

Influence de la température du sable sur les nids de tortues vertes (*Chelonia mydas*) Atoll de Tetiaroa, Polynésie française

Te mana o te moana 2013

PETIT Matthieu, ETIENNE Samuel, GASPARD Cécile



Influence de la température du sable sur les nids de tortues vertes (*Chelonia mydas*) – Atoll de Tetiaroa, Polynésie française

PETIT Matthieu¹, Dr. ETIENNE Samuel^{2,1}, Dr. GASPAR Cécile¹

¹Association Te mana o te moana,
BP 1374 Papetoai 98729 Moorea Polynésie française.
www.temanaotemoana.org
temanaotemoana@mail.pf

²Université de la Polynésie française
Labex « Corail » / CRIOBE
BP 6570 98702 Faa'a Tahiti Polynésie française
www.upf.pf
samuel.etienne@ephe.sorbonne.fr

Droits d'auteurs

© Te mana o te moana 2013.

L'utilisation de ce document à des fins non commerciales, et notamment éducatives, est autorisée sans l'accord préalable des auteurs à condition que la source soit dûment citée.

Citation

PETIT M., ETIENNE S., GASPAR C., 2013. Influence de la température du sable sur les nids de tortues vertes (*Chelonia mydas*) – Atoll de Tetiaroa, Polynésie française. Te mana o te moana.

Crédits

Cette étude menée par l'association Te mana o te moana a été rendue possible grâce au financement conjoint de l'IFRECOR et de l'Université de Polynésie française.



Créée en 1999, l'IFRECOR ou « Initiative française pour les récifs coralliens » agit pour la protection et la gestion durable des récifs coralliens et des écosystèmes associés (mangroves, herbiers) dans les collectivités françaises d'outre-mer. L'IFRECOR est constituée d'un comité national et d'un réseau de 8 comités locaux représentant les collectivités françaises abritant des récifs coralliens. Le secrétariat du comité national de l'IFRECOR est assuré par le ministère de l'écologie et par le ministère chargé de l'outre-mer.



L'Université de la Polynésie française est un établissement public à caractère scientifique, culturel et professionnel. En tant qu'établissement public de l'enseignement supérieur, l'Université de la Polynésie française assure, de façon autonome, de multiples missions dont bénéficient les jeunes de la Polynésie française et concourt ainsi au développement social, économique et culturel de la société polynésienne. En vertu des dispositions du code de l'éducation, elle contribue notamment au développement de la recherche, support nécessaire des formations dispensées, et à l'élévation du niveau scientifique, culturel et professionnel de la collectivité et des individus qui la composent.

Remerciements

L'association Te mana o te moana exprime ses remerciements les plus sincères aux partenaires financiers qui ont contribué à ce programme : l'IFRECOR et plus particulièrement son comité polynésien (Annie Aubanel) ainsi que l'Université de la Polynésie française (au titre du BQR 2009). Nous voulons également remercier le Ministère de l'Ecologie, de l'Energie et du Développement durable (Martine Bigan, Françoise Claro) et la Délégation Régionale à la Recherche et la Technologie (Pierre Mery, Tea Frogier) qui ont financé la saison 2011-2012 du programme de suivi des pontes de tortues vertes à Tetiaroa, sans lequel les résultats de cette étude n'auraient pu être aussi complets.

Nous remercions également les institutions polynésiennes qui ont soutenu ce projet: le Ministère de l'Environnement, le Ministère de l'Education et la Direction de l'Environnement de Polynésie française.

Nous souhaitons remercier également nos partenaires solidaires qui ont généreusement contribué à la réalisation de ce projet : Planète Urgence (Pierre Ramel, Philippe Talaud, Antoinette Pichon), le Moorea Dolphin Center, Pacific Beachcomber SC (Richard Bailey), Tahiti Beachcomber SA (Marc Cazeneuve, Bruno Chevallereau, Nicolas Leclerc, Laurent Darcy, Pascal Lombard,) et la Succession Brando (David Seeley, Marie-José Léou).

Un grand merci au personnel et stagiaires de l'association Te mana o te moana qui ont contribué à la mise en place et au développement du projet depuis le début : Elena Perry, Nicolas Leclerc, Auguste Soi-Louk, Elodie Favre et Marc Besson.

Avant-propos

Une synthèse bibliographique¹ traitant de l'impact du changement climatique sur les tortues marines a été réalisée en 2009 par l'association Te mana o te moana, grâce au soutien financier de l'IFRECOR Polynésie et du Haut-commissariat de la république en Polynésie française dans le cadre du projet « Sensibilisation de la population au changement climatique » (arrêté n° HC 730/DAE/BASID du 28 novembre 2008). Cette synthèse a souligné d'une part, la pluralité des phénomènes pouvant menacer la survie des tortues marines en affectant les différentes étapes de leur cycle de vie, et d'autre part le manque énorme de données sur les effets du changement climatique en Polynésie française et leur impact possible sur les tortues marines.

Te mana o te moana a alors décidé de s'intéresser à l'augmentation supposée de la température des plages polynésiennes, sur certaines desquelles surviennent des pontes de tortues vertes. Cette augmentation de température peut en effet avoir des impacts importants sur l'écologie des tortues marines en modifiant notamment la sex-ratio des nouveau-nés ou encore leur capacité de nage. Un programme de recherche, basé sur la pose de sondes de température sur les plages de l'un des principaux sites de ponte de l'Archipel de la Société, l'atoll de Tetiaroa, a ainsi été initié. Couplé au suivi annuel des sites de ponte mené sur place², il a permis la première production de profils de température sur des zones de ponte en Polynésie, dont les résultats sont présentés ici.

¹ PETIT M., 2009. Le réchauffement climatique et les tortues marines, synthèse bibliographique des connaissances actuelles. Te mana o te moana. 35p.

² PETIT M., GASPARD C., BESSON M., BIGNON F., 2012. Suivi des pontes de tortues vertes sur l'atoll de Tetiaroa (saison 2011-2012) et évaluation des populations de tortues marines sur la pente externe de Moorea. Te mana o te moana.

SOMMAIRE

I) Introduction

- 1) Contexte de l'étude : tortues vertes polynésiennes et changement climatique global.
- 2) Température et durée d'incubation chez les tortues marines

II) Matériel et méthodes

- 1) Zone d'étude
- 2) Suivi des pontes
- 3) Pose des enregistreurs de température

III) Résultats

- 1) Nids témoins
 - a) *Tendances générales de la température du sable*
 - b) *Corrélation aux données météorologiques*
 - c) *Influence de la profondeur*
 - d) *Variations thermiques intra- et inter-plages*
- 2) Vrais nids
 - a) *Tendances générales de la température du sable*
 - b) *Comparaison aux nids témoins*
- 3) Prédiction de sex-ratios
 - a) *Création de scénarii et prise en compte de la chaleur métabolique*
 - b) *Succès d'éclosion et d'émergence*
 - c) *Approximation de sex-ratios par nid*

IV) Discussion

V) Conclusion

VI) Bibliographie

VII) Annexes

I) Introduction

1) Contexte de l'étude : tortues vertes polynésiennes et changement climatique global.

La Polynésie française est constituée de 5 archipels comprenant 118 îles, étendus sur une zone de plus de 5 millions de kilomètres carrés, soit une surface comparable à celle de l'Europe. Le territoire est extrêmement vaste et morcelé avec seulement 3500 km² de terres émergées, et présente une forte hétérogénéité des paramètres environnementaux entre les archipels (climat, nature des îles, biodiversité). Cinq espèces de tortues marines y sont représentées : la tortue caouanne (*Caretta caretta*), la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*), la tortue luth (*Dermochelys coriacea*), la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*) et la tortue verte (*Chelonia mydas*) (Code de l'Environnement de Polynésie française ; Petit et al, 2011 ; Petit et al, 2012).

En Polynésie française, l'état des connaissances sur les espèces marines emblématiques telles que les tortues marines reste peu étoffé et constitue un frein majeur à l'élaboration de mesures de conservation efficaces (Petit et al, 2012). L'étendue du territoire est une contrainte majeure rendant difficile la mise en place de programmes de recherche à grande échelle. Plusieurs études portant sur la biologie de reproduction (rapportées par le Centre Océanologique du Pacifique en 1985, par la NOAA et l'EVAAM en 1995, par Te Honu tea de 2007 à 2010 et par Te mana o te moana de 2007 à aujourd'hui), les comportements migratoires (NOAA et « Department of Marine and Wildlife Resources of Samoa » en 1994 et 2004) et la génétique des populations (Université de la Réunion en 2007, NOAA en 2010) ont concerné les populations de tortues vertes *Chelonia mydas*.

A ce jour, à l'exception d'un site isolé de ponte de tortue imbriquée à Reao (Petit et al, 2012), la tortue verte est la seule espèce se reproduisant et pondant à large échelle en Polynésie française. Les sites majeurs de ponte identifiés par la littérature (Balazs et al, 1995; Petit et al, 2011) se situent dans l'Archipel de la Société. Il s'agit notamment des atolls de Scilly, Motu One (Bellinghausen) et Mopelia, localisés à la limite ouest de la Polynésie Française et de l'atoll de Tetiaroa, situé près de Tahiti. La distance qui sépare les zones d'alimentation des zones de reproduction est d'au moins 3000 km pour les tortues vertes venant pondre dans l'Archipel de la Société, les zones de nourrissage de ces tortues se trouvant à l'est de la Mélanésie (îles Fidji et Samoa notamment) (Craig et al, 2004, Petit et al, 2011). En Polynésie française, la saison de ponte des tortues vertes s'étend généralement d'octobre - novembre à mars (Petit et al, 2011 ; Petit et al, 2012).

La tortue verte est actuellement classée en danger d'extinction sur la liste rouge de l'IUCN. Comme toutes les espèces de tortues marines fréquentant les eaux polynésiennes, la tortue verte est protégée par le Code de l'Environnement de Polynésie française. Elle reste cependant menacée principalement par le braconnage intensif (pour la vente et la consommation de viande) et par la destruction ou la détérioration de son habitat et de ses sites de ponte. L'influence d'autres facteurs tels que le changement climatique reste à ce jour non renseigné en Polynésie française (Petit, 2009). Certains phénomènes pourraient y être corrélés tels que l'avancée de la date d'observation du

premier événement de ponte, en début de saison, ainsi que du pic de ponte (phénomène observé sur 6 années consécutives de suivi à Tetiaroa) (Petit et al, 2012).

Il est donc particulièrement intéressant de s'intéresser aux effets du changement climatique sur les différentes étapes du cycle de vie des tortues vertes, seule espèce de tortue marine nidifiant à large échelle en Polynésie française.

Le changement climatique est principalement caractérisé par une hausse constatée des températures à la surface du globe. La température moyenne globale à la surface de la Terre (c'est-à-dire la moyenne de la température de l'air près du sol et de la température à la surface de la mer) a augmenté depuis 1861 (année de début des relevés de température). Au XX^e siècle, cette augmentation a été de 0,74°C [+0,56°C à + 0,92°C] (IPCC 2007). Globalement, il est probable que ce réchauffement ait été le plus important des 1000 dernières années, que les années 90 représentent la décennie la plus chaude et 1998 l'année la plus chaude depuis 1861 (IPCC 2001). Ce réchauffement s'est caractérisé par une diminution de la fréquence des températures extrêmement basses ainsi qu'une augmentation, plus modeste, de la fréquence des températures extrêmement élevées (IPCC 2001).

Le taux de réchauffement projeté par le GIEC pour les prochaines décennies est nettement plus élevé que les changements observés au cours du XX^e siècle (IPCC 2001). Dans son dernier rapport en date, le GIEC projette en effet une augmentation supplémentaire des températures moyennes mondiales de 2,8 °C (+ 1,7°C à + 4,4°C) d'ici la fin du siècle (résultats correspondant à la gamme complète des scénarios du SRES, IPCC 2007). Cette vitesse moyenne de réchauffement sera sans doute plus rapide qu'au cours de n'importe quelle autre période des 10 000 dernières années (IPCC 1996). Ce réchauffement entraîne avec lui un grand nombre de phénomènes secondaires (montée des eaux, modification des courants océaniques, acidification des océans, multiplication et intensification des épisodes cycloniques,...).

Le Pacifique représente l'une des régions les plus vulnérables quant aux risques de catastrophes dues au changement climatique. Par exemple, plusieurs zones coralliennes de basse altitude (atolls et littoraux des îles hautes), dont un nombre important sont situées en Polynésie française, pourraient être rapidement touchées par la montée des eaux provoquée par le réchauffement climatique (ONERC, 2012). Les limites d'adaptation des récifs coralliens et des écosystèmes insulaires aux changements climatiques risquent également d'être atteintes très rapidement. Parmi les espèces inféodées aux récifs et menacées par ces changements climatiques, les tortues marines, animaux emblématiques de la Polynésie française, le sont particulièrement.

Comprendre comment les tortues marines, animaux témoins de millions d'années d'adaptations aux fluctuations de leur environnement, sont affectées par le réchauffement climatique peut nous aider à mieux appréhender le lien entre le climat, les écosystèmes et les processus écologiques. Certains ouvrages passent ainsi en revue les effets du changement climatique sur les tortues marines (Hawkes et al, 2009 ; Petit, 2009). Dans le cadre de notre étude, nous nous intéressons plus particulièrement à l'influence potentielle du changement climatique sur l'incubation des tortues marines, via l'augmentation supposée de la température superficielle des plages de sable.

2) Température et durée d'incubation chez les tortues marines

Les reptiles ovipares comme les tortues marines ont un cycle de vie, une physiologie et des traits comportementaux qui sont extrêmement influencés par la température de leur environnement. Par exemple, l'incubation des œufs est une phase clé de leur cycle de vie qui est directement liée à la température du sable au sein des zones littorales où les femelles pondent.

En effet, plusieurs études et expériences en laboratoire (Yntema and Mrosovsky, 1980 ; Miller, 1982 ; Miller, 1985 ; Spotila and Standora, 1985) ont montré que les œufs de tortues marines éclosent rarement s'ils sont incubés à des températures constantes situées en dehors d'une gamme thermique de 24-25°C à 33°C. L'incubation au-delà de ces températures seuils produit des émergentes avec des anomalies morphologiques plus fréquentes et un succès d'éclosion plus faible (Miller 1985). La température du sable au sein des zones de ponte a donc une importance primordiale sur la survie des émergentes.

Plus important encore, la différenciation sexuelle des tortues marines est dirigée par la température d'incubation de leurs œufs. En effet, contrairement aux autres vertébrés amniotiques, dont le sexe est déterminé génétiquement à la conception, le sexe de nombreux reptiles est déterminé de manière irréversible par les températures rencontrées durant le second tiers de la durée d'incubation, soit entre les stades 12 et 22 du développement embryonnaire (Yntema and Mrosovsky, 1982 ; Paukstis & Janzen, 1991). La température d'incubation constante qui produit 50% d'individus de chaque sexe est appelée la température charnière ou pivot. Une température supérieure à cette température pivot produit plus ou exclusivement des femelles et une température inférieure produit plus ou exclusivement des mâles. La sex-ratio des juvéniles dans ce taxon peut ainsi être modifiée radicalement par un petit changement (1°C) de la température d'incubation (Paukstis & Janzen, 1991).

La température pivot est une information basique à propos de l'écologie d'une tortue marine. Comme la taille à la maturité des tortues, le diamètre et le nombre d'œufs par nid, le nombre de nids par saison ainsi que d'autres variables (Tiwari and Bjorndal, 2000), la température pivot peut être très similaire entre différentes populations mais ne doit pas être considérée comme étant absolument identique (Mrosovsky et al, 2002). La température pivot diffère donc légèrement au sein d'une même espèce et entre les différentes espèces mais se situe aux alentours de 29 – 29,5°C (Hawkes et al, 2009).

Malheureusement, il n'est pas facile d'obtenir des renseignements précis sur les températures pivot des populations de tortues marines. En effet, malgré la découverte il y a 35 ans de la détermination sexuelle des tortues par la température (Yntema and Mrosovsky, 1979), encore peu de données directes ont été publiées sur les températures pivot pour ces espèces (Wibbels, 2003). La détermination de la température pivot chez une population de tortue marine nécessite le plus souvent une étude coûteuse en laboratoire (Mrosovsky et al, 1992 ; Godfrey and Mrosovsky, 2006 ; Mrosovsky et al, 2002). Les études en laboratoire sont préférables pour commencer car elles permettent d'éliminer les variations de température (en laboratoire, la température est maîtrisée et constante) et donc de se demander comment celles-ci peuvent être traitées au regard de la période

thermosensible (Mrosovsky et al, 2002). Cependant, le prix d'incubateurs précis, les complications de la collecte et du transport des œufs depuis la plage jusqu'en incubateur, le travail intensif d'histologie requis pour classer le sexe avec certitude ainsi que le défi logistique d'obtenir les permis nécessaires sont quelques-unes des mesures dissuasives pour entreprendre ce type d'étude (Godfrey and Mrosovsky, 2006).

En Polynésie française, aucune température pivot n'est disponible concernant la population de tortues vertes reproductrices. Les contraintes listées ci-dessus ont dissuadé les auteurs d'entreprendre l'identification précise des températures pivot polynésiennes. Dans le Pacifique sud, une étude sur la métapopulation des tortues vertes de la Grande Barrière de Corail a permis d'identifier sa température pivot durant l'incubation (Limpus, 2008). Cette température de 29,3°C est relativement similaire aux températures observées dans d'autres régions du monde comme par exemple 29,2°C chez les tortues imbriquées (*Eretmochelys imbricata*) d'Antigua (Mrosovsky et al, 1992), 29,2-29,3°C chez les tortues vertes (*Chelonia mydas*) du Suriname (Godfrey and Mrosovsky, 2006) ou encore 29,3°C chez les tortues caouannes (*Caretta caretta*) de Grèce (Mrosovsky et al, 2002).

Au regard des difficultés de la mise en place d'une étude en laboratoire et des fortes similarités de températures pivot entre les différentes populations de tortues marines, la température pivot identifiée par Limpus (2008) chez la population nord-australienne a été considérée comme similaire à la température pivot de la population polynésienne et prise comme base dans cette étude. Dans cette optique, les conclusions de Fuentes et al (2009) sur la température pivot des tortues vertes s'appliquent également en Polynésie française. Ainsi, il est considéré que les températures en dessous de 27,8°C produisent exclusivement des mâles et au-dessus de 30,8°C exclusivement des femelles.

Si la température d'incubation a un rôle crucial, la durée d'incubation est elle aussi déterminante dans cette étape du cycle de vie. La durée d'incubation est définie comme le temps entre le moment où les œufs sont pondus et où les émergentes sortent du nid et rejoignent ensuite l'océan. Cette dernière étape (entre la sortie du nid et l'arrivée dans l'océan) est appelée la période d'émergence. Il existe une corrélation négative significative entre la température moyenne du sable et la période d'incubation des œufs (Matsusawa et al, 2002). Cette relation est fondamentale car elle détermine le moment d'éclosion, crucial pour la survie des embryons.

Parce que la durée d'incubation est inversement proportionnelle à la température globale, elle est également inversement proportionnelle à la proportion de femelles qui sont produites dans le nid. Il existe donc une durée d'incubation pivot qui correspond à la durée au bout de laquelle 50% de chaque sexe est produit (Mrosovsky et al, 1984). Par exemple, chez les tortues caouannes de Grèce, la durée d'incubation pivot est de 52,6 jours. Ces valeurs se rapprochent de celles obtenues chez cette espèce au Brésil et aux Etats-Unis, ce qui confirme que, comme pour la température pivot, la valeur de la durée d'incubation pivot est relativement similaire entre les différentes populations (Mrosovsky et al, 2002).

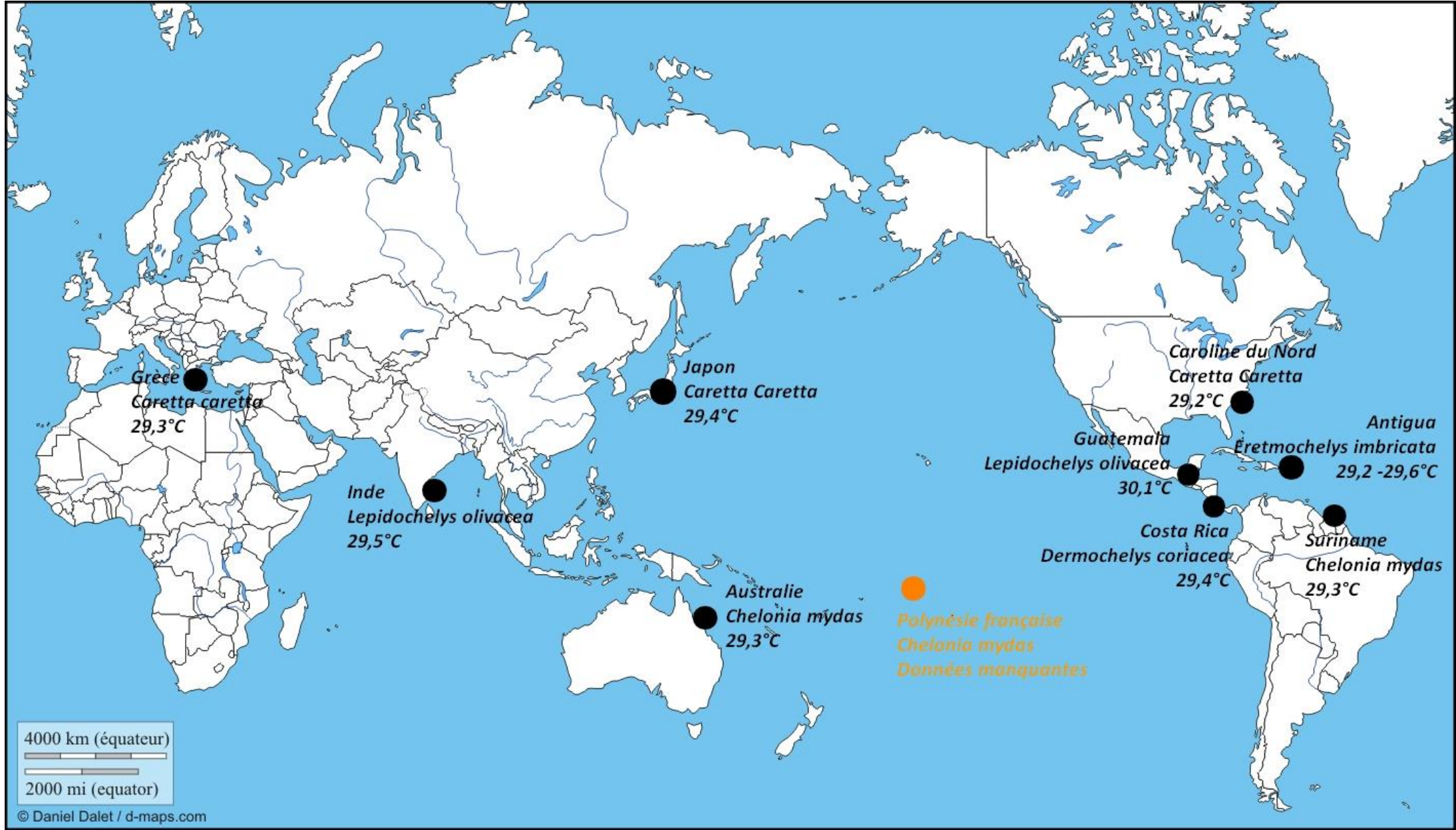


Figure 1 : Températures d'incubation pivot par région et espèce de tortue marine (carte de synthèse non exhaustive réalisée d'après Mrosovsky et al, 1992 ; Limpus, 2008 ; Mrosovsky et al, 2002 ; Godfrey et Mrosovsky, 2006 ; Mohanty-Hejmadi and Dimond, 1986 ; Binckley et al, 1998 ; Tokunaga et al, 1999 ; Ambios Ltd, 2004 ; Mrosovsky, 1988).

La température d'incubation dépend de nombreux facteurs tels que la localisation géographique (latitude et longitude), la date et la saison, la position sur la plage, les conditions météorologiques et notamment les événements épisodiques tels que des fortes pluies, ou encore la profondeur de ponte des œufs (Morreale, 1982). Pour les populations qui pondent sur une large zone, il peut ainsi y avoir de fortes variations géographiques dans la température d'incubation (Hays et al, 1995).

Celle-ci est également déterminée par un phénomène appelé le réchauffement métabolique. Un nid de tortue marine compte en général une centaine d'œufs (Hirth, 1980). A la fin de l'incubation, une telle masse d'embryons génère plus de chaleur que l'environnement extérieur et la température à l'intérieur de la chambre d'incubation augmente donc de quelques degrés au-dessus de celle du sable environnant (Maxwell et al, 1988 ; Godfrey et al, 1997).

L'objectif de cette étude est d'avoir une première idée du profil thermique des plages sur un site de ponte polynésien de tortues vertes. Afin de mieux appréhender les éventuelles variations spatiales et temporelles des températures du sable, celles-ci ont été mesurées sur plusieurs *motu* et durant l'intégralité de la saison de ponte 2011-2012. Grâce au suivi des pontes mené en parallèle sur place, des renseignements concernant les paramètres environnementaux des nids, les durées d'incubation ou encore les succès d'éclosion et d'émergence des nids ont été collectés. Ils pourront permettre de relier les températures d'incubation enregistrées au type d'habitat rencontré autour des nids. L'ensemble des renseignements obtenus sera utilisé pour estimer les sex-ratios sur les principales plages de ponte cette saison et initier un plus vaste programme de recherche sur l'évolution des températures du sable à long terme dans un contexte de changement climatique.

II) Matériel et méthodes

1) Zone d'étude

En Polynésie française, au sein de l'Archipel de la Société, Tetiaroa est l'unique atoll des Iles du Vent. Situé à 53km au nord de Tahiti et s'étendant sur une superficie de 6 km², Tetiaroa est composé de 12 *motu* (îlots) émergés : Onetahi, Honuea, Tiarauu, Tauini, Auroa, Hiraanae, Oroatera, Aie, Tahuna Rahi, Tahuna Iti, Rimatuu et Reiono. Sur cet atoll sauvage, de nombreux épisodes de ponte de tortues vertes sont recensés chaque année durant la saison de ponte (allant de 53 à 484 épisodes de ponte par saison), de septembre à mars (Gaspar et al, 2008, Petit et al, 2012). Une seule infrastructure est présente sur l'atoll (*motu* Onetahi) : un hôtel en construction qui ouvrira ses portes en 2014.

Les épisodes de ponte recensés depuis 2007 (pontes, tentatives de ponte et traces seules) concernent 9 *motu* sur les 12 constituant l'atoll : Onetahi, Oroatera, Reiono, Rimatuu, Tiarauu, Honuea, Tahuna Iti, Tahuna Rahi et Auroa. Les *motu* qui sont le plus fréquentés par les tortues vertes sont les deux *motu* du nord, Oroatera et Tiarauu (Petit et al, 2012).

L'atoll a été choisi comme site pilote pour cette étude en raison de son statut de zone de ponte majeure pour les tortues vertes dans l'Archipel de la Société mais également en raison de sa facilité d'accès. Celle-ci permet de limiter les frais de transport et l'organisation logistique, permet de diminuer les risques de perte de données et permet enfin d'envisager la poursuite de cette étude sur du long terme.

2) Suivi des pontes

De la saison de ponte 2007-2008 à la saison 2011-2012, des programmes de suivi des sites de ponte ont été effectués par différentes équipes de Te mana o te moana parcourant les plages à la recherche de traces et de nids de tortues vertes. Cette prospection a été réalisée sur tous les *motu* de l'atoll, de septembre à mai. Lors de l'observation d'une trace ou d'un nid, les données suivantes étaient récoltées : type d'épisode de ponte (traces avec ou sans creusage), date de découverte, degré de fraîcheur (date estimée de l'épisode de ponte, Maragos, 1991, Hamann et al, 2006), et coordonnées géographiques (relevées au GPS). Les données topographiques (hauteur et distance du nid à la laisse de haute mer, granulométrie et albédo du sable, présence de reliefs particuliers) et concernant la végétation (type de végétation, structure et densité de la couverture végétale) étaient également recueillies.

Une fois la durée théorique d'incubation des œufs écoulée, les nids sont creusés avec précaution afin de déterminer si l'épisode de ponte supposée est un creusage seul ou un nid effectif. Si tel est le cas, les œufs sont comptés (nombre de coquille vides, nombre d'œufs infertiles, nombre d'œufs total) ainsi que les émergentes (émergentes mortes dans les œufs, émergentes mortes dans le nid, émergentes viables). Les caractéristiques du nid sont également notifiées, telles que la profondeur maximale, le diamètre maximal de la chambre d'incubation, la texture sédimentaire granulométrie entre 0 et 35 cm, la présence/absence de prédateurs et la date estimée de l'éclosion.

3) Pose des enregistreurs de température

Nous avons utilisé des enregistreurs de temps-température (Minilog-II-T Submersible Temperature Data Logger) de la marque Vemco mesurant 9,8 cm de longueur pour un diamètre de 2,3 cm et un poids de 52,2g. La gamme de températures supportée par ces enregistreurs s'étale de -30°C à +80°C. Le calibrage a été effectué par l'usine de fabrication après la production en série, la précision de ces enregistreurs étant de 0,01°C.

Dix-huit enregistreurs de temps-température ont été installés sur les plages de Tetiaroa. L'ensemble des enregistreurs ont été posés pendant la première moitié de la saison de ponte 2011-2012, du 19/11/2011 au 11/12/2012. La localisation géographique des sondes a été déterminée à l'aide d'un GPS et matérialisée à la surface du sable par des marqueurs orange fluo en mousse expansée reliés par du fil de nylon aux enregistreurs placés en profondeur. Les enregistreurs ont compilé les données de temps et de température à des intervalles réguliers et continus de 1 à 10 minutes (en fonction des enregistreurs). Les enregistreurs ont été récupérés lors du creusage des nids par les équipes de terrains, le plus souvent plusieurs semaines après l'émergence des nids auxquels ils étaient liés. La récupération des sondes a eu lieu entre le 15/02/2012 et le 15/06/2012, cette période relativement longue s'expliquant par le fait que plusieurs sondes ont été difficiles à retrouver. Sur les 18 enregistreurs, 3 ont été définitivement perdus.



Figure 2 : Sonde de température placée dans un nid témoin (avant recouvrement par le sable)

Les 18 enregistreurs ont été répartis entre des nids dits « témoins » (16 enregistreurs) et des « vrais nids » (2 enregistreurs). Toutes les sondes perdues avaient été posées sur des nids témoins. Le choix des sites a pris en compte les zones de ponte les plus fréquentées (sur 16 nids témoins, 7 ont été posés à Tiaraunu et 5 à Oroatera, les deux *motu* les plus fréquentés par les tortues) mais également la diversité des paramètres environnementaux de façon à comprendre les variations thermiques intra- et inter-plages.

Les enregistreurs placés dans des nids témoins sont enterrés dans le sable à proximité de vrais nids (c'est-à-dire contenant des œufs). Lors de l'analyse des données, l'un des vrais nids est ensuite choisi comme nid de référence pour le nid témoin sur la base des critères environnementaux pouvant affecter la température du sable. Ainsi, le nid de référence est celui qui possède le plus de similarités (albédo et granulométrie du sable, degré d'exposition au soleil, couverture végétale, orientation cardinale, position sur la plage...) avec le nid témoin. La pose de l'enregistreur dans le nid témoin et le début d'incubation du nid de référence peuvent entre revanche être décalés de plusieurs jours voire plusieurs semaines (la pose de l'enregistreur ayant eu lieu après la ponte ou inversement).

Dix des 13 sondes placées dans les nids témoins ont été enterrées verticalement à 45 cm de profondeur. La profondeur moyenne des nids à Tetiaroa (au niveau du plancher) est de $54,0 \pm 7,7$ cm et celle-ci n'est significativement pas différente entre les saisons de ponte (Bignon et al, 2013). La position des sondes correspond donc au milieu de la chambre d'incubation.

Les 3 sondes restantes ont été placées dans un même nid témoin mais à différentes profondeurs, afin de comprendre comment des œufs placés en bas, au milieu ou en haut de la chambre d'incubation peuvent être différemment affectés par la température du sable. Les enregistreurs ont été enterrés horizontalement à 30 cm, 45 cm et 60 cm de profondeur.

Enfin, 2 sondes ont été placées, de nuit, au milieu de la chambre d'incubation dans des vrais nids, lors de la ponte constatée de tortues vertes femelles. Placées verticalement, ils reposaient à une profondeur de 45 cm environ.

Il est important de noter que nous utilisons à certaines occasions les données issus de 2 enregistreurs de température (même modèle et configuration que ceux décrits précédemment) posés au sein de vrais nids durant la saison de ponte 2010-2011. Ces enregistreurs ont été posés selon la même méthode mais sans être doublés par un nid témoin.

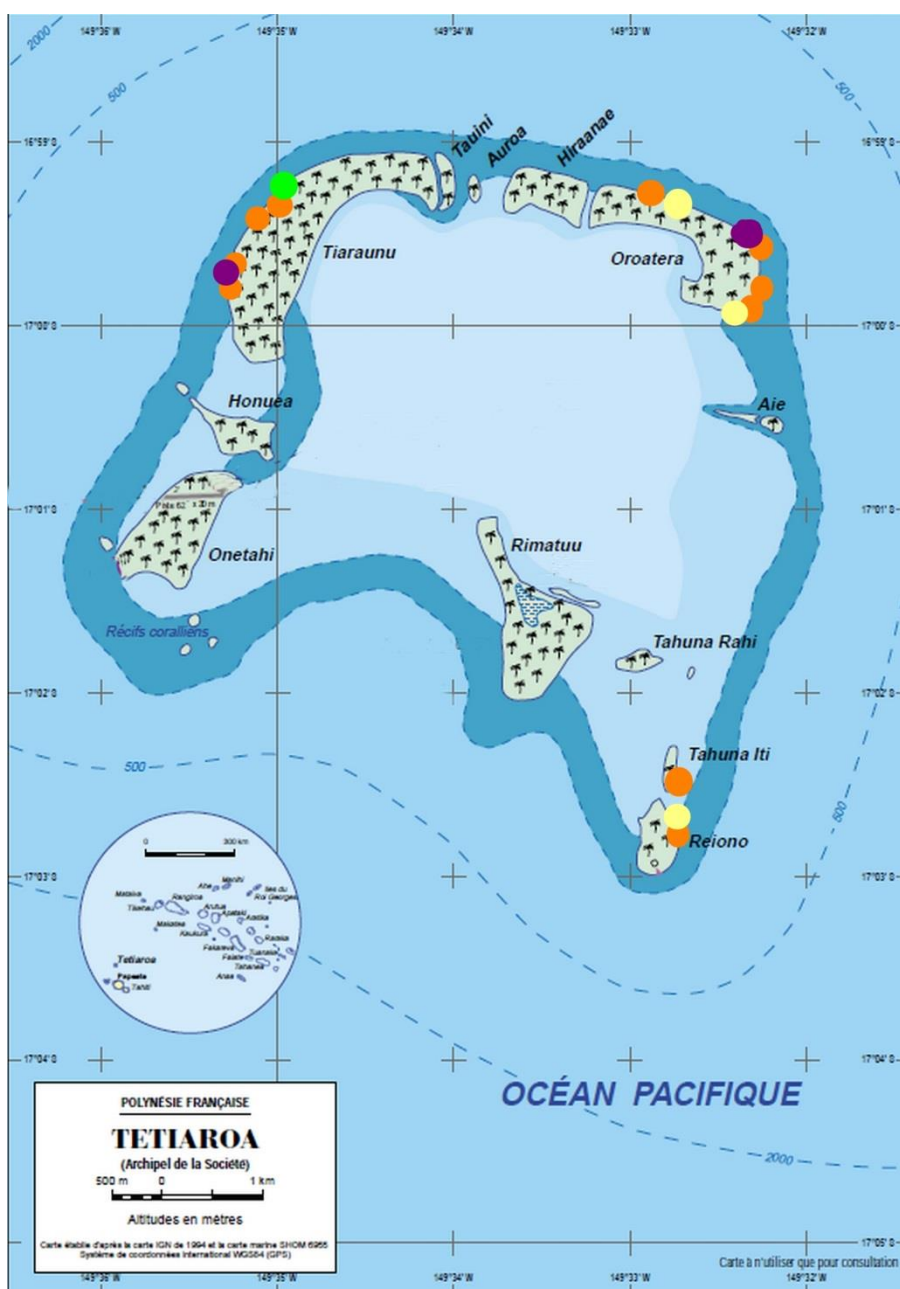


Figure 3 : Carte l'atoll de Tetiaroa et positions des enregistreurs de temps-températures posés durant la saison de ponte 2011-2012. Les cercles violets représentent les positions des sondes posées dans les « vrais nids », les cercles oranges celles posées dans les nids témoins, et les cercles jaunes les positions des sondes qui ont été perdues.

Afin de comprendre les liens entre la température du sable et les paramètres environnementaux et météorologiques, plusieurs types de variables ont été considérés.

- Les données relatives à l'environnement des nids témoins ont été notées lors de la pose des enregistreurs: *motu*, albédo et granulométrie du sable, type de végétation, couverture végétale et exposition au soleil, orientation cardinale et position sur la plage. Les données relatives à l'environnement des vrais nids ont été notées lors de la prospection des plages durant le suivi des pontes.
- Les données de pluviométrie et de température de l'air utilisées dans cette étude proviennent des archives du site Web Windguru (relevé tous les 3 heures) pour la station météorologique « Motu Martin » (station la plus proche de Tetiaroa, située à environ 50 kilomètres).

N° de sonde	Type de nid	Nid référent	Motu	Profondeur	Albédo et texture du sable	Type de végétation et exposition au soleil	Position sur la plage	Orientation cardinale
SN350296	Nid témoin	ORO14	Oroatera	45	Clair – Fin+grossier	Aucune – Très exposé	Haut de plage	Est
SN350297	Vrai nid (2)	ORO67	Oroatera	45	Mélangé - Grossier	Racines et arbres - Exposé	Haut de plage	Nord
SN350298	Nid témoin	TIA171	Tiaraunu	30	Clair – Moyen+grossier	Débris et arbres – A l'ombre	Milieu de forêt	Ouest
SN350299	Vrai nid (1)	TIA12	Tiaraunu	45	Clair - Moyen	Débris et arbres – Très exposé	Haut de plage	Ouest
SN350301	Nid témoin	REI18	Reiono	45	Clair - Fin	Racines, débris et arbres – A l'ombre	Haut de plage	Est
SN350302	Nid témoin	TIA171	Tiaraunu	45	Clair – Moyen+grossier	Racines, débris et arbres – A l'ombre	Milieu de forêt	Ouest
SN350303	Nid témoin	ORO90	Oroatera	45	Marron - Fin	Racines, débris et arbres – A l'ombre	Milieu de forêt	Est
SN350305	Nid témoin	ORO99	Oroatera	45	Clair - Fin	Arbres - Exposé	Haut de plage	Est
SN350306	Nid témoin	ORO46	Oroatera	45	Clair- Fin	Racines et arbres – A l'ombre	Haut de plage	Nord
SN350307	Nid témoin	TIA23	Tiaraunu	45	Clair - Grossier	Débris et arbres - Exposé	Haut de plage	Ouest
SN350308	Nid témoin	TIA46	Tiaraunu	45	Marron - Moyen	Débris – Très exposé	Haut de plage	Ouest
SN350309	Nid témoin	TAR6	Tahuna Rahi	45	Clair - Fin	Racines et arbustes – Très exposé	Haut de plage	Est
SN350310	Nid témoin	TIA19	Tiaraunu	45	Clair - Fin	Arbustes -Très exposé	Haut de plage	Ouest
SN350311	Nid témoin	TIA171	Tiaraunu	60	Clair – Moyen+grossier	Racines, débris et arbres – A l'ombre	Milieu de forêt	Ouest
SN350312	Nid témoin	TIA 135	Tiaraunu	45	Clair - Moyen	Aucune – Très exposé	Milieu de plage	Ouest

Tableau 1 : Données relatives à l'emplacement des enregistreurs de temps –températures posés à Tetiaroa pendant la saison de ponte 2011-2012. On peut noter la grande diversité des caractéristiques environnementales (substrat, végétation, orientation).

4) Analyse statistique des données

Afin d'étudier le profil des températures à l'échelle d'une saison tout en tenant compte des variations circadiennes, les tests statistiques de comparaison sont basés sur les moyennes de température journalières et sur les variations journalières moyennes (différence entre la valeur minimale et maximale de température dans une même journée). Les tests de corrélation se sont appuyés sur l'ensemble des données (valeurs de température toutes les 1 à 10 minutes).

La normalité de la distribution des différentes variables relatives à la température a été testée (tests de Shapiro-Wilk et Anderson-Darling). Pour les nids témoins, aucun des enregistreurs n'a montré une température moyenne journalière suivant une distribution normale sur la période d'enregistrement. De la même manière, la variation journalière moyenne de tous les nids témoins ne suit pas une distribution normale sur cette période. Pour cette raison, des tests non-paramétriques de comparaison d'échantillons appariés (test de Friedman) ont été utilisés pour mettre en évidence l'influence des différents paramètres environnementaux et météorologiques sur la température du sable.

Afin d'avoir une idée approximative de la sex-ratio des émergentes produites dans chaque nid, les valeurs de la température moyenne du sable durant le deuxième tiers de l'incubation ont été calculées puis comparées à des valeurs seuils trouvées dans la littérature :

- La durée moyenne de l'incubation des nids de tortues vertes à Tetiaroa est de 73,4 jours et elle ne varie pas au cours des saisons (Petit et al, 2012). Cette valeur a été utilisée pour déterminer la période de détermination du sexe lorsque la durée d'incubation des vrais nids et des nids de référence n'était pas disponible.
- La température pivot utilisée est celle identifiée par Limpus (2008) sur la population de tortues vertes de la Grande barrière de corail : 29,3°C.
- Selon Fuentes et al (2009), les températures seuils pour une production exclusive de mâles ou de femelles au sein d'un nid sont respectivement 27,8°C et 30,8°C. Ces valeurs sont également utilisées ici.
- Les valeurs extrêmes de la gamme thermique d'incubation ont été définies par Miller (1985) comme étant de 25°C et 33°C. Au-delà, un risque de mortalité accrue des émergentes survient. Ces valeurs ont aussi été prises en compte dans cette étude.

Pour mettre en évidence la production de chaleur métabolique au sein des vrais nids, il fallait appréhender l'évolution des températures durant la période d'incubation tout en s'affranchissant des éventuelles variations liées aux conditions météorologiques. Pour cela, les écarts de température entre chaque vrai nid et les nids témoins à proximité ont été calculés et serviront de base pour la mise en évidence de la chaleur métabolique. Pour les 2 enregistreurs posés dans des vrais nids durant la saison précédente 2010-2011), l'étude de l'évolution des températures a été effectuée en se basant uniquement sur les données enregistrées pour chaque nid (en l'absence de nid témoin et au vu de la très forte régularité des conditions météorologiques).

III) Résultats

1) Nids témoins

a) Tendances générales de la température du sable

Au sein des 11 nids témoins avec des enregistreurs placés à 45 cm de profondeur (cf. Tableau 2), la température moyenne est de $27,40 \pm 0,42^\circ\text{C}$ durant la période d'enregistrement commune à toutes les sondes.

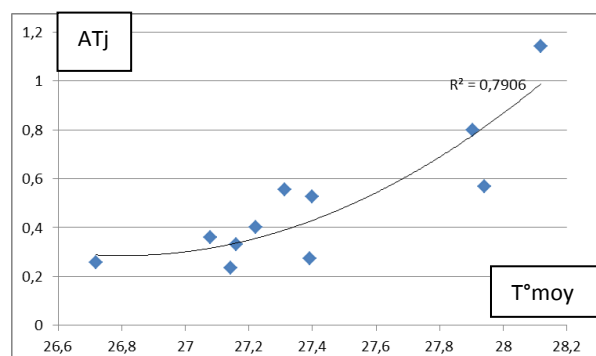
La contribution principale à cette moyenne provient de sondes placées sur les zones majeures de ponte (9 sondes sur 11 placées à Oroatera et Tiaraunu) et tient compte de la grande variabilité des paramètres environnementaux que l'on peut retrouver au niveau des nids puisque les enregistreurs ont été placés de façon volontaire dans des micro-habitats bien distincts. On peut ainsi considérer cette moyenne comme représentative de la température du sable sur les zones de ponte de Tetiaroa (à l'exception des zones non échantillonnées comme Honuea, Onetahi ou encore Rimatuu). Cette moyenne de $27,40^\circ\text{C}$ est en dessous de la température pivot de $29,3^\circ\text{C}$ mais également en dessous de la température seuil, pour une production exclusive de mâles, de $27,8^\circ\text{C}$. Le nid le plus chaud et le nid le plus froid présentent respectivement une moyenne de $28,12^\circ\text{C}$ et de $26,72^\circ\text{C}$. L'ensemble des nids échantillonnés possède une température moyenne inférieure de plus d'un degré à la température pivot, et 8 nids sur 11 ont une température moyenne également inférieure à la valeur seuil de $27,8^\circ\text{C}$.

Cependant, comme l'a montré Georges (1989), la température journalière moyenne est connue pour être un mauvais prédicteur de la sex-ratio des nouveau-nés lorsque les températures fluctuent. Ainsi, notre capacité à évaluer la production d'émergentes mâles et femelles en fonction de cette moyenne diminue avec l'augmentation de la variabilité de la température des nids. Cette variabilité thermique doit être prise en compte à la fois dans le contexte d'un cycle circadien (variations journalières de la température) et dans celui de l'évolution de la température au cours de la saison.

La moyenne générale de l'amplitude thermique journalière (ATj) est de $0,50 \pm 0,27^\circ\text{C}$ durant la période d'enregistrement commune à toutes les sondes. Le nid présentant la plus grande amplitude thermique a une température qui varie en moyenne de $1,14^\circ\text{C}$ chaque jour contre une ATj moyenne de $0,24^\circ\text{C}$ seulement pour le nid le plus « stable ». Ce paramètre semble donc soumis à de fortes variations en fonction des nids considérés. Il sera intéressant de comprendre le rôle des facteurs environnementaux et météorologiques dans ces variations.

Il est intéressant de noter que les nids témoins ayant les températures moyennes les plus chaudes sont également les nids au sein desquels les amplitudes thermiques sont les plus importantes.

Figure 4 : Températures moyennes et amplitudes thermiques journalières des nids témoins ($^\circ\text{C}$).



A certains moments de la saison, les températures des nids témoins ont connu des variations très importantes, caractérisées par une augmentation brutale de l'ATj moyenne liée à une diminution rapide de la température journalière moyenne du sable.

La première période concernée par ces événements thermiques s'étale du 21 au 24 décembre 2011. Le 21 décembre 2011 est marqué par une augmentation moyenne de 1,33°C de la variation journalière par rapport à la moyenne générale. Une amplitude de 3°C de température dans la même journée est relevée dans certains nids. Le 23 décembre 2011, une diminution moyenne de 1,37°C de la température journalière par rapport à la moyenne générale est constatée. Cependant, aucun nid ne franchit la limite extrême des 25°C.

Le seconde période survient du 8 au 19 janvier 2012. Le 8 janvier, survient une augmentation moyenne de 1,14°C de l'ATj par rapport à la moyenne générale, liée à une chute brutale des températures moyennes des nids. Pendant trois jours consécutifs (le 9, 10 et 11 janvier), la température journalière de tous les nids témoins descend en dessous du seuil de 25°C, à partir duquel les risques de mortalité des émergentes sont accrus. Cette température atteint la valeur minimale de 23,6°C le 10 janvier, ce qui représente une baisse de 3,8°C par rapport à la moyenne générale.

Enfin, deux autres périodes, situées hors de la période d'enregistrement commune à toutes les sondes, ont également été marquées par des variations thermiques importantes, bien qu'inférieures à celles décrites précédemment. Elles se sont étalées respectivement du 13 au 18 mars 2012 et du 26 avril au 3 mai 2012.

N° de sonde	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart-type
350296	23,283	28,802	27,222	1,138
350301	23,716	28,315	27,143	0,902
350302	23,098	28,119	26,720	0,995
350303	23,881	28,774	27,159	1,001
350305	23,063	29,273	27,400	1,219
350306	24,295	28,673	27,391	0,921
350307	23,807	29,731	27,941	1,239
350308	23,591	29,519	27,313	1,198
350309	24,176	28,553	27,078	0,863
350310	23,472	29,596	27,904	1,281
350312	22,996	30,036	28,119	1,416

Tableau 2 : Description générale des températures moyennes journalières (°C) issues des nids témoins. Les résultats présentés ici tiennent uniquement compte des valeurs de la période d'enregistrement commune à tous les enregistreurs (du 23/11/2011 au 15/02/2012).

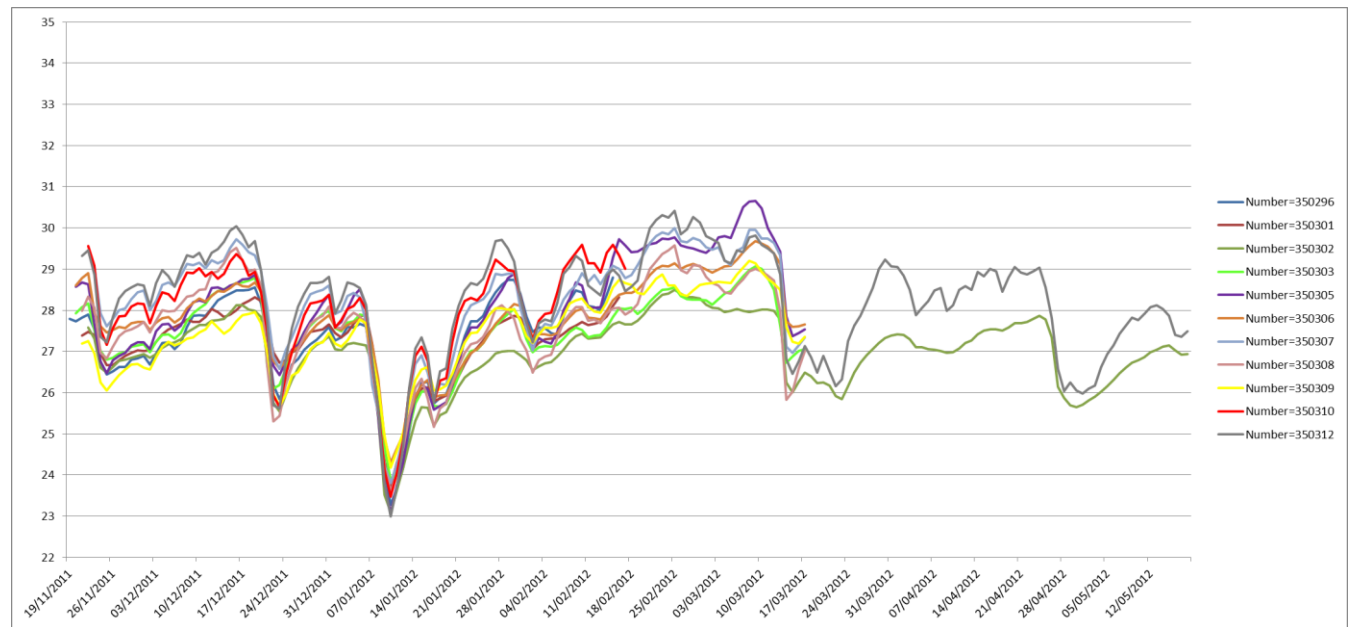


Figure 5 : Evolution de la température journalière moyenne au sein des nids témoins pendant la saison de ponte 2011-2012.

N° de sonde	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart-type
350296	0,140	1,550	0,400	0,261
350301	0,040	1,800	0,236	0,286
350302	0,050	2,640	0,258	0,367
350303	0,070	3,130	0,332	0,394
350305	0,160	2,010	0,526	0,316
350306	0,070	2,220	0,272	0,327
350307	0,240	1,900	0,569	0,289
350308	0,210	3,070	0,556	0,367
350309	0,120	1,260	0,360	0,198
350310	0,370	1,870	0,800	0,281
350312	0,520	2,740	1,140	0,350

Tableau 3 : Description générale des variations journalières moyennes de température (°C) issues des nids témoins. Les résultats présentés ici tiennent uniquement compte des valeurs de la période d'enregistrement commune à tous les enregistreurs (du 23/11/2011 au 15/02/2012).

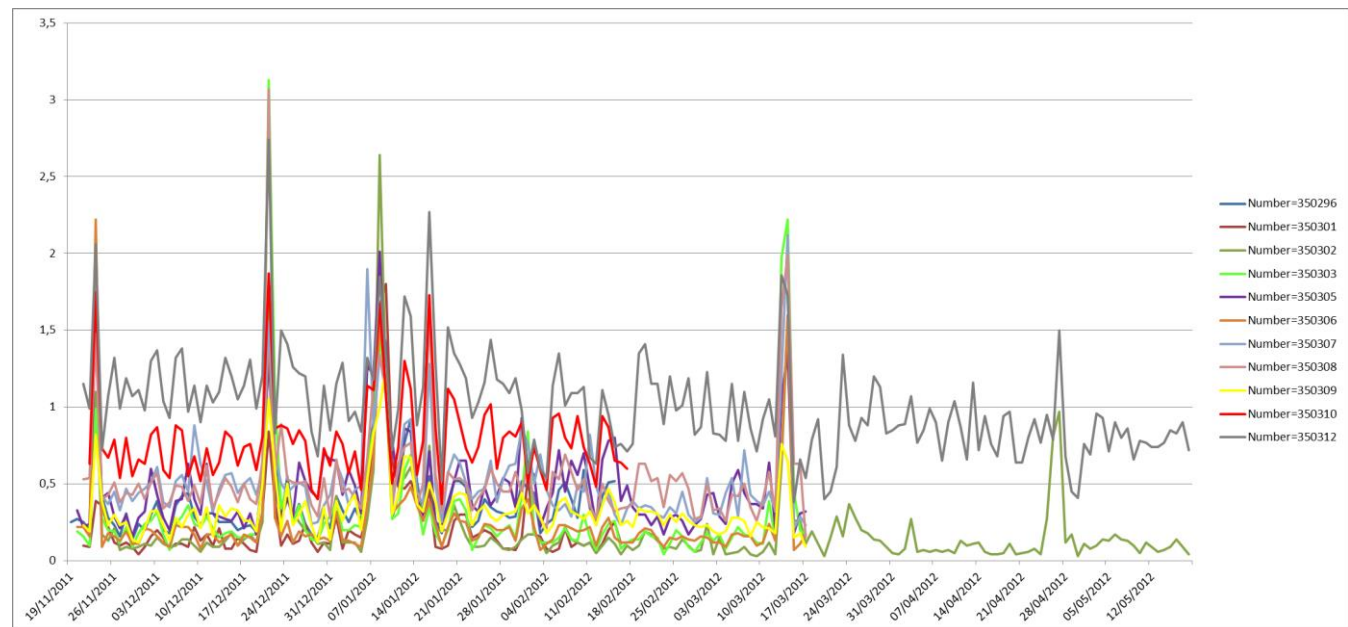


Figure 6 : Evolution de la variation journalière moyenne de la température au sein des nids témoins pendant la saison de ponte 2011-2012.

b) Corrélation aux données météorologiques

A première vue, il semble y avoir un lien entre les amplitudes thermiques importantes enregistrées à certaines périodes au sein des nids témoins et le profil de la courbe de températures de l'air et des précipitations journalières. Ainsi sur les 4 événements thermiques identifiés (cf. chapitre précédent), 3 d'entre eux (janvier, mi-mars et fin avril) sont caractérisés par une baisse rapide de la température de l'air (d'environ 1,5°C) et par une hausse des précipitations journalières (jusqu'à 80 mm/jour à la fin avril).

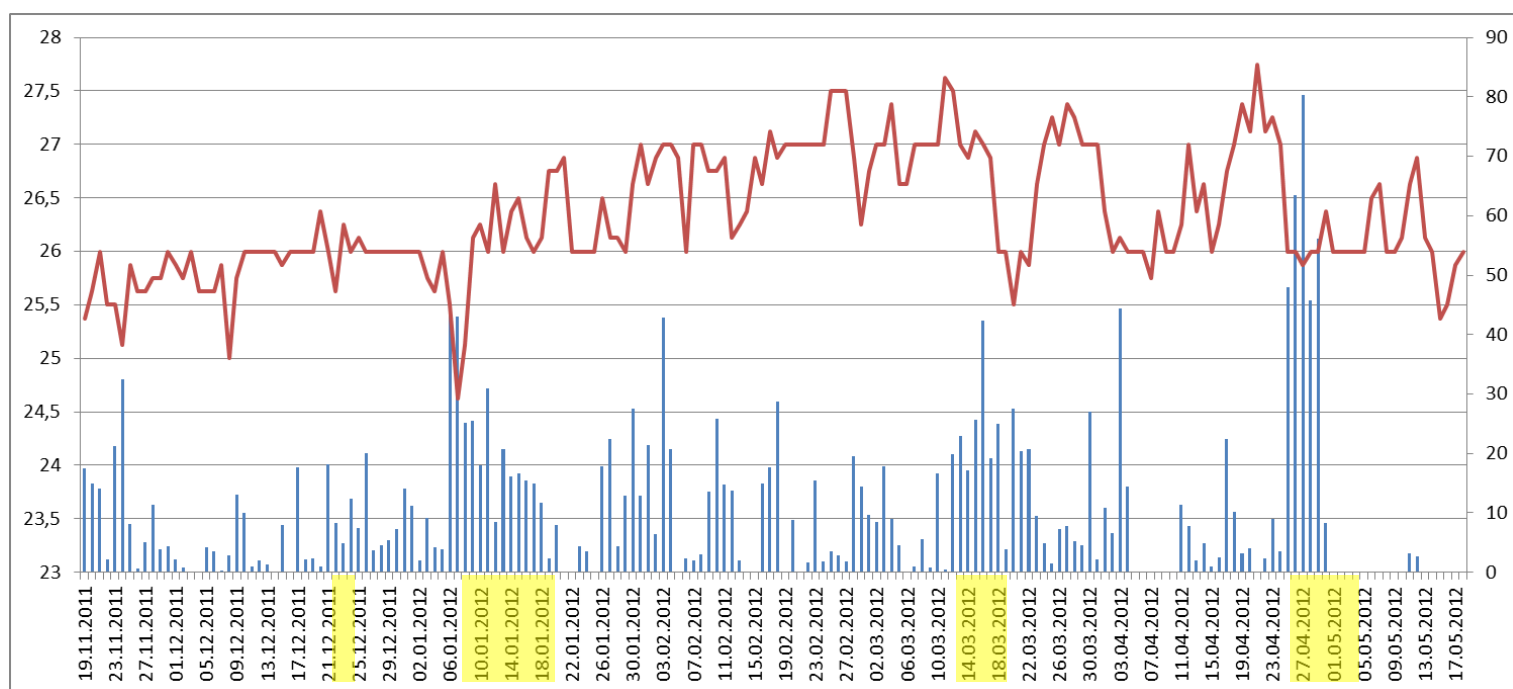


Figure 7 : Température de l'air (°C- en rouge) et précipitations journalières (mm – en bleu) à la station d'Arue du 19/11/2011 au 18/05/2012 (Source : Windguru). Les dates surlignées en jaune correspondent aux périodes auxquelles des amplitudes thermiques importantes ont été constatées dans les nids témoins à Tetiaroa.

Les analyses statistiques montrent que le lien entre la température du sable, la température de l'air et les précipitations n'est pas généralisable à l'ensemble des nids témoins. Ainsi, la température journalière moyenne du sable est corrélée de façon significative à la température de l'air pour 8 nids sur 11 tandis qu'elle est corrélée aux précipitations journalières pour 5 nids sur 11 (Test de corrélation de Spearman, cf. Tableau 4). La variation journalière moyenne de température du sable est corrélée significativement à la température de l'air pour 4 nids sur 11 et aux précipitations journalières pour seulement 3 nids sur 11.

Ces résultats démontrent que la température de l'air influence la température moyenne du sable au sein de la majorité des nids. En revanche, les précipitations ont un lien limité avec la température moyenne du sable. Les ATj au sein des nids sont peu affectées par la température de l'air et les précipitations. Seuls les épisodes météorologiques de moyenne à forte intensité (caractérisés par une baisse rapide de la température moyenne journalière de l'air de plus d'1,5°C et

par une hausse des précipitations journalières (jusqu'à 80 mm/jour à la fin avril)) ont une influence importante sur la température du sable et ses variations journalières. Il est cependant important de rappeler ici (cf. Discussion également) que la station de collecte de données météorologiques est située sur l'île haute de Tahiti (Arue) et non sur l'atoll de Tetiaroa, avec donc un biais probable sur les données de pluviométrie.

N° de sonde	Température journalière moyenne du sable		Variation journalière moyenne de température	
	Corrélation avec la température de l'air	Corrélation avec les précipitations journalières	Corrélation avec la température de l'air	Corrélation avec les précipitations journalières
350296	Non 0,077	Non 0,086	Non 0,114	Non 0,058
350301	Non 0,927	Non 0,054	Non 0,866	Oui 0,012
350302	Oui <0,0001	Non 0,059	Non 0,061	Oui <0,0001
350303	Oui 0,002	Oui 0,006	Oui 0,002	Non 0,141
350305	Oui <0,0001	Non 0,131	Oui <0,0001	Oui 0,044
350306	Oui <0,0001	Oui 0,032	Non 0,115	Non 0,273
350307	Oui 0,0004	Oui 0,001	Oui 0,001	Non 0,058
350308	Oui 0,016	Oui 0,0003	Non 0,489	Non 0,568
350309	Oui <0,0001	Non 0,144	Non 0,054	Non 0,770
350310	Non 0,316	Oui 0,010	Non 0,783	Non 0,647
350312	Oui 0,0002	Non 0,05	Oui 0,016	Non 0,589

Tableau 4 : Résultats des tests de corrélation de Spearman (au niveau de signification $\alpha=0,05$) menés sur les paramètres de température des nids témoins et sur les données météorologiques de la station de Motu Martin (Source : Windguru).

c) Influence de la profondeur

Au sein du nid où ont été placés trois enregistreurs à des profondeurs différentes, on observe une relation nette entre la température du sable et la profondeur. Les températures enregistrées à 60 cm, 45 cm et 30 cm de profondeur sont, en effet, significativement différentes (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). Plus l'on s'enfonce dans le nid, plus la température augmente. On passe ainsi d'une température moyenne de $26,79 \pm 1,01^\circ\text{C}$ à 30 cm de profondeur à $27,09 \pm 0,81^\circ\text{C}$ à 60 cm de profondeur.

En revanche, les ATj diminuent avec la profondeur. Les variations journalières moyennes sont également significativement différentes en fonction de la profondeur considérée (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). Elles passent d'une moyenne de $0,543^\circ\text{C}$ à 30 cm de profondeur à $0,128^\circ\text{C}$ à 60 cm de profondeur.

Si l'on s'intéresse à l'influence des paramètres météorologiques, il apparaît que dans le nid témoin considéré, la température du sable est corrélée de façon significative à la température de l'air quelle que soit la profondeur (test de Spearman, $\alpha=0,005$, p-value 60cm = 0,0004, p-value 45 cm $<0,0001$, p-value 30cm $<0,0001$). La corrélation entre pluviométrie et température moyenne du sable n'est significative qu'à 30 cm de profondeur (test de Spearman, $\alpha=0,005$, p-value 30cm=0,008).

Dans le nid témoin, la variation journalière de température est corrélée de façon significative à la température de l'air seulement à une profondeur de 30 cm (test de Spearman, $\alpha=0,005$, p-value 30cm $<0,0001$) tandis qu'elle est corrélée significativement aux précipitations journalières quelle que soit la profondeur (test de Spearman, $\alpha=0,005$, p-value 60cm = 0,0001, p-value 45 cm $<0,0001$, p-value 30cm 0,047).

Au sein du nid témoin, la température est plus chaude et plus stable en profondeur avec moins de variations thermiques et une influence des conditions extérieures (température de l'air, précipitations) relativement limitée. Plus l'on se rapproche de la surface et plus la température interne de la plage sera sujette à des variations journalières liées en majeure partie à la température de l'air et à la pluviométrie.

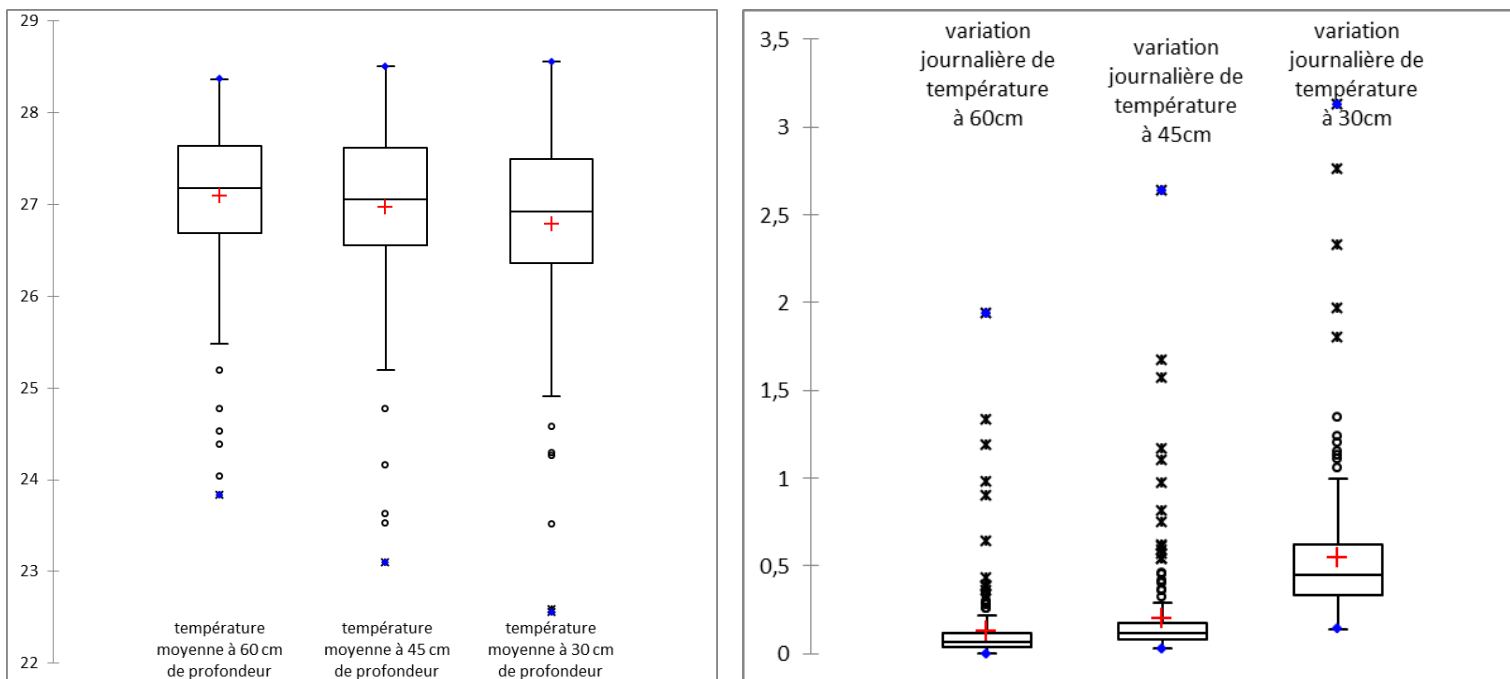


Figure 7 : Profil des températures moyennes journalières (à gauche, en °C) et des variations journalières de température (à droite, en °C) en fonction de la profondeur d'enregistrement.

d) Variations thermiques intra- et inter-plages

Dans la recherche des variations thermiques intra- et inter-plages, nous avons considéré que chaque *motu* possède une plage unique qui borde tout son littoral.

En comparant les températures relevées sur les deux grands sites de ponte de l'étude, Tiaraunu et Oroatera, des variations thermiques intra-plages importantes sont mises en évidence. Au sein de la plage de Tiaraunu et de celle d'Oroatera, les températures relevées sont significativement différentes en fonction des nids témoins (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). Les variations journalières de température sont également significativement différentes entre les nids au sein de ces deux plages (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$).

La variabilité intra-plages des températures est peut être due à la diversité des micro-habitats des nids de plages de Tetiaroa étudiés. Pour estimer cela, on peut prendre en compte les résultats d'une série de trois enregistreurs placés le long d'un profil transversal au trait de côte : en milieu de plage (environnement ouvert), en haut de plage (en bordure de la végétation d'arrière-plage) et dans la forêt rétro-plage (environnement fermé, au sein de la végétation couvrant la partie interne du *motu*). Sur le *motu* Tiaraunu où ces trois types d'habitat ont été monitorés, il apparaît que la température moyenne du sable (à la profondeur des nids) est significativement différente en fonction de la position sur la plage (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). Plus l'on s'éloigne du rivage et plus la température du sable diminue. On passe ainsi de $28,13\pm 1,40^{\circ}\text{C}$ en milieu de plage à $27,33\pm 1,12^{\circ}\text{C}$ sur le haut de plage et à $26,74\pm 0,99^{\circ}\text{C}$ en forêt. De même, la température du sable est sujette à de plus grandes variations journalières près du rivage ($1,13\pm 0,35^{\circ}\text{C}$) qu'en haut de la plage ($0,55\pm 0,36^{\circ}\text{C}$) ou qu'en milieu de forêt ($0,25\pm 0,36^{\circ}\text{C}$) (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). Ce gradient de température observé sur le profil des plages est probablement corrélé à de nombreuses variables environnementales telles que l'albédo du sable (souvent très clair en milieu de plage et de couleur plus foncée en milieu de forêt en raison d'un début de pédogenèse) ou la couverture végétale (absente en milieu de plage, peu ou pas dense en haut de plage et très dense sous couvert forestier) qui influe directement sur l'exposition au rayonnement solaire.

En raison du grand nombre de variables environnementales prises en compte dans l'étude et du nombre d'enregistreurs relativement limité, il n'a pas été possible de dégager l'influence individuelle de chaque facteur environnemental sur la température au sein des nids. Seul l'impact de l'exposition directe au soleil a été étudié. Trois groupes de nids témoins ont été réalisés en fonction du degré d'exposition du nid au soleil : « Très exposé » (0 à 10% de couverture végétale), « Exposé » (10 à 40% de couverture végétale) et « A l'ombre » (40% à 100% de couverture végétale). Au sein des trois groupes, les températures des nids sont significativement différentes (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). La comparaison des moyennes de température de chaque groupe montre des différences inter-groupes significatives (test de Friedman, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$) mais qui sont du même ordre de valeur voire inférieures aux différences intra-groupes. Pourtant, les 4 nids possédant les températures les plus faibles sur la saison sont à l'ombre (3) ou exposés (1), et les 4 nids possédant les plus fortes températures sont exposés (2) à très exposés (2). Il n'a pas été possible de relier de façon claire l'exposition des nids et la température du sable au sein de cette étude.

Comme l'on peut s'y attendre au vu des variations de température intra-plages, les variations de température inter-plages sont également importantes. La température moyenne des nids témoins à Tiaraunu est ainsi significativement différente des nids témoins à Oroatera (test de Mann Whitney, $\alpha=0,005$, p-value $<0,0001$). Il est autorisé de penser que les variations inter-plages sont liées à la diversité et la répartition des micro-habitats sur les plages, également à l'origine d'une importante gamme de températures intra-plage.

2) Vrais nids

a) Tendances générales de la température du sable

La température moyenne au sein des vrais nids (n=2, saison 2011-2012) durant la période d'enregistrement est de 27,76°C. Les moyennes du nid 1 (SN350299) et du nid 2 (SN350297) sont respectivement de 26,70±1,24°C et 28,83±1,53°C. Les ATj de ces deux nids sont respectivement de 0,94±0,32°C et 0,27±0,25°C. Ils sont néanmoins situés sur des plages différentes (Tiaraunu et Oroatera) et l'enregistrement des températures a été effectué à des périodes différentes (du 20/11/2011 au 15/02/2012 pour le nid 1 et du 11/12/2011 au 10/03/2012).

Les deux vrais nids échantillonnés durant la saison de ponte 2010-2011 présentent des températures moyennes de 29,06±1,91°C (SN350311) et 27,55±1,21°C (SN350295). Les variations journalières de ces deux nids sont respectivement de 0,38±0,27°C et de 0,17±0,13°C.

On s'aperçoit donc que les moyennes de température au sein des vrais nids sont très hétérogènes. Ces moyennes de température proviennent de nids situés sur des plages différentes et d'enregistrements effectués à des périodes voire à des saisons de ponte différentes. Cette hétérogénéité des valeurs de température est donc très probablement liée aux variations inter-plages des températures et à la corrélation avec les conditions météorologiques. Nous avons testé cette corrélation ci-dessous.

N° de sonde	Température journalière moyenne du sable		Variation journalière moyenne de température	
	Corrélation avec la température de l'air	Corrélation avec les précipitations journalières	Corrélation avec la température de l'air	Corrélation avec les précipitations journalières
<i>Saison de ponte 2011/2012</i>				
350297 (nid 2)	Oui <0,0001	Non 0,388	Oui 0,019	Non 0,145
350299 (nid 1)	Non 0,109	Oui 0,003	Non 0,323	Non 0,216
<i>Saison de ponte 2010/2011</i>				
350295	Non 0,924	Non 0,108	Non 0,118	Oui 0,002
350311	Non 0,435	Oui 0,011	Non 0,203	Non 0,217

Tableau 5 : Résultats des tests de corrélation de Spearman (au niveau de signification alpha=0,05) menés sur les paramètres de température des vrais nids et sur les données météorologiques de la station de Motu Martin (Source : Windguru).

Seule la température d'un nid sur quatre présente une corrélation significative avec la température de l'air tandis que 3 nids sur 4 ont une température liée aux précipitations journalières. En raison du faible nombre d'enregistreurs placés dans les vrais nids, il n'est cependant pas possible de déterminer avec certitude la corrélation entre les conditions météorologiques et la température du sable dans ces nids.

Les quatre vrais nids échantillonnés présentent des températures moyennes inférieures à la température pivot de 29,3°C. Deux nids ont également une température moyenne inférieure à la température seuil pour une production exclusive de mâles (27,8°C). Intéressons-nous donc maintenant à la température des vrais nids pendant le deuxième-tiers de la période d'incubation, durant laquelle la détermination du sexe des émergentes a lieu.

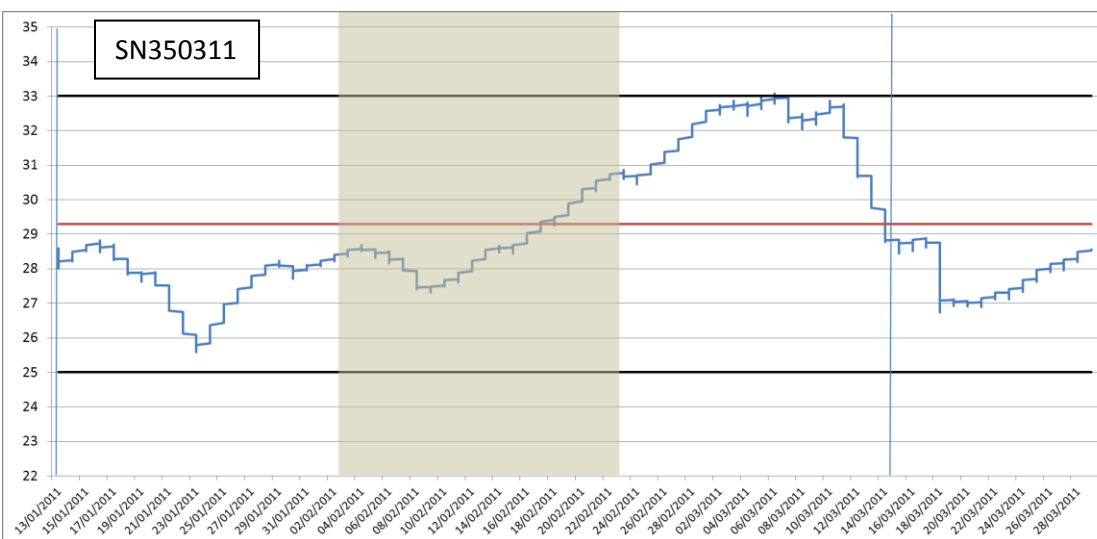
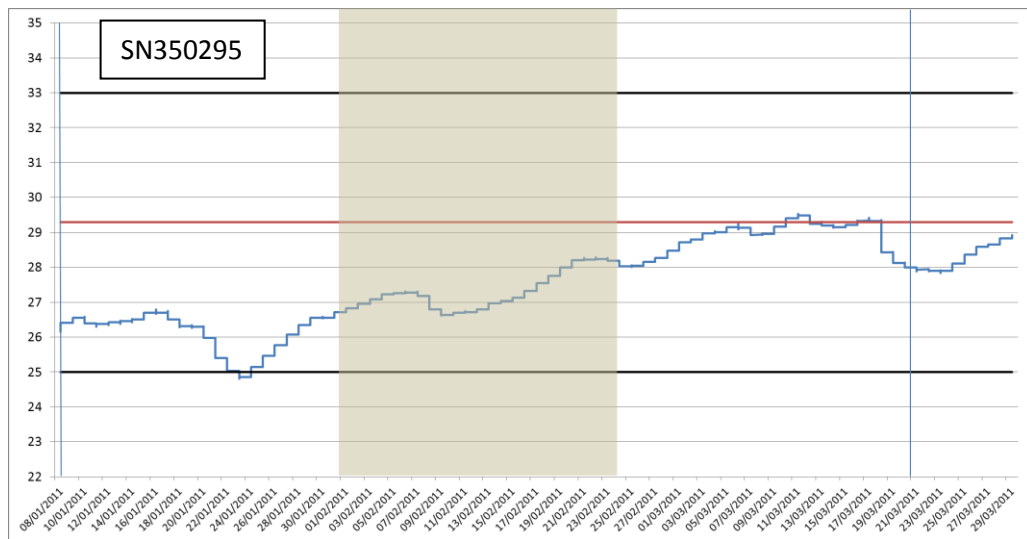
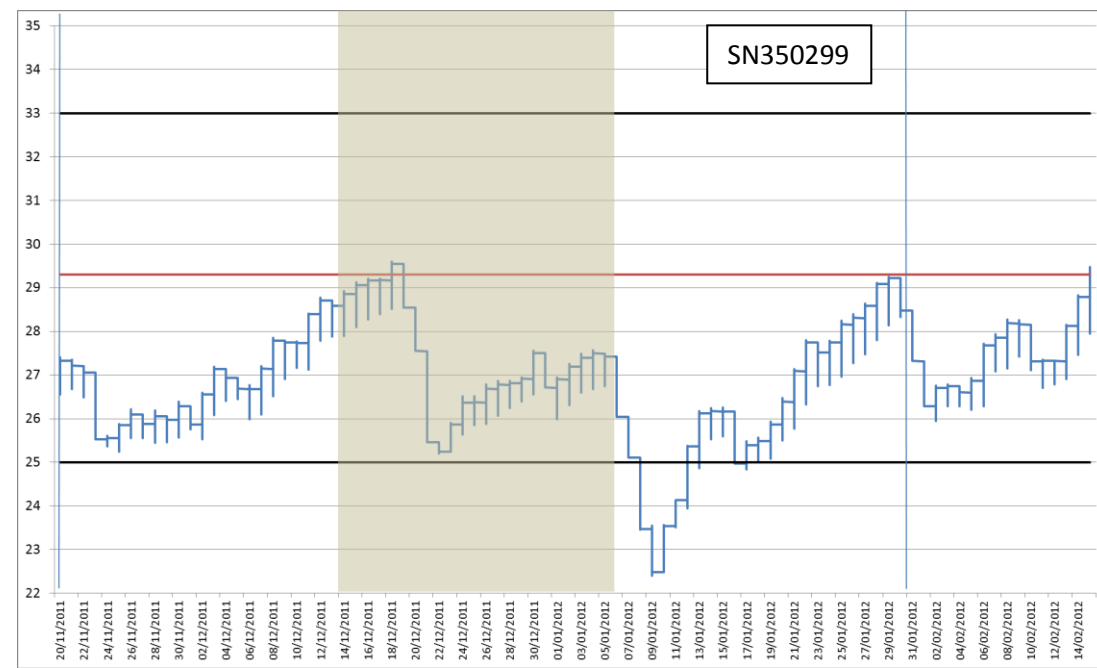
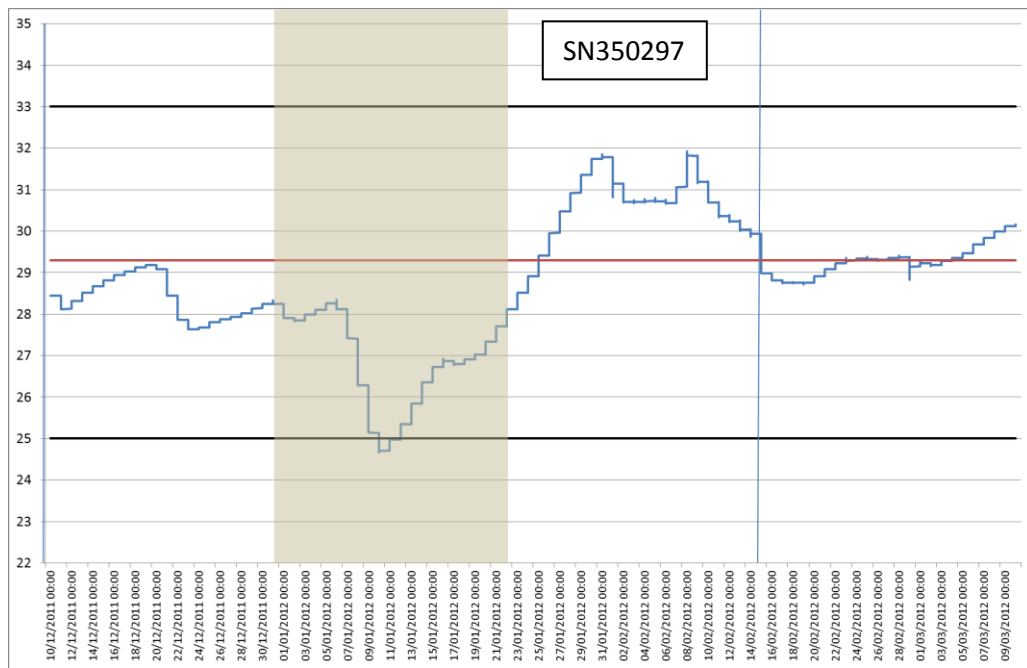


Figure 8 : Evolution de la température journalière moyenne au sein des vrais nids pendant la saison de ponte 2011-2012 et la saison de ponte 2010-2011. Les courbes noires représentent les valeurs extrêmes de la gamme thermique d'incubation données par la littérature. La courbe rouge représente la température pivot. Les traits bleus indiquent le début et la fin de la période d'incubation tandis que la zone grisée représente le deuxième tiers de la période d'incubation.

Les quatre nids possèdent des températures moyennes durant le deuxième tiers de l'incubation qui sont de $26,93 \pm 1,12^\circ\text{C}$, $27,12 \pm 1,09^\circ\text{C}$, $27,32 \pm 0,54^\circ\text{C}$ et $28,80 \pm 1,02^\circ\text{C}$ (dans l'ordre SN350297, SN350299, SN350295, SN350311). Les températures varient respectivement de $0,37 \pm 0,30^\circ\text{C}$, $0,91 \pm 0,33^\circ\text{C}$, $0,14 \pm 0,08^\circ\text{C}$ et $0,27 \pm 0,08^\circ\text{C}$ par jour en moyenne. Malgré ces variations, la durée passée au-dessus de la valeur pivot de $29,3^\circ\text{C}$ est négligeable pour 3 nids (0%, 0,5%, 0%) sauf un (31%). De même, la durée passée au-dessus de la valeur seuil pour une production exclusive de mâles est faible (32%, 29%, 25%) sauf pour le même quatrième nid où elle est largement majoritaire (81%). La température moyenne journalière des vrais nids durant le deuxième tiers d'incubation ne franchit pas les valeurs seuils de 25°C et de 33°C .

En se référant aux valeurs des températures pivot et seuils utilisées dans la littérature, les 4 vrais nids échantillonnés ici ont produit une majorité d'émergentes mâles. Dans 3 nids sur 4, durant 70% du deuxième tiers de l'incubation, la température moyenne est inférieure à la valeur seuil pour une production exclusive de mâles. On peut s'attendre dans ces cas-là à une production exclusive ou très majoritaire d'émergentes mâles. Les biais liés à la profondeur sont peu susceptibles d'influer sur la production de mâles puisque l'on a vu dans les chapitres précédents qu'une différence de 30 cm de profondeur ne correspondait qu'à une différence d'environ $0,3^\circ\text{C}$. Même si l'impact de fortes ATj reste difficile à évaluer, il faut donc s'attendre à ce que ces trois nids, quelle que soit la position des œufs dans le nid, aient produit une proportion très élevée de mâles. Le quatrième nid échantillonné (durant la saison 2010-2011) a une température moyenne bien supérieure à $27,8^\circ\text{C}$ mais qui reste toujours inférieure à la température pivot. La durée passée au-dessus de la température pivot durant le deuxième tiers de l'incubation, les variations journalières de température ainsi que les différences de température liées à la profondeur ont pu permettre la production d'émergentes femelles, notamment pour les œufs situés au sommet de la chambre d'incubation. Cependant, au regard de la température moyenne d'incubation, la production de mâles est très probablement majoritaire.

b) Comparaison aux nids témoins

Les courbes de température des deux vrais nids échantillonnés de la saison de ponte 2011-2012 ont été comparées à des nids témoins dont la localisation et les caractéristiques générales sont similaires.

Pour le nid 2, il a été constaté une augmentation de l'écart entre la température moyenne journalière du vrai nid et celle des nids témoins correspondants à partir du 36^{ème} jour d'incubation, soit à 53,7% de la période d'incubation. L'écart moyen avant le réchauffement est de $0,81^\circ\text{C}$, et celui après le début du réchauffement est de $2,11^\circ\text{C}$, ce qui signifie un réchauffement du vrai nid de $1,3^\circ\text{C}$ sur la dernière période de l'incubation. La comparaison avec les nids témoins ainsi qu'avec la courbe de température de l'air et des précipitations permet de s'affranchir de l'influence des paramètres météorologiques. Le réchauffement constaté au sein du nid peut donc être attribué à la chaleur métabolique produite par les embryons dans les œufs, comme cité dans la littérature (Maxwell et al, 1988 ; Godfrey et al, 1997 ; Broderick et al, 2001). En revanche, le réchauffement métabolique constaté ici ne produit aucune différence significative sur la température durant le deuxième tiers de l'incubation.

Pour le nid 1, aucun réchauffement n'a pu être mis en évidence pendant la période d'incubation.

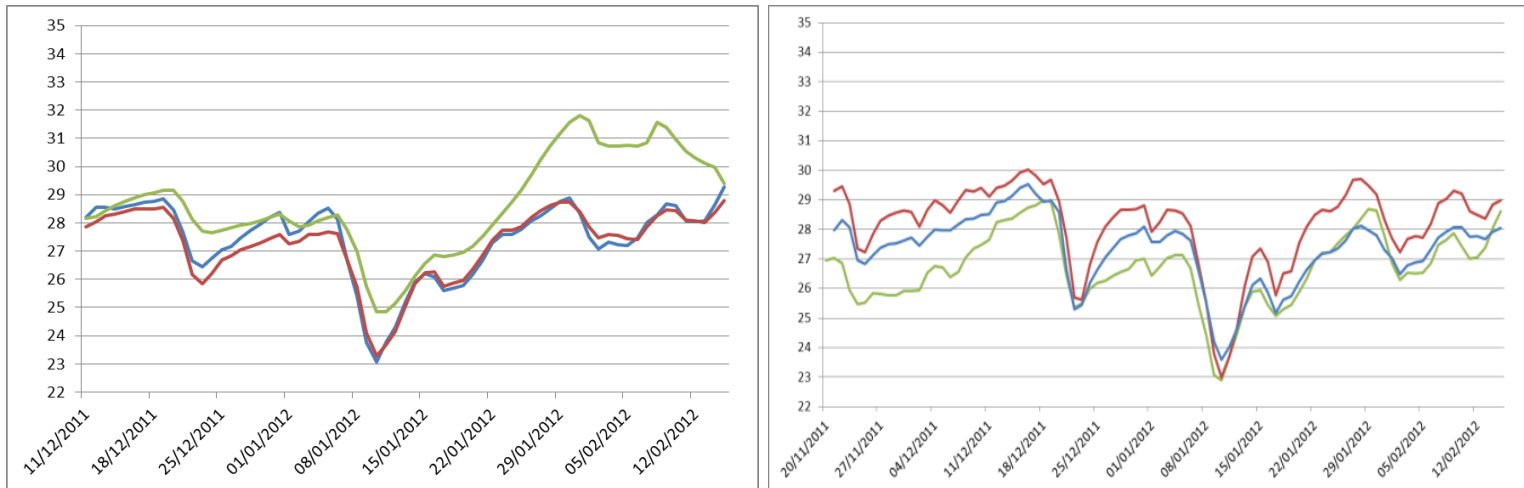


Figure 9 : Evolution de la température journalière moyenne au sein des vrais nids et des nids témoins correspondants pendant la saison de ponte 2011-2012. La courbe verte correspond à celle des vrais nids (SN350297 ou nid 2 à gauche, et SN350299 ou nid 1 à droite). Les courbes bleue et rouge correspondent aux deux nids témoins choisis pour chaque vrai nid. On note sur le nid 2 un réchauffement métabolique à partir de la mi-janvier.

Le réchauffement métabolique n'ayant été constaté que pour un nid sur deux, nous nous intéressons au profil des températures recueillies dans les deux vrais nids échantillonnés en 2010-2011. Aucun nid témoin n'étant disponible pour cette période, nous avons comparé la courbe des températures des vrais nids à celle de la température de l'air, en étant conscients de la plus grande incertitude liée à cette comparaison. Malgré tout, la température de l'air durant la période échantillonnée est relativement stable et permet donc de mettre facilement en évidence une évolution de la température du sable non liée aux conditions météorologiques.

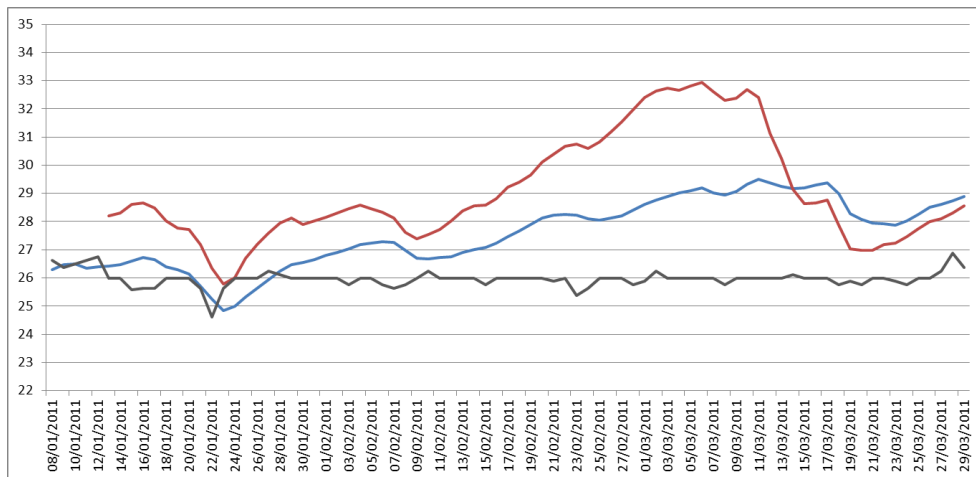


Figure 10 : Evolution de la température journalière moyenne au sein des vrais nids et de la température de l'air pendant la saison de ponte 2010-2011. Les courbes rouges et bleues correspondent à celles des vrais nids (respectivement SN350311 et SN350295). La courbe noire correspond à la température de l'air à la station « Motu Martin » (Source : Windguru). On note sur les deux courbes un réchauffement métabolique à partir de la fin-janvier.

Sur les deux vrais nids échantillonnés en 2010-2011, il est constaté un réchauffement métabolique qui intervient au 27^e jour (43,5% de la période d'incubation) et au 35^e jour d'incubation (47,9% de la

période d'incubation). Le réchauffement métabolique provoque une différence importante de 2,01°C et de 2,78°C dans les deux nids.

Le réchauffement métabolique provoque également une différence significative sur la température de ces deux nids pendant le deuxième tiers de l'incubation. Ainsi, il est noté une augmentation de la température de 0,92°C et 1,00°C pendant cette période. Le réchauffement métabolique intervenant tard (au minimum après 40% de la durée d'incubation), son effet sur la température du nid pendant la période de détermination du sexe reste relativement modéré.

D'après les données recueillies, le réchauffement métabolique n'a pas un effet systématique sur la température au sein des vrais nids à Tetiaroa. Il est cependant important de considérer ce facteur, qui peut provoquer des augmentations de 1°C pendant la période de détermination du sexe, dans l'étape de prédication des sex-ratios. Broderick et al (2001) ont également montré que le réchauffement métabolique doit être considéré lors de l'estimation des sex-ratios de la tortue verte.

3) Prédiction de sex-ratios

a) Création de scénarii et prise en compte de la chaleur métabolique

Les données recueillies dans les nids échantillonnés vont permettre d'avoir une idée globale des sex-ratios produites sur les *motu* concernés durant la saison 2011-2012. A chaque nid témoin a été attribué un vrai nid de référence (cf. Matériel et méthodes) en fonction de plusieurs paramètres en commun. Les paramètres pris en compte ont chacun un effet avéré (cf. chapitres précédents) ou potentiel sur la température des nids : la localisation du nid et les paramètres environnementaux (exposition au soleil, position sur la plage, albédo). La date de ponte considérée sera celle du vrai nid de référence. Il est également admis que le profil des températures du nid de référence sera semblable (d'un même ordre de valeur) à celui du nid témoin.

La température moyenne ainsi que le pourcentage de temps passé en dessous et au-dessus de la température pivot durant le deuxième tiers de l'incubation seront calculés pour chaque nid de référence. Trois valeurs de température moyenne principales seront utilisées : la température des nids en haut de la chambre d'incubation (30 cm), au milieu de la chambre d'incubation (45 cm) et au fond de la chambre d'incubation (60 cm). Des corrections de -0,15°C et de +0,15°C seront respectivement attribuées aux valeurs de température à 30 et 60 cm.

Enfin, le réchauffement métabolique sera pris en compte pour chaque nid de référence suivant trois scénarii. Le premier scénario émettra l'hypothèse que le réchauffement métabolique n'a pas d'effet sur la température pendant la période de détermination du sexe (comme les nids 1 et 2 de la saison 2011-2012). Aucune correction ne sera donc apportée aux températures. Le second scénario prendra l'hypothèse d'une augmentation de la température du nid de 0,5°C pendant le deuxième tiers de l'incubation (valeur considérée comme intermédiaire au vu des résultats du chapitre précédent). Le troisième scénario partira d'une augmentation maximale de 1°C pendant cette même période. Les valeurs prises par les courbes de température seront donc corrigées dans ces deux derniers cas.

La sex-ratio sera déterminée en fonction de la température moyenne durant le deuxième tiers de l'incubation et de sa comparaison avec la température pivot ainsi que des températures seuils de production exclusive de mâles et de femelles. Le nombre de jours passés au-dessus et en dessous de

la température pivot sera également pris en compte. En effet, la température moyenne quotidienne dans les nids naturels de tortues est connue pour être un mauvais prédicteur de la sex-ratio des nouveau-nés lorsque les températures fluctuent (Georges, 1989). Pour tenir compte de cela, nous nous basons, comme dans l'étude de Georges, sur l'hypothèse que les femelles vont émerger des œufs lorsque plus de la moitié du développement embryonnaire se produit au-dessus du seuil de température pour la détermination du sexe. Malheureusement, la capacité à distinguer nids « mâles » et nids « femelles » grâce à cette hypothèse diminue avec l'augmentation de la variabilité de la température du nid (Georges, 1989). L'objectif ici n'est donc pas de déterminer avec précision la sex-ratio de chaque nid mais de savoir si l'on est confronté à une production équilibrée des deux sexes ou une production majoritaire voire exclusive de l'un des sexes.

b) Approximation de sex-ratios par nid

Les valeurs de température enregistrées dans les deux vrais nids et celles produites par nos trois scénarii sur les températures des nids témoins permettent d'avoir une idée globale des sex-ratios des nids de tortues vertes à Tetiaroa durant la période de ponte 2011-2012 (uniquement sur les *motu* choisis pour l'étude). La diversité des positions des nids échantillonnés fait intervenir diverses variables liées à l'environnement et garantit une bonne représentativité de la gamme de température trouvée sur les *motu* au sein des différents micro-habitats.

Suivant le scénario attribué aux nids témoins et en prenant en compte les vrais nids, entre 92% et 77% des nids échantillonnés (n=13) ont une sex-ratio qui favorise la production de mâles. Compte tenu de leurs températures, les deux vrais-nids échantillonnés ont très vraisemblablement une production exclusive de mâles. Dans le cadre du premier scénario, avec une chaleur métabolique qui ne modifie pas la température des nids, 64% des nids témoins ont une production exclusive de mâles et 27% ont une production majoritaire de mâles, qui permet cependant la production de femelles notamment pour les œufs placés en haut de la chambre d'incubation. Seulement un nid a une sex-ratio favorisant largement la production de femelles. Dans le cadre du second scénario, avec un effet de réchauffement métabolique intermédiaire, on constate une diminution du nombre de nids avec une production exclusive de mâles mais les sex-ratios favorisant la production de mâles restent majoritaires. Un nid possède vraisemblablement une sex-ratio équilibrée et un autre nid possède une sex-ratio favorisant largement la production de femelles. Dans le cadre du troisième scénario (réchauffement métabolique le plus élevé), le nombre de nids avec production majoritaire de femelles augmente légèrement tandis que les nids avec une production exclusive de mâles ne représentent plus qu'une petite partie du total. Cependant, les nids avec une sex-ratio favorisant la production de mâles représentent encore 73% du nombre total.

Durant la saison de ponte 2011-2012, et sur la zone d'étude, les nids de tortues vertes présentent en grande majorité une sex-ratio favorable à la masculinisation de la population. Seuls certains facteurs tels qu'un fort réchauffement métabolique, une faible profondeur ou une position haute dans la chambre d'incubation garantissent la production d'un nombre non négligeable de femelles. La position du nid sur la plage semble également être un facteur primordial dans la détermination de la sex-ratio. Le seul nid ayant une sex-ratio favorable à la production de femelles est l'uniquenid échantillonné placé en milieu de plage. Il faut signaler que cette position est relativement peu fréquente sur les zones de ponte de Tetiaroa.

c) Succès d'éclosion et d'émergence

Afin de comprendre comment la température du sable peut influencer les succès d'éclosion et d'émergence, la température moyenne durant l'incubation, la variation journalière moyenne de température ainsi que le nombre de jours durant lesquels la température est passée en dehors des valeurs seuils « létales » de 25°C et de 33°C ont été utilisées.

Il apparaît que le succès d'éclosion n'est corrélé à aucune de ces trois variables (test de corrélation de Spearman, $\alpha = 0,05$, $p\text{-value} = 0,295 - 0,732 - 0,485$) de même que le succès d'émergence (test de corrélation de Spearman, $\alpha = 0,05$, $p\text{-value} = 0,579 - 0,936 - 0,553$).

		température moyenne durant le deuxième tiers de l'incubation - pourcentage de jours passés au dessus de la température pivot								
		scénario 1			scénario 2			scénario 3		
N° de sonde	Nid référent	30cm	45 cm	60 cm	30cm	45 cm	60 cm	30cm	45 cm	60 cm
SN350296	ORO14	27,33 - 0%	27,18 - 0%	27,03 - 0%	27,83 - 0%	27,68 - 0%	27,53 - 0%	28,33 - 0%	28,18 - 0%	28,03 - 0%
SN350301	REI18	27,51 - 0%	27,36 - 0%	27,21 - 0%	28,01 - 0%	27,86 - 0%	27,71 - 0%	28,51 - 0%	28,36 - 0%	28,21 - 0%
SN350302	TIA171	27,04 - 0%	26,89 - 0%	26,74 - 0%	27,54 - 0%	27,39 - 0%	27,24 - 0%	28,04 - 0%	27,89 - 0%	27,74 - 0%
SN350303	ORO90	27,81 - 0%	27,66 - 0%	27,51 - 0%	28,31 - 0%	28,16 - 0%	28,01 - 0%	28,81 - 16,7%	28,66 - 12,5%	28,51 - 8,3%
SN350305	ORO99	27,76 - 0%	27,61 - 0%	27,46 - 0%	28,26 - 12,5%	28,11 - 4,2%	27,96 - 0%	28,76 - 33,3%	28,61 - 25%	28,46 - 20,8%
SN350306	ORO46	28,20 - 0%	28,05 - 0%	27,90 - 0%	28,70 - 12,5%	28,55 - 0%	28,40 - 0%	29,20 - 50%	29,05 - 37,5%	28,90 - 29,2%
SN350307	TIA23	28,75 - 37,5%	28,6 - 20,8%	28,45 - 12,5%	29,25 - 58,3%	29,1 - 58,3%	28,95 - 54,2%	29,75 - 70,8%	29,6 - 70,8%	29,45 - 67,7%
SN350308	TIA46	26,52 - 0%	26,37 - 0%	26,22 - 0%	27,02 - 0%	26,87 - 0%	26,72 - 0%	27,52 - 0%	27,37 - 0%	27,22 - 0%
SN350309	TAR6	26,82 - 0%	26,67 - 0%	26,52 - 0%	27,32 - 0%	27,17 - 0%	27,02 - 0%	27,82 - 0%	27,67 - 0%	27,52 - 0%
SN350310	TIA19	28,37 - 12,5%	28,22 - 4,2%	28,07 - 0%	28,87 - 50%	28,72 - 45,8%	28,57 - 16,7%	29,37 - 70,8	29,22 - 58,3%	29,07 - 54,2%
SN350312	TIA135	29,65 - 66,7%	29,5 - 62,5%	29,35 - 58,3%	30,15 - 87,5%	30,0 - 83,3%	29,85 - 75,0%	30,75 - 100%	30,5 - 100%	30,35 - 95,8%

Tableau 6 : Températures moyennes (en °C) durant le deuxième tiers de l'incubation dans chaque nid témoin après correction suivant trois différents scénarii. Le pourcentage de jours passés au-dessus de la température pivot de 29,3°C est également affiché.



Figure 11 : Abondance relative des types de sex-ratio dans les 11 nids témoins échantillonnés et dont les températures moyennes ont été soumises à trois scénarii (correction de la température en fonction du réchauffement métabolique).

IV) Discussion

Biais et avantages de l'étude

Les résultats de cette étude peuvent souffrir de certains biais liés à la méthodologie et au contexte du suivi des pontes à Tetiaroa, qui ne permet pas aux équipes une présence permanente sur l'atoll.

Le nombre d'enregistreurs utilisés dans le cadre de cette étude peut être considéré comme un biais si l'on parle de prédictions de sex-ratios à grande échelle. Dans la littérature, le nombre d'enregistreurs utilisés est variable : il est de 2 à 7 enregistreurs par plage (Fuentes et al, 2009), de 13 par plage (Broderick et al, 2001), de 20 par plage (Houghton et al, 2007), de 8 à 26 par plage (Hays et al, 1995) ou encore de 20 enregistreurs posés sur 5 nids (Booth and Astill, 2001). Le nombre relativement réduits d'enregistreurs utilisés pour cette étude (n=18, répartis sur 4 sites) n'a pas permis de mettre en évidence l'influence individuelle des paramètres environnementaux sur la température du sable au sein des différents habitats des nids de tortues vertes. De même, le faible nombre d'enregistreurs placés dans des vrais nids (n=4 répartis sur deux saisons de ponte) donne peu d'indications directes sur la température des nids, le réchauffement métabolique et la sex-ratio. Ce faible nombre s'explique par la difficulté d'observer les tortues vertes en ponte sur l'atoll de Tetiaroa, à moins d'un suivi intensif et coûteux, en raison d'un nombre relativement irrégulier et modéré d'épisodes de ponte (Petit et al, 2012).

De plus, l'analyse des températures enregistrées s'appuie sur une comparaison avec des valeurs pivot et seuils qui ne sont pas spécifiques à la Polynésie française mais obtenues dans d'autres régions du monde. En effet, malgré la découverte il y a 35 ans de la détermination sexuelle des tortues par les températures (Yntema and Mrosovsky, 1979), encore peu de données directes ont été publiées sur les températures pivot pour ces espèces (Wibbels, 2003). De plus, il n'y a pas de méthode non létale validée pour déterminer le sexe des nouveaux nés (Godfrey and Mrosovsky, 2006). Par conséquent, les sex-ratios des nids étudiés sur le terrain sont souvent dérivés indirectement des températures pivot obtenues par les études en laboratoire (Baptistotte et al, 1999 ; Broderick et al, 2000 ; Godley et al, 2002 ; Hanson et al, 1998 ; Mrosovsky et al, 1992). On ne sait pas avec quelle précision ces estimations se rapprochent des véritables valeurs, d'autant plus que les chercheurs utilisent fréquemment les températures pivot provenant de populations ailleurs dans le monde (Standora and Spotila, 1985).

La précision de certaines variables utilisées dans notre analyse des données peut être également améliorée. En l'absence d'un enregistreur de température de l'air sur l'atoll, les données météorologiques utilisées sont des données de prédiction sur un site distant d'environ 50 km. Le biais induit ici est probablement beaucoup plus important pour les données pluviométriques que thermiques. De plus, certaines durées d'incubation utilisées pour le calcul de la période thermosensible sont standardisées en fonction de la moyenne générale calculée pour Tetiaroa. Là aussi, il a été relativement difficile pour les équipes de terrain, présentes sur place uniquement à certaines périodes, de pouvoir dater avec précision tous les épisodes de ponte et d'émergence et de calculer les durées d'incubation pour chaque nid.

L'un des biais de cette étude concerne les variations de température. Les études en laboratoire sont souvent préférables pour commencer car elles permettent d'éliminer les variations de température (en laboratoire, la température est maîtrisée et constante) et donc de se demander comment celles-ci peuvent être traitées au regard de la période thermosensible (Mrosovsky et al, 2002). En effet,

même si les variations journalières de température sont considérées dans notre étude, elles ont été peu utilisées, fautes d'indications fiables, dans la prédiction des sex-ratios. Nous avons ainsi utilisé principalement la température moyenne des nids pour caractériser les sex-ratios. Pourtant, Georges et al (1994) ont montré que les effets des variations de température au-dessus ou en dessous de la température pivot ne sont équivalents puisque les variations au-dessus de cette température sont plus importantes à considérer. La poursuite de cette étude devra passer par une meilleure compréhension de l'effet des variations de température sur la sex-ratio des nids.

Enfin, certaines corrections de température appliquées dans le cadre des scénarii s'appuient sur des moyennes issues d'un nombre de valeurs trop faibles (corrections de profondeur appliquées à partir de valeurs mesurées dans un unique nid, corrections de réchauffement métabolique appliquées à partir de valeurs mesurées dans quatre nids).

Malgré ces biais, cette étude est particulièrement intéressante. Il s'agit en effet du premier programme de recherche mené en Polynésie française et s'intéressant à la température du sable au niveau des sites de ponte de tortues marines, ainsi qu'à la prédiction de sex-ratios. La sex-ratio est un indice biologique important à prendre en compte dans la dynamique des populations et dans la conservation d'une espèce, car la proportion de mâles ou de femelles peut affecter le succès reproductif. Par exemple, une sex-ratio favorisant les femelles peut avoir, chez les tortues marines, un effet sur la fréquence d'hybridation entre les différentes espèces (Bergen et al, 1997) et pourrait également avoir comme conséquence une diminution de la fréquence des paternités multiples dans les pontes de tortues et /ou une réduction du temps total passé pour l'accouplement, ce qui pourrait conduire à une réduction des succès d'éclosion (Wood and Wood, 1980). Il est ainsi primordial d'avoir une tendance générale des sex-ratios au niveau des sites de ponte polynésiens de tortues vertes.

L'un des principaux avantages de cette étude est qu'elle se situe au niveau d'une zone de ponte majeure à l'échelle polynésienne qui est peu affectée par certaines menaces touchant généralement le stade œuf des tortues marines. Ainsi, aucun prédateur majeur de nids de tortues (chiens et cochons notamment) n'est présent sur l'atoll et la pression d'anthropisation des plages est négligeable sur les *motu* étudiés. Il peut être considéré que le seul facteur pouvant affecter les nids de tortues marines sur la zone d'étude est le changement climatique, principalement à travers l'augmentation des températures du sable, la montée des eaux, l'érosion des plages ou l'intensification des événements météorologiques extrêmes (ONERC, 2012). Cette île est donc un endroit privilégié pour le suivi à long terme des températures du sable au niveau des sites de ponte de tortues marines, d'autant plus que sa proximité de Tahiti garantit un accès régulier aux équipes de terrain.

Le principal atout du site d'étude est probablement l'existence d'une base de données locale sur les pontes de tortues vertes. Cette base de données, gérée par l'association Te mana o te moana, compile les résultats des suivis de ponte menés depuis 2007 et inclut notamment des informations précises sur la position et l'environnement des nids, les dates de ponte et les durées d'incubation. L'ensemble de ces informations, couplé aux archives météorologiques, pourra permettre de « reconstruire » les températures du sable et établir des estimations de sex-ratio a posteriori lorsque l'ensemble des valeurs nécessaires (température pivot, réchauffement métabolique, influence des paramètres environnementaux) seront suffisamment précisées. Ce genre d'information est essentiel pour appréhender les effets à court et moyen terme du changement climatique sur les sites de ponte.

Si le nombre des enregistreurs posés n'est pas très important, en revanche la précision et la fréquence des données est supérieure à la majorité des études effectuées. Cette précision est importante puisque les différences méthodologiques entre les études et les limites de précision des appareils rendent parfois problématiques la détection de petites différences. Ainsi, les sondes utilisées ici ont enregistré des températures sur des intervalles de 1 à 10 min et avec une précision de 0,01°C. Les sondes utilisées ailleurs font par exemple état d'enregistrements toutes les 4h (Broderick et al, 2001 ; Hays et al, 1999) ou encore une fois par jour (Hays et al, 1999), et des précisions moindres (0,15°C pour Matsuzawa et al, 2002 ; 0,2°C pour Hays, 1995 et Hays et al, 1999). De même, il est à noter un faible taux de perte des enregistreurs (3 sur 18) comparé par exemple à l'étude de Houghton et al, 2007 (8 sur 20).

Profil des températures et variations temporelles

Le profil des températures au sein des zones de ponte à Tetiaroa est caractérisé par des valeurs moyennes plutôt faibles comprises entre 26,7 et 28,1°C. Certains sites de ponte, notamment à Heron Island (Booth et Freeman, 2006) sont marqués à certains moments de la saison par des températures encore plus faibles (24°C) et inférieures aux valeurs létales. Les températures des plages à Tetiaroa sont également marquées par de fortes variations temporelles, à l'échelle du cycle circadien tout comme à l'échelle saisonnière.

Pourtant l'observation de variations circadiennes n'est pas systématique d'après la littérature (Hays et al, 1995). Elles sont ici relativement importantes avec une variation moyenne de 0,5°C jour à Tetiaroa même si des cycles quotidiens marqués par des variations pouvant atteindre 1,5°C ont été enregistrés en Méditerranée (Kaska et al, 1998). Des cycles journaliers avec des différences de températures marquées ont été trouvés dans d'autres études, mais le plus souvent chez les tortues d'eau douce ou chez les tortues marines sur des nids peu profonds (30 cm) (Hays et al, 1995).

Les variations saisonnières sont en revanche plus fréquemment documentées, mais plus particulièrement chez les tortues caouannes (Mrosovsky et al, 1984). Ces variations sont en effet plus particulièrement susceptibles de se produire chez cette espèce pour laquelle les zones de pontes sont généralement distribuées sur une gamme de latitudes plus élevée que chez les autres espèces de tortues marines (Dodd, 1988). Pour de nombreuses espèces de reptiles, les changements saisonniers de température modifient significativement à la fois la sex-ratio des nouveaux nés mais aussi les trajectoires de développement des embryons (Shine, 2004), et donc avec des implications démographiques importantes. Chez les tortues marines, cet effet est plus prononcé chez les populations pondant loin des tropiques, où une saisonnalité marquée entraîne des conditions de développement très différentes entre le début et la fin de la saison. Sous les tropiques, les variations climatiques entre les saisons sont moins prononcées permettant une saison de reproduction plus longue avec des conditions thermiques qui restent propices à la production d'émergentes pendant une grande partie de l'année.

Dans cette étude, il apparaît que les variations temporelles sont bien souvent corrélées avec les conditions météorologiques, principalement la température de l'air et dans une moindre mesure avec les précipitations. La corrélation avec les températures de l'air est conforme à celle observée à Ascension Island (Hays et al, 1999). La corrélation avec les précipitations a elle aussi été renseignée dans la littérature. Une étude menée sur un site de ponte tropical de tortues luths a montré que les pluies prolongées ont eu un effet de refroidissement marqué sur les nids, de sorte que des températures improbables permettant la production d'émergentes mâles (inférieures à 29,75°C) sont

apparues (Houghton et al, 2007). Les précipitations peuvent donc influencer la sex-ratio des émergentes de tortues marines.

Influence de la profondeur

A Tetiaroa, les enregistreurs placés à différentes profondeurs ont montré une stratigraphie thermique caractérisée par des températures plus fraîches dans la zone plus profonde des nids mais également par de plus amplitudes journalières. Kaska et al (1998) ont également montré que les œufs de la partie supérieure se trouvent généralement dans des conditions plus chaudes que les œufs de la partie inférieure (jusqu'à 1,4°C de différence, c'est-à-dire avec une différence thermique nettement plus marquée que celle observée à Tetiaroa), ce qui entraîne des variations du rapport mâles : femelles au sein d'un même nid.

Sur les 6 dernières années, la profondeur des nids a varié significativement selon les *motu* à Tetiaroa (Petit et al, 2013). On peut en déduire que la diversité de profondeur des nids est à l'origine d'une gamme thermique diversifiée, susceptible de produire des sex-ratios différentes, et qui a peu été appréhendée dans notre étude.

Variations thermiques intra- et inter plages

Le profil thermique des plages de Tetiaroa est caractérisé par de fortes variations intra-plages, égales ou supérieures aux variations inter-plages. Un étagement des variations de température apparaît le long d'un profil de plage transversal. Ainsi, comme l'ont montré Hays et al (1995), les nids situés en arrière-plage sont généralement plus frais en raison de la végétation rétro-plage et produisent plus d'émergentes mâles. Fuentes et al (2009) ont mis en évidence une augmentation de la température du sable supérieure à 1,5°C entre le bas de plage et l'arrière-plage. Cette valeur moyenne correspond parfaitement à celles observées dans notre étude. D'autres études relatent des variations thermiques encore plus importantes : par exemple au Costa Rica, les températures du nid varient de plus de 3 degrés en fonction de la position des nids par rapport à la végétation d'arrière-plage (Morreale et al, 1982).

Sur l'atoll de Tetiaroa, la morphologie des formations végétales est un facteur de sélection des plages par les tortues femelles. Les épisodes de pontes prennent place de préférence sous une strate arbustive plutôt que dans les sites exposés au soleil présentant une unique strate herbacée ou composés de sable nu comme en milieu de plage (Bignon et al, 2013). Le fait que les tortues vertes pondent principalement aux abords du haut de plage, près de la ligne de contact sable nu-végétation plutôt qu'au sein même de la plage se traduit par des températures d'incubation plus faibles.

La position du nid sur la plage fait intervenir de nombreux paramètres environnementaux qui, considérés ensemble, créent différents micro-habitats pour les nids et favorisent l'apparition d'une gamme de températures étendue. Cette observation faite sur Tetiaroa est contraire à celles de certains sites de ponte majeur tels qu'Ascension Island où peu de variations thermiques sont enregistrées à l'échelle d'une plage (0,3°C en moyenne) (Broderick et al, 2001). Cela reflète le fait que la végétation rétro-plage est éparsée et qu'il y a une grande homogénéité en termes d'exposition du sable de plage au rayonnement solaire (Morreale et al, 1982 ; Hays et al, 1999).

L'influence des paramètres environnementaux sur la température du sable n'a pu être systématiquement testée dans cette étude mais est relatée dans la littérature. Par exemple, il a été montré que la température du sable est nettement plus élevée sur le sable de couleur sombre (faible

albédo) en raison d'une plus grande absorption du rayonnement solaire incident durant la journée (Hays et al, 2001). Ces différences d'albédo peuvent parfois conduire à des variations inter-plages importantes (différence de plus 4°C entre la plage la plus noire et la plage la plus claire) (Hays et al, 1995). L'albédo du sable est donc un paramètre important pour la production d'une gamme de températures d'incubation et la détermination des sex-ratios. La température du sable varie également en fonction de l'orientation de la plage sur certains sites avec plages orientées vers le nord plus chaudes que celles orientées vers le sud dans l'hémisphère austral (Hays et al, 2001). Le lien entre l'exposition du nid au soleil et la température du sable n'a pu être clairement démontré ici, même si les résultats relatifs à la position du nid sur la plage tendent à montrer que les températures sont plus froides sur les zones ombragées. Cette hypothèse est confirmée par certaines études (Hays et al, 2001) et contredite par d'autres (Mrosovsky, 1992 ; Booth and Astill, 2001).

Les variations thermiques inter-plages ne sont pas très importantes à Tetiaroa. Cela correspond aux conclusions de Fuentes et al (2009) qui affirment que les variations thermiques inter-plages les plus importantes sont principalement observées sur les zones de ponte situées dans des milieux ouverts (dunes de sable) et ayant les environnements d'incubation les plus chauds.

Réchauffement métabolique

Dans 3 vrais nids sur 4 échantillonnés à Tetiaroa, un réchauffement métabolique a pu être mis en évidence. Ce réchauffement n'a eu des effets flagrants sur la période de détermination du sexe que pour 2 nids sur 4 avec une augmentation maximale de la température du nid durant cette période de 1°C. Une hausse marquée de la température a également été enregistrée dans l'étude de Broderick et al (2001). Dans la même étude, au cours du deuxième tiers d'incubation, lorsque le sexe est déterminé, cette augmentation de la température a varié entre 0,07 et 2,61°C. D'aussi fortes valeurs n'ont pas été observées à Tetiaroa, peut-être parce que le réchauffement est intervenu plus tard (de 43 à 54% de la période d'incubation dans notre étude et de 30 à 40% de la période d'incubation dans l'étude de Broderick). A Heron Island, on assiste à un phénomène similaire puisque le réchauffement métabolique du nid a peu d'effet sur les sex-ratios des nouveau-nés car il a eu lieu après la période de détermination du sexe (Booth and Astill, 2001). Une autre hypothèse pour expliquer le faible réchauffement des nids pendant la période thermosensible est simplement que le nombre de nids échantillonnés ne reflète pas la diversité des augmentations de température causées par le réchauffement métabolique dans le milieu naturel. Le chauffage métabolique est en effet relié à la fois au nombre d'œufs pondus et au nombre total de nouveau-nés produits dans un nid (Broderick et al, 2001). Si certaines études ont rejeté tout effet de la chaleur métabolique sur la sex-ratio des nouveau-nés de tortues marines, Broderick et al (2001) ont montré le chauffage métabolique pouvait représenter une hausse de près de 30% de la proportion de femelles produites (Broderick et al, 2001).

Sex-ratios

Même s'il a été postulé qu'une sex-ratio de 1:1 pourrait être la norme pour les espèces chez qui les coûts de production d'un mâle ou d'une femelle sont identiques, les sex-ratios mesurées chez les émergentes de tortues marines à de nombreux endroits dans le monde sont fortement biaisées vers la production de femelles (Mrosovsky and Provanha, 1992 ; Marcovaldi et al, 1997 ; Hanson et al,

1998 ; Provancha and Corsello, 1998 ; Godfrey et al, 1999). Même chez la métapopulation de tortues vertes de la Grande Barrière de corail, le profil thermique actuel des plages suggère un biais envers la production de femelles (Fuentes et al, 2009 ; Booth and Astill, 2001).

Il est possible que ce nombre important d'émergentes femelles soit contrebalancé par de fortes productions d'émergentes mâles dans d'autres sites de ponte (Godley et al, 2001). L'atoll de Tetiaroa est probablement l'un de ces sites. Les premiers résultats obtenus sur Tetiaroa indiquent clairement un profil thermique favorisant largement la production de mâles. Ces résultats sont à l'opposé des tendances observées sur les sites majeurs de ponte de tortues marines dans le monde. Les sex-ratios orientées vers la masculinisation de la population seraient principalement liées à l'écologie de ponte des tortues vertes à Tetiaroa, qui préfèrent pondre sous la végétation rétro-plage plutôt qu'en milieu ouvert et fortement exposé (Bignon et al, 2013). Il sera particulièrement intéressant, à ce titre, d'étendre cette étude à d'autres sites de ponte polynésiens puisque les tortues y pondent également en haut de plage (Petit et al, 2012). On pourrait avoir ainsi une généralisation de la production de mâles sur les zones de ponte de Polynésie française.

Il est intéressant de comparer la tendance des sex-ratios à Tetiaroa et à Heron Island, deux sites fréquentés par les tortues vertes en ponte, avec des températures observées à Heron Island qui sont nettement plus basses que celles de Tetiaroa en début de saison et qui se rapprochent voire dépassent les températures de Tetiaroa en milieu de saison. Pourtant, les sex-ratios y indiquent une forte féminisation alors qu'une masculinisation des émergentes est observée à Tetiaroa. Cette différence s'explique par le réchauffement métabolique qui cause une augmentation de 2 à 4°C durant le deuxième-tiers de l'incubation à Heron Island (Booth and Freeman, 2006), ce qui n'a pas été observé à Tetiaroa.

A moins que dans certaines régions la sex-ratio des tortues marines soit naturellement orientée vers la production de femelles (Olsson and Shine, 2001), le changement climatique est principalement évoqué pour expliquer la féminisation des populations de tortues marines dans le monde. Ainsi, selon un rapport de l'*International Sea Turtle Society* de 2007, les températures moyennes se réchaufferont d'environ trois degrés durant les prochaines décennies et, selon Hawkes (in ISTS, 2007), une augmentation de deux degrés suffira à stopper définitivement la production de tortues mâles dans des sites de ponte comme Cap Canaveral en Floride. Les projections des modèles indiquent une féminisation presque complète des émergentes de certaines populations en 2070 dans le scénario le plus extrême de changement climatique (scénario d'émissions A1T) (Fuentes et al, 2009). Dans ce contexte de féminisation des populations, Tetiaroa constitue une zone d'importance majeure en produisant majoritairement des mâles. Il est crucial de poursuivre l'étude sur plusieurs années afin d'appréhender l'évolution des températures sur place et de prévoir si le réchauffement des températures sera suffisant pour avoir comme conséquence une modification des sex-ratios vers la production de femelles.

Température et mortalité des embryons et émergentes

En raison du faible nombre de données disponibles, aucun lien entre la température du sable et la mortalité embryonnaire et post-éclosion n'a pu être mis en évidence. Pourtant, chez les tortues marines, les températures d'incubation ont une influence sur le sexe mais également sur les performances locomotrices (Janzen, 1995 ; Burgess et al, 2006), le comportement (Janzen, 1995), la croissance des juvéniles (Rhen & Lang, 1999) ou la quantité de jaune d'œuf qui sera convertie en

tissus chez les émergentes (Booth et al, 2004 ; Boost and Astill, 2000). La littérature indique clairement que la température d'incubation peut avoir une influence importante sur l'aptitude des nouveaux nés en influant sur la mortalité post-éclosion (Booth et al, 2004). De même, une augmentation des températures pourrait, d'une manière plus radicale, entraîner une forte mortalité embryonnaire si ces températures se rapprochaient des températures létales à savoir supérieures à 34°C (Limpus et al, 1985 ; Matsuzawa et al, 2002). Dans l'étude éventuelle du lien entre les succès d'éclosion et d'émergence et la température du sable à Tetiaroa, il sera important de prendre en compte à la fois l'impact de la température moyenne ainsi que celui des variations thermiques sur la mortalité et les variations phénotypiques (Ashmore and Janzen, 2003). Plus important encore, l'effet de la température sur la mortalité des émergentes devra être pris en compte dans l'estimation de la sex-ratio (Matsuzawa et al, 2002). Sur l'atoll de Tetiaroa cependant, les succès d'émergence restent stables au cours des saisons avec une moyenne de 98,3%, ce qui apparaît très élevé en comparaison avec la littérature existante (Bignon et al, 2013). La majorité des œufs se développe jusqu'à terme et les émergentes arrivent avec succès à sortir du nid, ce qui laisse penser que l'impact des températures d'incubation sur la mortalité des émergentes est relativement réduit.

Suivi des températures à long-terme

La question des différences de température inter-annuelles est particulièrement pertinente pour les tortues marines puisque les femelles ont une longévité importante et peuvent pondre plusieurs années, alors que les enregistrements de température sur du long terme brillent par leur absence (Fuentes et al, 2009). L'étude menée à Tetiaroa s'est intéressée uniquement à la saison de ponte 2011-2012. Les tendances observées pour la sex-ratio cette saison ne pourront être généralisables que si elles sont observées sur plusieurs années. Par exemple, les températures de l'air enregistrées pendant les saisons de ponte 2010-2011 et 2012-2013 semblent avoir le même ordre de valeur que celles de la saison étudiée mais les températures enregistrées durant la saison de ponte 2009-2010 sont nettement plus élevées. Il est donc fort probable que la saison 2009-2010 ait été marquée par une production plus équilibrée de mâles et de femelles.

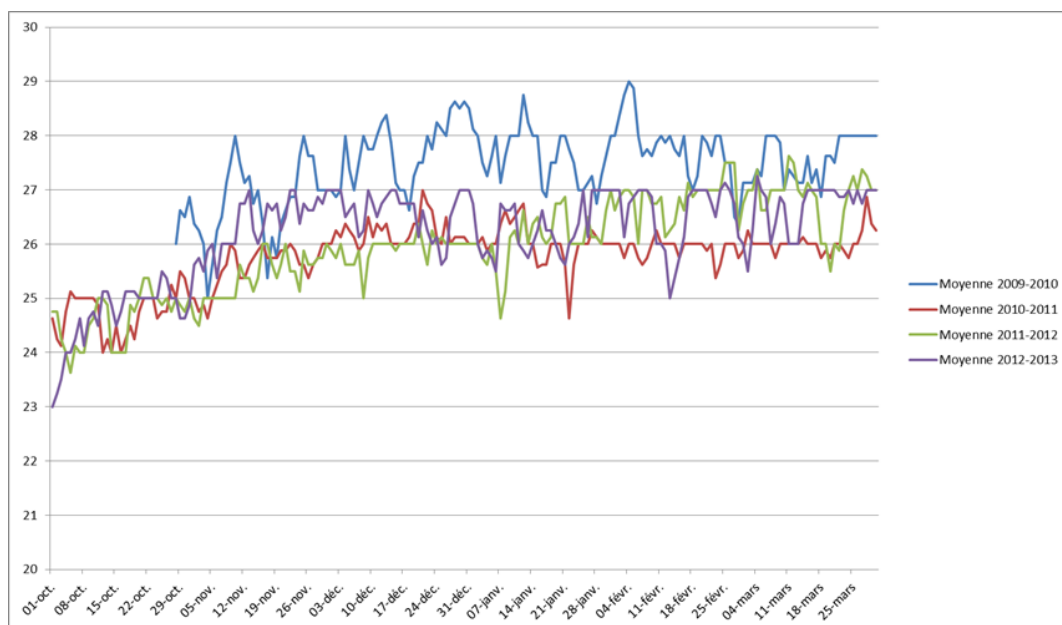


Figure 11 : Températures de l'air enregistrées pendant les saisons de ponte de tortues vertes sur la station Motu Martin de 2009 à 2013(source : Windguru).

Les estimations de sex-ratios sur plusieurs années sont donc préférables puisqu'elles réduisent l'effet de conditions météorologiques anormales qui sont survenues une année en particulier (Hays et al, 1999). Avec suffisamment de données, il sera possible, en utilisant la relation empirique entre la température de l'air et du sable, de « reconstituer » les températures du sable passées et évaluer les sex-ratios sur des échelles de temps écologiquement pertinentes (des décennies) (Hays et al, 2003 ; Hays et al, 1999). De même, il sera ainsi possible de prédire les températures du sable futures selon différents scénarios de réchauffement climatique sur les zones clés pour la ponte des tortues vertes (Fuentes et al, 2009).

Enfin, il existe une corrélation négative entre la température moyenne du sable et la période d'incubation des œufs (Matsusawa et al, 2002). Cette relation est fondamentale car elle détermine le moment d'éclosion, crucial pour la survie des embryons. Une augmentation des températures signifie des éclosions plus tôt dans la saison et des facteurs environnementaux vraisemblablement différents de ceux auxquels les émergentes sont habituellement confrontées (Petit, 2009).

Dans l'objectif de reconstruction des températures passées, il pourra être opportun d'utiliser la relation entre la durée d'incubation et les sex-ratios (Godfrey et al, 1999 ; Mrosovsky et al, 1999), même en utilisant des données sur la relation entre ces deux variables provenant d'autres zones, comme cela a été fait dans de nombreuses études (Godley et al, 2001). Le temps d'incubation à Tetiaroa est bien connu et n'a pas varié de façon significative ces six dernières années (Petit et al, 2013) ce qui pourrait être un indice de la stabilité des températures d'incubation.

V) Conclusion

Même si elle souffre de plusieurs biais méthodologiques qui pourront être améliorés par la suite et si elle ne concerne que la saison de ponte 2011-2012, cette étude a produit des résultats inédits sur le profil thermique des plages de l'un des principaux sites de ponte polynésiens pour les tortues vertes. Durant la saison étudiée, les températures du sable se sont révélées plutôt faibles et marquées par des variations temporelles, circadiennes comme saisonnières, relativement importantes. Des corrélations de ces températures avec les conditions météorologiques, principalement la température de l'air et dans une moindre mesure les précipitations, ont été constatées. De fortes variations thermiques intra-plages ont été mises en évidence et contrastent avec des variations inter-plages moins élevées. Ces variations sont liées à la position des nids sur les plages et la diversité des micro-habitats disponibles sur les zones de ponte, qui font intervenir un nombre important de paramètres environnementaux tels que l'albédo, l'exposition au soleil ou encore l'orientation du nid.

Malgré la diversité des températures produites au sein de ces micro-habitats et même en tenant compte du réchauffement métabolique constaté à Tetiaroa, la tendance globale des nids cette saison est à la production majoritaire de mâles. Les sex-ratios favorisant une masculinisation de la population sont, s'ils sont confirmés par les études ultérieures, à l'encontre de la tendance globale de féminisation des populations de tortues marines. A ce titre, Tetiaroa représenterait un réservoir pour la production de mâles et donc une zone cruciale à protéger. Les reconstructions des températures passées et les prédictions des températures futures grâce aux outils actuels renseignés dans la littérature pourront permettre d'appréhender comment ces températures ont évolué et évolueront sur du long terme dans le contexte de changement climatique.

VI) Bibliographie

Ambios Ltd., 2004. Olive Ridley Sea Turtles: Analysis of nest temperatures from the Hawaii hatchery on the Pacific Coast of Guatemala during the 2003 nesting season. PARLAMA PROJECT: Nest Temperature Analyses 2003.

Ashmore G. M., Janzen F. J., 2003. Phenotypic variation in smooth softshell turtles (*Apalone mutica*) from eggs incubated in constant versus fluctuating temperatures. *Oecologia* **134**:182–188.

Balazs G.H., Siu P., Landret J.P., 1995. Ecological aspects of green turtles nesting at Scilly atoll in French Polynesia. *Proceedings of the twelfth annual workshop on sea turtle biology and conservation*, 7-10.

Baptistotte C., Scalfoni J. T., Mrosovsky N., 1999. Male-producing thermal ecology of a southern loggerhead turtle nesting beach in Brazil: implications for conservation. *Animal Conservation* **2**, 9-13.

Bergen K., Semlitsch R. D., Reyer H.-U., 1997. Hybrid female matings are directly related to the availability of *Rana lessonae* and *Rana esculenta* males in experimental populations. *Copeia*, 1997: 275–283.

Bignon F., Besson M., Petit M., Gaspar C., 2013. Sélection des plages par les tortues vertes (*Chelonia mydas*) et conséquences sur les œufs et les émergentes - Atoll de Tetiaroa, Polynésie française. *Te mana o te moana*.

Binckley C. A., Spotila J. R., Wilson K. S., Paladino F.V., 1998. Sex determination and sex ratios of Pacific Leatherback Turtles, *Dermochelys coriacea*. *Copeia* 1998 (2) : 291-300.

Booth D. T., Freeman C., 2006. Sand and nest temperatures and an estimate of hatchling sex ratio from the Heron Island green turtle (*Chelonia mydas*) rookery, Southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 25: 629-633.

Booth D. T., Burgess E., McCosker J., Lanyon J. M., 2004. The influence of incubation temperature on post-hatching fitness characteristics of turtles. *International Congress Series* **1275**: 226-233.

Booth D. T., Astill K., Incubation temperature, energy expenditure and hatchling size in the green turtle (*Chelonia mydas*), a species with temperature-sensitive sex determination. *Aust. J. Zool.* **49**: 389– 396.

Booth D. T., Astill K., 2001. Temperature variation within and between nests of the green sea turtle, *Chelonia mydas* (*Chelonia*: *Cheloniidae*) on Heron Island, Great Barrier Reef. *Aust. J. Zool.* 49: 71-84.

Broderick A. C., Godley B. J., Hays G. C., 2001. Metabolic Heating and the Prediction of Sex Ratios for Green Turtles (*Chelonia mydas*). *Physical and Biochemical Zoology* **74**(2): 161-170.

Broderick A. C., Godle, B. J., Reece S., Downie J. R., 2000. Incubation periods and sex ratios of green turtles: highly female biased hatchling production in the eastern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* **202**, 273-281.

- Bull J. J., Vogt R. C., McCoy C. J., 1982. Sex determining temperatures in turtles: a geographic comparison. *Evolution* **36**:326-332.
- Bull J. J., Vogt R. C., Bulmer M. G., 1982. Heritability of sex ratio in turtles with environmental sex determination. *Evolution* **36**:333-341
- Burgess E. A., Booth D. T., Lanyon J. M., 2006. Swimming performance of hatchling green turtles is affected by incubation temperature. *Coral reefs*.
- Congdon J. D., 1999. The relationship of body size to survivorship of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*): an evaluation of the "bigger is better" hypothesis, *Oecologia* **12**: 224–235.
- Craig P., Parker D., Brainard R., Rice M., Balazs G., 2004. Migrations of green turtles in the central South Pacific. *Biological Conservation* **116**, 433-438.
- Dodd C. K. Jr, 1988. Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). USFish Wildl Serv Biol Rep **88**:1–110.
- Fuentes M. M. P. B., Hamann M., Limpus C. J., 2009. Past, current and future thermal profiles of green turtle nesting grounds: Implications from climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.
- Gaspar, C., Petit, M., Leclerc, N., Buscot, M.J., and Hoenner, X. 2008. Rapport final au suivi des sites de ponte de tortues sur l'atoll de Tetiaora. *Te mana o te moana*.
- Georges A., 1989. Female turtles from hot nests: is it duration of incubation or proportion of development at high temperatures that matters? *Oecologia* **81**: 323-328.
- Georges A., Limpus C., Stoutjesdijk R., 1994. Hatchling sex in the marine turtle *Caretta caretta* is determined by proportion of development at a temperature, not daily duration of exposure. *J. Exp. Zool.* **270**: 432–444.
- Godfrey M.H., Barreto R., Mrosovsky N., 1997. Metabolically generated heat of developing eggs and its potential effect on sex ratio of sea turtle hatchlings. *J Herpetol* **31**:616–619.
- Godfrey M. H., D'Amato A. F., Marcovaldi M. Â., Mrosovsky N., 1999. Pivotal temperature and predicted sex ratios for hatchling hawksbill turtles from Brazil. *Can. J. Zool.* **77**: 1465–1473.
- Godfrey M. H., Mrosovsky N., 1997. Estimating the time between hatching of sea turtles and their emergence from the nest. *Chelonian Conserv. Biol.* **2**: 581–585.
- Godfrey M. H., Mrosovsky N., 2006. Pivotal temperature for green sea turtles, *Chelonia mydas*, nesting in Suriname. *Herpetological Journal* **16** : 55 -61.
- Godley B. J., Broderick A. C., Glen F., Hays, G. C., 2002. Temperature-dependent sex determination of Ascension Island green turtles. *Marine Ecology Progress Series* **226**, 115-124.
- Godley B. J., Broderick A. C., Mrosovsky N., 2001. Estimating hatchling sex ratios of loggerhead turtles in Cyprus from incubation durations. *Marine Ecology Progress Series* **210**: 195 -201.

Gyuris E., 2000. The relationship between body size and predation rates on hatchlings of the green turtle (*Chelonia mydas*): is bigger better? in: N.J. Pilcher, M.G. Ismail (Eds.), *Sea Turtles of the Indo-Pacific: Research, Management and Conservation*, Academic Press, New York, pp. 143– 147.

Hamann M., Schäuble C. S., Simon T., Johnson J., Evans S., Dorr T., and Kennett R., 2006. Sea turtles nesting in the Sir Edward Pellew islands, gulf of Carpentaria, Northern territory. *Memoirs of the Queensland Museum*, **52**(1):71–78.

Hanson J., Wibbels T., Martin E. M., 1998. Predicted female bias in sex ratios of hatchling loggerhead sea turtles from a Florida nesting beach. *Canadian Journal of Zoology* **76**, 1850-1861.

Hawkes L. A., Broderick A. C., Godfrey M. H., Godley B. J., 2009. Climate change and marine turtles. *Endanger. Species Res.* **7**: 137–154.

Hays G. C., Broderick A. C., Glen F., Godley B. J., 2003. Climate change and sea turtles: a 150-year reconstruction of incubation temperatures at a major marine turtle rookery. *Global Change Biology* **9**: 642-646.

Hays G. C., Ashworth J. S., Barnsley M. J., Broderick A. C., Emery D. R., Godley B. J., Henwood A., Jones E. L., 2001. The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos* **93**: 87–94.

Hays G. C., Godley B. J., Broderick A. C., 1999. Long term thermal conditions on the nesting beaches of green turtles on Ascension Island. *Mar Ecol Prog Ser* **185**: 297-299.

Hays G. C., Adams C. R., Mortimer J. A., Speakman J. R., 1995. Inter and Intra-Beach thermal variation for green turtle nests on Ascension island, South Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **75** :405-411.

Houghton J. D. R. et al., 2007. Protracted rainfall decreases temperature within leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) clutches in Grenada, West Indies: Ecological implications for a species.... *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*

Hirth H.F., 1980. Some aspects of the nesting behavior and reproductive biology of sea turtles. *Am Zool* **20**:507–523.

IPCC, 2001. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2001: Synthesis Report. A contribution of Working Groups I, II and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Watson R.T. and the Core Writing Team. Cambridge University Press, 398p.

IPCC, 2002. Les changements climatiques et la biodiversité. Document technique V du GIEC. 89p.

IPCC, 2007. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Parry M. L., Canziani O. F., Palutikof J. P., van der Linden P. J., Hanson C.E. Cambridge University Press, 7-22.

Janzen F. J., Paukstis G. L., 1991. Environmental Sex Determination in Reptiles: Ecology, Evolution, and Experimental Design. *The Quarterly Review of Biology* **66**, No. 2, pp. 149-179.

Kaska Y., Downie R., Tippet R., Furness R. W., 1998. Natural temperature regimes for loggerhead and green turtle nests in the eastern Mediterranean. *Can. J. Zool.* **76**: 723-729.

Limpus C. J., 2008. A biological review of Australian marine turtle species: green turtle, *Chelonia mydas* (Linnaeus). The State of Queensland. Environmental Protection Agency. 978-0-9803613-2-2.

Limpus C. J., Reed P., Miller J.D., 1983. Islands and turtles: the influence of choice of nesting beach on sex ratio. In: Baker JT, Cater RM, Sammarco PW, Stark KP (eds) Proceedings of Inaugural Great Barrier Reef Conference. James Cook University Press, Townsville, Qld., Australia, pp 397–402

Maragos J.E., 1991. Assessment and recommendations for the conservation of hawksbill turtles in the Rock Islands of Palau. *Report prepared for The Nature Conservancy, Pacific Region, Honolulu, Hawaii.* 26 pp

Marcovaldi M. Â., Godfrey M. H., Mrosovsky N., 1997. Estimating sex ratios of loggerhead turtles in Brazil from pivotal incubation durations. *Can. J. Zool.* **75**: 755–770.

Margaritoulis D., 1998. In the island of Crete: a new nesting area of the loggerhead turtle in the Mediterranean. In Proceedings of the Sixteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Tech. Rep. NMFS-SEFSC-412. pp. 98–100.

Matsuzawa Y., Sato K., Sakamoto W., Bjorndal K. A., 2002. Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Marine Biology* **140**: 639-646.

Maxwell J. A., Motara M. A., Frank G. H., 1988. A micro-environmental study of the effect of temperature on the sex ratios of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, from Tongaland, Natal. *SAfr J Zool* **23**:342–350.

Miller J. D., 1985. Embryology of marine turtles. In: Gans, C., Billett, F., Maderson, P.F.A. (Eds.), *Biology of the Reptilia* Vol. **14**. Wiley Interscience, New York, pp. 271–328.

Miller J. D., 1982. Development of marine turtles. PhD dissertation, University of New England, Armidale, N.S.W., Australia

Mohanty-Hejmadi P., Dimond M. T., 1986. Temperature-dependent sex determination in the olive ridley turtle. In *Progress in Clinical and Biological Research, Progress in Developmental Biology, Part A*, 159-162. Slavkin, H. C. (Ed). New York: Alan R. Liss, Inc.

Morreale S. J., Ruiz G. J., Spotila J. R., Standora E. A., 1982. Temperature-dependent sex determination: current practices threaten conservation of sea turtles. *Science*, New York, **216**, 1245-1247.

Mrosovsky N., Bass A., Corliss L. A., Richardson J. I., Richardson T. H., 1992. Pivotal and beach temperatures for hawksbill turtles nesting in Antigua. *Canadian Journal of Zoology* **70**, 1920-1925.

Mrosovsky N., Yntema C. L., 1980. Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles: implications for conservation practices. *Biological Conservation* **18**: 271-280.

Mrosovsky N., Dutton P. H., Whitmore C. P., 1984. Sex ratios of two species of sea turtle nesting in Suriname. *Can. J. Zool.* **62**: 2227–2239.

- Mrosovsky N., Hopkins-Murphy S. R., Richardson J. I., 1984. Sex ratio of sea turtles: seasonal changes. *Science*, New York, **225**: 739-741.
- Mrosovsky N., 1988. Pivotal temperatures for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from northern and southern nesting beaches. *Can. J. Zool.* **66**: 661-669.
- Mrosovsky N., Provancha J., 1992. Sex ratio of hatchling loggerhead sea turtles: data and estimates from a 5-year study. *Can. J. Zool.* **70**: 530–538.
- Mrosovsky N., Baptistotte C., Godfrey M.H., 1999. Validation of incubation duration as an index of the sex ratio of hatchling sea turtles. *Can. J. Zool.* **77**: 831–835.
- Mrosovsky N., Kamel, S., Rees A. F., Margaritoulis D., 2002. Pivotal temperature for loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from Kyparissia Bay, Greece. *Can. J. Zool.* **80**: 2118–2124.
- Olsson M., Shine R., 2001. Facultative sex allocation in snow skink lizards (*Niveoscincus microlepidotus*). *J. Evol. Biol.* **14**:120–128.
- ONERC (Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique), 2012. Les outre-mer face au défi du changement climatique. La Documentation Française, Paris, 216 p.
- Petit M., 2009. Le réchauffement climatique et les tortues marines, synthèse bibliographique des connaissances actuelles. *Te mana o te moana*. 35p.
- Petit M., Gaspar C., 2011. Double programme de recherche sur les tortues marines de l'Archipel de la Société, Polynésie française. *Te mana o te moana*.
- Petit M., Gaspar C., Besson M., Bignon F., 2012. Suivi des pontes de tortues vertes sur l'atoll de Tetiaroa (saison 2011-2012) et évaluation des populations de tortues marines sur la pente externe de Moorea. *Te mana o te moana*.
- Provancha J.A., Corsello M.A., 1998. Multi-annual sand temperatures collected at Cape Canaveral, Florida and relationships to Central Florida sea turtle sex ratios. In: Epperly SP, Braun J (eds) Proceedings of the 17th Annual Sea Turtle Symposium. US Department of Commerce, Washington, p 248–249, NOAA Tech Memo NMFSSSEFSC- 415.
- Rhen T., Lang J. W., 1999. Temperature during embryonic and juvenile development influences growth in hatchling snapping turtles, *Chelydra serpentina*. *Journal of Thermal Biology* **24**, 33-41.
- Shine, R., 2004. Seasonal shifts in nest temperature can modify the phenotypes of hatchling lizards, regardless of overall mean incubation temperature. *Funct. Ecol.* **18**, 43–49.
- Spotila J. R., Standora E. A., 1985. Environmental constraints on the thermal energetics of sea turtles. *Copeia* 1985, 694–702.
- Tiwari M., Bjorndal K.A., 2000. Variation in morphology and reproduction in loggerheads, *Caretta caretta*, nesting in the United States, Brazil, and Greece. *Herpetologica*, **56**: 343–356.

Tokunaga S., Iwakiri Y., Nakajima Y., 1999. Temperature-dependent sex determination of a sea turtle, *Caretta caretta*, from Miyazaki, Japan. *Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist.*, **18**: 147 – 156.

Wibbels T., 2003. Critical approaches to sex determination in sea turtles. In *Biology of Sea Turtles Volume II*, 103-134. Lutz, P. L., Musick, J. A. and Wyneken, J. (Eds). Boca Raton: CRC Press.

Wood J. R., Wood F. E., 1980. Reproductive biology of captive green sea turtles, *Chelonia mydas*. *Am. Zool.* **20**: 499–505.

Yntema C. L., Mrosovsky N., 1982. Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. *Can.J.Zool.* **60**: 1012-1016.

Yntema C. L., Mrosovsky N., 1980. Sexual differentiation in hatchling loggerheads (*Caretta caretta*) incubated at different controlled temperatures. *Herpetologica* **36**:33–36.

Yntema C. L., Mrosovsky N., 1979. Incubation temperature and sex ratio in hatchling loggerhead turtles: a preliminary report. *Marine Turtle Newsletter* **11**, 9-10.