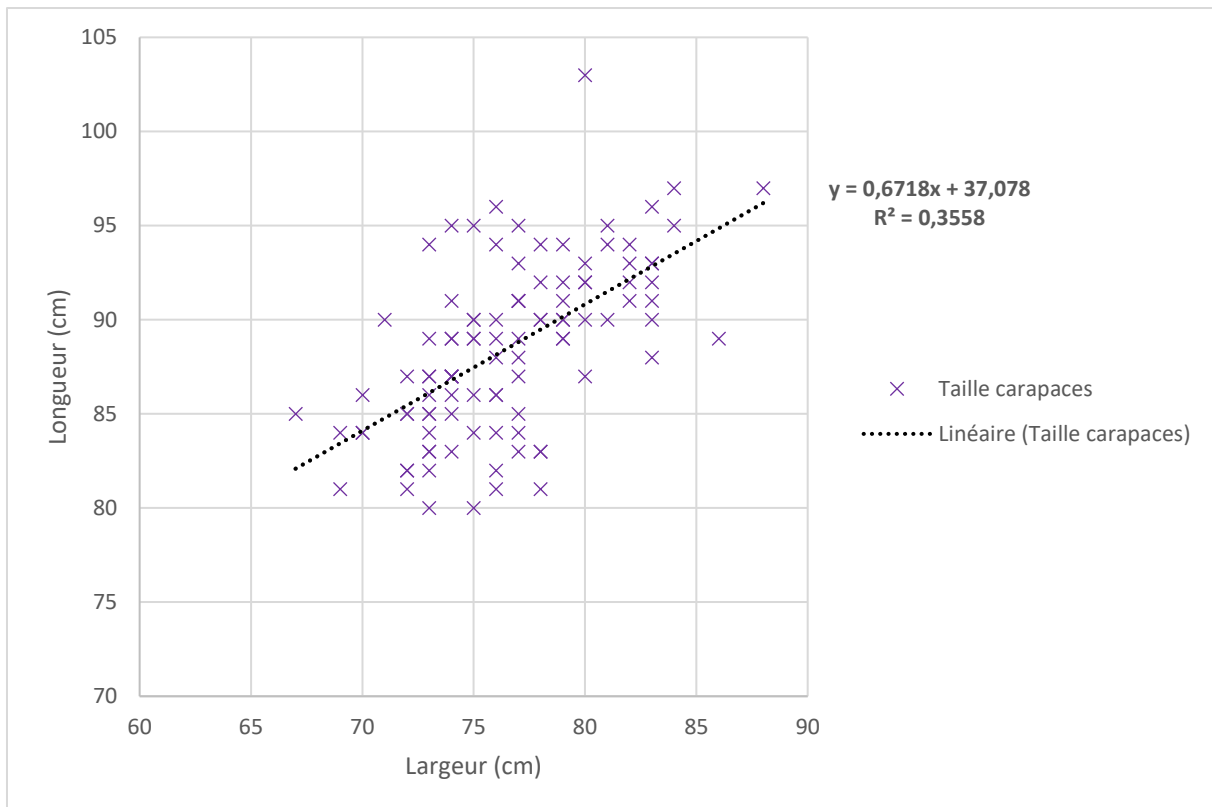


Figure 35 : Corrélation longueur-largeur des carapaces mesurées des tortues imbriquées en 2020 et 2021, en retirant les quatre valeurs considérées comme extrêmes (Les valeurs de mesures considérées comme extrêmes ont été retirées. La droite apparaissant sur le graphe est la droite de corrélation linéaire entre toutes ces tailles de carapaces.)

En outre, une corrélation a été recherchée par année et par site (toutes tortues confondues en 2020 ; toutes tortues confondues en 2021 ; tortues des Salines en 2020, en 2021 et en 2020-2021 ; de même pour le Diamant et Madiana). Aucune corrélation importante (c'est-à-dire supérieure à 50%) n'a été relevée, hormis pour les tortues observées aux Salines en 2021 ($n = 32$, $R^2 = 0,5881$, $y = 0,834x + 23,878$) et celles observées au Diamant en 2020 ($n = 21$, $R^2 = 0,5237$, $y = 0,7982x + 28,134$).

5. Caractérisation de la ponte des tortues imbriquées

a) Facilité à pondre

Lorsqu'une tortue monte sur la plage, il arrive qu'elle reparte sans pondre. Cela peut être dû à des perturbations anthropiques (lumière, route, etc.), naturelles (sol inadapté, animaux, etc.) ou autre (public, etc.). L'activité de chaque tortue, désignée comme ponte, retour à la mer sans ponte, ou comme « incertaine » lorsque les observateurs n'étaient pas sûrs ou sont partis avant que la tortue ne soit retournée à la mer, a été calculée par plage et par site.

Au cours de la saison 2020, 26 tortues imbriquées et traces de tortues imbriquées ont été observées à Grande Anse des Salines. Parmi elles, une ponte a été répertoriée pour 12 tortues, soit 46,15 % ; 10 tortues sont retournées à la mer sans pondre, soit 38,46% ; et quatre tortues,

soit 15,38% ont eu une activité « incertaine » (Figure 36). Sur la saison 2021, sur la plage des Salines, 63 tortues et traces ont été observées. Trente-deux tortues, soit 50,79% ont pondu ; 20 n'ont pas pondu, soit 31,75% ; et on ignore pour 11 d'entre elles, soit 17,46%, si elles ont pondu (Figure 36). **La majeure partie des tortues qui sont montées sur la plage au cours des suivis de 2021 ont donc réussi à pondre.**

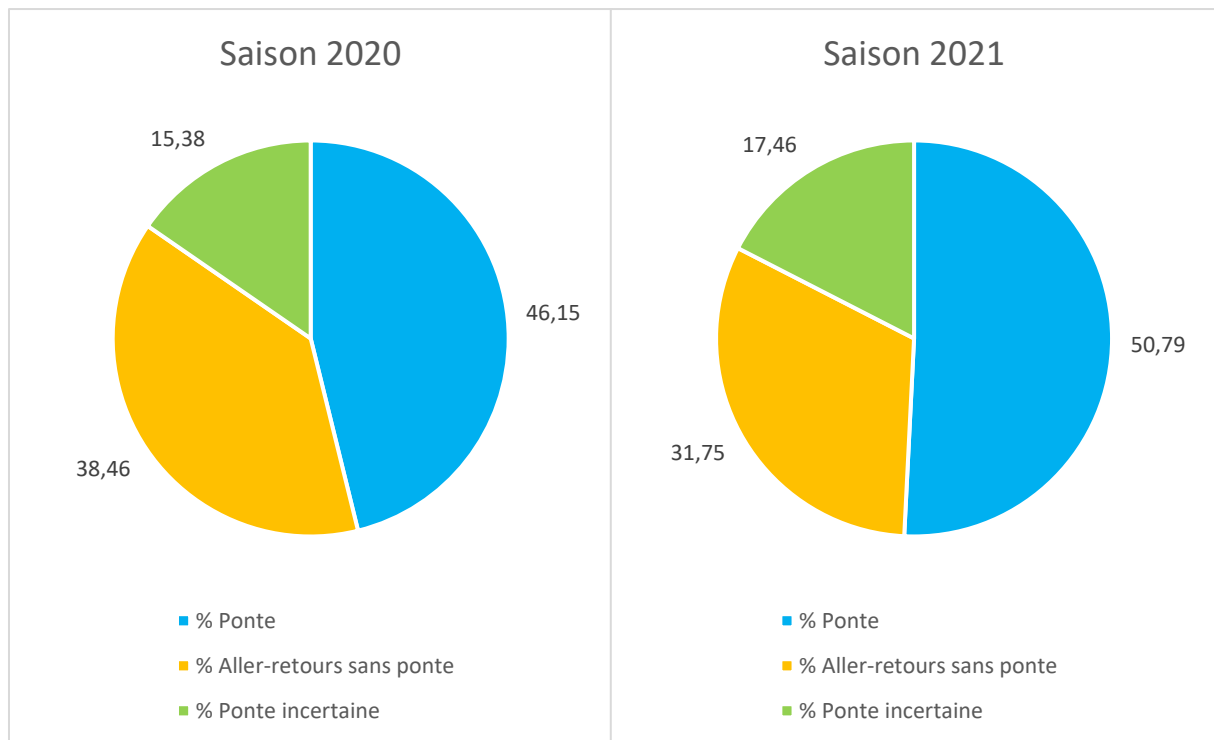


Figure 36 : Activités de ponte des tortues imbriquées observées à Grande Anse des Salines au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021 (En bleu le pourcentage de tortues ayant pondu. En orange le pourcentage de tortues reparties à la mer sans pondre. En vert le pourcentage de tortues dont on ignore si elles ont pondu)

Concernant la plage du Diamant (Figure 37), en 2020, 32 tortues et traces ont été observées. Vingt-trois tortues ont pondu, soit 71,88% ; six n'ont pas pondu, soit 18,75% ; et trois ont eu une activité incertaine, soit 9,38%. Sur la saison 2021, 111 tortues et traces ont été observées. Trente-six ont réussi à pondre, soit 32,43% ; 64 sont retournées à la mer sans avoir pondu, soit 57,66%, et 11, soit 9,97%, ont eu une activité incertaine. **La majeure partie des tortues imbriquées venues sur la plage du Diamant en 2020 ont pondu, tandis qu'en 2021, plus de la moitié sont reparties à la mer sans pondre.**

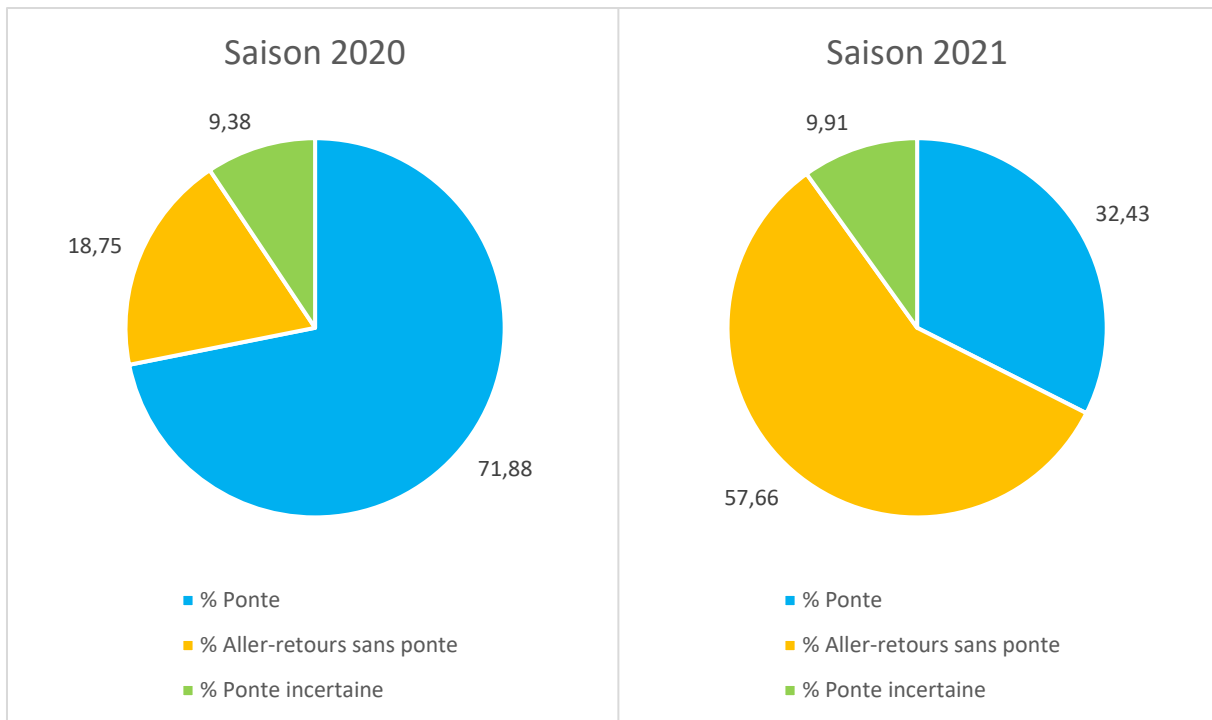


Figure 37 : Activités de ponte des tortues imbriquées observées au Diamant au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021 (En bleu le pourcentage de tortues ayant pondu. En orange le pourcentage de tortues reparties à la mer sans pondre. En vert le pourcentage de tortues dont on ignore si elles ont pondu.)

Sur la plage de Madiana (Figure 38), sept tortues et traces ont été observées en 2020. Parmi elles quatre tortues ont pondu, soit 57,14% ; et trois n'ont pas pondu, soit 42,86%. Aucune activité incertaine n'a été relevée. En 2021, ce sont 14 tortues qui ont été observées, dont neuf qui ont pondu, soit 64,29% ; et cinq qui n'ont pas pondu, soit 35,71%. Aucune activité incertaine n'a été relevée. **La plupart des tortues venues à Madiana en 2020 et 2021 ont pondu.**

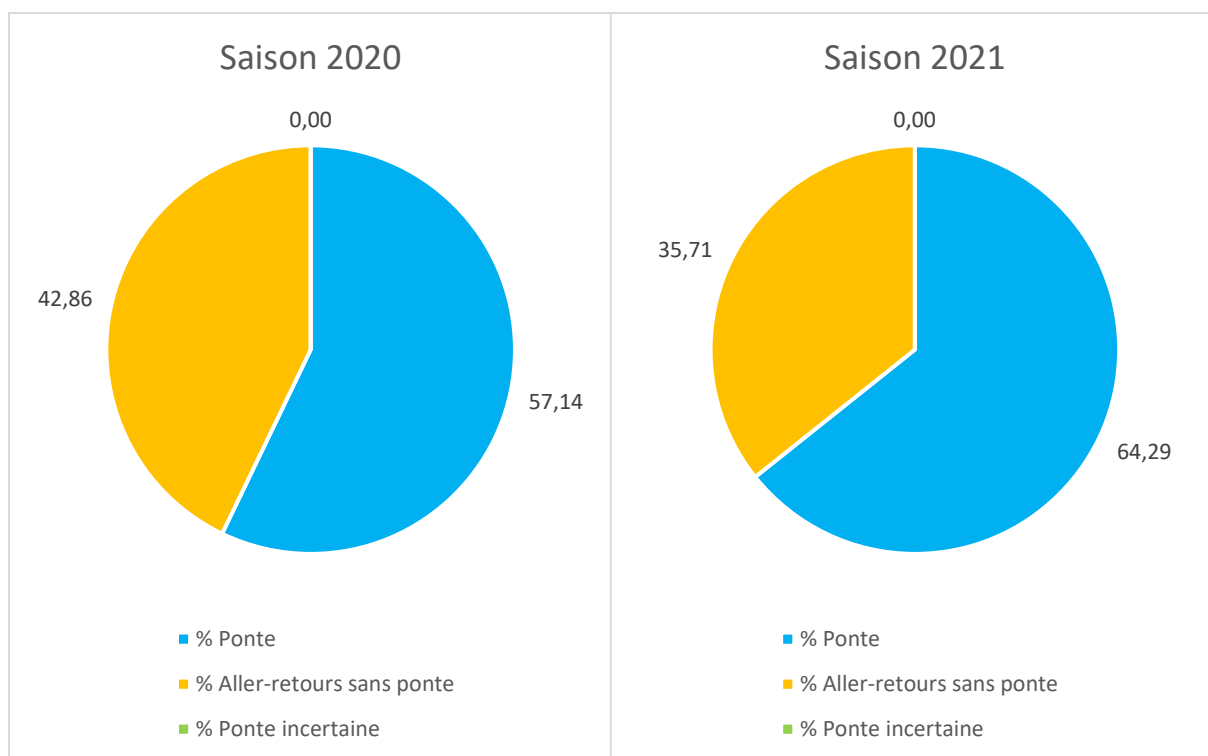


Figure 38 : Activités de ponte des tortues imbriquées observées à Madiana au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021 (En bleu le pourcentage de tortues ayant pondu. En orange le pourcentage de tortues reparties à la mer sans pondre. En vert le pourcentage de tortues dont on ignore si elles ont pondu.)

b) Corrélation facilitée à pondre – perturbations humaines

La présence de public ou de personnes sur la plage faisant la fête, du sport ou bivouaquant ainsi que les lumières et le bruit des bars et restaurant peuvent gêner les tortues et les faire retourner à la mer sans avoir pondu.

Les réglementations mises en place suite à la situation sanitaire due à la COVID-19 permettent de voir si ces perturbations ont un impact majeur sur la ponte des tortues. Pendant la période de suivi de 2020, aucune restriction n'était en vigueur. Cependant en 2021, un couvre-feu à 23h a été mis en place durant les semaines de suivis 21 à 24. Ensuite, durant les semaines 25 à 27, aucune restriction n'était en vigueur. Enfin, lors des semaines 28 à 30, un couvre-feu à 19h empêchait la population de se rendre sur la plage le soir et la nuit et les restaurant furent contraints de fermer. Les figures ci-dessous reflètent les effets des perturbations anthropiques sur la ponte des tortues.

Sur la plage des Salines (Figure 39), durant les semaines 21 à 24, 31,58% de tortues ont fait des allers-retours sans pondre, contre 62,50% durant les semaines 25 à 27 et 39,29% lors des semaines 28 à 30. **Il semble que les tortues aient été plus gênées durant la période sans restriction** (semaines 25 à 27). Cependant il n'y a aucune différence entre les périodes de couvre-feu à 23h et à 19h.

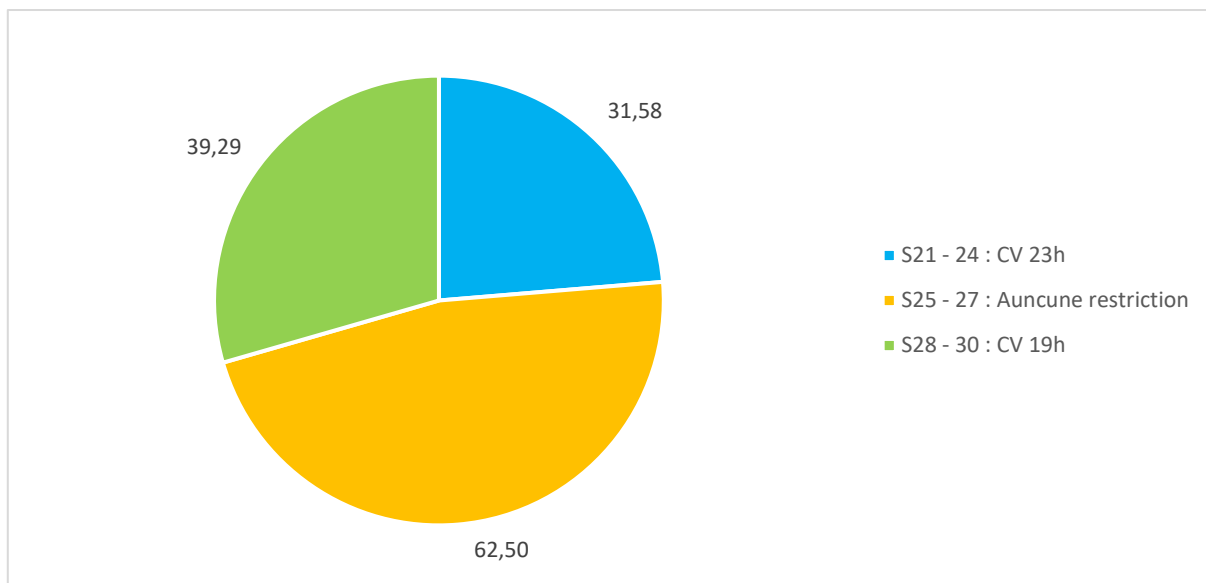


Figure 39 : Pourcentage d'aller-retours sans ponte des tortues imbriquées observées lors des différentes phases de restriction sanitaire sur la plage de Grande Anse des Salines pendant les suivis nocturnes de 2021 (Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de tortues et traces répertoriées pendant chaque période. En bleu les semaines 21 à 24, pendant lesquelles un couvre-feu à 23h était en place. En orange les semaines 25 à 27 lors desquelles aucune restriction n'était en place. En vert les semaines 28 à 30, durant lesquelles un couvre-feu à 19h était en vigueur.)

Sur la plage du Diamant (Figure 40), **aucune tendance à la préférence des tortues pour les périodes de restriction n'est mise en évidence** : il y a 38,10% d'aller-retours sans ponte lors des semaines 21 à 24, 63,89% lors des semaines 25 à 27, et 61,11% pendant les semaines 28 à 30.

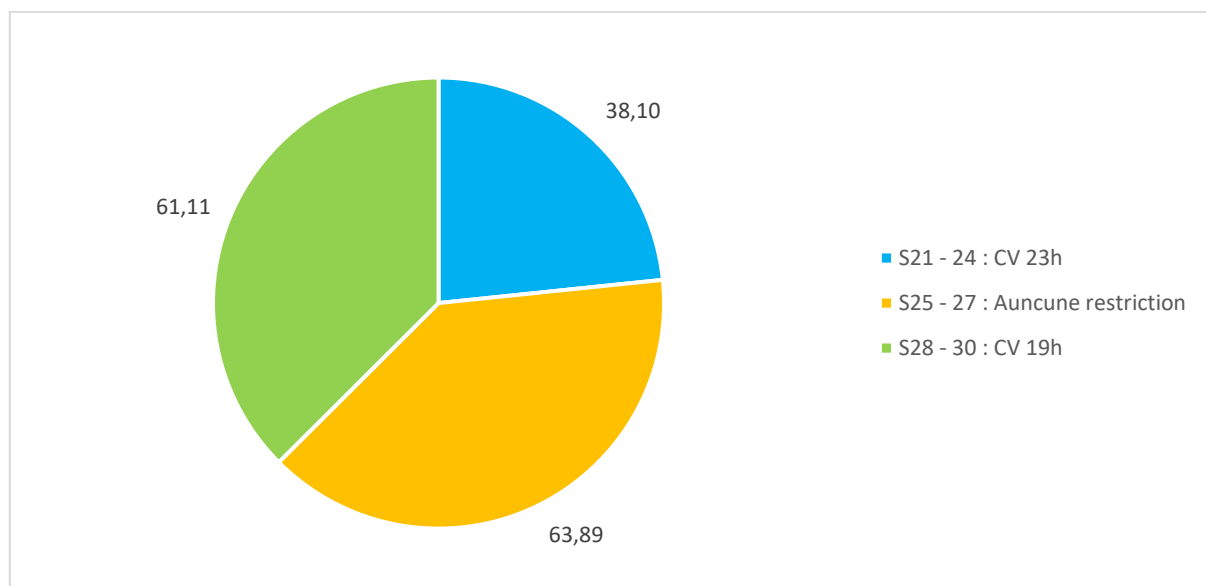


Figure 40 : Pourcentage d'aller-retours sans ponte des tortues imbriquées observées lors des différentes phases de restriction sanitaire sur la plage du Diamant pendant les suivis nocturnes de 2021 (Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de tortues et traces répertoriées pendant chaque période. En bleu les semaines 21 à 24, pendant lesquelles un couvre-feu à 23h était en place. En orange les semaines 25 à 27 lors desquelles aucune restriction n'était en place. En vert les semaines 28 à 30, durant lesquelles un couvre-feu à 19h était en vigueur.)

Concernant le site de Madiana (Figure 41), aucun aller-retour sans ponte n'a eu lieu pendant les semaines 21 à 24, 40% lors des semaines 25 à 27 et 42,86% durant les semaines 28 à 30. Donc **aucune relation restriction - aller-retour sans ponte n'est mise en évidence.**

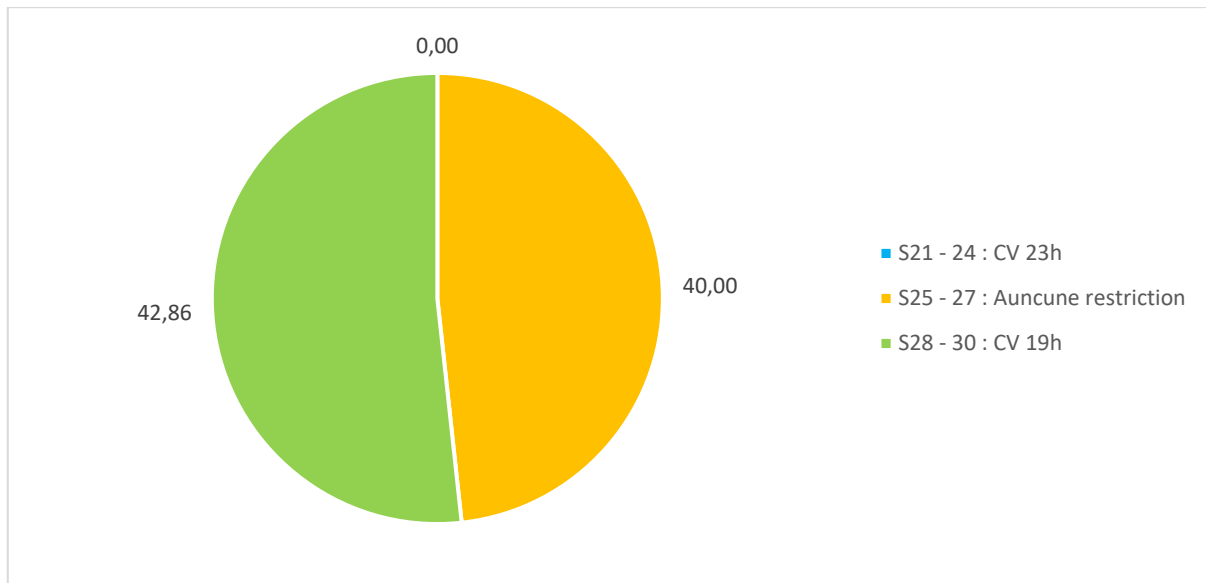


Figure 41 : Pourcentage d'aller-retours sans ponte des tortues imbriquées observées lors des différentes phases de restriction sanitaire sur la plage de Madiana pendant les suivis nocturnes de 2021 (Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de tortues et traces répertoriées pendant chaque période. En bleu les semaines 21 à 24, pendant lesquelles un couvre-feu à 23h était en place. En orange les semaines 25 à 27 lors desquelles aucune restriction n'était en place. En vert les semaines 28 à 30, durant lesquelles un couvre-feu à 19h était en vigueur.)

c) Lieu de ponte (lisière, forêt ou sable)

Il a été relevé, au cours des suivis nocturnes, pour les tortues venues pondre sur la plage des Salines, du Diamant et de Madiana, la strate de la plage sur laquelle elles ont pondu (partie immergeable, sable, lisière de forêt et forêt (Figure 13).

Cependant en 2020, les observateurs ne l'ont noté que peu fréquemment. Ainsi, en 2020, sept lieux de pontes sur 12 ont été relevés sur la plage des Salines, 10 sur 23 au Diamant et trois sur quatre à Madiana. En 2021, tous les lieux de pontes ont été relevés aux Salines, soit 32. Au Diamant, les observateurs n'ont pas correctement relevé les données et seuls 18 lieux de pontes sur 36 ont été notés. A Madiana, tous les lieux de pontes, donc neuf en tout, ont été identifiés.

Sur le site de Grande Anse des Salines (Figure 42), en 2020, toutes les tortues pour lesquelles les lieux de pontes ont été notés (soit 58,3% des tortues) ont pondu en lisière de forêt. En 2021, 59,4% des tortues ont pondu en lisière de forêt et 40,6% ont pondu en forêt. **Finalement, sur les deux saisons confondues, ce sont 29,5% des pontes qui se sont déroulées en forêt, 59,1% en lisière de forêt et 11,4% dans des lieux de pontes indéterminés.**

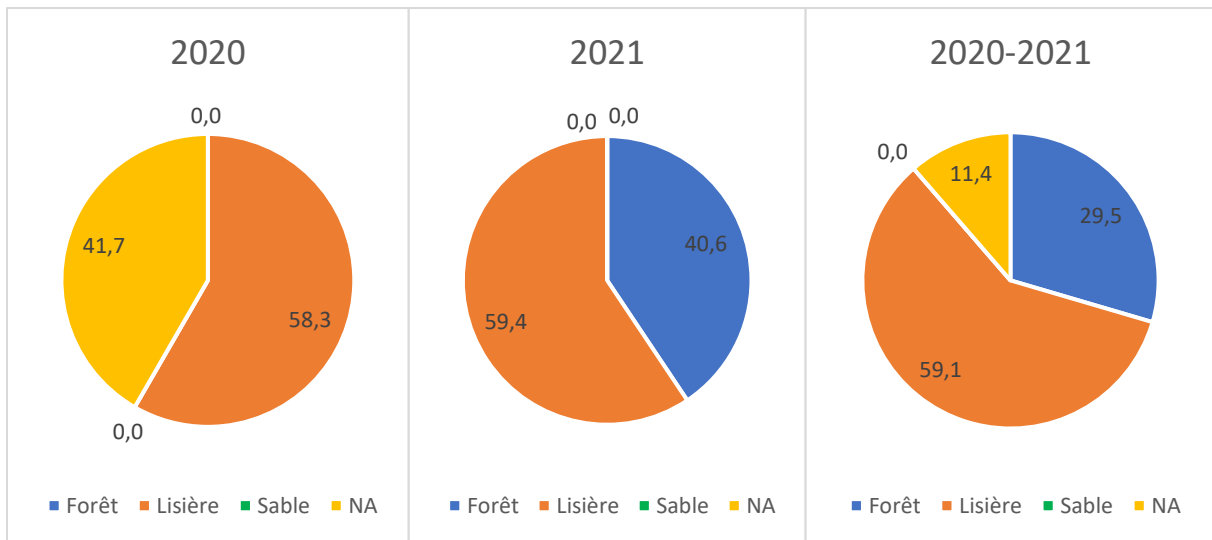


Figure 42 : Lieux de pontes des tortues imbriquées observées sur la plage de Grande Anse des Salines en 2020, 2021 et 2020-2021 (En bleu le pourcentage de pontes en forêt, en orange le pourcentage de pontes en lisière, en gris le pourcentage de pontes sur le cordon sableux, et en jaune le pourcentage de pontes sur un lieu indéterminé (noté NA).)

Les lieux de ponte de la plage du Diamant (Figure 43) sont malheureusement peu exploitables. En effet, plus de la moitié des lieux de ponte sont indéterminés en 2020 (56,5%) et la moitié (50%) en 2021. Il semblerait, sur les saisons 2020 et 2021 réunies, que **les tortues tendent à préférer la ponte en forêt (28,8%)**. La lisière est représentée par **16,9% des pontes**. Quelques pontes, durant la saison 2020, ont eu lieu sur le cordon sablonneux (4,3%).

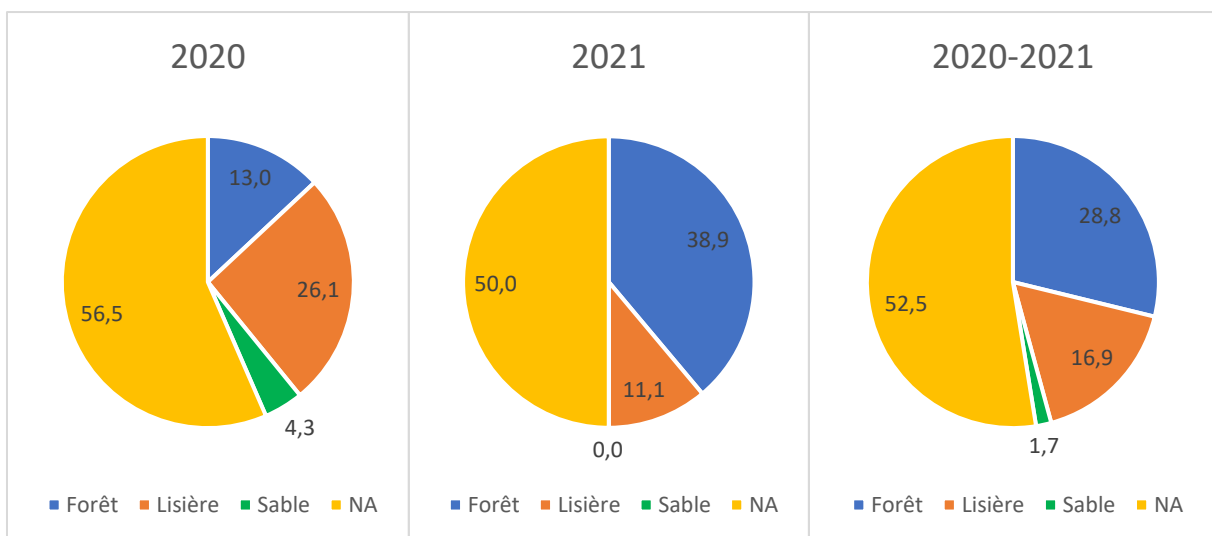


Figure 43 : Lieux de pontes des tortues imbriquées observées sur la plage du Diamant en 2020, 2021 et 2020-2021 (En bleu le pourcentage de pontes en forêt, en orange le pourcentage de pontes en lisière, en gris le pourcentage de pontes sur le cordon sableux, et en jaune le pourcentage de pontes sur un lieu indéterminé (noté NA).)

Sur la plage de Madiana (Figure 44), **les tortues semblent préférer pondre en lisière de forêt**. En effet, sur les deux saisons réunies, 69,2% des pontes ont eu lieu en lisière, 23,1% sur le cordon sableux et aucune en forêt. 7,7% des lieux de pontes sont indéterminés.

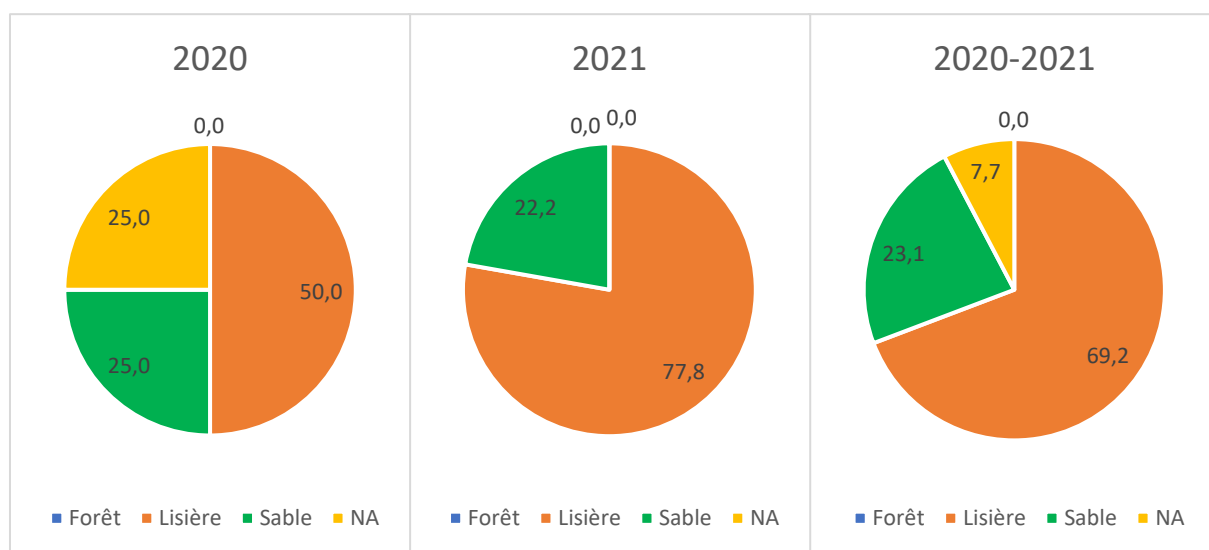


Figure 44 : Lieux de pontes des tortues imbriquées observées sur la plage de Madiana en 2020, 2021 et 2020-2021 (En bleu le pourcentage de pontes en forêt, en orange le pourcentage de pontes en lisière, en gris le pourcentage de pontes sur le cordon sableux, et en jaune le pourcentage de pontes sur un lieu indéterminé (noté NA).)

d) Durée de ponte

La durée de ponte, durée entre le moment où le premier œuf est pondu et le moment où la tortue commence à reboucher son nid, a été mesurée pour chaque tortue imbriquée observée en ponte durant les suivis nocturnes sur les trois sites, pendant les deux saisons de ponte de 2020 et 2021 (Tableau 12). En 2020, les observateurs n'ont pas systématiquement relevé l'heure du début de ponte et l'heure de fin de ponte. En 2021, les durées de ponte ont été relevées pour chaque tortue, sauf pour celles observées alors que la ponte avait déjà commencé, où était déjà finie. Au total sur les deux saisons, tous sites confondus, **les durées de ponte de 84 tortues imbriquées ont été mesurées**.

Tableau 12 : Nombre de tortues observées lors des suivis nocturnes, par site et par année, pour lesquelles les durées de pontes ont pu être mesurées

	Salines		Diamant		Madiana		Total
	2020	2021	2020	2021	2020	2021	
Nombre de tortues	7	29	7	30	3	8	84

La durée moyenne de ponte des tortues imbriquées (Figure 45), en 2020 et 2021, sur le site de Grande Anse des Salines est de 20,7 minutes avec un écart-type de 6,9 minutes. Au Diamant, cette durée est de 19,6 minutes en moyenne, avec un écart-type de 5,8 minutes. Sur

la plage de Madiana, les tortues pondent pendant 19,5 minutes en moyenne, avec un écart-type de 7,7 minutes. **Pour les trois sites confondus, la durée moyenne de ponte est de 20,1 minutes avec un écart-type de 6,5 minutes.**

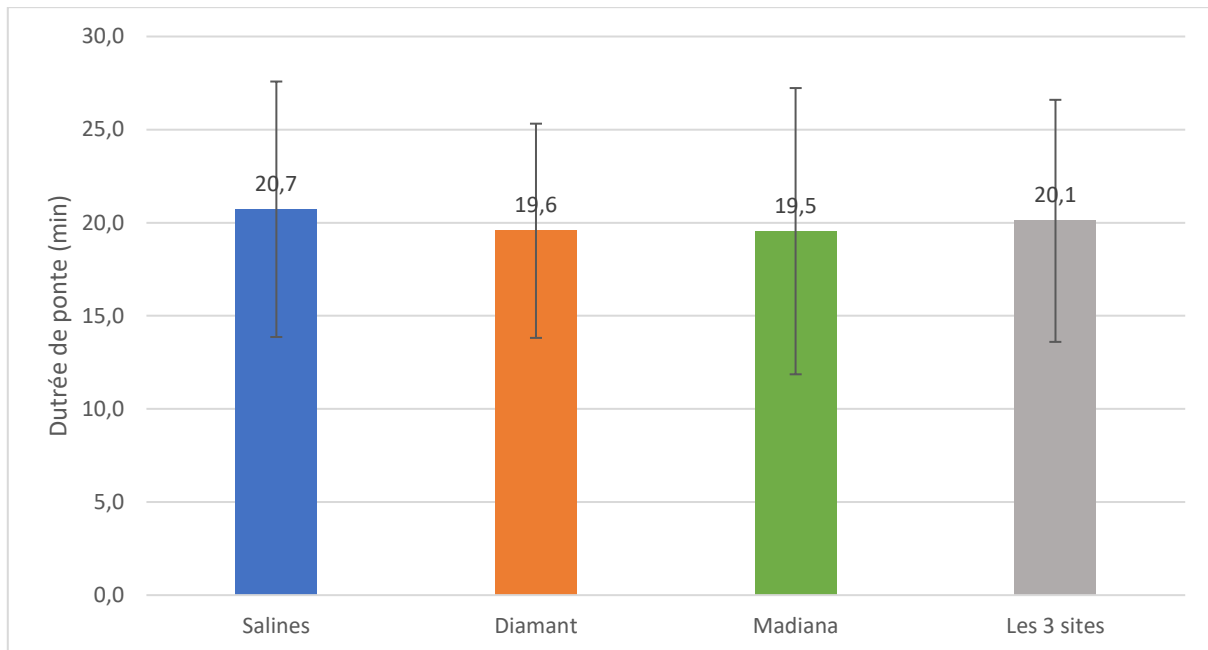


Figure 45 : Durée de ponte moyenne des tortues imbriquées observées en ponte lors des suivis nocturnes en 2020 et 2021, sur les trois sites (En bleu la plage de Grande Anse des Salines, en orange celle du Diamant, en vert la plage de Madiana et en gris les trois sites confondus. Les barres d'erreurs présentes sur les histogrammes sont les écarts-type.)

Un test ANOVA a été effectué et **n'a pas montré de différence significative** concernant la durée de ponte entre les trois sites ($n = 84$, $p = 0,72 > 0,05$). De même, des tests ANOVA ont été effectués inter et intra sites en différenciant les données de 2020 et celles de 2021. Pour les Salines, aucune différence significative n'est relevée entre 2020 et 2021 ($n = 36$, $p = 0,06 > 0,05$). Au Diamant, il n'y a pas de différence significative non plus ($n = 37$, $p = 0,48 > 0,05$). Cependant sur le site de Madiana, une différence significative a été relevée ($n = 11$, $p = 0,02 \leq 0,05$). En 2020, il n'y a pas de différence significative entre les trois sites ($n = 17$, $p = 0,15 > 0,05$), et en 2021 non plus ($n = 67$, $p = 0,32 > 0,05$).

e) Nombre d'œufs pondus

Sur les 113 tortues observées en ponte sur les trois sites de suivi au cours des saisons 2020 et 2021, les œufs ont été comptés pour **95 nids avec une marge d'erreur de ± 10 œufs** (Tableau 13). Ces erreurs de comptage sont dues au fait que la tortue pond parfois des grappes de 2 à 4 œufs, et il n'est pas toujours évident de distinguer le nombre d'œufs par grappe. Rappelons de plus que les comptages s'effectuent la nuit, que les lieux de pontes sont fréquemment sous des branchages et que la visibilité entre le bord du nid et le cloaque est parfois très restreinte. Pour plus de précision, seuls les nids avec une marge d'erreur de ± 10 œufs ont été pris en compte dans nos calculs. En outre, certaines tortues n'ont été repérées que lorsque la ponte avait déjà commencé, empêchant ainsi le comptage des œufs. Enfin, une tortue au Salines au

cours de la saison 2021 étaient trop inaccessible pour que le comptage des œufs puisse être effectué. Ceci explique que seuls 95 nids sur les 116 soient considérés dans nos calculs.

Tableau 13 : Nombre de nids comptés par rapport au nombre de pontes observées pour chaque site (Seuls les nids dont le comptage des œufs était sûr à ± 10 œufs ont été pris en compte.)

	Salines		Diamant		Madiana		Total		Total
	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020-2021
Nombre de tortues en ponte	12	32	23	36	4	9	36	77	116
Nombre de nid comptés	7	28	20	30	4	9	31	67	95

Le nombre moyen d'œufs pondus par les tortues imbriquées observées au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021 (Figure 46) est de 143,3 aux Salines avec un écart-type de 27,1 œufs. Il est de 134,9 œufs au Diamant avec un écart-type de 30,0 œufs et de 127,3 œufs à Madiana avec un écart-type de 18,4 œufs. Un test ANOVA a été effectué et ne montre pas de différence significative entre les trois plages ($n = 95$, $p = 0,15 > 0,05$). **Le nombre moyen d'œufs pondus par tortue imbriquée, tous sites confondus, est de 136,9 œufs avec un écart-type de 27,4 œufs.**

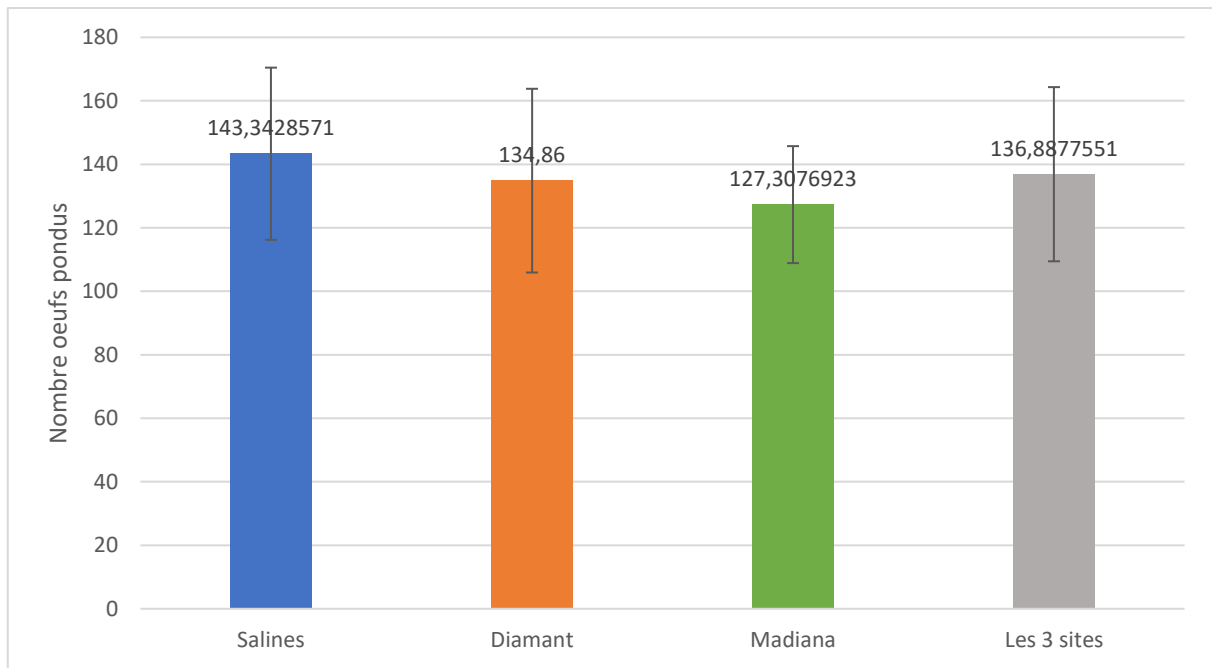


Figure 46 : Nombre moyen d'œufs pondus par tortue imbriquée observées en ponte sur les trois sites au cours des suivis nocturnes en 2020 et 2021 (En bleu la plage de Grande Anse des Salines, en orange celle du Diamant, en vert celle de Madiana et en gris les trois sites confondus. Les barres d'erreur apparaissant sur les histogrammes sont les écarts-types.)

6. Corrélation durée de ponte – nombre d'œufs pondus

Les tortues observées sur les trois sites de suivis nocturnes en 2020 et 2021 ont des temps de ponte variant de 11 à 42 minutes, pour des nids comprenant entre 92 et 208 œufs. Le graphique ci-dessous (Figure 47) étudie la corrélation entre les durées de ponte et le nombre d'œufs pondus. Une droite de corrélation linéaire a été tracée, dont l'équation est :

$$y = 0,134x + 2,253$$

$$R^2 = 0,3289$$

Trente-trois pourcent de la variation dans la durée de ponte est expliquée par la variation dans le nombre d'œufs, avec une durée de ponte qui augmente avec le nombre d'œufs.

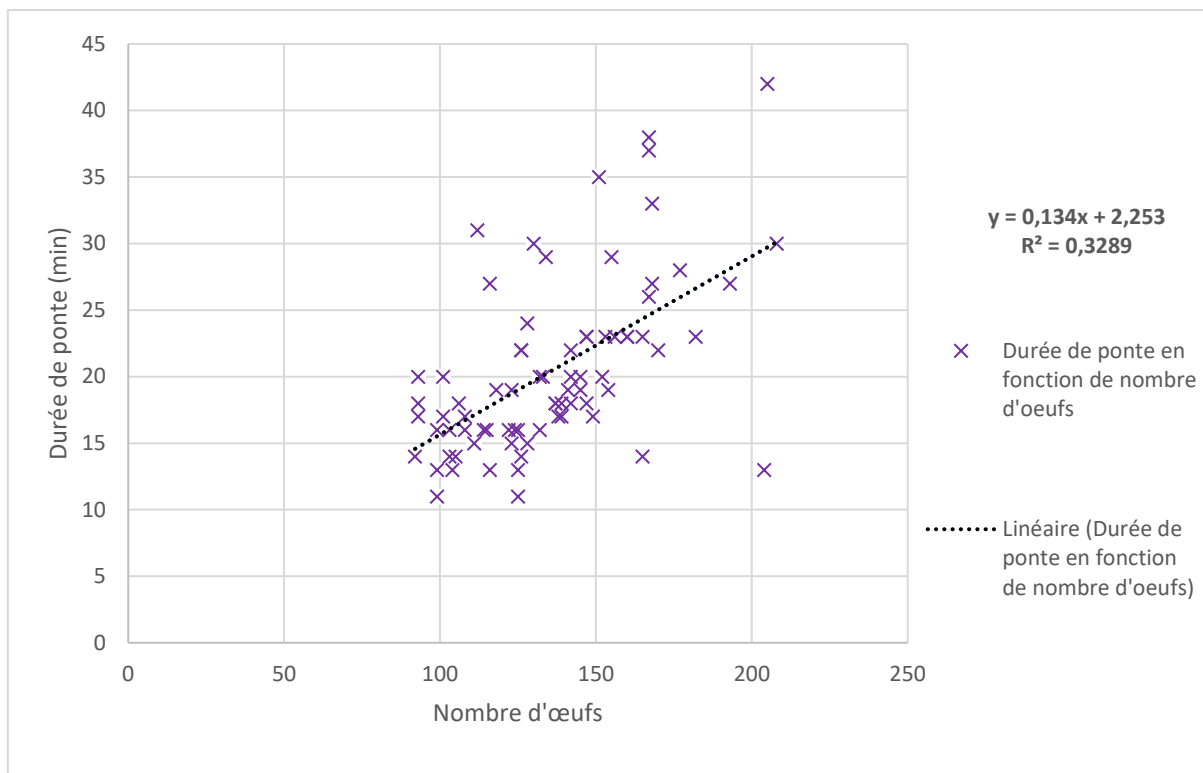


Figure 47 : Durée de ponte en fonction du nombre d'œufs pondus par les tortues imbriquées observées en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana (La droite apparaissant sur le graphique est une droite de corrélation linéaire.)

Le quotient de la durée de ponte par le nombre d'œufs a été calculé pour chaque tortue, afin de mettre en évidence les valeurs extrêmes.

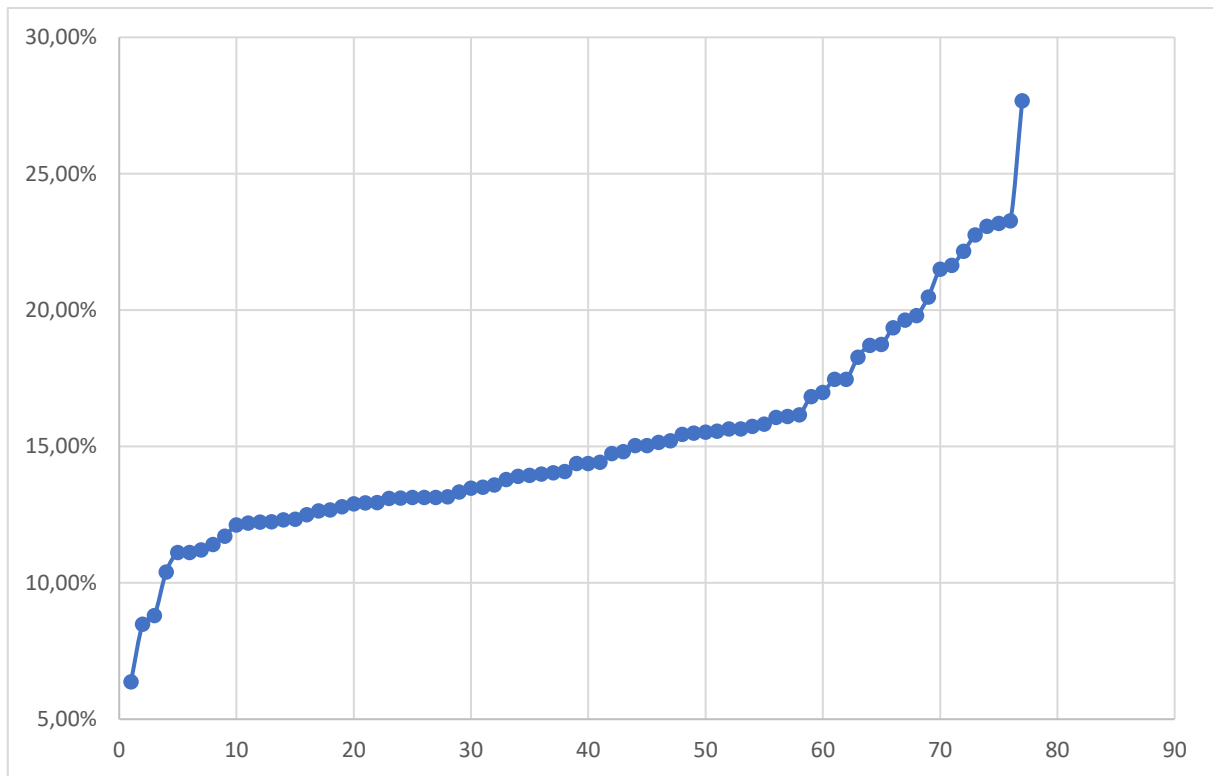


Figure 48 : Pourcentage des ratios durée de ponte / nombre d'œufs pondus, par ordre croissant, pour les tortues imbriquées observées en ponte en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana

Cette droite a permis de mettre en évidence quatre valeurs extrêmes, qui ont été retirées. Une nouvelle droite de corrélation linéaire a été tracée (Figure 49), dont l'équation et le coefficient de détermination sont :

$$y = 0,1662x + 2,8093$$

$$R^2 = 0,4993$$

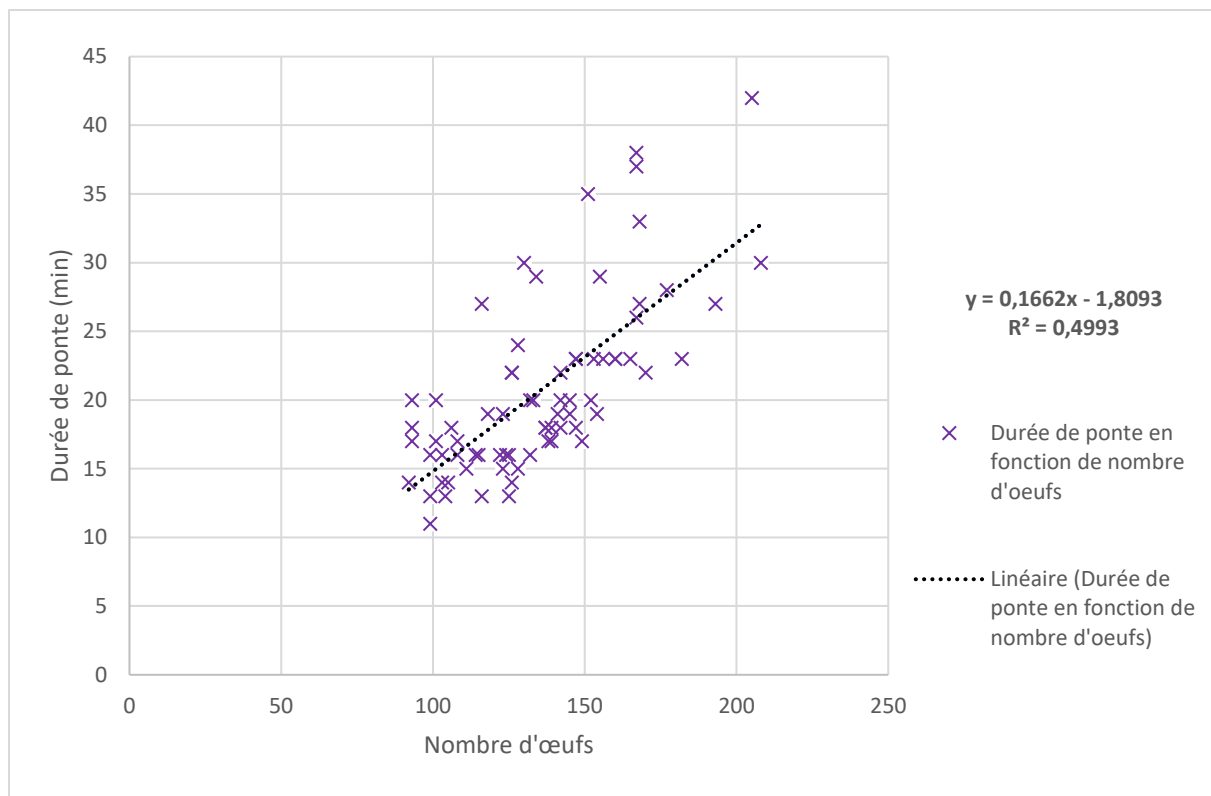


Figure 49 : Durée de ponte en fonction du nombre d'œufs, sans les valeurs extrêmes, pour les tortues observées en ponte en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana (La droite apparaissant sur le graphe est la droite de corrélation linéaire.)

En retirant les valeurs extrêmes, 50% de la variation dans la durée de ponte est expliquée par le nombre d'œufs pondus. La durée de ponte augmente avec le nombre d'œufs pondus.

Des recherches de corrélation linéaires ont également été effectuées avec les tortues observées aux Salines en 2020, en 2021 et en 2020-2021, de même au Diamant et à Madiana. On trouve à chaque fois des corrélations linéaires, mais celles-ci sont faibles, hormis pour les tortues observées aux Salines en 2020-2021 ($n = 30$, $R^2 = 0,5955$, $y = 0,1899x - 5,8764$) ou que en 2021 ($n = 24$, $R^2 = 0,5391$, $y = 0,1921x - 6,3493$), pour lesquelles les corrélations linéaires sont plus importantes.

7. Vitesse de ponte

Les tortues imbriquées pondent plus ou moins vite, en pondant parfois des grappes d'œufs entiers. D'après le paragraphe précédent, il ne semble pas y avoir de corrélation entre la durée de ponte et le nombre d'œuf pondus. Il est toutefois possible de calculer la vitesse de ponte, en œufs/minute, pour chaque tortue.

La vitesse moyenne de ponte des tortues imbriquées au cours des saisons 2020 et 2021 (Figure 50) est similaire entre les trois sites : 6,99 œufs/minute aux Salines avec un écart-type de 1,39 ; 7,01 œufs/minute au Diamant avec un écart-type de 2,08 et 7,09 œufs/minute à Madiana

avec un écart-type de 2,04. Un test ANOVA a été effectué et ne montre pas de différence significative entre les trois plages (n = 77, p = 0,99 > 0,05). **La vitesse moyenne ponte pour toutes les tortues observées sur les trois sites en 2020 et 2021 est 7,01 œufs/minute, avec un écart-type de 1,81.**

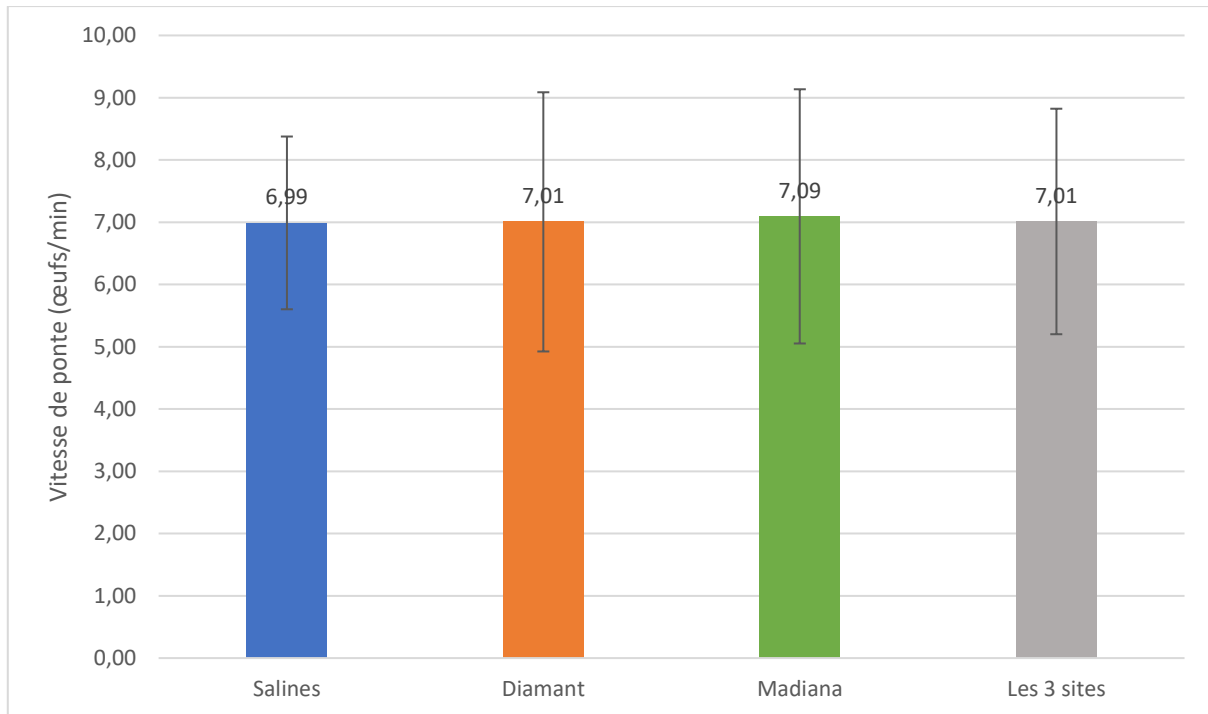


Figure 50 : Vitesse de ponte moyenne en œufs/minute des tortues imbriquées observées en ponte pendant les suivis nocturnes de 2020 et 2021 (En bleu la plage de Grande Anse des Salines, en orange la plage du Diamant, en vert la plage de Madiana et en gris les trois plages confondues. Les barres d'erreurs sont les écarts-type.)

Des tests ANOVA ont été effectués, et aucune différence significative dans la vitesse de ponte intra et inter sites en 2020 et 2021 n'a été relevée, ni en inter année tous sites confondus.

8. Corrélation vitesse de ponte – nombre d'œufs pondus

La vitesse de ponte et le nombre d'œufs ne sont pas constants d'un individu à l'autre. Au cours des suivis nocturnes de 2020 et 2021, une corrélation linéaire extrêmement faible ($R^2 = 3\%$) entre la vitesse de ponte des tortues imbriquées et le nombre d'œufs qu'elles pondent a été relevée (Figure 51). La droite d'équation de la corrélation linéaire est la suivante :

$$y = 0,0117x + 5,4225$$

$$R^2 = 0,0323$$

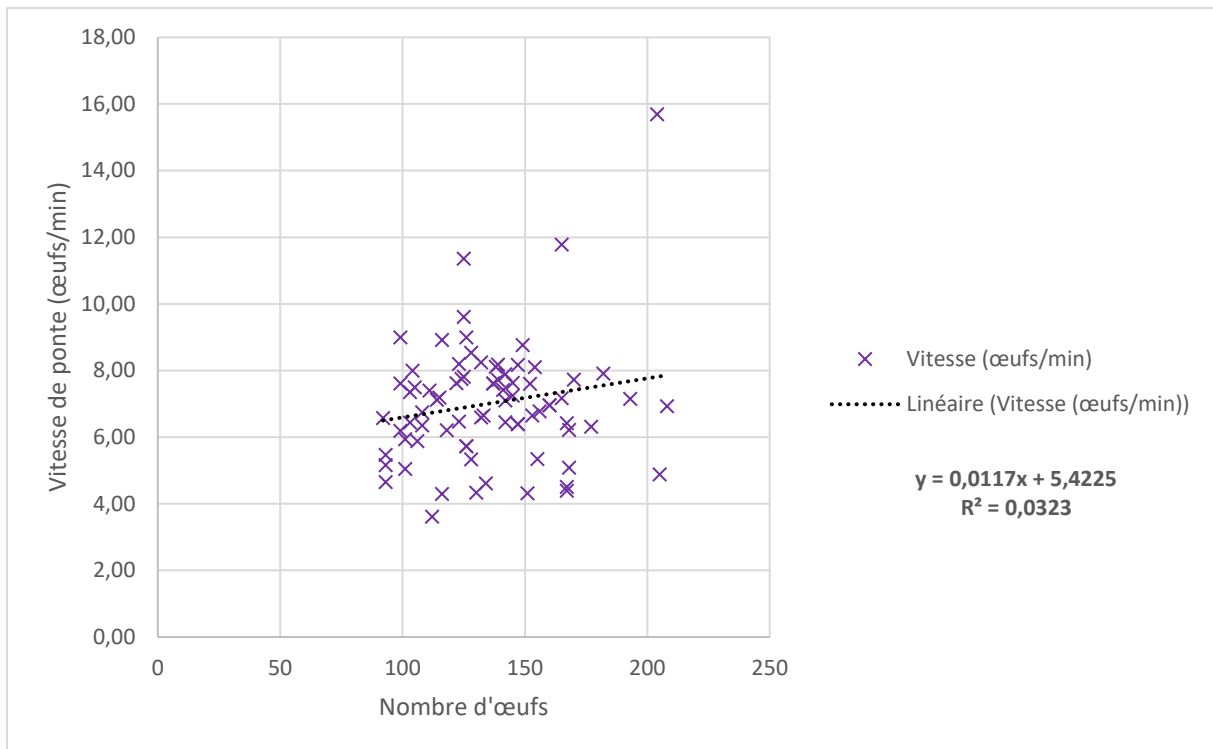


Figure 51 : Vitesse de ponte en fonction du nombre d'œufs, pour les tortues observées en ponte en 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana (La droite apparaissant sur le graphe est la droite de corrélation linéaire).

9. Corrélation longueur carapace – nombre d'œufs pondus

La corrélation entre le nombre d'œufs pondus par les tortues imbriquées et la longueur de leur carapace (Figure 52) est relativement faible :

$$y = 0,4131x + 13,165$$

$$R^2 = 0,0563$$

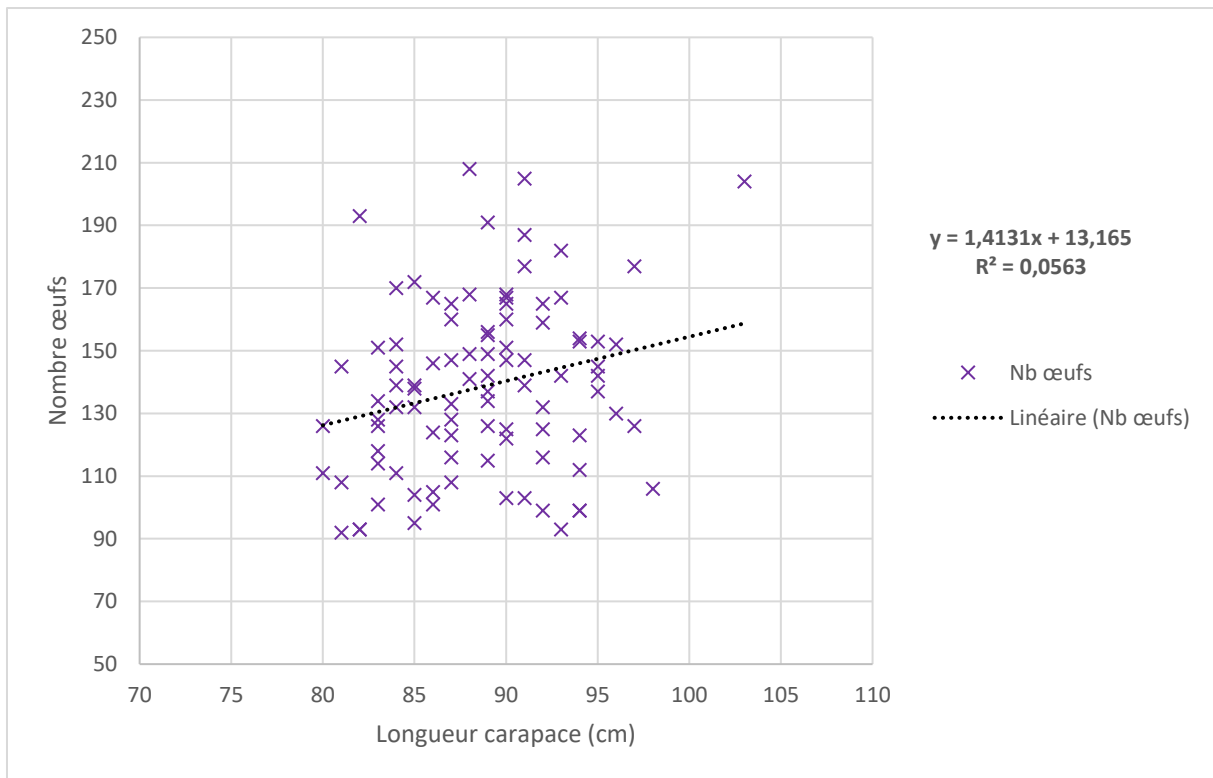


Figure 52 : Corrélation nombre d'œufs pondus - longueur de la carapace des tortues imbriquées observées lors des suivis nocturnes de 2020 et 2021 sur les trois sites des Salines, du Diamant et de Madiana (La droite apparaissant sur le graphe est la droite de corrélation linéaire.)

Le nombre d'œufs et la longueur de la carapace pour les tortues observées en 2020 et 2021 sont corrélés à 6%. En 2020, cette corrélation est de 21%. En 2021, elle est de 1%.

10. Durée jusqu'à l'émergence

La durée entre la ponte et l'émergence, qui comprend la durée d'incubation et la durée de remontée du nid, n'a été calculée que pour un nid, répertorié lors d'un suivi nocturne aux Salines et dont l'émergence a pu être observée lors d'un suivi nocturne, 63 jours plus tard. **La durée ponte-émergence pour ce nid a donc été de 63 jours.**

C. L'excavation des nids

1. Les nids excavés

a) Nids repérés lors des suivis de traces matinaux en mai 2021

Lors des suivis de traces matinaux, les repérages des nids étaient incertains. En effet, lorsque la tortue balaye à plusieurs endroits, il est très difficile de savoir exactement où elle a pondu

et si elle a pondu. Tous les nids « repérés » n’avaient donc que peu de chances d’être retrouvés.

Sur la plage des Salines, les observateurs ont choisi de noter systématiquement l’emplacement du potentiel nid, même en cas de ponte incertaine, afin de « laisser passer » le moins de nids possibles. Aussi, sept nids potentiels ont été repérés (Tableau 14). Seuls deux d’entre eux ont été retrouvés et excavés. Sur la plage du Diamant, les observateurs n’ont noté que les nids qui leur semblaient certains, ils ont donc laissé quelques nids de côté. De plus, ils n’ont pas systématiquement pris des photos des repères ni pris les mesures entre le nid et les deux repères. Retrouver les potentiels nids 70 jours plus tard s’est donc avéré relativement compliqué et sur les cinq nids repérés, aucun n’a été retrouvé. A Madiana, aucun nid n’a été repéré. **Enfin, au total, sur 15 recherches de nids, seuls deux nids ont été retrouvés et excavés, aux Salines.**

Tableau 14 : Nombre de nids repérés lors des suivis matinaux et excavés 70 jours plus tard

	Salines	Diamant	Madiana	Total
Nombre de nids repérés	7	5	0	15
Nombre de nids trouvés et excavés à J70 post-ponte	2	0	0	2

b) Nids repérés lors de la reprise des suivis nocturnes fin mai 2021

Concernant les suivis nocturnes, à la différence des suivis matinaux, la ponte et le lieu de ponte étaient certains. Retrouver les nids était donc plus aisé, quoique les photos des repères réalisées durant la nuit ne soient pas toujours très claires. Tous les nids pour lesquels la date de ponte + 70 jours était avant le 01 septembre 2021 devaient être excavés, soit 24 nids (Tableau 15). Cependant, la situation sanitaire s’est tellement dégradée en Martinique qu’un nouveau confinement strict a été mis en place à partir du 10 août 2021. Les excavations, tout comme les suivis nocturnes, ont dû cesser.

Tableau 15 : Nombre de nids repérés lors des suivis nocturnes et excavés 70 jours plus tard

	Salines	Diamant	Madiana	Total
Nombre de nids repérés	11	12	1	24
Nombre nids pouvant être excavés avant le confinement	3	3	0	6
Nombre de nids trouvés et excavés à J70 post-ponte	2	0	0	2

Finalement, sur les 24 nids qui auraient dû être excavés, seuls six avaient une date d'excavation avant le 10 août : trois aux Salines et trois au Diamant. Aux Salines, un des nids n'a pas été trouvé, malgré une recherche de plus d'une heure. Les deux autres nids ont été trouvés et excavés. Au Diamant, les observateurs ont perdu les données recueillies lors du suivi nocturne et n'ont pu fournir ni photo, ni repères. Les excavations n'ont pas pu se faire. **Ainsi, seules trois recherches de nids ont pu avoir lieu et deux ont abouti.**

2. Résultats excavations

Sur les quatre nids (Tableau 16), il y avait à chaque fois des œufs non éclos : entre un et treize œufs non éclos. Parmi ces œufs non éclos, la plupart étaient clairs, c'est-à-dire sans embryon. Un œuf en cours d'éclosion a été retrouvé dans le nid n°2 et deux œufs contenant un embryon mort au cours d'un stade embryonnaire moyen ont été retrouvés dans les nids n°1 et 4. Des tortillons entiers n'ont été observés que dans un nid : le nid n°2. Ces deux tortillons étaient vivants, ils étaient coincés sous une grosse racine. Ils ont été mis sur le sable en haut de la plage et ont pu regagner la mer.

Tableau 16 : Résultats des excavations réalisées en 2021

Œufs excavés		Nid 1	Nid 2	Nid 3	Nid 4	
Nb total œufs		123	152	124	115	
Œufs éclos		120	139	123	111	
Œufs non éclos	Œufs en cours d'éclosion	0	1	0	0	
	Œufs difformes	0	0	0	0	
	Œufs prédatés	0	0	0	0	
	Œufs entiers non éclos	Œufs clairs	2	12	1	3
		Mort emb. précoce	0	0	0	0
		Mort emb. moyenne	1	0	0	1
		Mort emb. tardive	0	0	0	0
Tortillons	Vivants	0	2	0	0	
	Morts	0	0	0	0	

3. Succès de l'éclosion

Le succès de l'éclosion, noté $S_{\text{éclosion}}$ est le pourcentage d'œufs du nid qui éclosent. Il est calculé selon la formule suivante :

$$S_{\text{éclosion}} = \frac{\text{Nombre d'œufs éclos}}{\text{Nombre d'œufs total}} * 100$$

Les succès d'éclosion des quatre nids varient entre 91,45% et 99,19% (Tableau 17). Ils sont donc tous supérieurs à 90%.

Tableau 17 : Succès de l'éclosion pour les quatre nids excavés

	Nid 1	Nid 2	Nid 3	Nid 4
$S_{\text{éclosion}}$	97,56 %	91,45 %	99,19 %	96,52 %

Le succès d'éclosion moyen sur les quatre nids a été calculé. Il vaut :

$$S_{\text{éclosion moyen}} = 96,18 \pm 3,34 \%$$

4. Succès de l'émergence

Le succès de l'émergence, noté $S_{\text{émergence}}$ est le pourcentage de tortillons qui parviennent à sortir du nid. Il est calculé comme suit :

$$S_{\text{émergence}} = \frac{\text{Nombre d'œufs éclos} - \text{Nombre de tortillons morts}}{\text{Nombre d'œufs éclos}} * 100$$

Les tortillons vivants retrouvés dans le nid et qui sont déposés hors du nid afin de regagner le sable sont considérés comme tortillons ayant réussi l'émergence. Seuls les tortillons morts retrouvés dans le nid sont considérés comme tortillons n'ayant pas réussi à émerger. Les succès d'émergence pour les quatre nids excavés sont de 100% pour chacun des nids (Tableau 18).

Tableau 18 : Succès de l'émergence pour les quatre nids excavés

	Nid 1	Nid 2	Nid 3	Nid 4
$S_{\text{éclosion}}$	100 %	100 %	100 %	100 %

Ainsi, le succès moyen de l'émergence pour les quatre nids est :

$$S_{\text{émergence moyen}} = 100 \%$$

IV. Discussion

A. Suivi matinaux

Les suivis de traces matinaux ont révélé que l'ensemble de l'île de la Martinique accueille des pontes de tortues marines, avec une sur-représentation des tortues imbriquées (ONF 2018; Bonnano, Rateau 2019; Bonnano 2021). Tous les littoraux de l'île peuvent donc être considérés comme des sites potentiels de ponte de tortues marines. Cette donnée est à prendre en compte lors de l'aménagement des littoraux.

Le secteur Sud-Caraïbes est celui qui comptabilise le plus de traces matinales, avec une sur-représentation des traces sur la plage du Diamant. Les tortues semblent davantage pondre sur la côte Caraïbe que sur la côte Atlantique. On peut l'imputer à la présence importante de sargasses ces dernières années sur presque toute la côte Atlantique (DEAL Martinique 2021). Il est aussi possible qu'une ou plusieurs plages un peu reculées de la côte Atlantique accueillent beaucoup de pontes, mais qu'elles ne soient pas encore suivies. Ceci met en avant la nécessité de poursuivre ces plans d'actions, avec le plus de plages suivies possible. La Martinique compte 138 plages potentiellement accueillantes pour la nidification des tortues marines (Crillon, Cuzange 2018), il y a en a donc plus de la moitié qui ne sont pas encore suivies. Enfin, certaines traces sont systématiquement effacées par la marée et ne sont donc pas comptabilisées. Par exemple, sur la plage de Madiana, nous avons pu constater lors des suivis nocturnes que les traces de ponte n'étaient pas visibles, c'était la tortue qui était repérée et non sa trace. De même, certaines traces de la plage du Diamant étaient complètement masquées par les sargasses. Il est donc indubitable que le nombre de traces soit sous-représenté pour certains secteurs.

B. Suivis de ponte nocturne

1. Nombre de pontes observées

L'augmentation du nombre de suivis nocturnes entre 2021 et 2020 a permis d'observer plus de pontes en 2021 (+ 189%). Les pics de pontes ont été observés de juillet jusqu'à mi-août en 2020 et en juin et juillet en 2021. Les tortues de Martinique pondent donc majoritairement entre juin et mi-août, ce qui est conforme à ce qui est reporté dans la littérature, quoique la première quinzaine d'août soit moins citée (Chevalier, Lartiges 2001b; Laurent 2013; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b).

Les plages accueillant le plus de tortues, entre nos trois sites, sont le Diamant et les Salines. Avec plus de 0,8 pontes observées par suivi sur chacune des plages en 2020 et en 2021, elles

peuvent être considérées comme des sites importants de ponte en Martinique. Une comparaison avec les autres plages de l'île permettrait de déterminer si ce sont des sites majeurs de ponte, sur lesquelles les efforts de préservation du littoral doivent être concentrés. Le site de Madiana accueille bien moins de tortues, avec seulement 0,3 à 0,38 ponte par suivi. L'anthropisation de la plage, sa petite taille, son manque de forêt et sa pollution lumineuse en font une plage qui demanderait beaucoup d'efforts pour être remodelée et transformée en un site de ponte plus adapté, pour finalement accueillir un nombre de pontes restreint. Lorsqu'une plage devient « impropre » à la ponte, les femelles vont sur des plages voisines (Lescure 2001; Balladares, Quintero-Torres 2019). Ceci est particulièrement vrai pour les tortues luths, vertes et olivâtres en Guyane qui voient leurs plages de pontes sans cesse remodelées à cause des coulées de boue de l'Amazonie (Lescure 2001). Au Venezuela en 2014, l'installation d'un gazoduc en amont d'une plage y a fait totalement cesser toute activité de ponte des tortues imbriquées, qui sont allées, les années suivantes, pondre sur une plage voisine (Balladares, Quintero-Torres 2019). « Sacrifier » la plage de Madiana en la laissant telle quelle et en se concentrant sur des sites de pontes plus importants ne serait donc pas aberrant.

Sur le mois de juillet, seul mois commun aux suivis nocturnes de 2020 et 2021, le nombre de pontes par suivi reflète la situation critique de Madiana : la baisse de 58,7% de pontes par suivi confirme que ce site de ponte est probablement amené à disparaître. La poursuite des suivis dans les années à venir permettrait de confirmer cette tendance, qui est peut-être un peu faussée par le faible nombre de suivis réalisés en 2020. La baisse de 60,6% de pontes par suivi noté sur la plage du Diamant est la conséquence directe de son invasion par les sargasses (DEAL Martinique 2021), qui a fait faire demi-tour à un grand nombre de femelles. En revanche, la hausse de 77,6% de pontes par suivi observée sur le site de Grande Anse des Salines, là également peut-être un peu exagérée par le faible nombre de suivis en 2020, est très encourageante. Il est possible que ces tortues viennent de plages voisines, envahies par les sargasses, ce qui concerne presque toutes les plages de la côte Atlantique (DEAL Martinique 2021). Il y a peut-être également eu un nombre plus important de femelles produites les années passées, dû au réchauffement climatique et son impact sur le sexe ratio (Laloë et al. 2017). Dans tous les cas, la poursuite des suivis nocturnes permettra de confirmer ces tendances et de mettre en avant les plages qui doivent à tout prix être préservées.

2. Caractérisation de la taille des tortues imbriquées

L'un des objectifs de cette étude est de caractériser la taille des tortues imbriquées femelles se reproduisant en Martinique, et de déterminer si au sein de la population que forment ces tortues, il existe des différences de morphologie selon les sites de ponte. Si ceci s'avère être le cas, cela pourrait signifier qu'il existe en réalité différentes populations de tortues imbriquées au sein de l'île, qui ne se reproduisent pas ensemble, qui pondent sur des plages différentes, et que la dérive génétique a fini par différencier morphologiquement.

Pour rappel, on considère ici qu'une population rassemble un ensemble d'individus qui se reproduisent au même endroit. Aussi, les différentes tortues que l'on peut trouver sur une aire d'alimentation ne forment pas une population unique car elles viennent de zones de reproduction différentes. La population de tortues « martiniquaises » rassemble toutes les tortues mâles et femelles se reproduisant dans les eaux de l'île.

Concernant la longueur de la carapace des tortues imbriquées observées en ponte, trois points sont à relever. Premièrement, les tortues imbriquées se reproduisant en Martinique mesurent en moyenne $88,5 \pm 4,7$ cm. Cette donnée va dans le sens du livre écrit par Calcagno sur les tortues imbriquées dans le monde : la longueur de leur carapace est comprise entre 60 et 120 cm (Calcagno 2017). Si on s'intéresse à d'autres tortues de l'arc caribéen, on remarque que les tortues de Martinique sont de taille similaire aux tortues nidifiant au Venezuela, qui mesurent en moyenne 88,8 cm (Balladares, Gonzalez, Rodriguez 2020). Par ailleurs, elles se révèlent de taille inférieure aux tortues imbriquées pondant sur la péninsule de Yucatán au Mexique, qui mesurent 94 ± 4 cm (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b). Les tortues de Martinique et du Venezuela sont plus petites que celles du Mexique soit parce que les populations sont plus jeunes, soit parce qu'au fil des générations la dérive génétique a sélectionné des tortues plus petites en Martinique et au Venezuela et/ou plus grandes au Mexique, comme ça a été le cas dans le Golfe Persique où les femelles ne dépassent pas 75 cm de long, et mesurent en moyenne $70,8 \pm 2,8$ cm (Chatting et al. 2018a). Chez les tortues caouannes, la croissance de la tortue serait impactée par la richesse de son alimentation, les tortues les plus grandes se nourrissant dans un environnement plus riche (Hatase et al. 2004). En extrapolant aux tortues imbriquées, on peut supposer que la population nidifiant en Martinique se nourrit dans des zones plus riches que les tortues qui pondent dans le Golfe Persique. Pour rappel, les tortues imbriquées des Petites Antilles se nourrissent dans toute la Caraïbes (Nicaragua, Grenades, îles Grenadines, St Lucie, Bahamas, îles Turks et Caïques, Brésil, etc.) (Vilaça et al. 2013b; Nivière et al. 2018b; Crillon, Cuzange 2018).

Deuxièmement, les tortues ont statistiquement des longueurs de carapace identiques pour les deux années 2020 et 2021 confondues, que ce soit pour chaque site ou tous sites confondus. Cela signifie que quelle que soit l'année, dans la population de tortues imbriquées « martiniquaises », les femelles ont des longueurs de carapace similaires : il n'y a pas d'évolution dans la taille des tortues entre 2020 et 2021. On peut donc considérer que la dérive génétique sélectionne des individus de la même taille au cours des ans et/ou que l'âge de la population (nombre de jeunes tortues plus petites par rapport au nombre de vieilles tortues plus grandes) est stable. Cuevas entre 2002 et 2004 a trouvé les mêmes résultats sur la longueur des tortues imbriquées nidifiant sur la péninsule de Yucatán chaque année : il n'y a pas de différence de longueur entre 2002, 2003 et 2004 (Cuevas et al. 2006). Cependant, il serait intéressant de vérifier cette tendance pour les tortues de Martinique dans les années à venir. En effet, il est possible qu'avec le temps la dérive génétique sélectionne des tortues plus petites ou plus grandes, ou encore que l'âge de la population varie. Ainsi, au Mexique,

Pérez-Castanêda a montré que les tortues imbriquées avait diminué de taille entre 1995 et 2001 (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b).

Troisièmement, il n'y a pas de différence significative concernant la longueur des carapaces entre les sites en 2020, mais il y en a en 2021. Dans une population de tortues marines, du fait qu'il y ait peu de mélanges génétiques avec les autres populations (Bass et al. 1996) et du fait de la dérive génétique, les caractéristiques physiques sont statistiquement semblables. Les résultats de l'année 2020 nous font donc penser qu'il n'y a pas de différence majeure entre les tortues se reproduisant sur les trois sites de ponte. Nous aurions donc bel et bien une seule et unique population de tortues imbriquées « martiniquaises », qui ne varie pas selon les plages de l'île. Ces résultats sont par ailleurs à corrélérer avec les autres caractéristiques des tortues (largeur de la carapace, nombre d'œufs pondus). Cependant, les résultats de l'année 2021 nous font douter de cette hypothèse. En effet si les tortues de Madiana ont des carapaces statiquement de même longueur que celles du Diamant et des Salines, il n'en va pas de même entre les tortues du Diamant et les tortues des Salines. Les tortues ayant nidifié au Diamant en 2021 sont plus grandes que celles des Salines. Cela peut s'expliquer par les deux hypothèses suivantes. D'une part, nous pouvons supposer que ce sont deux populations différentes qui nidifient au Diamant et aux Salines. Cette hypothèse n'est pas, avec nos données actuelles, raisonnable, car en 2020 aucune différence n'a été notée intra sites. De même il n'y a pas eu de différence significative entre les longueurs de carapaces des tortues du Diamant entre 2020 et 2021, ni entre celles des Salines entre 2020 et 2021. De plus, les largeurs de carapaces et les nombres d'œufs ne varient statistiquement pas entre le Diamant et les Salines en 2021, ce qui devrait être le cas si les populations différaient. D'autre part, sachant que les tortues marines plus âgées sont celles qui sont les plus grandes, nous pourrions envisager qu'en 2021 sur la plage du Diamant, il y aurait eu un recrutement moins important de jeunes femelles que pour la plage des Salines. Cela n'explique toujours pas qu'il n'y ait pas de différences de longueur intra site entre 2020 et 2021 au Diamant et aux Salines. Aussi, l'écart important dans le nombre d'effectif entre 2020 ($n = 35$) et 2021 ($n = 72$) explique peut-être cette dissemblance, ou tout du moins la non cohérence complète de nos hypothèses avec l'intégralité de nos résultats. Il est possible qu'en 2020 il y ait eu en réalité une différence inter sites mais que le faible effectif statistique ne l'ait pas mis en évidence. Dans ce cas, il sera intéressant, lors de la poursuite de ce projet les prochaines années, de continuer de comparer les tailles de carapaces des tortues imbriquées afin de vérifier s'il y a bel et bien une distinction entre les sites. En outre, une estimation chiffrée de la précision des mesures, afin de déterminer le biais de chaque mesure, pourrait rendre ces comparaisons plus qualitatives.

La largeur de la carapace des tortues imbriquées, tous sites confondus, en 2020 et 2021, est en moyenne de $76,7 \pm 4,4$ cm. Très peu d'études s'intéressent à la largeur de la carapace, et aucune comparaison n'est possible avec les autres tortues des Caraïbes. En outre, il n'y a pas de différence entre les tortues de 2020 et celles de 2021. Ceci va dans le sens de notre résultat précédent concernant la longueur des tortues : la taille moyenne des individus est stable entre 2020 et 2021. De surcroît, il n'y a aucune différence dans la largeur des carapaces inter sites,

quelle que soit l'année. Ceci est en faveur de l'hypothèse évoquée précédemment : toutes les tortues se reproduisant en Martinique appartiennent à la même population et ont des caractéristiques physiques semblables.

Une corrélation linéaire existe entre la longueur et la largeur de la carapace des tortues imbriquées. Cette corrélation linéaire est faible ($R^2 = 0,36$), ce qui signifie que même si la longueur de la tortue augmente avec sa largeur, les tortues n'ont pas toutes le même type de morphologie : certaines sont plus larges que d'autres. Ces différences morphologiques, comme l'atteste l'absence de différence significative entre les ratios longueur/largeur des carapaces des tortues inter sites et inter années, ne sont pas inhérentes à un site de ponte en Martinique.

3. Caractérisation de la ponte des tortues imbriquées

a) Facilité à pondre

La majeure partie des tortues marines observées sur la plage des Salines parviennent à pondre, et ce peu importe l'année (46,15 % en 2020 et 50,79 % en 2021). Toutefois, plus d'un tiers (38,46 % en 2020 et 31,75 % en 2021), retourne à la mer sans avoir pondu. Ceci est imputable au grand nombre de racines et troncs que les tortues rencontrent lorsqu'elles essaient de creuser leur nid. En effet, la plupart des tortues pondent en lisière de forêt et dans la forêt et sont gênées par la végétation. Beaucoup de tortues ont dû faire plusieurs tentatives avant de réussir à creuser. Même s'il y a une sur-représentation des aller-retours sans ponte durant les semaines sans restriction sanitaire, aucune différence majeure n'est notée entre les années 2020 et 2021. De plus, les observateurs n'ont pas noté d'activité humaine particulièrement dérangeante pour les tortues durant cette période. Aussi, c'est bien la végétation qui empêche parfois les tortues de pondre.

Au Diamant, il y a une différence marquée entre l'année 2020 et l'année 2021. En 2020, plus de 70% des tortues imbriquées parvenaient à pondre. Les 18,75% de tortues ne pondant pas pouvaient être gênées par la végétation, par la pollution lumineuse, par des individus se promenant sur la plage, ou par les restaurants-bars ouverts pendant une grande partie de la soirée. En revanche, en 2021, la majeure partie (57,66 %) des tortues sont retournées à la mer sans avoir pondu. Les différentes perturbations sont les mêmes qu'en 2020. On ne peut pas imputer ces allers-retours sans ponte aux perturbations anthropiques, sinon il y aurait eu moins d'allers-retours sans ponte lors de la période du couvre-feu à 19h. Il y en aurait également eu moins en 2021 qu'en 2020 car aucun couvre-feu ou confinement n'était en vigueur durant les suivis nocturnes de 2020. La différence majeure qu'il y a eu entre 2020 et 2021 sur la plage du Diamant concerne l'échouage des sargasses. Il n'y a quasiment pas eu de sargasses durant les suivis nocturnes de 2020 alors qu'en 2021, la plage en était recouverte (DEAL Martinique 2021). Il semble donc que les tortues imbriquées soient particulièrement affectées par les échouages de sargasses en Martinique. Les algues sont ramassées à la main,

mais elles sont réparties en gros tas sur la plage qui sont laissés tels quels. De plus, de nouveaux arrivages ont eu lieu chaque jour en 2021. Il convient dès lors de prendre des mesures de plus grande envergure afin de gérer au mieux ce phénomène.

Sur la plage de Madiana, les statistiques ne sont fondées que sur quatre pontes en 2020 et neuf en 2021. Les résultats ne sont donc pas généralisables et des observations doivent encore y être effectuées afin d'obtenir des résultats plus précis. Les aller-retours sans ponte sont dus à la végétation et aux perturbations anthropiques (public et lampadaire). Ils ne varient pas selon les restrictions sanitaires. Ce sont donc plutôt la végétation et la pollution lumineuse qui dérangent les tortues.

b) Lieux de pontes sur la plage

Les tortues imbriquées de Martinique préfèrent pondre en lisière de forêt et en forêt, quelle que soit la plage étudiée. Sur la plage des Salines et sur celle de Madiana, les tortues imbriquées favorisent la lisière de forêt. Par ailleurs, sur le site du Diamant, ce sont les pontes en forêt qui semblent les plus courantes, malgré le grand pourcentage de lieux de ponte indéterminés pour cette plage. Cette différence s'explique directement par la configuration des plages : la plage de Madiana a une forêt étroite, dont une partie, exclusivement composée de cocotiers, n'est absolument pas couverte. La plage des Salines a une bande sableuse assez large, donc lorsque les tortues ont atteint la lisière elles ont déjà parcouru un long chemin. Cette lisière est surtout composée de raisiniers dont les branches basses recouvrent la plage. Les tortues sont donc bien couvertes et « protégées » par la végétation, sans nécessité d'aller plus loin. La plage du Diamant a une large bande sableuse et une belle lisière également certes, mais ces strates ont été recouvertes par les sargasses en 2021 (DEAL Martinique 2021). De plus, la forêt est très large sur la plage du Diamant, et propice à la ponte des tortues.

Des résultats similaires, concernant les lieux de pontes des tortues imbriquées dans les Caraïbes, ont été apportés par Kamel et Mrosovsky en 2004 dans une étude réalisée en Guadeloupe. La majeure partie des tortues imbriquées qui y pondent nidifient dans la forêt et en lisière (Kamel, Mrosovsky 2005a). Les avantages de tels lieux de pontes sont la « tranquillité » de la tortue qui est cachée par la végétation. Les risques de désorientation, que l'on peut craindre plus grands, n'ont apparemment pas lieu d'être : les tortues, d'après cette étude en Guadeloupe, parviennent à localiser la mer après la ponte (Kamel, Mrosovsky 2005b). De plus, les nids sont abrités par la végétation et sont plus loin de la mer : ils sont donc davantage protégés en cas de grosses tempêtes ou de cyclones. Ainsi, après le passage du cyclone Elsa en Martinique en juillet, les plages étudiées ont été quelque peu remodelées. Les nids n'ont cependant pas été détruits. L'étude en Guadeloupe a également vérifié que de tels lieux de pontes ne réduisaient pas, du fait de la présence de racines, le succès de l'émergence des tortillons, et ce n'est pas le cas (Kamel, Mrosovsky 2005a).

Cependant, Pérez-Castañeda et Cuevas ont mis en évidence dans leurs études sur la nidification des tortues imbriquées sur la péninsule de Yucatán au Mexique, respectivement

pendant les années 1995 à 2001 et 2002 à 2004, que les tortues imbriquées nidifiaient davantage sur la zone sableuse parfois recouverte quelques secondes par les vagues et sur le haut de la zone sableuse dans la basse végétation (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b). Les avantages de tels lieux de pontes sont l'absence de racines qui gênent tortues et tortillons, et la facilité d'orientation vers la mer. Le risque d'immersion en cas de tempête est toutefois plus important (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b).

Dans tous les cas, que ce soit en Martinique ou ailleurs, les tortues évitent de pondre dans les zones submersibles. Cela diminue la viabilité des nids, à cause de l'hypoxie créée par le recouvrement du nid par la mer (Pike, Roznik, Bell 2015).

Soulignons également le fait que le réchauffement climatique augmente la température du substrat et risque d'amener à une sur-représentation des femelles (dei Marcovaldi et al. 2014; Laloë et al. 2016). Ce phénomène a déjà commencé et, à St-Eustache, une île des Petites Antilles, Laloë a démontré qu'il naîtrait 95% de femelles imbriquées en 2045 (Laloë et al. 2016). Or, la température d'incubation diminue avec l'ombre (Wood, Booth, Limpus 2014) et donc avec la couverture végétale (Kamel 2013). Aussi, des lieux de nidification situés en lisière et en forêt, comme c'est le cas en Martinique, permettent d'avoir un effet du réchauffement climatique moins important sur le sexe-ratio des tortillons (Kamel 2013). Une ombre artificielle, pour favoriser la production de mâles, peut également être mise en place, mais, outre le fait qu'elle n'embellisse pas le littoral, elle implique une translocation des nids et de la main d'œuvre, ce qui rend l'opération chère et difficile (Wood, Booth, Limpus 2014).

Planter des arbres semble alors la meilleure solution, mais le type de couverture végétale a son importance (Kamel 2013). Les nids situés sous les cocotiers par exemple, espèces non natives, ne sont pas assez ombragés et ont la même température d'incubation que les nids pondus sur le cordon sableux (Kamel 2013). Ainsi, la majeure partie de la forêt de la plage de Madiana, composée de cocotiers, ne permet pas d'ombrager correctement les nids. Sur la plage de Grande Anse des Salines, les tortues imbriquées évitent toute la partie sud-est de la plage, qui est étroite et dont la végétation est peu préservée (Ottman 2021). La forêt dans laquelle elles vont pondre est encore partiellement native et comporte 36 espèces végétales différentes (Ottman 2021). Les cocotiers, n'y sont présents qu'en faibles effectifs, majoritairement sur le front de mer (Ottman 2021). La plage des Salines semble donc bien adaptée pour lutter contre l'effet du réchauffement climatique.

En outre, une faible température augmente la durée de l'incubation (Kamel 2013; Wood, Booth, Limpus 2014; Booth 2017; Kobayashi et al. 2018). Les tortillons qui sortent de nids ayant incubé plus longtemps sont plus grands, plus musclés, ont des nageoires plus longues, sont plus rapides sur la plage, ont une capacité plus importante à se retourner quand ils sont sur le dos, et ils sont plus rapides dans l'eau (Wood, Booth, Limpus 2014; Booth 2017; Sifuentes-Romero et al. 2018; Kobayashi et al. 2018).

Il est donc primordial de conserver voire replanter les espèces natives du littoral qui préservent mieux les plages de l'érosion (Cayol, Maillard, Dubief 2008), et qui permettent d'ombrager les plages et donc les nids (Laloë et al. 2016; Kamel 2013). Une diminution de la température d'incubation permet non seulement de rétablir un sexe ratio correct, mais également d'obtenir des tortillons plus vigoureux. La population nidifiant en Martinique préfère déjà pondre en lisière et en forêt, il n'y a plus qu'à faire en sorte que cette dernière soit adaptée.

c) Durée et vitesse de ponte

La durée de ponte, de $20,1 \pm 6,5$ minutes en moyenne, ne varie statistiquement pas entre les trois sites, ni par année. Le manque de données pour l'année 2020 empêche peut-être de mettre en évidence une différence inter-années. Plus probablement, on peut généraliser la durée de ponte des tortues imbriquées à environ 20 minutes.

Cette durée de ponte augmente avec le nombre d'œufs ($R^2 = 0,50$). En revanche la corrélation linéaire entre la vitesse de ponte et le nombre d'œufs pondus est insignifiante ($R^2 = 0,03$). Cela signifie que les tortues n'adaptent pas leur vitesse de ponte au nombre d'œufs qu'elles vont pondre. Elles pondent toujours à peu près à la même vitesse, et c'est donc la durée de ponte qui varie.

Cette vitesse est statistiquement la même pour toutes les tortues imbriquées observées inter-sites et inter-années. Les tortues imbriquées en Martinique pondent en moyenne $7,01 \pm 1,81$ œufs/min.

Aucune étude similaire n'a été publiée, il est donc pour le moment impossible de comparer la durée et la vitesse de ponte à des tortues d'autres régions.

d) Nombre d'œufs

Le nombre d'œufs ne varie statistiquement pas entre les sites ni par année. Les tortues imbriquées en Martinique pondent en moyenne $136,9 \pm 27,4$ œufs, ce qui coïncide avec l'étude réalisée en Guadeloupe en 2002 (137 ± 26 œufs) (Kamel, Delcroix 2009). Cette valeur est inférieure au nombre d'œufs pondus dans cette même étude par les tortues imbriquées en 2004 (159 ± 29 œufs) (Kamel, Delcroix 2009), et au nombre d'œufs pondus par les tortues imbriquées sur la péninsule de Yucatán au Mexique (entre 140 et 153 œufs) (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b). Mais elle est supérieure au nombre d'œufs pondus par les tortues imbriquées dans le Golfe Persique ($78,9 \pm 6,3$) (Chatting et al. 2018a).

La variation du nombre d'œufs est liée à la taille des tortues imbriquées (Chatting et al. 2018a; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b). Chatting a comparé la taille moyenne des tortues imbriquées de différentes régions du monde (Golfe Arabique, Océan Indien, Mer rouge, Caraïbes et Ouest de l'Océan Atlantique) et a mis en évidence une augmentation de la

taille du nid avec la taille des tortues, avec une corrélation à hauteur de 60% (Chatting et al. 2018a). Les tortues imbriquées de Martinique sont plus grandes que celles du Golfe Persique, et plus petites que celles du Mexique, ce qui explique en partie qu'elles pondent plus d'œufs que les premières, et moins que les dernières (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b; Chatting et al. 2018b).

Dans notre étude, cette corrélation est très faible pour les deux années 2020 et 2021 ($R^2 = 6\%$). En Guadeloupe, Kamel et Delcroix ont mis en évidence une corrélation nombre d'œufs – longueur de la carapace également très faible ($R^2 = 12\%$) (Kamel, Delcroix 2009). Une très légère corrélation linéaire avait aussi été obtenue dans une étude réalisée entre 2002 et 2004 au Mexique ($R^2 = 4\%$) (Cuevas et al. 2006). Une étude similaire, avec la même méthodologie, réalisée sur les tortues imbriquées du même site (El Cuyo Beach), sur des saisons de pontes moins récentes (1995 à 2001) avait calculé une corrélation linéaire de 69% (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b). Cette différence ne s'explique pas, mais souligne le fait qu'il y ait dans tous les cas une augmentation du nombre d'œufs avec la taille de la tortue, mais que cette corrélation puisse varier extrêmement d'une année à l'autre. Ceci va dans le sens de notre étude, dont la corrélation est de 20% en 2020 et seulement de 1% en 2021.

De plus, la taille de la tortue étant certainement liée aux ressources alimentaires que lui fournit son aire d'alimentation (Hatase et al. 2004), le succès reproductif des tortues serait directement lié à la richesse des aires d'alimentation. Il serait intéressant de constater l'évolution du nombre d'œufs pondus par les tortues en Martinique dans les années à venir, afin de mettre en évidence une baisse ou au contraire une hausse des ressources alimentaires disponibles dans les Caraïbes.

e) Durée ponte-émergence

La durée entre la ponte et l'émergence a été calculée pour un seul nid (63 jours), ce qui n'est statistiquement pas suffisant pour l'extrapoler à toute l'île. On peut noter cependant qu'elle est dans l'intervalle moyen calculé pour les tortues imbriquées nidifiant sur la péninsule de Yucatán qui est de 62 à 65 jours (Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b), et qu'elle est légèrement plus longue que celle d'environ 60 jours calculée dans l'océan Indien aux Seychelles (Hitchins, Bourquin, Hitchins 2004).

C. Excavation des nids

Au vu du faible nombre de nids excavés ($n = 4$), les succès reproductifs des tortues imbriquées calculés ne sont pas généralisables à l'ensemble de la Martinique. Celui-ci peut extrêmement varier d'un nid à l'autre selon les saisons, la météo, la prédation, etc. Une étude aux Seychelles a ainsi montré qu'il pouvait varier de zéro à 94% (Hitchins, Bourquin, Hitchins 2004). Il convient de poursuivre notre étude afin d'avoir un échantillon statistique plus important.

Le succès de l'éclosion moyen ($96,18 \pm 3,34$ %) est relativement haut. Il dépasse légèrement les succès d'éclosions moyens des autres zones de pontes des Caraïbes : entre 87 et 92% sur la péninsule de Yucatán (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b), et 82 à 91% en Guadeloupe (Kamel, Mrosovsky 2005a; Kamel, Delcroix 2009; Kamel 2013).

Le succès de l'émergence est excellent (100 %) sur nos quatre nids. Il est plus haut que les succès d'émergence des régions proches de la Martinique, dont aucun n'atteint 100% : 76 à 88% au Mexique (Cuevas et al. 2006; Pérez-Castañeda, Salum-Fares, Defeo 2007b), et environ 81,5% en Guadeloupe (Kamel, Mrosovsky 2005a; Kamel, Delcroix 2009; Kamel 2013).

De manière générale, le succès reproductif dans les Caraïbes est bon, et dépasse certaines autres régions du monde, comme par exemple au Brésil, où le succès de l'éclosion varie de 63 à 88 %, mais qui se rattrape avec un succès de l'émergence de 82 à 91% (Montero et al. 2018) ; ou encore aux Seychelles dont le succès d'éclosion n'est que de 60,1% (Hitchins, Bourquin, Hitchins 2004). Le succès reproductif diminue principalement à cause de la prédation et du braconnage (Balladares, Gonzalez, Rodriguez 2020). Sur certains sites, comme au Venezuela où environ 88% des nids sont concernés, le succès reproductif des tortues en est particulièrement affecté (Balladares, Gonzalez, Rodriguez 2020). Sur les quatre nids excavés sur la plage des Salines, aucun ne révélait la présence de prédation. Le braconnage en Martinique est également très limité (Crillon, Cuzange 2018). Les tortues imbriquées pondent pendant les mois les plus chauds, ce qui correspond à la saison cyclonique (Fuentes, Bateman, Hamann 2011; Laloë et al. 2017). Les tempêtes et cyclones, par inondation et destruction des nids, sont une autre cause de diminution, parfois de manière drastique, du succès reproductif (Kamel, Delcroix 2009; Fuentes, Bateman, Hamann 2011; Pike, Roznik, Bell 2015). Ainsi, en 2004, un cyclone a fait chuter les succès d'éclosion et d'émergence de 50% en Guadeloupe (Kamel, Delcroix 2009) et le succès de l'émergence de près de 25% à El Cuyo au Mexique (Cuevas et al. 2006). De fait, une étude en Australie a mis en évidence qu'avec la sélection naturelle, due à l'activité cyclonique, les tortues imbriquées favorisaient aujourd'hui les plages avec une activité cyclonique basse (Fuentes, Bateman, Hamann 2011). La Martinique est également ponctuellement touchée par des cyclones, donc le succès reproductif des tortues imbriquées peut en être affecté.

Le succès de l'émergence doit également être reliée à la taille du nid. En effet, si celle-ci ne semble pas avoir d'influence sur la durée de l'incubation (Hitchins, Bourquin, Hitchins 2004), elle en a sur le coût énergétique nécessaire aux tortillons pour émerger (Rusli, Booth, Joseph 2016). Ainsi, plus la taille du nid augmente, moins il faut de temps et d'énergie aux nouveau-nés pour sortir du nid (Rusli, Booth, Joseph 2016). La taille de couvée des tortues imbriquées en Martinique est donc favorable à une émergence à moindre coût énergétique. De plus, un nombre important de tortillons s'affairant à sortir du nid conduit à une importante production d'énergie métabolique, donc à une augmentation de la température du nid, et en conséquence à une augmentation de la température corporelle des nouveau-nés (Rusli,

Booth, Joseph 2016). Ceci amène à de meilleures performances de nage, et donc de meilleures chances de survie (Kobayashi et al. 2018).

Conclusion

Cette étude permet d'obtenir des informations sur la population de tortues imbriquées femelles qui pondent en Martinique. Ces dernières se révèlent différentes, d'un point de vue morphologique, de leurs semblables caribéennes. Elles ont également des caractéristiques de pontes qui leur sont propres. Une idée de la vitesse de ponte des tortues imbriquées a aussi été obtenue, qui pourra servir de comparaison pour d'autres études. Cependant, le suivi du succès reproductif n'a pas été, à cause des restrictions sanitaires, satisfaisant, et doit être poursuivi.

Ce travail a mis en évidence certains points sur lesquels doivent se pencher les autorités et associations locales, en utilisant de concert les données du PNA, afin de favoriser la ponte des tortues. Aussi, la prise en charge des sargasses et le réaménagement des forêts littorales sont les deux paramètres les plus urgents à traiter.

De fait, une poursuite de cette étude, dans les années à venir, permettra d'avoir des données statistiquement plus précises sur les femelles imbriquées et leur ponte, et de mettre en évidence d'éventuelles variations, au cours du temps, au sein de la population concernant la taille des tortues, le nombre d'œufs pondus, les lieux de ponte, etc.

D'autre part, une augmentation du nombre de plages suivies, afin d'étudier à minima une plage par secteur (Nord-Atlantique, Sud-Atlantique, Nord-Caraïbes, Sud-Caraïbes), aurait également son intérêt, pour faire ressortir certaines particularités par secteur.

Par ailleurs, Il serait intéressant de rajouter des manipulations afin de recueillir davantage d'informations sur les tortues imbriquées. L'équipe d'Aquasearch a testé le prélèvement de diatomées, durant les suivis de 2020, qui sont des microalgues unicellulaires présentes sur la carapace des tortues marines et qui diffèrent selon l'espèce de tortue marine et la zone géographique (Riaux-Gobin et al. 2021). Ils ont pour objectif de poursuivre ces prélèvements. Leur but serait, via l'analyse du type de diatomée prélevée, de déterminer les zones géographiques où la tortue s'est rendue avant de venir pondre en Martinique.

Une autre manipulation intéressante serait le prélèvement d'ADN mitochondrial des tortues imbriquées, afin d'étudier la diversité génétique des individus nidifiant sur l'île. Ce protocole a été utilisé de nombreuses fois afin de comparer la diversité génétique d'individus de populations différentes sur une aire d'alimentation, ou d'une même population sur un site de ponte (Bass et al. 1996; Bowen et al. 1996; Lara-Ruiz et al. 2006; Bowen et al. 2007; Vilaça et al. 2013b; González-Garza et al. 2015). Il permet également d'étudier la multi-paternité au sein d'une population (González-Garza et al. 2015; Natoli et al. 2017), et aussi de mettre en évidence la présence d'hybrides entre les tortues imbriquées et les tortues caouannes (Lara-Ruiz et al. 2006; Vilaça et al. 2013b).

Le phénomène d'hybridation est de plus en plus important au sein de ces espèces, et ne conduit pas nécessairement à des individus stériles (Lara-Ruiz et al. 2006; Vilaça et al. 2013a). Certaines femelles en ponte, sur le plage de Bahia au Brésil, identifiées morphologiquement comme étant des tortues imbriquées, se sont avérées être des hybrides imbriquées-caouannes (Lara-Ruiz et al. 2006). En Martinique, la présence de tortues caouannes est marginale (UICN 2020b), on peut donc supposer que toutes les tortues imbriquées fréquentant l'île sont « à 100% imbriquées ». Néanmoins, repérer la présence d'hybrides dans des zones sans tortue caouanne révélerait une colonisation de nouvelles zones par ces tortues hybrides. On se demandera alors si l'hybridation est un nouveau tour de la nature afin de fusionner deux espèces pour augmenter la diversité génétique, qui est nettement en baisse parmi les imbriquées (Lara-Ruiz et al. 2006; González-Garza et al. 2015; Natoli et al. 2017), et créer ainsi une nouvelle espèce plus adaptée à notre monde changeant.

BIBLIOGRAPHIE

- BALLADARES, Clemente, GONZALEZ, María Fernanda et RODRIGUEZ, Diego, 2020. A matrix population model for the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) in the Gulf of Paria, Venezuela. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 1 novembre 2020. Vol. 48, n° 5, pp.
- BALLADARES, Clemente et QUINTERO-TORRES, Enrique, 2019. Is a small sea turtles rookery doomed to local extinction? Decreasing nesting trends at the Paria Gulf, Venezuela. *Marine Ecology*. 2019. Vol. 40, n° 5, pp. e12562. DOI 10.1111/maec.12562.
- BASS, A. L., GOOD, D. A., BJORN DAL, K. A., RICHARDSON, J. I., HILLIS, Z.-M., HORROCKS, J. A. et BOWEN, B. W., 1996. Testing models of female reproductive migratory behaviour and population structure in the Caribbean hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, with mtDNA sequences. *Molecular Ecology*. 1996. Vol. 5, n° 3, pp. 321-328. DOI 10.1046/j.1365-294X.1996.00073.x.
- BJORN DAL, Karen A. et BOLTEN, Alan B., 2010. Hawksbill sea turtles in seagrass pastures: success in a peripheral habitat. *Marine Biology*. 1 janvier 2010. Vol. 157, n° 1, pp. 135-145. DOI 10.1007/s00227-009-1304-0.
- BLUMENTHAL, J. M., ABREU-GROBOIS, F. A., AUSTIN, T. J., BRODERICK, A. C., BRUFORD, M. W., COYNE, M. S., EBANKS-PETRIE, G., FORMIA, A., MEYLAN, P. A., MEYLAN, A. B. et GODLEY, B. J., 2009. Turtle groups or turtle soup: dispersal patterns of hawksbill turtles in the Caribbean. *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18, n° 23, pp. 4841-4853. DOI
- BONNANO, Alicia, 2021. *Bilan du suivi des traces de pontes des tortues marines sur le littoral martiniquais - Saison 2020*. Martinique.
- BONNANO, Alicia et RATEAU, Fabian, 2019. *Bilan du suivi des traces de pontes des tortues marines sur le littoral martiniquais - saison 2019*. Martinique.
- BOOTH, David T., 2017. Influence of incubation temperature on sea turtle hatchling quality. *Integrative Zoology*. septembre 2017. Vol. 12, n° 5, pp. 352-360. DOI 10.1111/1749-4877.12255.
- BOURJEA, Jérôme, SAUVIGNET, Hendrik et CICCIONE, Stéphane, 2017. *Les tortues marines : 70 clés pour comprendre* [en ligne]. QUAE. [Consulté le 13 mai 2021]. ISBN 978-2-7592-2693-1.
- BOWEN, B. W., BASS, A. L., GARCIA-RODRIGUEZ, A., DIEZ, C. E., VAN DAM, R., BOLTEN, A., BJORN DAL, K. A., MIYAMOTO, M. M. et FERL, R. J., 1996. Origin of Hawksbill Turtles in a Caribbean Feeding Area as Indicated by Genetic Markers. *Ecological Applications*. 1996. Vol. 6, n° 2, pp. 566-572. DOI 10.2307/2269392.

BOWEN, B. W., GRANT, W. S., HILLIS-STARR, Z., SHAVER, D. J., BJORNDAL, K. A., BOLTEN, A. B. et BASS, A. L., 2007. Mixed-stock analysis reveals the migrations of juvenile hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean Sea. *Molecular Ecology*. 2007. Vol. 16, n° 1, pp. 49-60. DOI 10.1111/j.1365-294X.2006.03096.x.

BREI, Michael, PÉREZ-BARAHONA, Agustín et STROBL, Eric, 2016. Environmental pollution and biodiversity: Light pollution and sea turtles in the Caribbean. *Journal of Environmental Economics and Management*. 1 mai 2016. Vol. 77, pp. 95-116. DOI 10.1016/j.jeem.2016.02.003.

BROST, Beth, WITHERINGTON, Blair, MEYLAN, Anne, LEONE, Erin, EHRHART, Llewellyn et BAGLEY, Dean, 2015. Sea turtle hatchling production from Florida (USA) beaches, 2002-2012, with recommendations for analyzing hatching success. *Endangered Species Research*. 11 février 2015. Vol. 27, n° 1, pp. 53-68. DOI 10.3354/esr00653.

BUREAU OF LAND MANAGEMENT, 2015. *BLM Winter Bucket List #16: Baldwin County, Alabama, for Warm, White Sand Beaches and Wildlife* [en ligne]. [photo]. 11 janvier 2015.

BURNS, Thomas J., THOMSON, Rory R., MCLAREN, Rosemary A., RAWLINSON, Jack, MCMILLAN, Euan, DAVIDSON, Hannah et KENNEDY, Malcolm W., 2020. Buried treasure—marine turtles do not ‘disguise’ or ‘camouflage’ their nests but avoid them and create a decoy trail. *Royal Society Open Science*. 2020. Vol. 7, n° 5, pp. 200327. DOI 10.1098/rsos.200327.

CALCAGNO, Robert, 2017. *Tortues marines - La grande Odyssée*. Glénat. Grenoble. Institut océanographique, fondation Albert 1er, Prince de Monaco. ISBN 978-2-344-02446-1.

CAYOL, Claire, MAILLARD, Jean-François et DUBIEF, Lionel, 2008. Vers la réhabilitation de sites de nidification des tortues marines en Martinique. *Faune sauvage*. 2008. Vol. 281, pp. 40-47.

CAZÉ, D., MICHEL, J.-M., MARTIN, J.-C. et MARIANI-DUCRAY, F., 2005. *Arrêté du 14 octobre 2005 fixant la liste des tortues marines protégées sur le territoire national et les modalités de leur protection* [en ligne]. 14 octobre 2005. [Consulté le 14 août 2021].

CHATTING, Mark, SMYTH, David, AL-MASLAMANI, Ibrahim, OBBARD, Jeffrey, AL-ANSI, Mehsin, HAMZA, Shafeeq, AL-MOHANADY, Salman Fahad, AL-KUWARI, Ali Jassim et MARSHALL, Christopher D., 2018a. Nesting ecology of hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, in an extreme environmental setting. *PloS One*. 2018. Vol. 13, n° 9, pp. e0203257. DOI 10.1371/journal.pone.0203257.

CHATTING, Mark, SMYTH, David, AL-MASLAMANI, Ibrahim, OBBARD, Jeffrey, AL-ANSI, Mehsin, HAMZA, Shafeeq, AL-MOHANADY, Salman Fahad, AL-KUWARI, Ali Jassim et MARSHALL, Christopher D., 2018b. Nesting ecology of hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, in an extreme environmental setting. *PloS One*. 2018. Vol. 13, n° 9, pp. e0203257. DOI 10.1371/journal.pone.0203257.

- CHEVALIER, Johan et LARTIGES, André, 2001a. Les tortues marines des Antilles. Etude bibliographique. [en ligne]. septembre 2001.
- CHEVALIER, Johan et LARTIGES, André, 2001b. Les tortues marines des Antilles. Etude bibliographique. [en ligne]. septembre 2001.
- CRILLON, Jessica et CUZANGE, Paul-Alexis, 2018. *Plan national d'actions en faveur des tortues marines des Antilles françaises 2020-2029*. mai 2018. Impact Mer.
- CUEVAS, Eduardo, CORTEZ, Leopoldo Palomo, XAVIER, Raquel, QUEIROZ, Nuno et BARATA, Andre, 2006. Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus 1766) and green turtle (*Chelonia mydas* Linnaeus 1754) nesting activity (2002-2004) at El Cuyo beach, Mexico. *Amphibia-Reptilia*. 1 janvier 2006. Vol. 27, n° 4, pp. 539-547. DOI 10.1163/156853806778877077.
- DEAL MARTINIQUE, 2021. Le bulletin de prévision des échouages de sargasses. *DEAL de la Martinique Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement* [en ligne]. 9 août 2021.
- DEI MARCOVALDI, Maria A. G., SANTOS, Armando J. B., SANTOS, Alexsandro S., SOARES, Luciano S., LOPEZ, Gustave G., GODFREY, Matthew H., LÓPEZ-MENDILAHARSU, Milagros et FUENTES, Mariana M. P. B., 2014. Spatio-temporal variation in the incubation duration and sex ratio of hawksbill hatchlings: Implication for future management. *Journal of Thermal Biology*. 1 août 2014. Vol. 44, pp. 70-77. DOI 10.1016/j.jtherbio.2014.06.010.
- DOW, Wendy E., ECKERT, Karen, PALMER, Michael et KRAMER, Philip, 2007. An Atlas of Sea Turtle Nesting Habitat for the Wider Caribbean Region. 2007.
- EVERARD, 2014. Braconner une tortue : 22 000 euros d'amende - Toute l'actualité de la Martinique sur Internet - FranceAntilles.fr. *France-Antilles Martinique* [en ligne]. 4 juillet 2014.
- FLORENNE, Tristan, GUERBER, François et COLAS-BELCOUR, François, 2016. *Le phénomène d'échouage des sargasses dans les Antilles et en Guyane* [en ligne].
- FRETAY, Jacques et TRIPLET, Patrick, 2020. *Sites RAMSAR et tortues marines : un état des lieux* [en ligne]. 2020.
- FUENTES, Mariana M. P. B., BATEMAN, Brooke L. et HAMANN, Mark, 2011. Relationship between tropical cyclones and the distribution of sea turtle nesting grounds. *Journal of Biogeography*. 2011. Vol. 38, n° 10, pp. 1886-1896. DOI 10.1111/j.1365-2699.2011.02541.x.
- GOLDBERG, Daphne Wrobel, LEITÃO, Santiago Alonso Tobar, GODFREY, Matthew H., LOPEZ, Gustave Gilles, SANTOS, Armando José Barsante, NEVES, Fabiana Alves, DE SOUZA, Érica Patrícia Garcia, MOURA, Anibal Sanchez, BASTOS, Jayme da Cunha et BASTOS, Vera Lúcia Freire da Cunha, 2013. Ghrelin and leptin modulate the feeding behaviour of the hawksbill

turtle *Eretmochelys imbricata* during nesting season. *Conservation Physiology* [en ligne]. 1 janvier 2013. Vol. 1, n° cot016. DOI 10.1093/conphys/cot016.

GONZÁLEZ-GARZA, Blanca Idalia, STOW, Adam, SÁNCHEZ-TEYER, Lorenzo Felipe et ZAPATA-PÉREZ, Omar, 2015. Genetic variation, multiple paternity, and measures of reproductive success in the critically endangered hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*). *Ecology and Evolution*. 23 novembre 2015. Vol. 5, n° 24, pp. 5758-5769. DOI 10.1002/ece3.1844.

HATASE, H., MATSUZAWA, Y., SATO, K., BANDO, T. et GOTO, K., 2004. Remigration and growth of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) nesting on Senri Beach in Minabe, Japan: life-history polymorphism in a sea turtle population. *Marine Biology*. 1 avril 2004. Vol. 144, n° 4, pp. 807-811. DOI 10.1007/s00227-003-1232-3.

HITCHINS, P. M., BOURQUIN, O. et HITCHINS, S., 2004. Nesting success of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) on Cousine Island, Seychelles. *Journal of Zoology*. 2004. Vol. 264, n° 4, pp. 383-389. DOI 10.1017/S0952836904005904.

HRCHENGE, 2017. *English: A Kemp's Ridley arribada in Rancho Nuevo, Tamaulipas, Mexico, in 2017* [en ligne]. 23 avril 2017.

KAMEL, Stephanie Jill, 2013. Vegetation cover predicts temperature in nests of the hawksbill sea turtle: implications for beach management and offspring sex ratios. *Endangered Species Research*. 22 février 2013. Vol. 20, n° 1, pp. 41-48. DOI 10.3354/esr00489.

KAMEL, Stephanie Jill et DELCROIX, Eric, 2009. Nesting Ecology of the Hawksbill Turtle, *Eretmochelys imbricata*, in Guadeloupe, French West Indies from 2000–07. *Journal of Herpetology*. septembre 2009. Vol. 43, n° 3, pp. 367-376. DOI 10.1670/07-231R2.1.

KAMEL, Stephanie Jill et MROSOVSKY, N., 2005a. Repeatability of nesting preferences in the hawksbill sea turtle, *Eretmochelys imbricata*, and their fitness consequences. *Animal Behaviour*. 1 octobre 2005. Vol. 70, n° 4, pp. 819-828. DOI 10.1016/j.anbehav.2005.01.006.

KAMEL, Stephanie Jill et MROSOVSKY, N., 2005b. Repeatability of nesting preferences in the hawksbill sea turtle, *Eretmochelys imbricata*, and their fitness consequences. *Animal Behaviour*. 1 octobre 2005. Vol. 70, n° 4, pp. 819-828. DOI 10.1016/j.anbehav.2005.01.006.

KOBAYASHI, Shohei, AOKURA, Nanamo, FUJIMOTO, Ryohei, MORI, Keisuke, KUMAZAWA, Yoshinori, ANDO, Yusuke, MATSUDA, Tsuyoshi, NITTO, Hiroshi, ARAI, Katsuhiko, WATANABE, Gen et SAITO, Tomomi, 2018. Incubation and water temperatures influence the performances of loggerhead sea turtle hatchlings during the dispersal phase. *Scientific Reports*. 9 août 2018. Vol. 8, n° 1, pp. 11911. DOI 10.1038/s41598-018-30347-3.

LALOË, Jacques-Olivier, COZENS, Jacquie, RENOM, Berta, TAXONERA, Albert et HAYS, Graeme C., 2017. Climate change and temperature-linked hatchling mortality at a globally important sea turtle nesting site. *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23, n° 11, pp. 4922-4931. DOI <https://doi.org/10.1111/gcb.13765>.

- LALOË, Jacques-Olivier, ESTEBAN, Nicole, BERKEL, Jessica et HAYS, Graeme C., 2016. Sand temperatures for nesting sea turtles in the Caribbean: Implications for hatchling sex ratios in the face of climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1 janvier 2016. Vol. 474, pp. 92-99. DOI 10.1016/j.jembe.2015.09.015.
- LARA-RUIZ, P., LOPEZ, G. G., SANTOS, F. R. et SOARES, L. S., 2006. Extensive hybridization in hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) nesting in Brazil revealed by mtDNA analyses. *Conservation Genetics*. 1 octobre 2006. Vol. 7, n° 5, pp. 773-781. DOI 10.1007/s10592-005-9102-9.
- LAURENT, Louis-Jean, 2013. *Tortues marines de la Caraïbe* [en ligne]. SCITEP. [Consulté le 13 mai 2021]. ISBN 978-2-9540280-5-7. Disponible à l'adresse : <http://univ-toulouse-scholarvox.com/gorgone.univ-toulouse.fr/book/88817384>
- LESCURE, Jean, 2001. LES TORTUES MARINES: BIOLOGIE ET STATUT. In : *FIRST MEDITERRANEAN CONFERENCE ON MARINE TURTLES*. octobre 2001. pp. 37.
- LOHMANN, K. J., HESTER, J. T. et LOHMANN, C. M. F., 1999. Long-distance navigation in sea turtles. *Ethology Ecology & Evolution*. 1 janvier 1999. Vol. 11, n° 1, pp. 1-23. DOI 10.1080/08927014.1999.9522838.
- LOHMANN, Kenneth J., LOHMANN, Catherine M. F., EHRHART, Llewellyn M., BAGLEY, Dean A. et SWING, Timothy, 2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*. avril 2004. Vol. 428, n° 6986, pp. 909-910. DOI 10.1038/428909a.
- LOHMANN, Kenneth J., SALMON, Michael et WYNEKEN, Jeanette, 1990. Functional Autonomy of Land and Sea Orientation Systems in Sea Turtle Hatchlings. *Biological Bulletin*. 1990. Vol. 179, n° 2, pp. 214-218. DOI 10.2307/1541772.
- LORANCE, Pascal et TRENKEL, Véréna, 2017. Taille efficace d'une population. *Projet GenoPopTaille* [en ligne]. 20 octobre 2017.
- MAST, Roderic B., BAILEY, Lisa M., HUTCHINSON, Brian J., VILLEGAS, Patricia Elena, HUTCHINSON, Alec et KOENIG, Kellee, 2008. Where the hawksbill are. *SWOT Report*. 2008. Vol. III, n° 3.
- MAST, Roderic B., HUTCHINSON, Brian J. et VILLEGAS, Patricia Elena, 2020. SWOT - Sea turtles of the Caribbean. *SWOT report, The State of the World's Sea Turtles* [en ligne]. 2020. Vol. XV.
- MÉNDEZ-SALGADO, Estefania, CHACÓN-CHAVERRI, Didiher, FONSECA, Luis G. et SEMINOFF, Jeffrey A., 2020. Trophic ecology of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in Golfo Dulce, Costa Rica: integrating esophageal lavage and stable isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) analysis. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 3 mars 2020. Vol. 48, n° 1, pp. 114-130. DOI 10.3856/vol48-issue1-fulltext-2230.

MEYLAN, Anne B. et DONNELLY, Marydele, 1999. Status Justification for Listing the Hawksbill Turtle (*Eretmochelys imbricata*) as Critically Endangered on the 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. *Chelonian Conservation and Biology*. 1999.

MONTERO, Natalie, DEI MARCOVALDI, Maria A. G., LOPEZ-MENDILAHARSU, Milagros, SANTOS, Alexsandro S., SANTOS, Armando J. B. et FUENTES, Mariana M. P. B., 2018. Warmer and wetter conditions will reduce offspring production of hawksbill turtles in Brazil under climate change. *PloS One*. 2018. Vol. 13, n° 11, pp. e0204188. DOI 10.1371/journal.pone.0204188.

MORTIMER, J. A. & Donnelly, 2008. IUCN Red List of Threatened Species: *Eretmochelys imbricata*. *IUCN Red List of Threatened Species* [en ligne]. 30 juin 2008.

NAKAMURA, Milena Felix, SANTOS, Armando José Barsante, LOBÃO-SOARES, Bruno et CORSO, Gilberto, 2019. Lunar phases and hawksbill sea turtle nesting. *Journal of Ethology*. 1 septembre 2019. Vol. 37, n° 3, pp. 307-316. DOI 10.1007/s10164-019-00604-7.

NATOLI, Ada, PHILLIPS, Karl P., RICHARDSON, David S. et JABADO, Rima W., 2017. Low genetic diversity after a bottleneck in a population of a critically endangered migratory marine turtle species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1 juin 2017. Vol. 491, pp. 9-18. DOI 10.1016/j.jembe.2017.01.009.

NIVIÈRE, Manon, CHAMBAULT, Philippine, PÉREZ, Thierry, ETIENNE, Denis, BONOLA, Marc, MARTIN, Jordan, BARNÉRIAS, Cyrille, VÉDIE, Fabien, MAILLES, Julien, DUMONT-DAYOT, Émilie, GRESSER, Julie, HIÉLARD, Gaëlle, RÉGIS, Sidney, LECERF, Nicolas, THIEULLE, Laurent, DURU, Matthieu, LEFEBVRE, Fabien, MILET, Guillaume, GUILLEMOT, Blandine, BILDAN, Bernard, DE MONTGOLFIER, Benjamin, BENHALILOU, Abdelwahab, MURGALE, Céline, MAILLET, Thomas, QUENEHERVE, Patrick, WOIGNIER, Thierry, SAFI, Morjane, LE MAHO, Yvon, PETIT, Odile et CHEVALLIER, Damien, 2018a. Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle. *Biological Conservation*. 1 juillet 2018. Vol. 223, pp. 170-180. DOI 10.1016/j.biocon.2018.05.002.

NIVIÈRE, Manon, CHAMBAULT, Philippine, PÉREZ, Thierry, ETIENNE, Denis, BONOLA, Marc, MARTIN, Jordan, BARNÉRIAS, Cyrille, VÉDIE, Fabien, MAILLES, Julien, DUMONT-DAYOT, Émilie, GRESSER, Julie, HIÉLARD, Gaëlle, RÉGIS, Sidney, LECERF, Nicolas, THIEULLE, Laurent, DURU, Matthieu, LEFEBVRE, Fabien, MILET, Guillaume, GUILLEMOT, Blandine, BILDAN, Bernard, DE MONTGOLFIER, Benjamin, BENHALILOU, Abdelwahab, MURGALE, Céline, MAILLET, Thomas, QUENEHERVE, Patrick, WOIGNIER, Thierry, SAFI, Morjane, LE MAHO, Yvon, PETIT, Odile et CHEVALLIER, Damien, 2018b. Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle. *Biological Conservation*. 1 juillet 2018. Vol. 223, pp. 170-180. DOI 10.1016/j.biocon.2018.05.002.

OBS, 2018. parc-marin-martinique.fr. *Parc naturel marin* [en ligne]. 2018.

OBURA, D. O., HARVEY, A., YOUNG, T., ELTAYEB, M. M. et VON BRANDIS, R., 2010. Hawksbill turtles as significant predators on hard coral. *Coral Reefs*. 1 septembre 2010. Vol. 29, n° 3, pp. 759-759. DOI 10.1007/s00338-010-0611-8.

ONF, 2018. *Suivi des traces de ponte de tortues marine en Martinique Saison 2018*. Martinique.

OTTMAN, Maïté, 2021. *Utilisation de l'habitat terrestre des tortues marines en ponte sur la Grande Anse des Salines, Martinique : relations entre les pontes et le couvert végétal*. 2021.

PAINTER, K. J. et PLOCHOCKA, A. Z., 2019. Efficiency of island homing by sea turtles under multimodal navigating strategies. *Ecological Modelling*. 10 janvier 2019. Vol. 391, pp. 40-52. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2018.10.025.

PATRICE, 2018. *Français : Echouage de Sargasses sur la Plage du Diamant, Martinique* [en ligne]. 1 avril 2018.

PEARSE, Devon E. et ANDERSON, Eric C., 2009. Multiple paternity increases effective population size. *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18, n° 15, pp. 3124-3127. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04268.x>.

PÉREZ-CASTAÑEDA, Roberto, SALUM-FARES, Alberto et DEFEO, Omar, 2007a. Reproductive patterns of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in sandy beaches of the Yucatan Peninsula. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. juin 2007. Vol. 87, n° 3, pp. 815-824. DOI 10.1017/S0025315407055518.

PÉREZ-CASTAÑEDA, Roberto, SALUM-FARES, Alberto et DEFEO, Omar, 2007b. Reproductive patterns of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in sandy beaches of the Yucatan Peninsula. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. juin 2007. Vol. 87, n° 3, pp. 815-824. DOI 10.1017/S0025315407055518.

PIKE, David A., ROZNIK, Elizabeth A. et BELL, Ian, 2015. Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability. *Royal Society Open Science*. juillet 2015. Vol. 2, n° 7, pp. 150127. DOI 10.1098/rsos.150127.

Réseau des tortues marines de Guadeloupe, 2014. [en ligne].

RIAUX-GOBIN, Catherine, ASHWORTH, Matt P., KOCIOLEK, J.Patrick, CHEVALLIER, Damien, SAENZ-AGUDELO, Pablo, WITKOWSKI, Andrzej, DANISZEWSKA-KOWALCZYK, Genowefa, GASPARD, Cecile, LAGANT, Magali, TOURON, Margaux, CARPENTIER, Alice, STABILE, Vie et PLANES, Serge, 2021. Epizoic diatoms on sea turtles and their relationship to host species, behaviour and biogeography: a morphological approach. *European Journal of Phycology*. 16 février 2021. Vol. 0, n° 0, pp. 1-14. DOI 10.1080/09670262.2020.1843077.

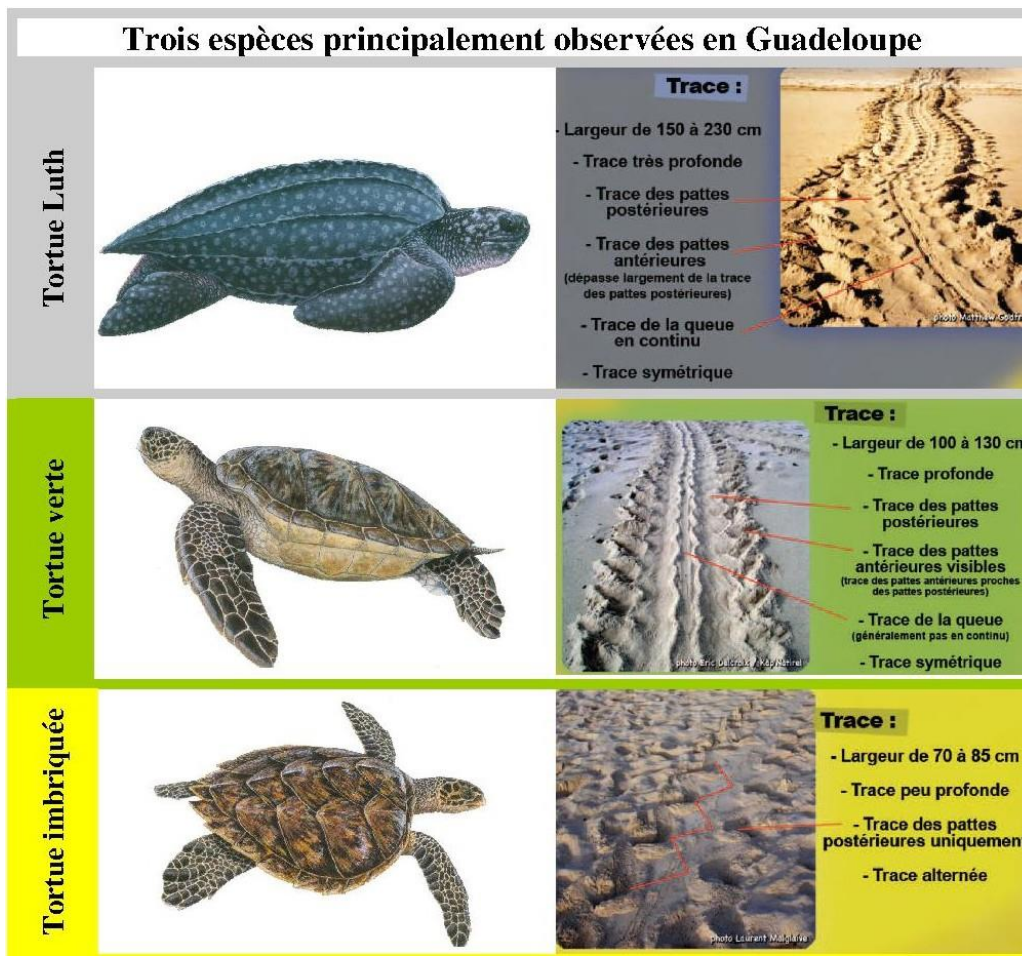
ROGERS, Caroline S., 2011. *Hawksbill Sea Turtle/ Carey de Concha* [en ligne]. [photo]. 16 juin 2011.

- RUSLI, Mohd Uzair, BOOTH, David T. et JOSEPH, Juanita, 2016. Synchronous activity lowers the energetic cost of nest escape for sea turtle hatchlings. *Journal of Experimental Biology*. 15 mai 2016. Vol. 219, n° 10, pp. 1505-1513. DOI 10.1242/jeb.134742.
- SHIMADA, Takahiro, JONES, Rhondda, LIMPUS, Colin et HAMANN, Mark, 2016. Time-restricted orientation of green turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1 novembre 2016. Vol. 484, pp. 31-38. DOI 10.1016/j.jembe.2016.08.006.
- SIFUENTES-ROMERO, Itzel, TEZAK, Boris M., MILTON, Sarah L. et WYNEKEN, Jeanette, 2018. Hydric environmental effects on turtle development and sex ratio. *Zoology*. 1 février 2018. Vol. 126, pp. 89-97. DOI 10.1016/j.zool.2017.11.009.
- STURM, Gerwin, 2010. *Hawksbill turtle* [en ligne]. [photo]. 8 décembre 2010.
- The IUCN Red List of Threatened Species, 2021. *IUCN Red List of Threatened Species* [en ligne].
- UICN, 2020a. *La liste rouge des espèces menacées en France - Faune de Martinique* [en ligne]. 2020.
- UICN, 2020b. *La liste rouge des espèces menacées en France - Faune de Martinique* [en ligne]. 2020.
- VELEZ-ZUAZO, Ximena, RAMOS, Willy D., DAM, Robert P. Van, DIEZ, Carlos E., ABREU-GROBOIS, Alberto et MCMILLAN, W. Owen, 2008. Dispersal, recruitment and migratory behaviour in a hawksbill sea turtle aggregation. *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17, n° 3, pp. 839-853. DOI 10.1111/j.1365-294X.2007.03635.x.
- VILAÇA, S. T., LARA-RUIZ, P., MARCOVALDI, M. A., SOARES, L. S. et SANTOS, F. R., 2013a. Population origin and historical demography in hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) feeding and nesting aggregates from Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1 août 2013. Vol. 446, pp. 334-344. DOI 10.1016/j.jembe.2013.06.004.
- VILAÇA, S. T., LARA-RUIZ, P., MARCOVALDI, M. A., SOARES, L. S. et SANTOS, F. R., 2013b. Population origin and historical demography in hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) feeding and nesting aggregates from Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1 août 2013. Vol. 446, pp. 334-344. DOI 10.1016/j.jembe.2013.06.004.
- WOOD, Apanie, BOOTH, David T. et LIMPUS, Colin J., 2014. Sun exposure, nest temperature and loggerhead turtle hatchlings: Implications for beach shading management strategies at sea turtle rookeries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. février 2014. Vol. 451, pp. 105-114. DOI 10.1016/j.jembe.2013.11.005.

ANNEXES

Annexe 1 : La reconnaissance d'une trace de tortue marine sur le sable

L'observation d'une trace de tortue marine sur la plage permet de savoir de quelle espèce il s'agit (Figure 53). La tortue luth laisse derrière elle une trace relativement visible, pouvant aller jusqu'à plus de deux mètres de large. Elle se hisse sur la plage en utilisant simultanément ses deux pattes avant. La trace est donc symétrique. De plus, sa queue traîne au sol, et laisse un sillon continu au centre de la trace. Son nid est facilement reconnaissable : la tortue luth projette beaucoup de sable lors de son balayage post-ponte, ce qui cause de grosses discontinuités au niveau de la plage. La trace de la tortue verte est également symétrique, mais bien plus petite que celle de la tortue luth. Il y a également un sillon de queue au centre, en général discontinu. L'emplacement de son nid est plus discret que celui de la tortue luth. Enfin, la trace de la tortue imbriquée est asymétrique. Elle se hisse alternativement sur une patte puis sur l'autre, ce qui donne une trace en quiconque. Sa trace est bien moins large que celle de ces deux consœurs. L'emplacement de son nid est également discret par rapport à la tortue luth (Crillon, Cuzange 2018).



Dessins : Carole Pourcher – www.panacoco.com

Figure 53 : Traces de ponte des tortues luth, verte et imbriquée (Réseau des tortues marines de Guadeloupe 2014)

Annexe 2 : Plages suivies par le PNA en 2021

Les plages suivies sont regroupées dans le Tableau 19. Les nettoyages des plages s'effectuent le matin, à la main, au râteau afin de ne pas tasser le sable (ce qui serait préjudiciable aux pontes et surtout aux nouveau-nés émergents).

Tableau 19 – Annexe 2 : Plages suivies en 2021 dans le cadre du protocole de suivi de traces matinales du PNA

Plages	Fréquence des suivis	Plages	Fréquence des suivis
Anses d'Arlet – Anse Dufour	Tous les jours	Schoelcher – Anse Madame	Tous les jours
Anses d'Arlet – Anse Noire	Tous les jours	Schoelcher – Le Bourg	Tous les jours
Anses d'Arlet – Bourg	Tous les jours	Schoelcher – Madiana	Tous les jours
Anses d'Arlet – Grande Anse	Tous les jours	St Pierre – Ste Philomène	NA
Anses d'Arlet – Petite Anse	Tous les jours	Ste Anne – Anse Meunier	NA
Bellefontaine – Le Bourg	Un jour sur deux	Ste Anne – Anse Trabaud	NA
Case-Pilote – Fond Bellemare	Un jour sur deux	Ste Anne – Grande Anse des Salines	NA
Case-Pilote – Le Bourg	Un jour sur deux	Ste Anne – Grande Terre et Anse à Prunes	NA
Case-Pilote – Vétiver	Tous les jours	Ste Anne – Petite Anse des Salines	NA
Diamant – Anse Cafard	Tous les jours	Ste Anne – Pointe Pie	NA
Diamant – Anse du Diamant	Tous les jours	Ste Luce – Anse Gros Raisin	Tous les jours
Grand'Rivière – Le port	Un jour sur deux	Ste Luce – Anse Mabouya	Tous les jours
Le Carbet – Fond Capot	Un jour sur deux	Ste Luce – Corps de Garde	Tous les jours
Le Carbet – La Rade	Un jour sur deux	Ste Luce – Fond Désert	Tous les jours
Le Carbet - Plage du Coin	Un jour sur deux	Ste Luce – Fond Banane	Tous les jours
Le Carbet – Petite anse	Un jour sur deux	Ste Luce – Garde Est	Tous les jours
Le Carbet – Plage du Marouba	Un jour sur deux	Ste Luce – Pointe Philippeaux	Tous les jours
Le Lorrain – Plage du Lorrain	Un jour sur deux	Ste Luce – Pont Café	Tous les jours
Le Marin – Anse Baleine	Un jour sur deux	Ste Marie – Anse Charpentier	NA

Le Marin – Anse Four à Chaux	Un jour sur deux	Ste Marie – Anse Madame	NA
Le Marin – Anse Grosse Roche	Un jour sur deux	Ste Marie – Petite Anse	NA
Le Marin – Cap Macré	Un jour sur deux	Ste Marie – Rade Ste-Marie	NA
Le pêcheur – Anse à voile	Un jour sur deux	Trinité – Bibi 1	NA
Le pêcheur – Anse Céron Nord	Un jour sur deux	Trinité – Bibi 2	NA
Le pêcheur – Anse Couleuvre	Un jour sur deux	Trinité – Bibi 3	NA
Le pêcheur – Anse Lévrier	Un jour sur deux	Trinité – L'autre bord	NA
Le Vauclin – Grand Macabou	Un jour sur deux	Trinité – Pointe Rouge	NA
Le Vauclin – Petit Macabou	Un jour sur deux	Trois Ilets – Anse à l'Ane	Tous les jours
Rivière-Pilote – Anse figuier	Un jour sur deux	Trois Ilets – Anse Mathurin	Tous les jours
Schoelcher – Anse Collat	Tous les jours	Trois Ilets – Anse Mitan	Tous les jours

Annexe 3 : Fiche terrain des suivis de ponte nocturnes



Noms des observateurs :

FICHE TERRAIN SUIVI PONTE TORTUE MARINE

CONDITIONS GENERALES

• **Date et localisation :**

Date de l'observation :

Site de l'observation :

H. de début/fin de l'observation :/.....

• **Données environnementales :**

H. PM/BM :/..... 12^{ème} de marée :

H. Lever / Coucher lune :/..... ; Phase lunaire :

H. Lever / Coucher soleil :/..... ; Météo :

Perturbations anthropiques :

- Lumière :
- Musique
- Public
- Habitation
- Route
- Autre :

Obstacles naturels :

- Sargasses
- Rochers
- Tronc d'arbre
- Racines
- Autres :

RELEVES SUR L'ANIMAL

• **Données générales :**

H. début des relevés : ; H. fin de relevés :

• **Information sur l'animal :**

Espèce :

PHOTO Mesures : Oui Non

Mesures (à déterminer *a posteriori* sur PHOTO) :

Longueur (cm) : Largeur (cm) :

Données comportementales :

- Montée : H. début : ; H. fin :
- Recherche lieu de ponte : H. début : ; H. fin :
- 1^{er} balayage : H. début : ; H. fin :
- Creusement nid : H. début : ; H. fin :
- Ponte : H. début : ; H. fin :
- Rebouchage nid : H. début : ; H. fin :
- 2^{ème} balayage : H. début : ; H. fin :
- Retour à l'eau : H. début : ; H. fin :

ID Tortue pour photo-Id :

(AAAAAMMJ – initiales sites – espèce – Numéro de la tortue)

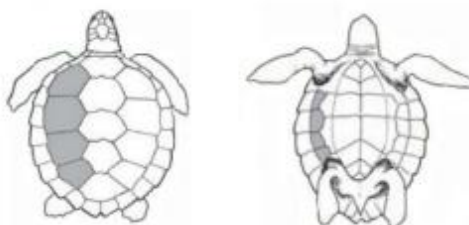
Photo - ID : Profil Gauche Profil Droit ; Tache pinéale (tortue luth) : Oui Non

Noms des observateurs :



Présence de tumeurs (Fibro) : Oui Non

Localisation des tumeurs (faire une croix pour préciser la localisation et ajouter le nombre) :



Photos des tumeurs : Oui Non

Bagues : Oui Non Droite Gauche

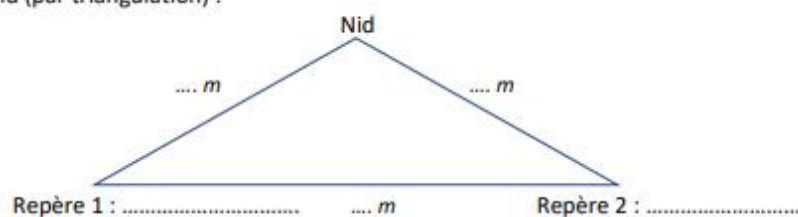
Numéro de Bagues (si visible) : ; Photo :

NID

Nombre d'œufs pondus :

Coordonnées GPS du nid (/!\degrés décimaux/!\) :

Photo du nid (par triangulation) :



- Habitat du nid : Forêt
 Lisière de forêt
 Sable
 Autre :

TRACE

Largeur de la trace : Angle de la trace (montée) : ; (descente) :

Photo de la trace : Oui Non

AUTRE

Autres remarques :
.....
.....
.....

Annexe 4 : Fiche terrain des excavations de nid

Protocole excavation nids

A remplir avant d'aller sur le terrain :

Espèce : Coordonnées du nid :
 Date du jour d'excavation : Repères du nid :
 Date du jour de ponte :
 Nombre d'œufs pondus :

A remplir sur le terrain :

Matériel : gants, tamis, bâche, bassine, sac poubelle, bouteille vide, appareil photo, couteau

Sur le terrain : déterrez les nids, triez-les par catégorie. Vous pouvez utiliser les tamis et de l'eau de mer pour nettoyer les œufs. Cassez les œufs entiers non éclos pour voir quel est le stade embryonnaire. Faites des tas de 10 dans les catégories, comptez !

Nombre total d'œufs (sans compter les embryons) :

Œufs éclos	Œufs non éclos							Tortillons	
	Œufs en cours d'éclosion	Œufs prédatés	Œufs difformes	Œufs entiers non éclos				Vivants	Morts
				Œufs clairs	Mort emb. précoce	Mort emb. moyenne	Mort emb. tardive		

A noter :

Mettez des gants !

Œufs éclos : fragments de coquille qui constituent plus de 50% de l'œuf

Œufs en cours d'éclosion : coquille fissurée, avec un bout de tortillon qui dépasse

Œufs prédatés : un peu mangés, ou avec des petits trous signant la présence d'insectes et/ou de parasites

Œufs difformes : pas ronds ou tout petits

Œufs clairs : pas d'embryons

Œufs mort embryonnaire précoce : déchets embryonnaires

Œufs mort embryonnaire moyenne : embryon pas complètement formé

Œufs mort embryonnaire tardive : œufs à terme, avec un tortillon bien formé dedans

*On ne devrait normalement pas avoir de tortillons vivants. Cependant, si cela arrive, mettre les tortillons dans un bac **sans eau**. Ensuite, déposez-les sur **le sable**, que vous aurez préalablement mouillé pour ne pas cuire les tortillons. Ne pas les amener directement dans l'eau. Marche vers la mer = imprégnation sensorielle + acquisition des muscles + cicatrisation ombilic.*

Les déchets sont à mettre dans un sac poubelle, puis à la poubelle.

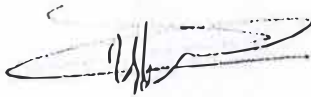
Remarques :

AGREMENT SCIENTIFIQUE

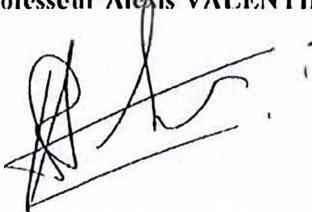
En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Stéphane BERTAGNOLI, Enseignant-chercheur, de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **MAGDIC Christelle** intitulée « **CARACTERISATION DES POPULATIONS REPRODUCTRICES FEMELLES DE TORTUES IMBRIQUEES (ERETMOCHELYS IMBRICATA) EN MARTINIQUE** » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 09/11/2021
Enseignant-chercheur de l'École Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur Stéphane BERTAGNOLI



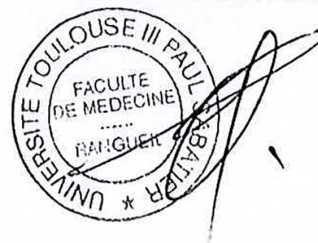
Vu :
Le Président du jury
Professeur Alexis VALENTIN



Vu :
Le Directeur de l'École Nationale
Vétérinaire de Toulouse
M. Pierre SANS



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université Paul
Sabatier
Monsieur Jean-Marc BROTO
Par délégation, le Doyen de la faculté de
Médecine de Toulouse-Rangueil
Monsieur Elie SERRANO



Mme MAGDIC Christelle
a été admis(e) sur concours en : 2016
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le: 06/07/2020
a validé son année d'approfondissement le: 01/09/2021
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

CARACTERISATION DES POPULATIONS REPRODUCTRICES FEMELLES DE TORTUES IMBRIQUEES (*ERETMOCHELYS IMBRICATA*) EN MARTINIQUE

Mots-clés : tortue imbriquée, Martinique, population, reproduction, nidification, sauvegarde

La Martinique accueille chaque année des tortues imbriquées (*E. imbricata*), tortues marines en danger critique d'extinction, qui viennent pondre sur les plages de l'île. Les caractéristiques morphologiques et reproductives de ces femelles sont méconnues.

La plupart des plages de l'île sont des sites de ponte. Les tortues nidifiant sur les plages de Grande Anse des Salines, du Diamant et de Madiana ont été étudiées lors de suivis nocturnes. Toutes ces femelles appartiennent à la même population. Elles pondent à un rythme régulier, similaire pour chaque tortue ; de préférence en lisière de forêt et en forêt, ce qui est favorable à l'équilibre du sexe-ratio des nouveau-nés, mis à mal par le réchauffement climatique. Leur activité de ponte est particulièrement affectée par la présence de sargasses sur les plages. Des mesures de gestion des sargasses et de réaménagement des forêts doivent être rapidement mises en place afin de favoriser la reproduction de cette population sur l'île.

HAWKSBILL SEA TURTLE (*ERETMOCHELYS IMBRICATA*) FEMALE REPRODUCTIVE POPULATION CHARACTERISATION IN MARTINIQUE

Keys words: hawksbill turtle, Martinique, population, reproduction, nesting, protection

Martinique hosts hawksbill sea turtles (*E. imbricata*) every year. They are critically endangered sea turtles which come and lay their eggs on the island's beaches. The morphological and reproductive characteristics of these females remain unknown.

Most of the beaches of the island are laying sites. Sea turtles nesting on the "Grande Anse des Salines", "Diamant" and "Madiana" beaches have been studied during nocturnal trackings. All these females belong to the same population. They lay eggs at a regular pace, which is similar for every turtle; preferably in forests and on forest edges. This is beneficial for the sex-ratio balance of new-borns, which is challenged by global warming. Their nesting activity is particularly affected by the presence of sargassum on beaches. In order to encourage this population's reproduction on the island, sargassum management and forest remodelling measures need to be taken quickly.