



Écologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’océan Indien : apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation

Mayeul Dalleau

► To cite this version:

Mayeul Dalleau. Écologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’océan Indien : apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation. Biologie animale. Université de la Réunion, 2013. Français. NNT : 2013LARE0037 . tel-02172111

HAL Id: tel-02172111

<https://theses.hal.science/tel-02172111>

Submitted on 3 Jul 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE LA REUNION
Ecole Doctorale des Sciences, Technologies et Santé E.D. N° 542

THESE

Présentée pour obtenir le grade de : Docteur en Sciences

Discipline : Sciences de la vie - Ecologie

Par : **Mayeul DALLEAU**

Ecologie spatiale des tortues marines
dans le Sud-ouest de l’océan Indien

Apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation

Soutenue le 30 Septembre 2013 devant le jury composé de

Gilles LAJOIE	<i>Professeur, Université de La Réunion</i> <i>Délégué Régional à la Recherche et à la Technologie</i>	Directeur de Thèse
Simon BENHAMOU	<i>Directeur de recherche, CNRS</i>	Co-Directeur de Thèse
Philippe GASPAR	<i>Directeur de recherche, CLS</i>	Rapporteur
Hervé FRITZ	<i>Directeur de recherche, CNRS</i>	Rapporteur
Matthieu LE CORRE	<i>Professeur, Université de La Réunion</i>	Examineur
Jérôme BOURJEA	<i>Ingénieur de recherche, IFREMER - DOI</i>	Membre Invité
Stéphane CICCIONE	<i>Directeur de centre, KELONIA</i>	Membre Invité

Citation

Dalleau, Mayeul (2013). **Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’océan Indien. Apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation.**
Thèse de doctorat. Université de La Réunion. 330pp.

Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l'océan Indien. Apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation

Résumé

Le déplacement animal joue un rôle déterminant dans la structuration spatiale et la dynamique des populations biologiques, en particulier des espèces fortement mobiles. L'espace et l'environnement font ainsi partie intégrante du cycle de vie des tortues marines.

Ce travail de thèse propose de caractériser l'écologie spatiale des tortues marines, du stade juvénile au stade adulte, dans le Sud-ouest de l'océan Indien, principalement par l'usage de deux méthodes: la télémétrie satellitaire et la modélisation individu-centrée. Il montre en premier lieu que la phénologie de la reproduction de la tortue verte à travers la région est principalement liée à la température de surface de la mer au voisinage des sites de reproduction. Sont ensuite étudiés les patrons de dérive des nouveau-nés générés par les courants océaniques qui impacteraient inégalement leurs traits d'histoire de vie selon l'emplacement du site de naissance. Concernant le stade immature, les résultats suggèrent un cycle de développement trans-équatorial pour la tortue caouanne dans l'Océan Indien. Pour le stade adulte, cette étude caractérise les couloirs et la connectivité migratoires de la tortue verte dans la région. Enfin, l'intégration de ces résultats permet de comprendre la structuration des patrons migratoires régionaux et leur influence sur la dynamique des populations.

L'ensemble des connaissances acquises fournit un support concret d'aide à la décision pour la mise en place de plans de gestion et de conservation des tortues marines dans le Sud-ouest de l'océan Indien. Cela souligne l'importance d'une approche à grande échelle pour la protection d'un patrimoine biologique partagé par plusieurs nations.

Mots-Clés

tortue marine, tortue verte *Chelonia mydas*, tortue caouanne *Caretta caretta*, télémétrie satellitaire, modélisation individu-centrée, migration, connectivité migratoire, dérive passive, écologie spatiale, déplacement animal, biologie de la conservation, océan Indien

Spatial ecology of marine turtles in the South-West Indian Ocean: conservation insights from remote sensing and modeling

Abstract

Animal movement is crucial to the ecology of spatially structured population, particularly for highly mobile species. Marine turtles' life cycle is indeed closely related to spatial and environmental factors.

This work analyses the spatial ecology of marine turtles, from early juvenile to adult stages, in the Southwest Indian Ocean, primarily through the use of two methods: satellite tracking and individual-based modeling. Firstly, this analysis argues that green turtle's reproductive phenology across the region is mainly related to the sea surface temperature in the vicinity of the nesting site. Then, it shows how drifting trajectories of hatchlings in oceanic currents unevenly influence their life history traits depending on the position of the natal site. By tracking late juvenile stage, this work also suggests a trans-equatorial developmental cycle for loggerhead turtle in the Indian Ocean. At adult stage, it describes migratory corridors and connectivity for green turtle across the region. Finally, an integrative approach considering all these results allows for an understanding of the regional migratory patterns and their influence on population dynamics.

The results of this work provide a practical policy decision tool for management and conservation of marine turtles in the Southwest Indian Ocean and highlight the need for a large-scale approach in the protection of biological resources and heritage shared by multiple nations.

Keywords

marine turtle, green turtle *Chelonia mydas*, loggerhead turtle *Caretta caretta*, satellite tracking, individual-based modeling, migration, migratory connectivity, passive drift, spatial ecology, animal movement, conservation biology, Indian Ocean

A mes parents, ma sœur et ma fiancée,

Remerciements

Avant tout, je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à l'ensemble des membres du jury pour avoir consacré de leur temps à évaluer mon travail. Je remercie Hervé Fritz et Matthieu Le Corre. Un grand merci également à Philippe Gaspar, je garde un excellent souvenir de mon séjour à Toulouse.

Je remercie également toutes les personnes qui m'ont accompagné tout au long de cette aventure. Je l'ai vécue avec mes sensibilités et elle n'aurait pas été la même sans l'ensemble d'entre vous.

Gilles Lajoie pour m'avoir guidé et aiguillé avec ton expérience dès le début de cette thèse.

Simon Benhamou pour ton regard sur mon travail, aiguisé mais toujours précis et juste. J'ai beaucoup appris et je m'efforcerai de m'inspirer de la qualité de tes travaux de recherche. Je garde en tête la leçon du poussin de 'Mon nom est personne'.

Jérôme Bourjea sans qui cette thèse n'aurait assurément pas pu se faire. Je tiens tout particulièrement à te remercier. Merci pour ton investissement indispensable et ta confiance. Tu as toujours veillé à mon épanouissement dans ce travail et je t'en suis très reconnaissant.

Stéphane Ciccione pour ton implication et les moyens que tu as mis en œuvre pour permettre cette thèse ainsi que pour ton regard aguerri sur mon travail. Merci pour ta confiance, les conditions d'accueil à Kélonia m'ont rendu la vie très agréable.

Claire Jean, ma voisine de bureau, complice et amie, je n'aurais pu espérer meilleure compagnie que la tienne. L'ensemble du personnel de Kélonia avec un petit clin d'œil à Gérard, Marie, Murièle, Anaïs, Alcida, Gino, Matthieu, Bernardin et Natacha. L'ensemble des stagiaires, éco-volontaires et observateurs qui ont participé aux manipulations de terrain et plus personnellement à Lauranne, Agathe et Amélie.

Le personnel de l'Ifremer, en particulier Hughes et Pascal et Hendrik 'Padawan forever'.

Stéphanie Kramer-Schadt et Volker Grimm, deux chercheurs d'exception, humains avant tout. Merci pour votre aide et votre considération.

Tony, Virginie, Gustavo, Nagore, Jennifer, Alejandro, Katia et les autres, pour ces bons moments passés aux conférences. Merci à Brian Hutchinson, Rod Mast alias 'Mr

Leatherback', Brian Wallace pour votre simplicité. Merci à Angela Formia et Manjula Tiwari. Félicitations pour votre travail et merci de m'avoir permis de participer à ces symposiums.

Je tiens à remercier aussi tous ceux avec qui je passe toujours de bons moments, mes amis d'ici et d'ailleurs. Benoît, 'la dodo lé la' et toi aussi, on peut toujours compter sur toi. Steph et Ludo, Arianne et Manu pour ces soirées jeux mémorables. Lolo, Fabienne et Elea Postaire, ma famille de Saint-Leu. Matthieu, Gaëlle, Raphaël et la CIRAD team. Camille et Alex, les rois du poulet et de la menthe à l'eau. Murièle et Maf, les cinéphiles. Marie, Davy et les saint-pierrois, pour le retour aux racines. La team aquariophile et la famille de planchistes de Saint-Leu. Max dit Bougiboug, l'ami de toujours, sans oublier le petit Mayeul et sa maman. Pierrot, le trippeur des mers et son fidèle équipage. Aline, merci pour ta gentillesse. Alix, pour ton soutien dans les moments difficiles, et mes amis de Sormiou qu'il me tarde de retrouver. Merci aussi à tous ceux que je n'ai pas cités !

Je ne saurais terminer sans remercier ceux qui comptent le plus pour moi, ma famille, qui est toujours autour de moi et sur qui j'ai la chance de pouvoir compter. Mes parents Nicole et Serge, pour votre soutien inconditionnel à tous les niveaux, et il en aura fallu tout au long de ces années. Ma sœur Mélissa, pour ton aide et ton soutien moral. Souvent loin des yeux mais toujours si proche, tu es ma première confidente et toujours de bon conseil. Ma fiancée Karen, pour ta patience et ton attitude. Merci d'avoir été à mes côtés tout ce temps. Tu es de loin la personne la plus extraordinaire qu'il m'ait été donné de rencontrer et je suis le plus chanceux du monde de t'avoir à mes côtés. Tout le reste de ma famille et en particulier mes grands-parents avec une pensée spéciale pour mamie Dalleau en espérant que de là où tu te trouves, tu es fière de moi. A vous tous, c'est avec beaucoup d'émotion que je vous remercie.

Si j'ai mis beaucoup de moi dans cette thèse, il y a surtout un peu de chacun d'entre vous.

MERCI à vous tous !

Laboratoires et organismes d'accueil

UMR Espace-Dev, Université de La Réunion

15 avenue René Cassin, BP7151 97715 Saint-Denis Cedex9, La Réunion, France

KELONIA, l'observatoire des tortues marines de La Réunion

46 rue du Général de Gaulle, 97436, Saint Leu, La Réunion, France

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Délégation de l'Océan Indien

Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, Ile de La Réunion, France

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique

1919 route de Mende 34293 Montpellier Cedex 5, France

Financements et soutiens logistiques

Ce travail de thèse n'aurait pu se faire sans le concours des organismes suivants :



Terminologie

Capacité reproductive (reproductive capacity) : capacité d'une population à se reproduire.

Dans l'absolu, elle dépend du nombre de descendants produits par événement reproductif et du nombre d'événements reproductifs pour une période donnée.

Intervalle de remigration (remigration interval) : durée qui sépare deux saisons de ponte individuelles successives pour un individu donné. Elle varie généralement entre une et neuf années.

Intervalle inter-ponte (internesting interval) : durée qui sépare deux pontes successives pour un individu donné au cours d'un même saison de ponte individuelle. Elle varie généralement entre 10 et 30 jours.

Juvénile (juvenile) : individu n'ayant pas atteint la maturité sexuelle.

Juvénile de premier stade (early juvenile) : juvénile avant recrutement ou, en l'absence de recrutement, juvénile n'ayant pas atteint la taille moyenne des juvéniles lors du recrutement

Juvénile immature ou immature (late juvenile) : juvénile après recrutement ou, en l'absence de recrutement, juvénile ayant atteint la taille moyenne des juvéniles lors du recrutement

Migration pré-reproductive ou **Migration pré-pontes** (pre-nesting migration) : migration du site d'alimentation vers le site de ponte.

Migration post reproductive ou **Migration post-pontes** (post-nesting migration) : migration du site de ponte vers le site d'alimentation.

Ouest de l'Océan Indien (Western Indian Ocean) : zone située entre l'Afrique du Sud, la République d'Oman et l'île Maurice (20°N to 40°S; 20°E to 70°E)

Pic de ponte (nesting peak) : période de l'année pendant laquelle a lieu la majorité des pontes. Il est défini par la date médiane (circulaire) de l'ensemble des pontes.

Plage de ponte (nesting beach) : tout ou partie d'un site de ponte.

Population nidifiante (nesting population) : ensemble des individus femelles d'une même espèce venant pondre sur un même site de ponte.

Recrutement juvénile (juvenile recruitment) : changement de zone d'alimentation, de la zone océanique vers la zone néritique.

Saisonnalité des émergences : fluctuations annuelles du nombre de naissances.

Saisonnalité des pontes (nesting season) : fluctuations annuelles du nombre de ponte. Dans le Sud-ouest de l'océan Indien, elles ne sont pas nécessairement en phase avec les saisons climatiques.

Saisonnalité de la reproduction : fluctuations annuelles du nombre de ponte et du nombre de naissances.

Saison de ponte individuelle (individual nesting season) : période séparant la première ponte de la dernière ponte pour une femelle donnée.

Site de ponte (nesting site) : île ou étendue côtière isolée où pondent des tortues.

Succès d'émergence (emergence success) : nombre relatif d'œufs qui produisent un nouveau-né viable capable de s'extraire du nid.

Sud-ouest de l'océan Indien (South-West Indian Ocean) : zone située entre l'Afrique du Sud, le Kenya et l'île Maurice (5°S to 40°S ; 20E° to 70°E)

Zone benthique (benthic zone) : zone associée au fond marin.

Zone démersale (demersal zone) : portion de la colonne d'eau située juste au-dessus du fond marin.

Zone néritique (neritic zone) : portion d'océan au-dessus du plateau continental, de la laisse de basse mer jusqu'à la rupture de pente du plateau continental. La profondeur y est généralement inférieure à 200m.

Zone océanique (oceanic zone) : portion d'océan qui s'étend au-delà du plateau continental. La profondeur y est généralement supérieure à 200m. Cette zone couvre 65% des océans.

Zone pélagique (pelagic zone) : portion de la colonne d'eau qui n'est pas en lien direct avec le fond marin.

Sigles

AMP (MPA) : Aire Marine Protégée

DST (TSD) : Détermination du Sexe Température-dépendante

ET (SD) : Ecart-Type

MKDE (MKDE): Méthode d'estimation du domaine vital d'un individu basé sur le déplacement (Movement-based Kernel Density Estimation)

LCC (CCL) : Longueur Courbe de la Carapace

LDC (SCL) : Longueur Droite de la Carapace

MEE (SSM) : Modèle Espace-Etat

MIC (IBM) : Modèle Individu-Centré

OOI (WIO) : Ouest de l'Océan Indien

PPN ou **PP** (NPP or PP) : Production Primaire Nette

SOOI (SWIO) : Sud-Ouest de l'Océan Indien

TSM (SST) : Température de Surface de la Mer

THV (LHT) : Traits d'Histoire de Vie

UGR (RMU) : Unité de Gestion Régionale

ZEE (EEZ) : Zone Economique Exclusive

Table des matières

Préambule	18
Chapitre 1. Contexte et problématique	21
Chapitre 2. Variabilité spatiale de la phénologie de la reproduction de la tortue verte	47
Chapitre 3. Dynamique spatiale des juvéniles de deux espèces de tortues marines	65
<i>Section 1. Etude de la dérive des juvéniles océaniques par modélisation</i>	<i>67</i>
<i>Section 2. Déplacements et comportement de plongée de la tortue caouanne immature</i>	<i>103</i>
Chapitre 4. Dynamique spatiale des tortues vertes adultes	131
<i>Section 1. Etude in situ de la migration post-reproductive des femelles</i>	<i>133</i>
<i>Section 2. Modélisation individu-centrée</i>	<i>171</i>
Chapitre 5. Implications pour la conservation à l'échelle locale et régionale	201
Annexes	225
Références	299
<i>Références bibliographiques</i>	<i>300</i>
<i>Table des matières détaillée</i>	<i>321</i>
<i>Liste des Figures et Tables</i>	<i>324</i>

Publications

Articles scientifiques

Dalleau M, Ciccione S, Mortimer JA, Garnier J, Benhamou S, Bourjea J. 2012. Nesting Phenology of Marine Turtles: Insights from a Regional Comparative Analysis on Green Turtle (*Chelonia mydas*). Plos One 7: e46920.

Dalleau M, Benhamou S, Sudre J, Ciccione S, Bourjea J. *Accepté avec révision*. Movement and diving behavior of late juvenile loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the Western Indian Ocean. Marine Biology.

Dalleau M, Kramer-Schadt S, Gangat Y, Lajoie G, Grimm V. *En préparation*. Including individual spatial behavior and resource-allocation strategies reveals high priority sites for conservation of green sea turtle *Chelonia mydas*.

Articles de vulgarisation

Bourjea J, Dalleau M, Ciccione S. 2012. Revealing the secrets of sea Turtle Migrations in the Southwest Indian Ocean. *Dans : State of the World's Sea Turtles* 7.

Bourjea J, Dalleau M, Ciccione S. 2012. Solving the mystery of sea turtle migration in the Western Indian Ocean. *Dans : Argos Forum* 75.

Communications orales

Dalleau M, Ciccione S, Lauret-Stepler M, Bourjea J. 2013. Trans-equatorial movements of late juvenile individuals challenge the understanding of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) life history in the Indian Ocean. 33rd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Baltimore, USA

Dalleau M, Ciccione S, Benhamou S, Lajoie G, Bourjea J. 2012. Tracking all life stages: 130 satellite tracks deployed in the Indian Ocean provide invaluable spatial knowledge and highlight new challenges for sea turtle biology and conservation. 32nd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Huatulco, Mexique

Dalleau M, Benhamou S, Ciccione S, Lajoie G, Bourjea J. 2011. Phenology of green turtle nesting season: a regional analysis in the Southwest Indian Ocean. 31th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, San Diego, USA

Dalleau M, Ciccione S, Benhamou S, Lajoie G, Bourjea J. 2011. 40°S to 20°N: migrating and diving behavior of loggerhead sea turtle *Caretta caretta* in the Western Indian Ocean. 7th Western Indian Ocean Marine Science Association, Mombasa, Kenya

Bourjea J, Dalleau M, Ciccione S. 2013. Seasonal variability of migrating corridors and foraging areas of adult green turtles revealed by satellite tracking at the regional scale. 33rd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Baltimore, USA

Ciccione S, Dalleau M, Benhamou S, Lajoie G, Bourjea J. 2011. Individual based modeling of green sea turtle *Chelonia mydas* in the Southwest Indian Ocean. 7th Western Indian Ocean Marine Science Association, Mombasa, Kenya

Gangat Y, Dalleau M, David D, Sebastien N, Payet D. 2010. Turtles are the turtles. European Simulation and Modelling Conference, ESM'2010: Eurosis, Hasselt, Belgique

Posters

Dalleau M, Benhamou S, Ciccione S, Lajoie G, Bourjea J. 2011. Individual based modeling of green turtle spatial dynamics in the Southwest Indian Ocean. 31th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. San Diego, USA

Dalleau M, Benhamou S, Ciccione S, Lajoie G, Georges J.-Y, Bourjea J. 2010. Modeling spatial population dynamics of green turtle (*Chelonia mydas*) in the southwest of Indian ocean. 30th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Goa, India

Dubernet S, Dalleau M, Ciccione S, Machaku R, West L, Rakotonirina B, Bourjea J. 2013. Alarming poaching of satellite tracked individuals raises regional conservation concerns for green turtle (*Chelonia mydas*) in the western Indian Ocean. 33rd Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Baltimore, USA

Préambule

L'objectif de la thèse est d'étudier la dynamique spatiale des tortues marines à l'échelle du Sud-ouest de l'océan Indien (SOOI). Plus précisément, il s'agit de caractériser les patrons de déplacement relatifs aux tortues marines qui occupent la région SOOI au cours des différents stades de leur cycle de vie : en phase de ponte (Chapitre 2), aux premiers stades de vie (Chapitre 3), au stade juvénile (Chapitre 3) et au stade adulte (Chapitre 4). Pour cela, nous utilisons principalement deux types de méthodes : le suivi par satellite et la modélisation informatique. L'essor actuel de ces méthodes, directement lié au développement récent de nouvelles technologies, permet de mieux appréhender l'écologie spatiale de nombreux êtres vivants, c'est-à-dire de mieux comprendre comment les patrons d'organisation spatiale des organismes, des populations et de l'environnement influencent leur dynamique écologique (Chapitre 1). Appliquées aux tortues marines du SOOI, elles fournissent des informations essentielles à la fois en termes de connaissances scientifiques fondamentales mais aussi pour la conservation de ces espèces emblématiques (Chapitre 5).

Le premier chapitre rappelle l'importance du rôle de l'espace chez les êtres vivants et plus particulièrement chez les espèces migratrices comme les tortues marines. Il propose ensuite une introduction générale sur le cycle de vie des tortues marines et dresse un état des lieux de des connaissances sur l'écologie spatiale des tortues marines dans le SOOI.

Le second chapitre fournit une analyse régionale de la saisonnalité des pontes chez la tortue verte. Cette saisonnalité est corrélée aux conditions de température sur le site de ponte. L'étude et la compréhension de cette saisonnalité constituent un facteur déterminant puisque les processus spatio-temporels liés à la ponte et à l'éclosion conditionnent à la fois la dynamique spatiale des nouveau-nés (Chapitre 3) et celle des adultes (Chapitre 4).

Le troisième chapitre se penche sur le déplacement des juvéniles en phase océanique et en phase néritique. Il présente d'abord les résultats d'un modèle numérique de dérive océanique passive aux premiers stades de vie dans le SOOI et décrit ensuite les déplacements des caouannes juvéniles en phase océanique.

Le quatrième chapitre se focalise sur les déplacements des adultes. L'analyse porte, dans un premier temps, sur les trajets migratoires post-pontes et sur les sites d'alimentation des tortues vertes femelles venant pondre sur les plages des principaux sites de ponte du SOOI, ainsi que

sur une comparaison des résultats obtenus pendant et en dehors du pic de ponte. Dans un second temps, par l'utilisation d'un modèle individu-centré, nous tentons de comprendre les conséquences de cette dynamique spatiale sur la dynamique des populations de tortues vertes, eu égard aux particularités géographiques de la région du SOOI.

Le cinquième et dernier chapitre dresse le bilan des connaissances acquises sur la dynamique spatiale des tortues marines dans le cadre de ce travail de thèse et ses implications en matière de conservation de ces espèces dans la région SOOI, et plus particulièrement dans les îles éparses et à La Réunion.

Le plan de cette thèse reprend les phases du cycle de vie des tortues marines et décrit leur dynamique spatiale dans le Sud-ouest de l'océan Indien à différents stades de développement. Les chapitres et les sections s'enchaînent donc naturellement. Ils ont néanmoins été rédigés de manière à pouvoir être lus indépendamment les uns des autres. Les Figures et les Tables du texte principal font l'objet d'une numérotation unique au sein du document. L'ensemble des annexes est rassemblé à la suite du texte principal. Les références bibliographiques se trouvent en fin de document.

Le Chapitre 2, la Section 2 du Chapitre 3 et la Section 2 du Chapitre 4 sont rédigés en anglais et font l'objet d'un article scientifique respectivement publié dans 'PLOS One', en révision pour 'Marine Biology' et en préparation.

CHAPITRE 1. CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE

Ce chapitre rappelle l'importance de l'espace chez les êtres vivants et décrit les principales méthodes développées pour son intégration en écologie. Il s'intéresse au rôle encore plus particulier de l'espace chez les espèces migratrices. Enfin, il propose une introduction générale au fonctionnement du cycle de vie des tortues marines et dresse un état des lieux des connaissances dans la zone d'étude.

1. L'écologie spatiale

1.1. *L'espace chez les êtres vivants*

La plupart des processus écologiques sont structurés spatialement et hétérogènes à différents niveaux d'échelle (Wiens 1989; Tilman & Kareiva 1997). La nature des structures spatiales résultantes, souvent complexes, est un déterminant de la dynamique écologique de chaque espèce (Kendall & Fox 1998).

L'hétérogénéité spatiale de l'environnement est ainsi un facteur prépondérant qui affecte la structuration spatiale d'une population (Hanski 2010). Les organismes vivent, se reproduisent, se déplacent et interagissent dans un environnement dynamique, qui se modifie sans cesse sous l'effet de perturbations. Ces modifications du paysage environnemental affectent la présence, la distribution, la persistance et l'abondance des espèces (Turner 2005). Les organismes vivants eux-mêmes ont un impact sur l'environnement dans lequel ils évoluent, qu'ils façonnent et structurent, et qui à son tour influence leur propre distribution.

Même au sein d'un environnement initialement homogène, les interactions entre individus, d'une ou plusieurs populations, d'une ou plusieurs espèces génèrent inévitablement une hétérogénéité sous forme de patrons de distribution spatiale (Hassell *et al.* 1994; Turner 2005). C'est par exemple le cas de la compétition pour une ressource ou des interactions proies-prédateurs (Figure 1).

Finalement, cette structuration spatiale conditionne l'environnement physique dans lequel se trouve un organisme, l'accès aux ressources, la qualité de l'habitat et affecte par conséquent la survie et la reproduction. Elle a des impacts profonds sur les populations, les communautés écologiques et la fonction des écosystèmes (Collinge 2010). Il apparaît indispensable, en écologie, d'examiner et de comprendre les facteurs à l'origine de la distribution spatiale des individus, des populations, des espèces et des communautés. La conservation, la restauration des habitats, la gestion du territoire découlent directement de notre compréhension de cette problématique spatiale (Tilman & Kareiva 1997).

L'étude de ces phénomènes relève du domaine de l'écologie spatiale (*spatial ecology*) dont l'objectif est de relier structures spatiales et dynamique des populations et des communautés. Elle rassemble à la fois les concepts de l'écologie du paysage (*landscape ecology*) et de l'écologie des populations et des communautés (*population ecology*) (Collinge 2010). De

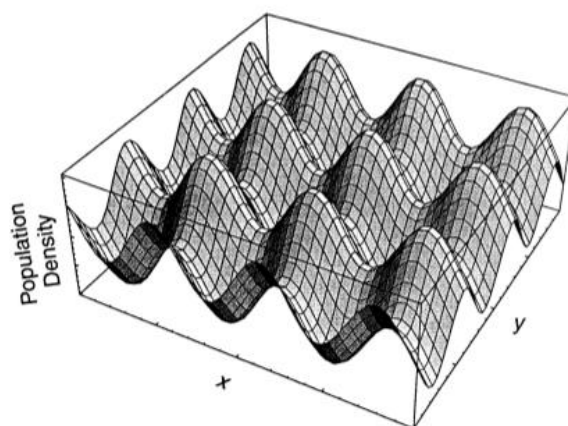


Figure 1 Densité spatiale de proies dans un modèle proie-prédateur où proies et prédateurs se déplacent par diffusion dans un environnement homogène. Les structures spatiales émergentes du simple fait des interactions proie-prédateur (d'après Holmes *et al.* 1994).

plus, lorsque les espèces considérées sont fortement mobiles, les comportements d'utilisation de l'espace, de dispersion ou de migration prennent une importance capitale dans la structuration spatiale des populations qui est abordée par l'écologie des déplacements (*movement ecology*). Enfin, elle est aussi en étroite relation avec la conservation puisqu'elle s'intéresse notamment à la problématique de la fragmentation et de la perte des habitats (Collinge 2010).

1.2. L'espace en écologie

La prise en compte de l'hétérogénéité spatiale tend indéniablement à compliquer l'étude et la modélisation des systèmes biologiques (Tilman & Kareiva 1997). L'espace n'est souvent pris en compte que de manière implicite et simplifiée. Par exemple, les premiers concepts de population postulent que les individus interagissent les uns avec les autres de manière égale et qu'ils partagent un environnement identique (Hanski 2010). Les modèles « démographiques » tels que les modèles de croissance logistique ne décrivent les potentialités du milieu que par le seul paramètre de capacité maximale d'individus que peut supporter le milieu. Dans les modèles matriciels de Leslie, là encore, les termes de passage d'un temps au suivant sont directement des taux de reproduction, de survie ou de mortalité sans que l'environnement biotique et abiotique ne soit directement pris en compte (Pavé 1994).

Une théorie fondatrice qui démontre le rôle critique de l'espace et l'importance de le prendre en compte de manière explicite est la théorie de la biogéographie insulaire développée par MacArthur (1967). Cette théorie prédit que la richesse spécifique d'un milieu insulaire est

fonction de l'immigration et de l'extinction d'espèces, l'immigration dépendant notamment de la distance à une source, en général le milieu continental, et de la taille de l'île. Cette théorie a ensuite été généralisée aux milieux fragmentés, chaque fragment isolé pouvant être considéré comme une 'île continentale'.

La théorie de la biogéographie insulaire sert également de base à la théorie des métapopulations (Levins 1969; Hanski 1998) qui explore les processus de structuration spatiale pour une espèce donnée. Une métapopulation est une population dont les individus sont distribués spatialement dans un habitat fragmenté. La sous-population occupant chaque fragment est régie par les processus habituels de dynamique des populations (reproduction et mortalité) et les individus descendant d'une génération se dispersent et colonisent les fragments plus ou moins distants avec des taux de succès qui dépendent de la distance depuis le fragment d'origine. La théorie des métacommunautés, similaire à celle des métapopulations, a pour objectif d'expliquer la distribution spatiale, l'abondance et les interactions entre plusieurs espèces en appliquant aux différents fragments les concepts d'écologie des communautés (Leibold *et al.* 2004). Les études de métacommunautés visent notamment à comprendre comment la fragmentation des habitats influence les interactions spécifiques.

Ces théories considèrent que l'espace est divisé de manière discrète sous forme de fragments d'habitats bien délimités et immergés dans une matrice de non-habitat. D'autres approches mathématiques reposant sur des équations différentielles telles que les modèles de type réaction-diffusion, modélisent les interactions individuelles (proie-prédateur, invasions biologiques, diffusion,...) dans un espace continu (Holmes *et al.* 1994).

L'ensemble de ces méthodes a amené des changements importants, en grande partie théoriques, dans l'interprétation et la compréhension des phénomènes écologiques (Hanski 2001). Cependant, sous leurs formes classiques, ces méthodes ne considèrent la dispersion que de manière simple. A titre d'exemple, les théories des métapopulations considèrent souvent la dispersion entre les fragments d'habitat comme une fonction à un ou deux paramètres (*e.g.* exponentielle négative) dépendante de la distance entre le fragment de départ et celui d'arrivée (Hawkes 2009). Parallèlement, les modèles qui font appel à des équations différentielles envisagent le plus souvent la dispersion des organismes par simple diffusion dans un environnement uniforme et considèrent l'espace comme homogène et isotrope *i.e.* possédant les mêmes propriétés dans toutes les directions (Cantrell *et al.* 2010). Cependant,

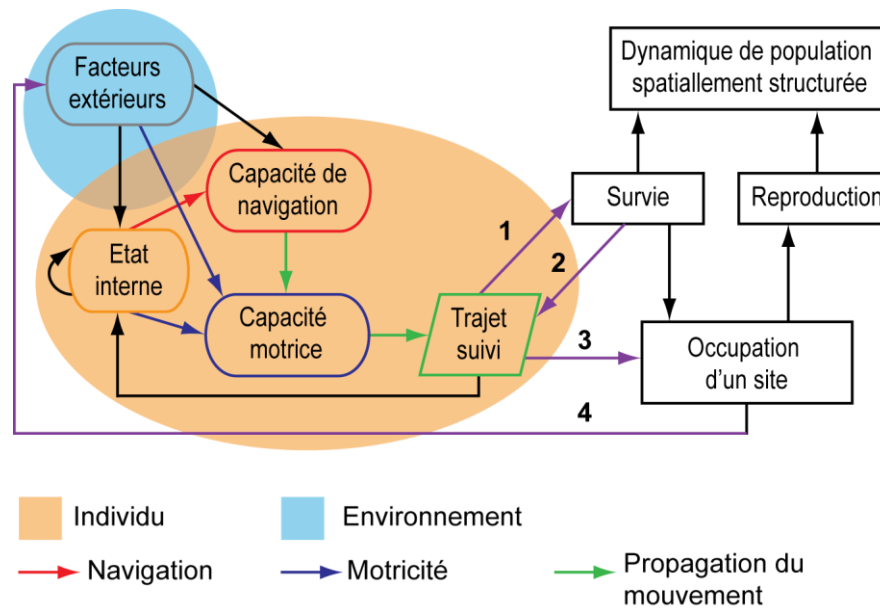


Figure 2 Représentation schématisée des processus impliqués dans la dynamique de la structuration spatiale d'une population (D'après Nathan *et al.* 2008; Revilla & Wiegand 2008). (1) Le trajet suivi affecte la survie. (2) La survie conditionne la structure spatio-temporelle du mouvement. (3) Le mouvement se fait en fonction de la disponibilité d'un site et modifie la dynamique spatiale de l'occupation des sites. (4) : L'occupation d'un site affecte l'environnement du site lui-même.

les organismes peuvent se disperser de manière bien plus complexe sous l'influence directe de l'environnement physique ou par décision en réponse à un stimulus externe. La dispersion dépend alors directement des caractéristiques du déplacement individuel qui joue un rôle déterminant dans la structuration spatiale des populations et communautés (Hawkes 2009; Morales *et al.* 2010).

1.3. L'écologie des déplacements

L'écologie des déplacements a pour ambition de fournir un cadre théorique qui permette d'unifier à la fois les causes, les mécanismes, les patrons et les conséquences de toutes les manifestations du mouvement (Nathan 2008; Hawkes 2009). Cependant, elle ne fournit pas au sens strict de cadre la reliant aux processus démographiques bien que les études des populations, des communautés et des écosystèmes requièrent la prise en compte explicite du déplacement (Revilla & Wiegand 2008). Un des enjeux importants dans ce domaine est donc de comprendre comment le comportement de déplacement influence la structure et la dynamique des populations (Figure 2). Les études qui intègrent à la fois écologie des déplacements et dynamique des populations sont encore rares (Holyoak *et al.* 2008). La

modélisation individu-centrée est une des méthodes qui est particulièrement bien adaptée pour répondre à ce type de question (Grimm & Railsback 2005).

1.4. La modélisation individu-centrée

Les modèles individu-centrés (MIC) simulent des systèmes (populations) comme étant composés d'agents discrets (individus ou groupes d'individus) dotés d'un ensemble de caractéristiques qui varient selon les agents. Le domaine d'application est vaste puisque ce type de modélisation est utilisé le plus souvent sous la dénomination de 'systèmes multi-agents' (SMA) en économie, en sciences sociales, en physique ou en intelligence artificielle. En écologie, ils sont de plus en plus utilisés (pour un article publié sur le sujet en 1990, on en compte 150 articles en 2004 ; DeAngelis & Mooij 2005). Là encore, le champ d'application est large puisque les MIC abordent des problématiques telles que la formation de patrons spatiaux, le déplacement, les liens entre bioénergétique et dynamique des populations, les relations interspécifiques, la dynamique des communautés, les processus évolutifs ou encore la gestion et la conservation des espèces (DeAngelis & Mooij 2005; Grimm *et al.* 2005). En écologie spatiale, les MIC spatialement explicites (MICSE) contribuent à la compréhension du rôle de l'hétérogénéité de l'environnement à différentes échelles spatiales sur la structuration des populations via les interactions locales et les déplacements individuels. Ils permettent de comprendre les connections entre processus, règles individuelles et patrons à large échelle qui sont les thèmes de l'écologie spatiale (DeAngelis & Mooij 2005).

Un intérêt majeur des MICSE est ainsi de permettre l'intégration directe et l'analyse des connaissances sur le déplacement individuel dans des modèles de populations (Kramer-Schadt *et al.* (2004); Heinz *et al.* (2007) ; Figure 3). Ce type de modèle permet de prendre en compte les règles qui gouvernent les déplacements à différents niveaux (*e.g.* simuler la dérive passive d'individus dans un champ vectoriel), et d'inférer les conséquences de ces règles au niveau populationnel (*e.g.* étudier l'effet de l'environnement sur le potentiel reproductif de populations).

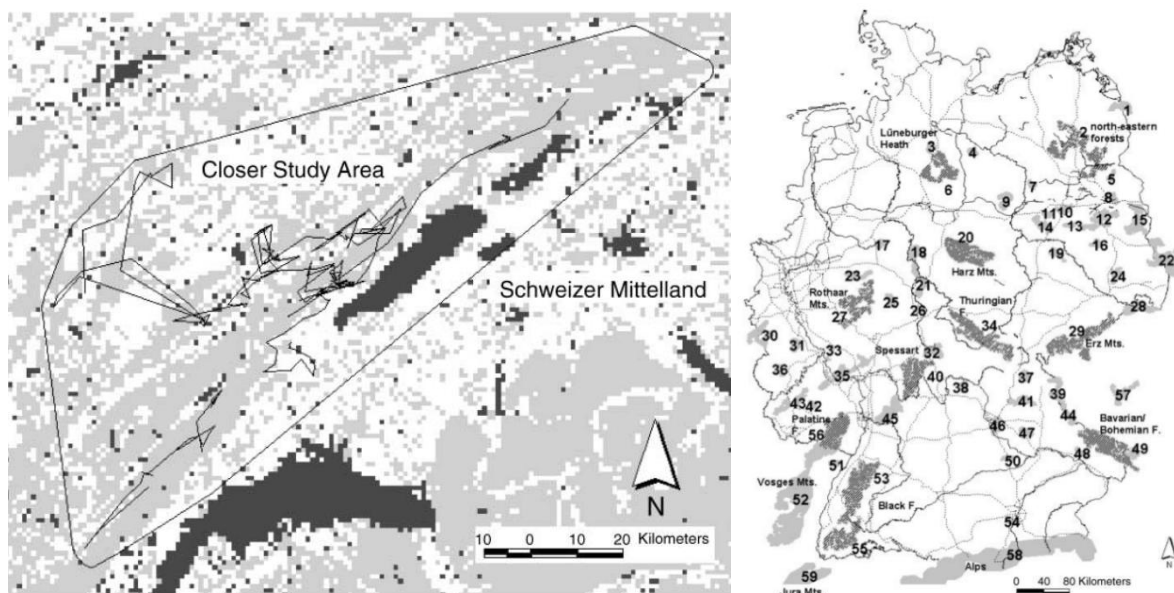


Figure 3 Déplacement de six lynx (*Lynx lynx*) dans les montagnes du jura suisse (à gauche). Les zones gris clair représentent les zones favorables à la dispersion et les zones gris foncé les barrières infranchissables. Les informations issues du suivi du déplacement de ces individus ont été utilisées pour déterminer les règles de dispersion d'un modèle individu-centré qui a permis de caractériser la connectivité de différents patches (numérotés à droite) à plus large échelle en vue d'une réintroduction de l'animal en Allemagne (d'après Kramer-Schadt *et al.* 2004).

2. Le déplacement et la migration

2.1. Le déplacement

Tous les organismes, au moins à certains stades, doivent se déplacer au cours de leur vie que ce soit par un moyen de locomotion actif ou par transport passif lié à un processus physique (Holyoak *et al.* 2008). Le déplacement individuel, défini comme un changement d'emplacement d'un individu au cours du temps, est impliqué dans la quasi-totalité des processus biologiques et écologiques, ceux-là même qui sont au cœur des problématiques qui se posent aujourd'hui (26 000 articles ont été publiés entre 1997 et 2007 sur le déplacement des organismes ; Holyoak *et al.* 2008) telles que la fragmentation des habitats, le changement climatique, les invasions biologiques ou la propagation de maladies (Nathan 2008). On observe une forte diversité des types de déplacements, avec différents niveaux de complexité selon les groupes taxonomiques concernés. La terminologie utilisée est tout aussi diverse et varie selon l'approche ou le domaine considéré. On peut distinguer quatre composantes essentielles (Nathan *et al.* 2008) : l'état interne de l'animal (Pourquoi se déplacer ?), la

capacité motrice (Comment se déplacer ?), la capacité de navigation d'un individu (Quand et où se déplacer ?) et les facteurs extérieurs affectant le déplacement.

L'« état interne » lié à la physiologie d'un individu et éventuellement à sa psychologie, motive le déplacement. Il peut s'agir de recherche de nourriture, d'évitement de prédateur, de recherche de partenaire, de gain énergétique ou encore d'apprentissage. L'importance relative des différentes motivations à se déplacer varie au cours de la vie de l'organisme et même sur des périodes très courtes (Nathan *et al.* 2008). La « capacité motrice » est l'aptitude de l'individu à se déplacer avec différents moyens (course, nage, vol, dérive,...) et selon différents modes (transport passif, autopropulsion,...). La « capacité de navigation » est l'aptitude de l'individu à se positionner et s'orienter dans le temps et/ou dans l'espace.

2.2. La migration

Le terme de migration est utilisé pour décrire en biologie de nombreux types de déplacements : de l'expansion spatiale des plantes aux mouvements verticaux du plancton en passant par les excursions saisonnières des oiseaux ou des papillons (Nathan *et al.* 2008). Tous les scientifiques ne s'accordent pas sur ce qu'est ou n'est pas la migration. De fait, la migration a évolué de manière répétée et indépendante dans les différents groupes taxonomiques (Alerstam *et al.* 2003; Pulido 2007; Roff & Fairbairn 2007) et on retrouve des animaux migrateurs dans toutes les branches majeures du règne animal : poissons, crustacés, amphibiens, reptiles, insectes, mammifères (Bowlin *et al.* 2010). Elle s'effectue en volant, en nageant, en marchant ou même passivement et les distances parcourues varient de quelques millimètres à plusieurs dizaines de milliers de kilomètres. Il existe donc de nombreuses variations dans les manifestations de la migration (Table 1) et il est difficile d'envisager une définition unique. Tout juste est-il possible de dégager quelques particularités qui la différencient des autres formes de déplacement mais qui selon les taxons (ou les scientifiques qui les étudient) peuvent ne pas être vérifiées (Dingle & Drake 2007).

Comme pour de nombreuses formes de déplacement, une des motivations de la migration est la variation dans l'espace et dans le temps de la distribution des ressources (Nathan *et al.* 2008). Cependant, à la différence du « déplacement alimentaire » (*foraging*), la migration engendre un déplacement hors du domaine vital si celui existe (la question de son existence n'est pas toujours évidente). S'il n'existe pas, alors il s'agit le plus souvent de « nomadisme ». Ce déplacement hors du domaine vital engendré par la migration peut parfois prendre des proportions spectaculaires (Table 2). La migration peut requérir des adaptations

physiologiques et comportementales pour un déplacement prolongé qui diffèrent de celles requises quotidiennement pour assurer la survie et la reproduction (Ramenofsky & Wingfield 2007; Hobson & Norris 2008).

Par ailleurs, la migration a souvent lieu entre des habitats dont la qualité varie de manière asynchrone et le déplacement permet alors leur exploitation lorsqu'ils sont favorables. Il y a donc une notion anticipative (*preemptive*) du changement des ressources (Ramenofsky & Wingfield 2007). L'exploitation de ces habitats favorables confère un avantage à la migration puisqu'elle permet de meilleures conditions développementales, physiologiques ou reproductives. Tandis qu'elle qualifie une forme de mouvement individuel, les fonctions et les bénéfices de la migration sont donc plutôt à identifier par un avantage évolutif au niveau populationnel.

Une autre particularité régulièrement observée, est qu'un individu migrant peut traverser un habitat a priori favorable sans nécessairement s'y établir. Tandis que dans les autres cas où un individu s'aventure hors du domaine vital (*e.g.* relocalisation à grande échelle ; *ranging*), il va en général s'établir sur un nouvel habitat favorable lorsqu'il va le rencontrer. Il y a donc un certain déterminisme spatial du but migratoire étroitement lié à la notion d'anticipation (Dingle & Drake 2007).

La migration peut également mettre en jeu des habitats de nature complètement différente, comme des habitats de reproduction et des habitats d'alimentation (Marra *et al.* 2010). Dans cette situation, la migration implique un déplacement hors de la zone de reproduction puis un retour vers cette zone et consiste généralement en des déplacements plus ou moins longs, saisonniers et répétés entre zones de reproduction et d'alimentation (Marra *et al.* 2010).

Alors que le déplacement exploratoire sans but précis entraîne communément une dispersion au niveau populationnel (celle envisagée par les modèles classiques de métapopulations), la migration est plutôt unidirectionnelle (Dingle & Drake 2007). La migration est donc généralement orientée au contraire de la dispersion qui a tendance à augmenter les distances entre les individus.

Finalement, la migration est un déplacement complexe qui repose sur une motivation (« état interne»), une « capacité locomotrice » et/ou une « capacité de navigation» qui diffèrent généralement de celles mises en jeu dans d'autres formes de déplacements (Ramenofsky & Wingfield 2007). Ces particularités affectent la manière dont la migration

influence la structure spatiale des populations. Sa considération pose donc un défi en écologie spatiale comme en biologie de la conservation des espèces migratrices (Wilcove & Wikelski 2008).

2.3. La migration en écologie spatiale

Etudier la dynamique des populations des espèces migratrices et ses relations avec l'espace et l'environnement est complexe car les populations interagissent entre elles sur les lieux de reproduction, de migration et d'alimentation aux caractéristiques propres (Taylor & Norris 2010). Ces particularités relatives aux espèces migratrices limitent l'application des modèles classiques tels que les modèles de métapopulation (Taylor & Norris 2010). Ces derniers se concentrent sur la dispersion entre des sites ou des habitats d'individus appartenant à des populations résidentes. Dans le cas de populations migratrices, les individus migrent régulièrement entre des sites occupés ou non selon le stade du cycle de vie. Ces sites, souvent de nature différentes, forment ainsi des "réseaux migratoires", un individu devant occuper successivement un ensemble de sites au cours d'un même cycle pour survivre. Une telle contrainte n'est généralement pas prise en compte par les modèles classiques de métapopulation. De plus, chez les espèces migratrices, les individus qui interagissent sur un même site peuvent provenir potentiellement de plusieurs populations aux caractéristiques différentes alors que les concepts de métapopulation considèrent classiquement une population unique par site (Taylor & Norris 2010). Enfin, la théorie de métapopulation ne considère la dispersion qu'entre des fragments isolés d'un même habitat, alors que les habitats utilisés par les espèces migratrices peuvent être de nature extrêmement différentes (Hanski 2010).

Chez les espèces migratrices, il importe donc de caractériser finement ces réseaux migratoires pour comprendre leur influence sur la dynamique des populations (Taylor & Norris 2010). Ces sites étant parfois très éloignés les uns des autres, il est souvent difficile d'en évaluer la connectivité qui, de plus, peut varier dans le temps (Taylor & Norris 2010). La compréhension du déplacement et des processus qui le gouverne est donc essentielle pour appréhender la dynamique des populations des espèces migratrices.

Table 1 Variations dans les types de migration et leurs descriptions (d'après Dingle & Drake 2007).

Niveau de variation	Type
Organisme	Systématique, Facultative, Partielle, Différentielle
Espace	Aller-retour, Boucle, Aller-simple, Altitudinale, Nomade
Temps	Saisonnière, Soudaine
Moyen	Active, Passive

Systématique : migration systématique

Facultative : en réponse à une modification des conditions locales

Partielle : une partie seulement de la population effectue la migration

Différentielle : tous les individus ne suivent pas les mêmes patrons de migration (e.g. sexe dépendance, âge dépendance)

Aller-retour : migration dans les deux sens entre deux sites dans les deux sens en utilisant le même trajet

Boucle : migration entre deux sites dans les deux sens en utilisant deux trajets différents

Aller-simple : migration d'un site vers un autre dans un seul sens

Altitudinale : migration en altitude

Nomade : migration qui ne suit pas de routes ou de patrons réguliers mais qui relie des sites de reproduction aux conditions favorables de manière éphémère

Saisonnière : migration en synchronie avec le cycle annuel, les migrations ayant lieu à chaque saison

Soudaine : mouvement occasionnel et irrégulier d'une proportion significative de la population vers des sites de reproduction inhabituels

Table 2 Records de migrations observés dans le règne animal (d'après Nebel 2012).

Plus petite espèce	1-2 mm de long	Zooplancton (copépodes, larves de crabes, ...)
Plus grande espèce	24-27 mm de long	Baleine Bleue (<i>Balaenoptera musculus</i>)
Plus longue migration de mammifère	8 500 km	Baleine à bosse (<i>Megaptera novaeangliae</i>)
Plus longue migration d'un insecte	4 750 km	Papillon Monarque (<i>Danaus plexippus</i>)
Plus longue boucle de migration	80 000 km	Sterne Arctique (<i>Sterna paradisaea</i>)
Plus haute altitude de migration	9 000 m d'altitude	Oie à tête barrée (<i>Anser indicus</i>)

3. Les tortues marines

3.1. Les espèces de tortues marines

Les tortues marines sont un exemple emblématique d'espèces pouvant entreprendre des déplacements sur de larges distances (Hays 2008). Ce sont des vertébrés tétrapodes anapsides (absence de fosse temporale) et amniotes (présence d'un sac amniotique protégeant l'embryon). Elles font partie de la classe des sauropsides qui regroupe les oiseaux et une partie des reptiles. Ces derniers ne constituent pas un groupe monophylétique mais le terme reste cependant d'usage courant, les reptiles ayant en commun l'ectothermie et la poikilothermie, traits qu'ils partagent avec les amphibiens (Russell *et al.* 2005). L'ordre des testudines regroupe l'ensemble des tortues terrestres, aquatiques (dulçaquicoles) et marines. Celui-ci est notamment caractérisé par la présence d'une carapace, exosquelette formé par excroissance des os de la colonne vertébrale et de la cage thoracique (Li *et al.* 2008). Selon une étude récente (Lyson *et al.* 2012), les tortues seraient plus proches des lépidosauriens (lézards) que des archosauriens (oiseaux et crocodiles) au niveau phylogénétique. La superfamille des *Chelonioidea* regroupe les sept espèces de tortues marines : la tortue verte *Chelonia mydas*, la tortue caouanne *Caretta caretta*, la tortue imbriquée *Eretmochelys imbricata*, la tortue olivâtre *Lepidochelys olivacea*, la tortue de Kemp *Lepidochelys kempii*, la tortue à dos plat *Natator depressus* et la tortue luth *Dermochelys coriacea*. L'existence d'une huitième espèce, la tortue noire *Chelonia agassizii*, proche de la tortue verte, fait débat (Bowen & Karl 2000). La tortue luth est la seule espèce appartenant à la famille des dermochélidés, les autres appartenant à la famille des chélonidés. L'ensemble des espèces sont considérées menacées sur la liste rouge de l'UICN et trois sont en danger critique d'extinction : la tortue luth, la tortue imbriquée et la tortue de Kemp.

3.2. L'espace dans le cycle de vies des tortues marines

Le cycle de vie des tortues marines se déroule à de larges échelles temporelles et spatiales (Godley *et al.* 2008) qui impliquent à la fois une partie marine (la zone océanique et la zone néritique) et une partie terrestre (la plage de ponte ; Figure 4). Dès les premiers stades, l'espace joue un rôle important dans l'histoire de vie des tortues marines. Après une période d'incubation d'environ deux mois, les nouveau-nés émergent du sable et regagnent l'océan. Seules les femelles adultes reviendront à nouveau sur la plage lors de la ponte. L'émergence des nouveau-nés est suivie d'une période dite de « nage frénétique » (« swimming frenzy ») pendant laquelle l'activité de nage des nouveau-nés est soutenue (Frick 1976; Salmon &

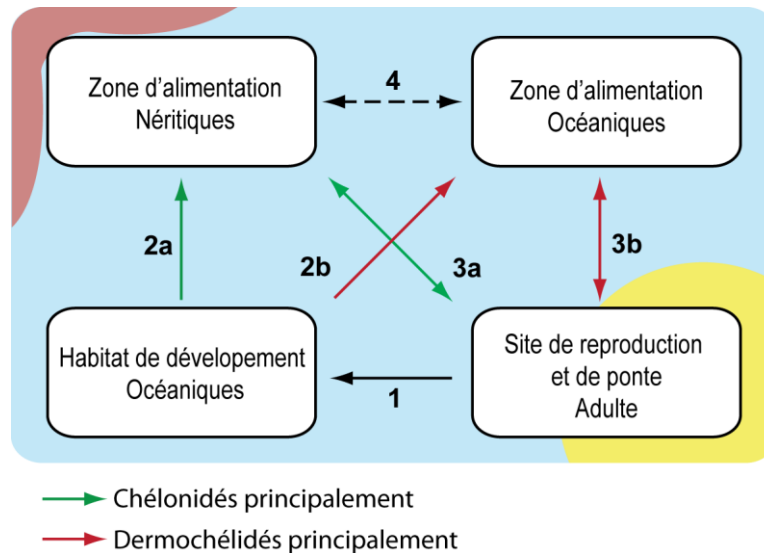


Figure 4 Représentation schématique simplifiée du cycle de vie des tortues marines (d'après Musick & Limpus 1997; Hawkes *et al.* 2009). (1) Après l'incubation et l'éclosion, les nouveau-nés rejoignent la zone océanique qui sert d'habitat de développement, essentiellement en dérive passive, pour les juvéniles de premier stade. (2) Après le recrutement juvénile, les juvéniles immatures s'établissent soit (2a) dans la zone néritique soit (2b) dans la zone océanique jusqu'à atteindre la maturité sexuelle. (3) En tant qu'adulte, les femelles se rendent alors sur leur plage de naissance (migration pré-reproductive) pour pondre à plusieurs reprises. Puis elles rejoignent à nouveau leur site d'alimentation auquel elles sont généralement fidèles (migration post-reproductive). Le cycle migratoire reproductif des femelles va alors se répéter à plusieurs années d'intervalles (intervalle de remigration) tout au long du cycle de vie adulte. Le cycle spatial des mâles moins étudié est probablement plus flexible. Si les chélonidés fréquentent majoritairement la zone néritique après le recrutement (Table 3), de nombreuses variations sont cependant observées selon les espèces et les régions du monde.

Wyneken 1987; Davenport *et al.* 1997). Cette période dont la durée varie entre 24 à 72h (Wyneken & Salmon 1992; Chung *et al.* 2009) serait un moyen de rejoindre rapidement les courants océaniques et de s'éloigner des côtes où le risque de prédation est plus important. Passé cette période, l'activité de nage diminue rapidement (Okuyama *et al.* 2009).

Les juvéniles demeurent alors dans le milieu océanique pendant plusieurs années. Cette phase de leur cycle de vie, longtemps restée la moins renseignée, est surnommée les « années perdues » (« lost-years » ; Carr 1952) ou la « décade perdue » (« lost decade » ; Musick & Limpus 1997). Les efforts de recherche ont depuis permis de lever en partie le voile sur cette phase du cycle de vie des tortues marines. Pendant cette phase, les juvéniles de premier stade dérivent sur de grandes distances le long des champs de courants océaniques (Carr 1986). Chez certaines espèces, ce cycle de développement se déroule à l'échelle d'un bassin

océanique. C'est le cas, par exemple, des tortues caouannes dans l'océan Atlantique (Bolten 2003) et l'océan Pacifique (Bowen *et al.* 1995; Bowen & Karl 2007; Boyle *et al.* 2009).

Après ce premier stade de dérive, les juvéniles rejoignent des zones d'alimentation pour achever leur croissance et leur développement (Musick & Limpus 1997). Ces zones d'alimentation peuvent être néritiques et/ou océaniques et la nature du régime alimentaire varie selon l'espèce considérée (Table 3). On parle alors de « recrutement juvénile ». A titre d'exemple, la tortue verte immature devient herbivore et se nourrit essentiellement de phanérogames sur les prairies marines ou d'algues sur les tombants récifaux (Bjorndal 1980). La tortue imbriquée côtoie les récifs coralliens et se nourrit notamment d'algues, d'éponges, de corail mou (Carr & Stancyk 1975). La tortue luth demeure océanique et son régime alimentaire est constitué principalement de méduses (Duron-Dufrenne 1987). Chez certaines espèces, comme la tortue caouanne, plusieurs stratégies alimentaires peuvent coexister, y compris au sein d'une même population (McClellan & Read 2007; Mansfield *et al.* 2009; McClellan *et al.* 2010). Certains individus demeurent océaniques et se nourrissent le long de fronts océaniques, plus riches en proies, qui sont engendrés par la dynamique océanique de méso-échelle tandis que d'autres s'établissent dans la zone néritique. La coexistence des deux stratégies au sein d'une même population s'explique par le fait que la stratégie néritique permettrait des conditions de croissance et de développement plus favorables mais augmenterait cependant le risque de prédation (Peckham *et al.* 2011). Dans la plupart des situations où les coûts et bénéfices sont soumis à des pressions contradictoires, il existe un équilibre stable permettant le meilleur compromis. Ici la situation paraît différente dans la mesure où il y aurait plusieurs pics d'équilibre stables (ou un continuum de solutions favorables) permettant la coexistence des deux stratégies.

Table 3 Habitat des tortues marines du Sud-ouest de l'océan Indien : alimentation principale après recrutement, habitat des immatures et des adultes (zone néritique ou océanique), localisation régionale des principaux sites de ponte et des principaux sites d'alimentation des adultes pour les 5 espèces de tortues marines présentes dans le SOOI.

Espèce	Verte <i>Chelonia mydas</i>	Caouanne <i>Caretta caretta</i>	Imbriquée <i>Eretmochelys imbricata</i>	Luth <i>Dermochelys coriacea</i>	Olivâtre <i>Lepidochelys olivacea</i>
Sites de pontes	Iles éparses, Aldabra, Mayotte, Mohéli	Afrique du Sud, Mozambique, Madagascar	Seychelles	Afrique du Sud	Kenya
Sites d'alimentation (Adulte)	Afrique de l'Est, Madagascar	Afrique du Sud au Kenya, Madagascar	Afrique de l'Est, Madagascar	Courant et rétroflexion des Aiguilles	-
Alimentation	Phanérogames	Invertébrés	Eponges, Algues, Corail	Méduses, Tuniciers	Crustacés
Habitat (Immature)	Néritique	Océanique et néritique	Océanique et néritique	Océanique	Océanique et néritique
Habitat (Adulte)	Néritique	Néritique	Néritique	Océanique	Océanique et néritique

Lorsque les tortues marines atteignent la maturité sexuelle, elles rejoignent généralement leur site de naissance (philopatrie ; Miller 1997; Brothers & Putman 2013). Celui-ci pouvant être éloigné de plusieurs milliers de kilomètres : la migration est parfois spectaculaire. Les facteurs qui déclenchent la migration sont encore assez mal connus. L'accouplement peut avoir lieu sur le site d'alimentation, durant la migration ou à proximité de la plage de ponte (Miller 1997). Une fois le site de ponte atteint, les femelles montent sur la plage pour pondre plusieurs dizaines d'œufs (50 à 150 selon les espèces). Au cours d'une saison de ponte individuelle, une femelle peut pondre jusqu'à quinze fois entre 10 et 30 jours d'intervalles. Selon les sites, la saison de ponte peut être limitée dans le temps ou continue tout au long de l'année. Les conditions de températures et d'hydrométrie influencent notamment cette saisonnalité (Mortimer 1990). Après la reproduction, les adultes rejoignent les sites d'alimentation. Plusieurs études ont montré que les tortues marines font preuve d'un certain degré de fidélité au site d'alimentation (Broderick *et al.* 2007; Schofield *et al.* 2010), bien que celle-ci ne semble pas être systématique. La migration des tortues vertes de l'île d'Ascension (océan Atlantique) vers les côtes brésiliennes demeure l'exemple le plus représentatif des capacités migratoires des tortues marines (Mortimer & Carr 1987). La situation géographique

et la connectivité migratoire entre les sites de ponte et les sites d'alimentation gouvernent ainsi la dynamique spatiale des tortues adultes (Godley *et al.* 2010).

3.3. Migration des tortues marines

De manière générale, les reptiles ont un métabolisme de base assez bas et des capacités limitées pour des efforts soutenus, ce qui limite leur aptitude migratoire (Southwood & Avens 2010). Ainsi, qu'ils soient terrestres, semi-aquatiques ou marins, la vaste majorité des reptiles migrants ne se déplacent que sur de courtes distances (Serpents et Lézards : <10km, Crocodiles : <65km). Les tortues terrestres et les tortues dulçaquicoles entreprennent également des migrations relativement modestes (<30km), le plus souvent pour pondre ou en réponse à des variations saisonnières de l'environnement ou de la disponibilité des ressources (Southwood & Avens 2010). Les tortues marines font donc figure d'exception et leurs capacités migratoires contrastent avec celles des autres reptiles. Plusieurs raisons expliquent cette différence. Le coût de la locomotion, en terme d'énergie nécessaire pour se déplacer, est de manière générale nettement inférieur pour les animaux marins que pour les animaux terrestres ou semi-aquatiques (Schmidt-Nielsen 1972). De plus, les adaptations morphologiques et comportementales des tortues marines au milieu aquatique leur confèrent une capacité de nage efficace : les tortues marines ont un corps fuselé qui minimise la traînée, les nageoires antérieures rigides permettent la propulsion et les membres postérieurs contrôlent l'élévation et la direction (Davenport *et al.* 1984; Wyneken 1997). Cependant, le coût de la locomotion reste largement supérieur à celui des poissons, notamment parce que les tortues sont contraintes par la respiration en surface (Southwood & Avens 2010). Le système respiratoire des tortues marines est cependant adapté pour de longues apnées : leur capacité pulmonaire est supérieure à celle des autres reptiles et leurs poumons sont divisés en plusieurs chambres d'aspect spongieux, ce qui augmente la surface d'échange gazeux. L'ensemble de ces adaptations confèrent aux tortues marines une capacité de locomotion unique chez les reptiles. De plus, elles possèdent des capacités d'orientation qui leur permettent de retrouver leur site de ponte pourtant éloigné de plusieurs centaines de kilomètres. Le champ géomagnétique (Luschi *et al.* 2007; Lohmann *et al.* 2008; Benhamou *et al.* 2011) est une source d'information importante, mais d'autres sources, notamment olfactives et éventuellement visuelles sont probablement aussi impliquées. Les mécanismes précis qui permettent aux tortues marines de retrouver le site de ponte sont loin d'être complètement identifiés.

3.4. Enregistrement des déplacements

De manière générale, les avancées technologiques récentes de la biotélémétrie permettent de localiser à distance les animaux et de mesurer certains paramètres physiologiques, comportementaux et énergétiques (Cooke *et al.* 2004). Ces techniques ont ainsi permis l'accès à une information qu'il n'était pas possible d'avoir autrement. Pour enregistrer le déplacement des tortues marines, la télémétrie satellitaire, de type Argos notamment, est la technique la plus utilisée.

Les premiers enregistrement par satellite de déplacements de tortues marines ont été fait sur des tortues caouannes et des tortues luths dans les années 1980 (Stoneburner 1982; Duron-Dufrenne 1987). Depuis, environ 80% des études n'ont porté que sur 3 espèces (la tortue caouanne, la tortue verte et la tortue luth) et 75% concernent des adultes (Godley *et al.* 2008). Le déploiement de balises sur des adultes est privilégié car les chances de succès sont supérieures à ce stade où la mortalité est faible (Shillinger *et al.* 2012). De plus, il est possible de placer sur des adultes des balises de taille plus importante, équipées de nombreux capteurs et de batteries plus performantes permettant des enregistrements sur une durée plus longue. A contrario, les chances de succès et les possibilités de mesure sont moindres chez les juvéniles. En effet, la croissance importante chez certaines espèces rend souvent difficile la pose et le maintien de balise et de nombreux essais en laboratoires s'avèrent nécessaires (Mansfield *et al.* 2012). Les avancées technologiques récentes permettent aujourd'hui d'équiper des individus de taille de plus en plus petite. Les fabricants sont maintenant capable de produire des balises de type Argos de très petite taille (ca. 40x40x20mm pour 35g). Ces progrès doivent permettre de mieux comprendre la dynamique spatiale des juvéniles jusqu'ici moins étudiée (Hazen *et al.* 2012; Seminoff 2013). De plus, outre le suivi par satellite, d'autres techniques récentes telles que les analyses par des isotopes stables permettent d'étudier la répartition spatiale des animaux et celle des tortues marines en particulier (Hobson & Norris 2008; Seminoff 2013).

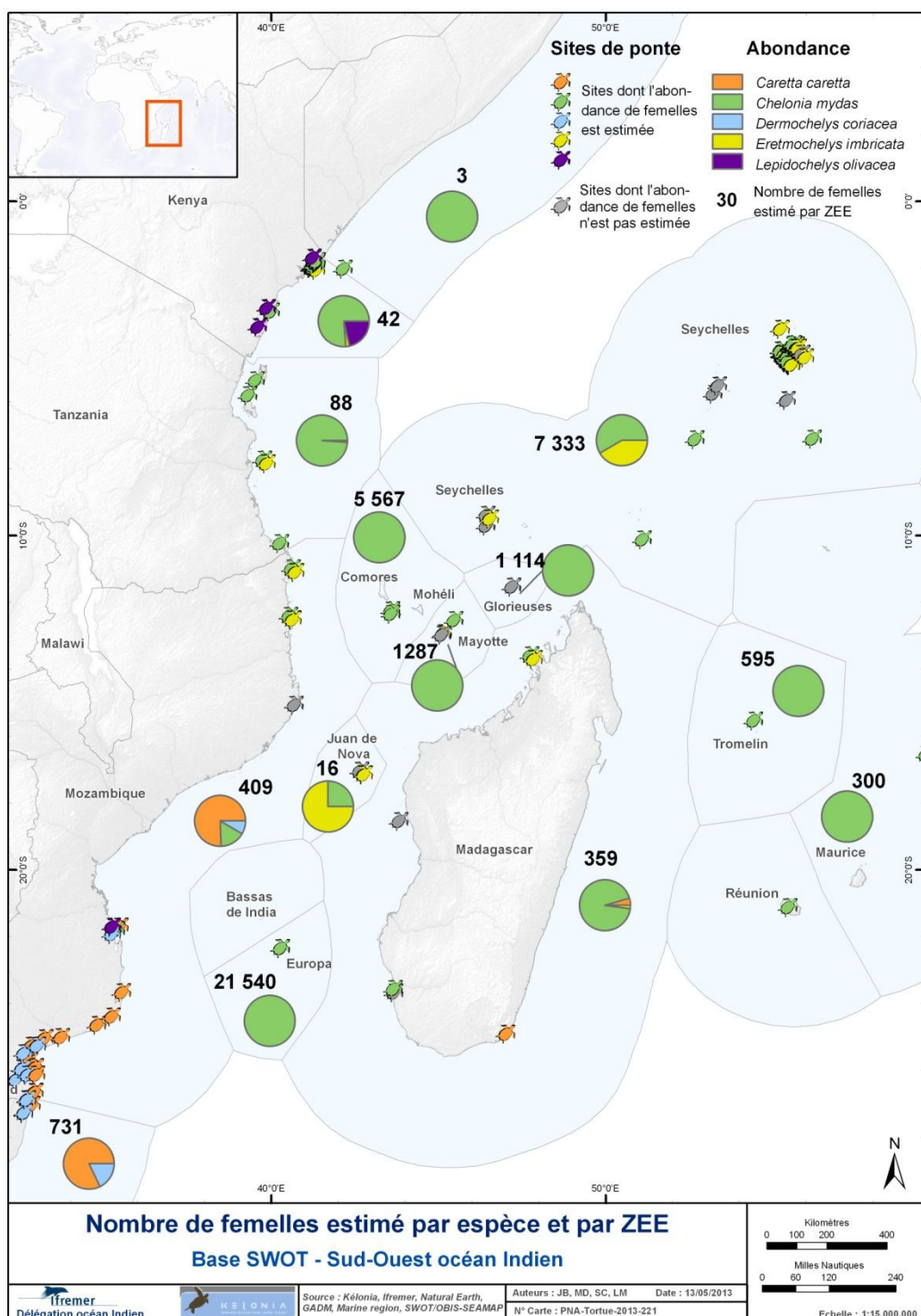


Figure 5 Localisation des sites de pontes des cinq espèces de tortues marines présentes dans le SOOI et nombre annuel de femelles estimées par ZEE (source : Ifremer/Kélonia ; Halpin *et al.* 2009). Les tortues imbriquées et olivâtres sont les plus septentrionales et les tortues caouannes et luths sont les plus australes. La tortue verte est l'espèce la plus abondante dans la région.

4. Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’océan

Indien : état des lieux

Cinq espèces de tortues marines nidifient dans le Sud-Ouest de l’Océan Indien (SOOI) : la tortue verte, la tortue caouanne, la tortue imbriquée, la tortue olivâtre et la tortue luth. La tortue imbriquée et la tortue olivâtre sont les plus septentrionales. La tortue caouanne et la tortue luth sont les plus australes. La tortue verte est l’espèce la plus abondante dans la région. La répartition spatiale des sites de ponte par espèce est représentée sur la Figure 5. La Table 3 résume les principales caractéristiques de chaque espèce présente dans le SOOI : régime alimentaire, habitat des immatures et des adultes, localisation des principaux sites de ponte et sites d’alimentation.

4.1. La tortue verte

Les sites de ponte des tortues vertes sont répartis entre Europa et les Seychelles (Figure 5). Les sites les plus importants sont en milieu insulaire : les îles éparses (à l’exception de Juan de Nova), Aldabra et Cosmoledo (Seychelles), Mayotte (France) et Mohéli (Comores). Certains sites moins importants sont répartis sur la côte est-africaine, entre le Mozambique et le Kenya ainsi que sur la côte malgache. La Table 4 donne le nombre annuel de femelles en ponte pour les sites identifiés de la région. Ces sites ont été identifiés depuis plusieurs décennies (Hughes 1973; Frazier 1975; Mortimer 1984; Le Gall *et al.* 1986). En dénombrant le nombre de traces laissées par les femelles lors de la ponte sur la plage, l’évolution à long terme du nombre de pontes peut être estimée. Les populations des Glorieuses et d’Aldabra autrefois exploitées commercialement ont retrouvé des effectifs plus conséquents en quelques dizaines d’années (Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.* 2011b). En revanche, sur d’autres sites comme Juan de Nova ou La Réunion, qui par le passé abritaient des populations importantes de tortues vertes nidifiantes, le nombre de pontes reste à ce jour sporadique (Ciccione & Bourjea 2006; Lauret-Stepler *et al.* 2007). Sur les sites les plus importants, les pontes ont lieu en continu tout au long de l’année avec une saison préférentielle pendant laquelle leur nombre est plus important : le pic de ponte. Ce pic, bien que saisonnier pour un même site, n’a pas lieu au même moment pour l’ensemble des sites (Lauret-Stepler *et al.* 2007). Ni la position géographique des sites, ni la structure génétique des populations de la région ne semble suffire à expliquer complètement le moment auquel survient ce pic. L’analyse de l’ADN mitochondrial de femelles sur 10 sites de ponte (Bourjea *et al.* 2007b) a démontré l’existence d’au moins deux stocks génétiques, un dans le Nord (Mohéli, Mayotte,

les Glorieuses, Iranja, Seychelles et Tromelin) et un dans le Sud (Europa, Juan de Nova) du Canal du Mozambique, ainsi qu'une connectivité récente avec les populations de l'Atlantique pour le stock génétique du Sud (Figure 6). Les îles granitiques des Seychelles pourraient abriter un troisième stock génétique (Taquet 2007; Bourjea *et al.* In Prep.-c). La structure génétique de la population nidifiante d'Europa diffère donc de celle de Tromelin, bien que le pic de ponte ait lieu en été austral pour ces deux populations nidifiantes. Inversement, Tromelin fait partie du même stock génétique que les îles du Nord du Canal Mozambique pour lesquelles le pic a lieu juste avant l'hiver austral (Lauret-Stepler *et al.* 2007).

Les sites d'alimentation de tortues vertes adultes qui se nourrissent essentiellement sur les herbiers marins sont situés le long des côtes est-africaines et malgaches (Okemwa *et al.* 2004; Muir 2005; Fulanda *et al.* 2007). Certaines îles comme l'archipel des Comores (Ballorain *et al.* 2010) abritent aussi des herbiers importants où s'alimentent des adultes et des juvéniles. Des juvéniles néritiques sont aussi observés là où les surfaces d'herbiers sont plus restreintes comme à La Réunion ou dans les lagons des îles Eparses mais les adultes en alimentation y sont assez peu nombreux. Les tortues peuvent alors se nourrir d'algues rouges sur les fonds jusqu'à -30m comme à la Réunion (Ciccione 2001).

La connectivité entre les sites de pontes et les sites d'alimentation n'a été que faiblement étudiée jusqu'à maintenant. Avant l'avènement de la télémétrie satellitaire, la seule méthode consistait à marquer les tortues de manière individuelle sur le site de ponte, le plus souvent à l'aide d'une bague métallique fixée à la nageoire et d'attendre un retour d'observation des bagues. A l'aide de cette technique, Le Gall and Hughes (1987) ont étudié la connectivité migratoire des tortues vertes au départ des îles de Tromelin et d'Europa (Figure 7). Les sites d'alimentation, situés en moyenne entre 300 et 2250 km du site de ponte, sont répartis pour la plupart sur la côte malgache, au sud-ouest et au nord de l'île notamment. Maurice est également un site d'alimentation pour les femelles de Tromelin. L'Afrique du Sud et La Réunion font également partie des lieux où une bague a été relue. En se basant sur les délais de relecture les plus courts, Le Gall and Hughes (1987) ont estimé une vitesse de migration de l'ordre de 26 km.jour⁻¹. Le marquage individuel est cependant limité par le faible taux de relecture et le biais lié à l'effort de relecture. A titre d'exemple, aucune bague n'a été relue sur la côte est-africaine qui abrite pourtant de nombreux herbiers. De plus la relecture des bagues ne renseigne pas sur le trajet migratoire contrairement à la télémétrie satellitaire. Avant 2009, quatre balises ont été déployées sur des tortues vertes adultes au départ des îles éparses pour suivre les migrations post-pontes (Roos *non-publié*, Figure 8). Celles-ci ont démontré la

connectivité avec les zones d'alimentation du Mozambique pour les sites de ponte de Juan de Nova et de Mayotte et ont confirmé la connexion entre Madagascar et le site de Tromelin. Des études de suivi par satellite ont également été menées plus récemment à partir de ces sites de ponte côtiers au Kenya (14 balises ; WWF/KWS; www.seaturtle.org/tracking/?project_id=307) ou en Tanzanie (7 balises ; SeaSense ; www.seaturtle.org/tracking/index.shtml?project_id=760). Elles ont montré que les femelles en ponte dans ces sites migrent et s'alimentent majoritairement le long de la côte est-africaine (Tanzanie, Kenya, Somalie). Le reste des programmes de suivi par satellite de tortues vertes dans le SOOI sont des expériences de « homing » : des femelles adultes sont capturées sur les plages de ponte, déplacées à plusieurs dizaines de kilomètres puis suivies pour étudier leur capacité à retrouver leur site de ponte. Certains individus ont été équipés d'un aimant pour déterminer le rôle du géomagnétisme dans leurs mécanismes de navigation. Des expériences de ce type ont été menées sur Europa (Girard *et al.* 2006), Mayotte (Luschi *et al.* 2007) et les Glorieuses (Benhamou *et al.* 2011). Outre le rôle du géomagnétisme dans la navigation des tortues marines, ces expériences ont montré que les tortues vertes n'ont pas la capacité de « compenser » l'action des courants qui les dévient (Girard *et al.* 2006; Luschi *et al.* 2007), c'est à dire d'anticiper la déviation en adoptant une direction de nage biaisée de manière à compenser l'effet du courant. Elles sont en revanche capables de « corriger » l'action des courants, c'est à dire de redéfinir leur direction de nage a posteriori de manière à la faire coïncider avec la direction du but. Par conséquent, la dynamique océanique de méso-échelle et subméso-échelle, particulièrement complexe dans le Canal du Mozambique (Sudre *et al.* 2013), doit jouer un rôle important dans la migration des tortues vertes dans la région (Benhamou *et al.* 2011). Des individus adultes ont aussi été suivis par satellite ou par radiopistage pour étudier leur comportement spatial en phase d'alimentation, mais ces études sont à l'échelle locale d'un site (Taquet 2007; Ballorain *et al.* 2010; Ballorain *et al.* 2013). Concernant les tortues vertes juvéniles, peu d'études ont été menées sur leurs déplacements dans la région (Pelletier *et al.* 2003).

Table 4 Nombre annuel de tortues vertes femelles en ponte pour les sites identifiés du Sud-ouest de l'océan Indien.

Site	Aire d'estimation	Nombre estimé de femelles par an	Sources
Europa	100%	6 000-11 000	Le Gall <i>et al.</i> (1986)
Aldabra	100%	3 000-5 000	Mortimer <i>et al.</i> (2011b)
Mayotte	100%	3 000-5 000	Bourjea <i>et al.</i> (2007a)
Mohéli	6 plages	4 410	Bourjea <i>et al.</i> (In prep.-b)
Tromelin	100%	1 430	Lauret-Stepler <i>et al.</i> (2007)
les Glorieuses	60%	1 480	Lauret-Stepler <i>et al.</i> (2007)
Tanzania	100%	120-150	Muir (2005)
Iranja	100%	100-150	Bourjea <i>et al.</i> (2006)
Juan de Nova	100%	<80	Lauret-Stepler <i>et al.</i> (2010)
Seychelles (Except Aldabra)	-	13-24	Mortimer <i>et al.</i> (2011a)
Mozambique (Vamizi Island)	85%	50	Garnier <i>et al.</i> (2012)
La Réunion	All	<5	Ciccione and Bourjea (2006)
Kenya	inconnue	inconnu	Okemwa <i>et al.</i> (2004)
Mauritius (Chagos Archipelago)	inconnue	inconnu	-

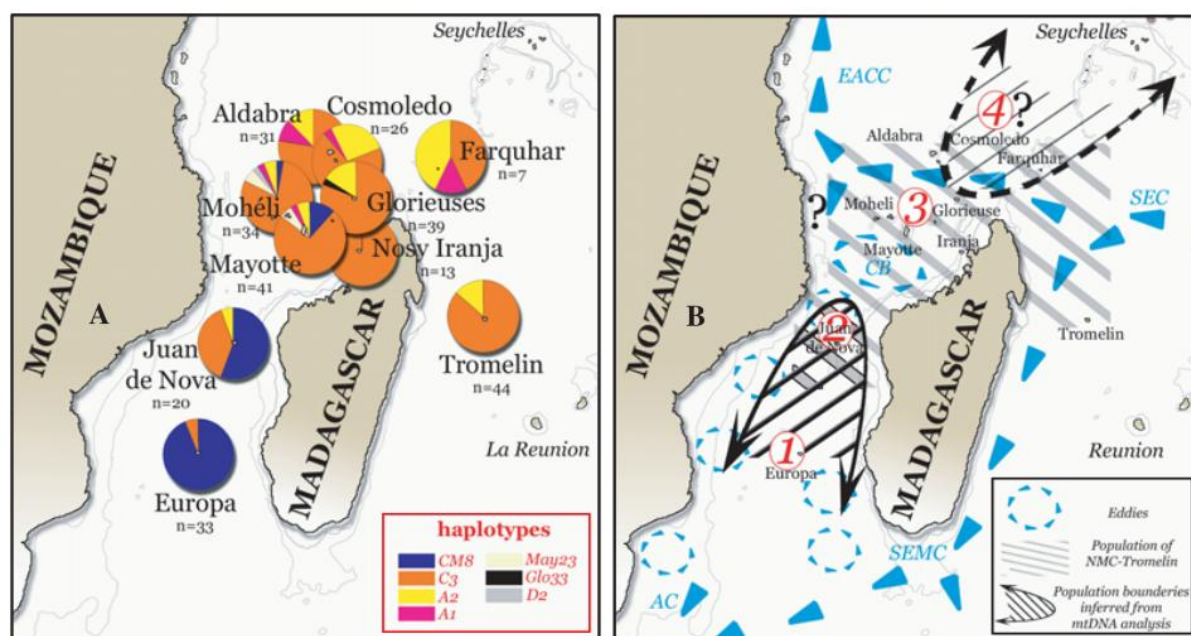


Figure 6 Structure génétique (fréquences haplotypiques) des populations nidifiantes de tortues vertes dans le SOOI (d'après Bourjea *et al.* 2007b).

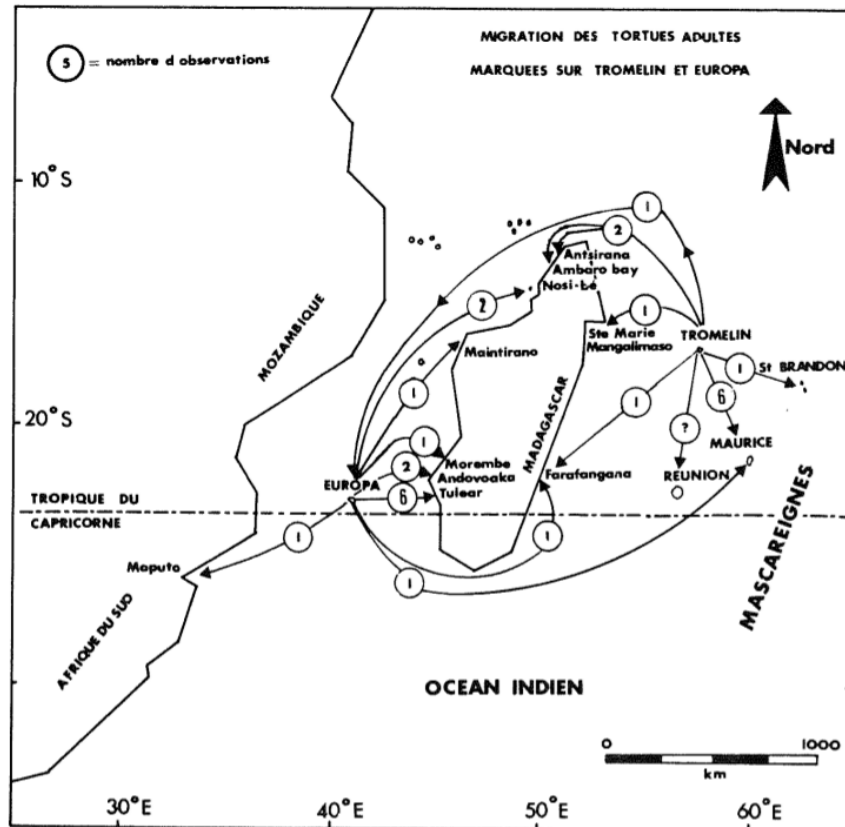


Figure 7 Connectivité migratoire régionale pour les sites de Tromelin et Europa (d'après Le Gall & Hughes 1987) suite à la recapture de 27 individus marqués.

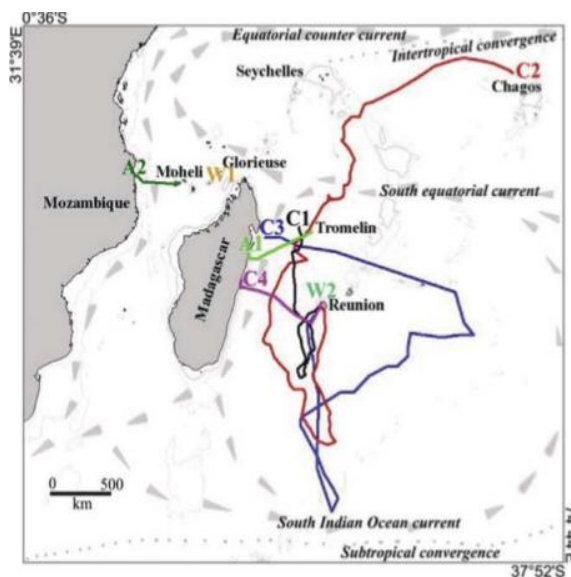


Figure 8 Suivi par satellite de tortues vertes dans le SOOI. (1) six tortues vertes juvéniles relâchées depuis La Réunion, quatre issus du site de ponte de Tromelin et élevés en captivité (C1-C4) ainsi que deux juvéniles sauvages (W1, W2) ; (2) deux tortues adultes relâchées depuis Tromelin et Mohéli (A1, A2) (d'après Pelletier et al. 2003).

4.2. La tortue caouanne

La tortue caouanne nidifie dans des zones plus tempérées que la tortue verte. Dans le SOOI, elle est également moins étudiée. Les sites de ponte les plus importants sont localisés en Afrique du Sud et dans une moindre mesure au Mozambique (Videira *et al.* 2011) et à Madagascar (Rakotonirina and Cooke (1994), Figure 5). Les sites de ponte d'Afrique du Sud, partagés avec la tortue luth, ont été étudiés depuis plusieurs décennies. En un demi-siècle, le nombre annuel de nids a été multiplié par cinq, l'augmentation étant plus significative ces dix dernières années (Nel *et al.* 2013).

La tortue caouanne est omnivore et différents modes d'alimentation sont observés après le recrutement juvénile. Elle peut se nourrir exclusivement dans la zone néritique, ou se nourrir exclusivement dans la zone océanique, ou encore alterner entre les deux zones (McClellan & Read 2007). Dans le SOOI, il semble que la stratégie d'alimentation privilégiée au stade adulte soit la stratégie néritique (Papi *et al.* 1997; Luschi *et al.* 2006). Des marquages individuels (Luschi *et al.* 2003b) ainsi que des suivis par satellite des migrations post-pontes de femelles nidifiant en Afrique du Sud (Papi *et al.* 1997; Luschi *et al.* 2006) et au Mozambique (Garnier *et al.* 2012), ont montré que celles-ci se nourrissent le long des côtes africaines entre l'Afrique du Sud et le Kenya mais aussi à Madagascar. Des expériences de « homing » ont également été menées sur des individus d'Afrique du Sud (Luschi *et al.* 2003b; Mencacci *et al.* 2010). Les zones d'alimentation aux stades juvéniles pour ces populations n'ont pas encore été identifiées.

4.3. Autres espèces

Les sites de ponte identifiés pour la tortue luth dans la région sont localisés en Afrique du Sud (Hughes 1996; Nel *et al.* 2013). Contrairement à la population de tortue caouanne du même site, l'évolution de l'effectif de cette population serait plutôt stable voir décroissante (Nel *et al.* 2013). La tortue luth s'alimente dans la zone océanique puisqu'elle se nourrit essentiellement de cnidaires telles que les méduses. La télémétrie satellitaire a montré que les adultes d'Afrique du Sud s'alimentent dans les eaux océaniques qui bordent le pays (Luschi *et al.* 2006), le long du courant des aiguilles. Le Sud du banc des aiguilles, au niveau de la rencontre avec le courant du Benguela, et la zone de rétroflexion du courant des aiguilles sont des zones particulièrement fréquentée.

Les sites de ponte les plus importants pour la tortue imbriquée sont situés dans le Nord des Seychelles qui est l'un des pays qui abrite le plus grand effectif de tortues imbriquées au

monde (Mortimer & Donnelly 2008). Des pontes sont toutefois observées le long de la côte est-africaine, à Madagascar et dans certaines îles du Canal du Mozambique comme Juan de Nova (Lauret-Stepler *et al.* 2007) et Mayotte (Quillard 2011). Aux Seychelles, après une période de régression, certaines populations nidifiantes voient leurs effectifs et l'activité de ponte augmenter (Mortimer & Bresson 1999; Allen *et al.* 2010; Mortimer *et al.* 2011a). La tortue imbriquée adulte se nourrit en milieu néritique, souvent en milieu corallien. Elle est omnivore et son régime alimentaire est composé essentiellement d'algues, d'éponge ou de coraux mous. Dans le SOOI, les sites d'alimentation connus sont répartis à travers la région, essentiellement en Afrique de l'Est et à Madagascar (Mortimer & Donnelly 2008). Au Seychelles, les quelques suivis par satellite de migration post-pontes de tortues imbriquées adultes suggèrent qu'elles se nourrissent essentiellement en bordure du banc des Seychelles à moins de 200 km des sites de ponte (Mortimer 2000). Cependant, un individu a aussi effectué une migration vers le Nord de Madagascar (Marine Conservation Society Seychelles, www.mcscs.sc). Les voies migratoires et les sites d'alimentation des tortues imbriquées adultes dans la région restent encore mal connus.

Dans le SOOI, très peu de travaux ont été menés sur la tortue olivâtre, qui est l'espèce la moins abondante dans la région. Des sites de ponte ont été identifiés au Kenya mais on en sait très peu sur l'écologie spatiale de cette espèce dans cette partie du monde.

CHAPITRE 2. VARIABILITE SPATIALE DE LA PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE LA TORTUE VERTE

Dans la grande majorité des sites de ponte du Sud-ouest de l'océan Indien, les tortues vertes pondent tout au long de l'année. Il existe cependant un pic de ponte saisonnier dont la distribution annuelle varie selon les sites. La compréhension des paramètres environnementaux qui influencent cette saisonnalité sur les sites étudiés, constitue un facteur déterminant puisqu'elle conditionne la dynamique spatiale des nouveau-nés (Chapitre 3) et des adultes (Chapitre 4).

1. Résumé

Les modifications de la phénologie des processus biologiques saisonniers est la réponse la plus fréquemment observée face aux perturbations environnementales. Chez les espèces marines, c'est l'une des réponses aux variations de la température des océans, de la composition biogéochimique et du niveau de la mer, qui sont directement induits par les changements climatiques. Nous avons examiné la saisonnalité des pontes chez la tortue verte (*Chelonia mydas*) sur 8 sites de pontes différents qui incluent 21 plages de pontes dans le Sud-ouest de l'Océan Indien (SOOI). L'ensemble de ces sites est étudié depuis plusieurs années. Nous avons démontré que la température gouverne la saisonnalité des pontes à l'échelle régionale. Nous avons trouvé une corrélation significative entre la température annuelle moyenne de surface de la mer et les dates du pic de pontes, les sites de pontes exposés aux températures les plus chaudes ayant un pic décalé vers l'hiver austral. Ceci supporte l'hypothèse selon laquelle la température locale est le principal déterminant du pic de ponte. Nous avons aussi démontré qu'il existe une synchronie spatiale de l'activité de ponte entre plusieurs sites de la partie Nord du SOOI (Aldabra, les Glorieuses, Mohéli, Mayotte). Cette synchronie n'est en revanche pas observée avec les sites plus à l'Est (Tromelin) et au Sud (Europa). Ces différences pourraient s'expliquer par le fait que les individus de ces deux derniers sites ne partagent pas les mêmes sites d'alimentation. De plus, nous n'avons pas détecté d'évolution de la date du pic de ponte sur la période d'étude, ni de relations temporelles entre la date du pic de ponte et la température de surface de la mer. Nos résultats permettent d'améliorer la compréhension des processus qui gouvernent la phénologie des espèces marines afin de mieux prédire leur capacité de réponse face aux changements climatiques et aux perturbations environnementales.

2. Rappel des objectifs

1. Etudier la distribution spatiale de la saisonnalité des pontes à l'échelle régionale
2. Etudier la dynamique spatio-temporelle de cette saisonnalité à l'échelle régionale
3. Mettre en relation cette saisonnalité avec les facteurs environnementaux

Ce chapitre fait l'objet d'un article publié dans 'PLoS One'.

Les figures et tables de cette section sont référencées dans les listes des figures et des tables avec une numérotation adaptée à ce manuscrit.

Nesting Phenology of Marine Turtles: Insights from a Regional Comparative Analysis on Green Turtle (*Chelonia mydas*)

Mayeul Dalleau^{1,2,6,7*}, Stéphane Ciccione², Jeanne A. Mortimer^{3,4}, Julie Garnier⁵, Simon Benhamou⁶, Jérôme Bourjea⁷

1 UMR Espace-Dev, University of La Réunion, Saint-Denis, La Réunion, France, **2** Kélonia, l'observatoire des tortues marines de La Réunion, Saint-Leu, La Réunion, France, **3** Seychelles Islands Foundation, Victoria, Mahé, Seychelles, **4** Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida, United States of America, **5** The Zoological Society of London, London, United Kingdom, **6** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, Montpellier, France, **7** Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Délégation de l'Océan Indien, Le Port, La Réunion, France

Abstract

Changes in phenology, the timing of seasonal activities, are among the most frequently observed responses to environmental disturbances and in marine species are known to occur in response to climate changes that directly affects ocean temperature, biogeochemical composition and sea level. We examined nesting seasonality data from long-term studies at 8 green turtle (*Chelonia mydas*) rookeries that include 21 specific nesting sites in the South-West Indian Ocean (SWIO). We demonstrated that temperature drives patterns of nesting seasonality at the regional scale. We found a significant correlation between mean annual Sea Surface Temperature (SST) and dates of peak nesting with rookeries exposed to higher SST having a delayed nesting peak. This supports the hypothesis that temperature is the main factor determining peak nesting dates. We also demonstrated a spatial synchrony in nesting activity amongst multiple rookeries in the northern part of the SWIO (Aldabra, Glorieuses, Mohéli, Mayotte) but not with the eastern and southern rookeries (Europa, Tromelin), differences which could be attributed to females with sharply different adult foraging conditions. However, we did not detect a temporal trend in the nesting peak date over the study period or an inter-annual relation between nesting peak date and SST. The findings of our study provide a better understanding of the processes that drive marine species phenology. The findings will also help to predict their ability to cope with climate change and other environmental perturbations. Despite demonstrating this spatial shift in nesting phenology, no trend in the alteration of nesting dates over more than 20 years was found.

Citation: Dalleau M, Ciccione S, Mortimer JA, Garnier J, Benhamou S, et al. (2012) Nesting Phenology of Marine Turtles: Insights from a Regional Comparative Analysis on Green Turtle (*Chelonia mydas*). PLoS ONE 7(10): e46920. doi:10.1371/journal.pone.0046920

Editor: Graeme Clive Hays, University of Wales Swansea, United Kingdom

Received: May 12, 2012; **Accepted:** September 6, 2012; **Published:** October 9, 2012

Copyright: © 2012 Dalleau et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: The authors have no support or funding to report.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: mayeuldalleau@kelonia.org

Introduction

Change in phenology, defined here as the timing of seasonal activities of animals and plants [1], is one of the most frequently observed ecological responses to environmental disturbances [1–3]. Studies of phenological variations in space and time are keys for understanding and predicting consequences of such disturbances as climate change on living organisms [2,4]. Marine species are of particular concern since oceans will absorb approximately 80% of the extra warmth [5], impacting fundamental parameters such as sea temperature [6], biogeochemical composition [7] and sea level [8]. Phenological responses to environmental disturbances have already been described in marine species, such as planktonic communities [9], fishes [10] and more specifically in ectothermic animals such as marine turtles [11–15].

Reproductive phenology is crucial to the life cycle of marine turtles. First, marine turtles travel considerable distances in short periods between nesting and foraging grounds several times in their lifetime [16]. As adults they tend to show fidelity to both nesting [17] and foraging grounds [18,19] which may be separated

by thousands of kilometres [20]. For example, green turtles *Chelonia mydas* that nest at Ascension Island in the middle of the Atlantic Ocean migrate more than 2300 km to reach their foraging grounds along the Brazilian coast [21]. Second, the seasonal variation in environmental parameters of the beaches where turtles lay their eggs may impact both nesting behaviour and egg-laying success of nesting females [16,22]. Third, nesting phenology may influence egg clutch survival and hatchling sex-ratio as egg chamber environmental conditions are known to impact egg survival, hatchling emergence and sex determination [23]. Finally, given that newly emerged hatchlings drift mainly passively with ocean currents, their spatial fate and therefore their survival may rely on the time of emergence [24–26].

Knowledge of marine turtle phenology is still incomplete [27]. Marine turtle populations display a variety of seasonal nesting patterns. Although most rookeries exhibit a distinct nesting season (example in Godley et al. [28]), with a period of the year without nesting events, other rookeries have year round nesting activity [29–35]. Most marine turtle nesting populations exhibit a marked peak, with a greater number of nesting females [27]. This peak

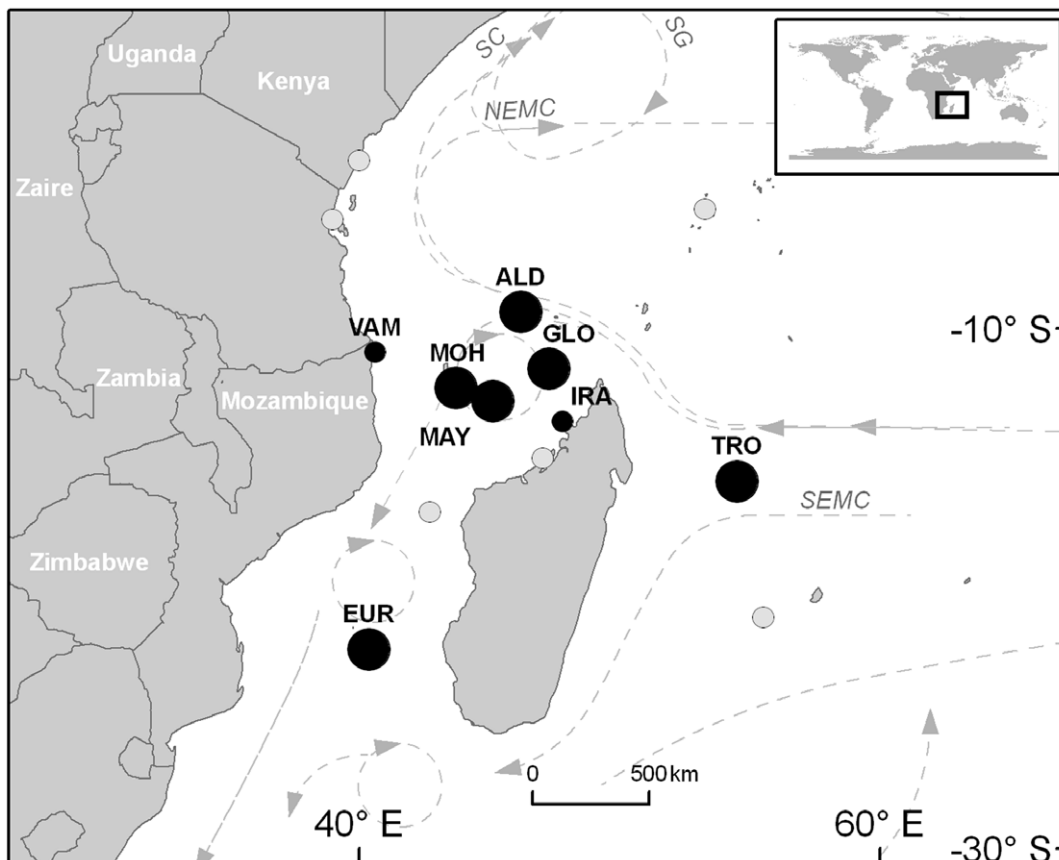


Figure 1. Green turtle *Chelonia mydas* major nesting rookeries in the South West Indian Ocean. Larger circles represent most important rookeries (see associated references in **Table 1**). Black circles are those actually included in the study. Dotted lines represent the main ocean currents in the region [72].

doi:10.1371/journal.pone.0046920.g001

usually occurs at the same period of the year but important inter-annual variations in timing and nester abundance are often observed [29,30]. Environmental stochasticity at foraging grounds has been advanced as a hypothesis to explain these variations [36,37] with sometimes spatial synchrony between geographically separated rookeries [30]. In the case of the green turtle, an herbivore feeding primarily on seagrasses and algae, nesting populations show particularly important phenological variations [30,31] that could be attributed to their relatively low position on the food-chain [36]. Thirdly, in rookeries in the lower latitudes, the nesting peak is typically in summer. Godley et al. [28], Godley et al. [38] suggested that turtles have adapted their nesting seasonality to avoid months where temperature drops significantly.

In the South-West Indian Ocean (SWIO) important green turtle rookeries have been monitored for decades (South-east Africa [39]; Seychelles, Glorieuses, Comores, Madagascar [40]; Seychelles [34,35,41,42]; Europa and Tromelin [43,44]). Most of these islands host year-round nesting activity, but show one marked nesting peak [31–35]. It is notable that in some cases more than one seasonal peak is observed but this generally concerns small rookeries like d'Arros Island, Seychelles [34] or Juan de Nova [45]. Remarkably, the SWIO rookeries do not share a single nesting peak. The peak occurs in austral summer on some rookeries [31] and early in the austral winter on others [32–35].

Based on long term data sets for green turtle nesting activity, we conducted a regional study focused on the SWIO region to investigate the processes that drive spatio-temporal variation of

marine turtle nesting phenology. We present here an analysis of the distribution of nesting peaks across the region over the last two decades relative to environmental conditions. First, the spatial arrangement of nesting peaks was analysed followed by the inter-annual variations in nesting phenology within and between the main green turtle nesting sites. Finally, we investigated the impact of environmental variables, particularly sea surface temperature, on nesting phenology.

Materials and Methods

Ethics

This study did not involve any direct manipulation of animals. No specific permits were required for access to beaches for this study. All work done on beaches with restricted access was performed by individuals trained and authorized by the relevant authorities. Study protocol followed the IUCN MTSG standards [46].

Study Sites and Datasets

Our study focused on six of the most important green turtle rookeries of the SWIO region (35°S–5°S; 20°E–60°E) located on remote oceanic islands: Europa (EUR), Aldabra (ALD), Tromelin (TRO), Mayotte (MAY), Mohéli (MOH) and Glorieuses (GLO), as well as on two minor rookeries, located on continental coasts: Iranja (IRA) in Madagascar, and Vamizi (VAM) in Mozambique (**Figure 1**). Over the eight rookeries, a total of 21 different sites

were monitored: two sites for EUR, GLO, TRO and ALD, five for MOH, six for MAY, one for IRA and one for VAM. These rookeries are spread along large gradients of latitude (22°S to 9°S) and longitude (40°E to 54°E). TRO, off the northeast coast of Madagascar, and EUR, South of the Mozambique Channel, are respectively the most eastern (54°E) and southern (22°S) rookeries. MOH, MAY, GLO and ALD are located at the northern end of the Mozambique Channel with ALD being the most northerly (9°S). Each site has adequate protective legislation although the intensity of effort varies among countries. EUR, GLO, TRO, ALD are remote islands sparsely populated by temporary workers, completely protected, with low level of disturbance and no significant human impact on nesting turtles, while MAY, MOH, IRA and VAM are inhabited islands with intense monitoring programmes and a significant level of turtle protection.

Long term datasets of nesting activity were compiled in this study. Depending on the abundance of nesting females, nesting activity was recorded in two different ways: beach crawls or nests counting. For the 6 major rookeries, monitoring comprised early morning counts of crawls (i.e., turtle tracks on the beach made during nesting emergences during the night). Three of them (EUR, TRO, GLO) were monitored daily for more than 20 years respectively since 1984, 1986 and 1987 (see detailed protocol in Lauret-Stepler et al. [31]). Two others (MAY and MOH) were monitored daily respectively since 1998 and 1999 (see detailed protocols in Bourjea et al. [33] and Bourjea et al. [47]). The last one (ALD) has been monitored intermittently between 1981 and 1994, and consistently since 1995 (see detailed protocols in Mortimer et al. [35]). On average, monitoring at ALD occurred at 2–3 days intervals at site SETT, and at 10 days intervals at site WGT22. For all sites, we made the assumption that track counts were proportional to female abundance over time [48]. For the 2 minor rookeries (IRA and VAM) nests monitoring was conducted respectively during 2003–2010 and 2003–2007 periods. Due to the low level of nesting activity, nest monitoring consisted of a daily count of the number of nests (see detailed protocols in Bourjea et al. [32] and Garnier [49]). Counting method, frequency, time range, effort and respective references are summarized in **Table 1**.

Data Interpolation

Daily series of crawl numbers were interpolated as follows. For each time period with missing data, we computed three indices: the number of missing days, the mean number of crawls before and the mean number of crawls after the time period with missing data. The size of sample period for the means calculation being equal to half the number of missing days (e.g. if 14 days were missing, means were computed from the seven days preceding and the seven days following the missing gap). However, for this approach, sample periods were limited to a minimum of 5 days and a maximum of 15 days (e.g. if 40 days are missing, sample periods were 15 days before and after). For each day with missing data, we then calculated an expected value using a simple linear regression between the mean number of crawls before and the mean number of crawls after the gap. Missing data were finally filled in by random sampling from a Poisson distribution with parameter equal to that expected value. This approach allowed us to estimate missing data taking into account the magnitude of the series as well as the trend in the neighbourhood of the gap. Poisson sampling was intended to avoid artificial monotony in the time series. Missing gaps exceeding 90 days were not interpolated. Such large gaps, due to site accessibility difficulties, occurred on rare occasions. **Table 2** summarizes the percentage of missing data for each nesting site. Each day without counting was considered as one missing data.

In the case of WGT22, the number of missing data was considered too great, so no interpolation was done. For VAM and IRA, due to the low level of nesting activity and since only nesting events were recorded, days with missing data were considered as days without nesting events.

The performance of our interpolation method was estimated by comparing with other interpolation methods (see supporting Information).

After computing all datasets, we ran three sets of analyses, presented below, at different time series frequencies using R statistical software [50].

Overall Intra-site Nesting Profiles

Firstly, we analysed the nesting phenology over the available monitoring periods by using daily time series compiled for each site into an overall annual intra-site nesting profile. Since all eight

Table 1. Origin and characteristic of the nesting green turtle activity datasets used in this study.

Rookery name	Rookery label	Country	References	Counting method	Site names	Period	Targeted Monitoring effort
Europa	EUR	France TAAF	[31,43,44]	Crawls	EUR1	1984–2010	Daily
					EUR2	2001–2010	Daily
Glorieuses	GLO	France TAAF	[31]	Crawls	GLO1	1987–2010	Daily
					GLO2	1999–2010	Daily
Tromelin	TRO	France TAAF	[31,43,44]	Crawls	TRO1-2	1986–2010	Daily
Mayotte	MAY	France	[33]	Crawls	MAJ1-4, MAO, SAZ	1998–2010	Daily
Aldabra	ALD	Seychelles	[35,42]	Crawls	SETT	1995–2010	At 2–3 day intervals
					WGT22	1995–2010	At 10 day intervals
Mohéli	MOH	Comoros	[47]	Crawls	BWE, ITS, MIA1-2, TSA	1999–2010	Daily
Iranja	IRA	Madagascar	[32]	Nests	IRA	2000–2010	Daily
Vamizi	VAM	Mozambique	[49]	Nests	VAM	2003–2007	Daily

doi:10.1371/journal.pone.0046920.t001

Table 2. Overall mean peak date and mean peak dispersion (in days) for the 22 monitored nesting sites from 8 green turtle rookeries of the South West Indian Ocean.

Rookery label	Site label	Missing data (%)	Interpolated data (%)	Peak date (Angular mean)	Peak date (Linear mean)	Peak dispersion (Angular deviation)
EUR	EUR1	10	90.3	15-Dec	15-Dec	58
	EUR2	20.1	100	21-Dec	18-Dec	61
TRO	TRO1	17.3	40.8	20-Jan	21-Jan	60
	TRO2	17.3	40.6	24-Jan	26-Jan	61
GLO	GLO1	9.5	87.7	06-May	07-May	69
	GLO2	14.2	82.1	03-May	06-May	63
MAY	MAJ1	27.4	96.0	14-Jun	21-Jun	71
	MAJ2	17.4	96.8	26-Jun	01-Jul	70
	MAJ3	17.5	96.8	16-Jun	16-Jun	70
	MAJ4	17.6	96.9	21-Jun	23-Jun	70
	MAO	17.8	96.9	03-Jul	04-Jul	70
	SAZ	11.6	95.3	11-Jun	12-Jun	71
MOH	BWE	23.9	23.1	03-Jun	05-Jun	74
	ITS	24.0	23.3	16-Jun	16-Jun	70
	MIA1	24.0	23.4	06-Jun	09-Jun	74
	MIA2	23.9	22.9	19-May	24-May	75
	TSA	23.8	22.8	05-Jun	07-Jun	74
ALD	SETT	52.3	91.7	19-Apr	20-Apr	66
	WGT22	88.9	–	06-Jun	08-Jun	75
IRA	IRA	–	–	09-May	11-May	73
VAM	VAM	–	–	09-Apr	16-Apr	71

doi:10.1371/journal.pone.0046920.t002

rookeries exhibit year round nesting, we could not use standard methods applicable to populations that exhibit distinct nesting seasons. We therefore calculated, for each day of the year, the mean number of crawls over the monitoring period. Each daily time series was then compiled into an overall annual nesting profile. For each of them, we then used circular statistics [51] to compute the angular mean and deviation of nesting peak date associated to each nesting site. In order to use standard statistics methods to perform inter-sites and environmental factors analyses, we compared angular mean with linear standard mean (see formula in [28]).

Inter-annual Variability of Crawls Time Series

Secondly, we analysed the annual correlation in nesting phenology between the nesting sites by computing annual time series. As nesting occurred all year round there was no evident distinction between the nesting seasons. We then divided the daily time series into annual subsamples by taking six months before and six months after the peak mean nesting date. Each annual subsample was then considered as a single nesting season for which we calculated (1) the median nesting date and (2) the mean number of crawls. These parameters were then considered as annual time series and were handled using time series analyses.

Spatial synchrony in the abundance of nesting turtles between nesting sites was evaluated using cross-correlation function analysis with log transformed variables. As time series exhibited a significant auto-correlation at lag 1, variables were pre-whitened using residuals derived from a first order auto-regression AR(1) model fitted to time series. Finally, to identify which sites shared similar nesting phenology, we conducted hierarchical clustering analyses

using cross-correlation results as similarity indices between beaches.

Relation of Environment with Nesting Profiles

Finally, we studied the relation between nesting phenology and environmental variables using annual time series. Two types of environmental factors were studied: meteorological factors and oceanographic factors. Meteorological datasets consist of air temperature *in-situ* measurements recorded at local weather stations. For the French islands (EUR, TRO, GLO, MAY), these data were available through the French national weather agency (Météo France). For Aldabra, air temperature data were provided by the Seychelles Islands Foundation and the Seychelles Meteorological Bureau [52]. For the other rookeries, no meteorological data were available.

For oceanographic data, we used two sea surface temperature (SST) datasets. For regional SST profile we used a remote sensing dataset obtained from NASA's satellite AQUA equipped with the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (AQUA-MODIS). This dataset had a 4 km resolution and was downloaded from the Physical Oceanography Distributed Active Archive Center of NASA at <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>. It was used for the regional analysis of the annual nesting profiles. It reflects the regional sea surface annual thermal profile in the SWIO. Annual SST time series, from 1983 to 2010, were computed by aggregating values from daily SST AVHRR-only dataset [53]. This dataset has a spatial grid resolution of 0.25° and was downloaded at <http://coastwatch.pfsl.noaa.gov/coastwatch/CWBrowerWW180.jsp>. We used the AVHRR SST for inter-annual time series analysis since AQUA-MODIS data had

insufficient time coverage. In both datasets, to compute annual SST for each island we used a 100 kmx100 km or $1^\circ \times 1^\circ$ square buffer around the islands.

A simple linear regression was used to relate nesting activity at each rookery to SST in the vicinity of the rookery. To run the regression, as SST data do not reach the resolution of the nesting site, we computed a single mean nesting date for each rookery by averaging mean nesting date over the sites. We then applied the Moran'I test to check for spatial auto-correlation in the regression residuals [54]. Finally, to investigate inter-annual relationship between the annual nesting activity time series and the environmental time series (Air temperature, SST), we used time series cross-correlation analyses on annual time series. As for synchrony analysis, since crawls time series exhibited a significant auto-correlation, variables were pre-whitened using residuals derived from a first order auto-regression AR(1) model fitted to the time series.

Results

The nesting activity dataset used in this study represents more than 80,000 beach patrols at 21 sites from eight rookeries over a time period that ranges from 27 years in EUR to five years in VAM (average 15.5 years, SD = 7.0; **Table 1**). Missing data represented 24.1% of all data (SD = 18.2) and the interpolation allowed the handling of an average of 68.2% (SD = 33.5) of the daily missing values (**Table 2**). The final time series used for this study are represented in **Figure 2**. Best interpolation results were obtained for sites of MAY and ALD (SETT) as the missing gaps rarely exceeded 90 days. For the French Eparses islands (EUR, TRO, GLO), only an average of 73.6% of the missing data could be filled in, mostly because missing gaps often exceed 90 days due to the isolation of these rookeries.

Nesting Profiles, Median Nesting Date and Dispersion

Overall intra-site angular mean nesting date and deviation over the monitored periods for each nesting site are summarized in **Table 2** and **Figure 3**. As already highlighted in the literature there is a great variability in the median nesting date between the sites of the SWIO region [31–33,35]. EUR and TRO respectively located in the South and outside the Mozambique Channel, exhibit a peak during the austral summer (December and January) whereas the other rookeries show peak at the beginning of the austral winter between April and June.

Mean nesting dates showed low intra-rookery variability (**Table 2**). For example, EUR, TRO and GLO had a difference of respectively 6, 4 and 3 days between the earlier and the later mean nesting date. Aldabra is the only rookery where the peak nesting dates of two sites geographically separated by only 3 km showed a difference of 48 days between sites.

Results showed that mean nesting peak date over all sites was restricted between December and July (**Figure 3**). By using October 1st as a reference to avoid any artificial cut between December and July, no major differences were found between angular mean and standard linear mean (**Table 2**), we therefore run standard linear statistics methods. We found a strong correlation between the mean peak date and the mean peak dispersion (Spearman $\rho \approx 0.44$; p-value = 0.046). Sites that showed a median peak date in austral summer have a less dispersed peak (e.g. EUR1:58 days; **Table 2**) whereas the sites that have a median nesting peak later in the year displayed a larger peak (e.g. MAJ1:71 days; **Table 2**).

Finally, we observed a significant latitudinal gradient, with northern sites exhibiting peaks later in the year ($R^2 \approx 0.71$; p-

value < 0.008), with for example ALD, the northern rookery, showing the earliest peak date of all northern sites.

Importance of Temperature at Regional Scale

Overall intra-site mean nesting date is significantly correlated to annual mean SST ($R^2 \approx 0.61$; p-value < 0.022; **Figure 4**). We found no significant spatial auto-correlation in the regression residuals (Moran'I value = 0.983, p-value = 0.163). Moreover, when excluding the minor rookeries from the analyses (IRA, VAM) as well as WGT22 that was irregularly monitored, the quality of the SST model increases significantly ($R^2 \approx 0.76$; p-value < 0.005), suggesting a strong relation between the mean annual SST and the mean nesting peak date. Northern and warmer sites tend to show a peak later in the year. Nevertheless sites from rookeries at the extreme north like ALD and GLO have an earlier peak than MOH and MAY. Using the smoothed SST regional map and a linear regression with mean peak date, we mapped the expected mean peak date at regional scale (**Figure 5**).

Regional Synchrony

EUR2, IRA and VAM were not included in the time series analysis of inter-annual variations due to the short monitoring period and/or the sparse nesting activity recorded (**Table 1**, **Figure 2**). WGT22 was also excluded because of the relatively low sampling effort.

As regularly observed in marine turtles [30,36], there is an important inter-annual variability in the nesting profiles regarding both the annual number of nesting females (overall SD = 3.0 crawls.days⁻¹) and the median nesting date (overall SD = 26.2 days). Time series cross-correlation analyses between the annual time series for both parameters suggest a spatial synchrony. For most cross-correlations, the most significant coefficient appeared at lag 0, i.e. when no lag was introduced between annual crawls time series (**Figure 6**). We then focused only on correlation at this lag. For mean annual number of crawls and median annual date, we found the same trend with overall positive correlations (**Figure 7**).

Regarding the annual number of crawls, there were strong positive correlations between sites from rookeries located in the northern part of the Mozambique Channel (**Figure 7A**). For example, there are strong correlations between sites from MAY and MOH in the archipelago of Comoros that are separated by less than 100 km. Observed number of crawls on GLO, were also correlated to number of crawls in ALD and MAY, these rookeries being separated by less than 300 km. Beaches from distant islands, EUR1, TRO1 and TRO2 are basically uncorrelated between each other, neither are they significantly correlated with the other nesting beaches. Regarding annual median nesting dates, we also found positive correlation between time series of geographically close islands from the northern part of the Mozambique Channel (**Figure 7B**). Interestingly, correlation was also positive between these islands and the distant rookery TRO, suggesting a common dynamic in term of date of nesting (**Figure 7B**). EUR1 annual median nesting date still appeared uncorrelated with all other beaches. Results from hierarchical cluster analyses using either the correlation matrix based on the mean number of crawls or the correlation matrix based on median nesting dates highlight these findings (**Figure 8**).

Relation with Temperature

Cross-correlation analyses, between crawls annual time series and annual temperature time series (*in-situ* measurement air temperature and telemetry based SST) did not show any particular temporal relation between the annual temperature and nesting activity. Results for median nesting date and SST are presented in

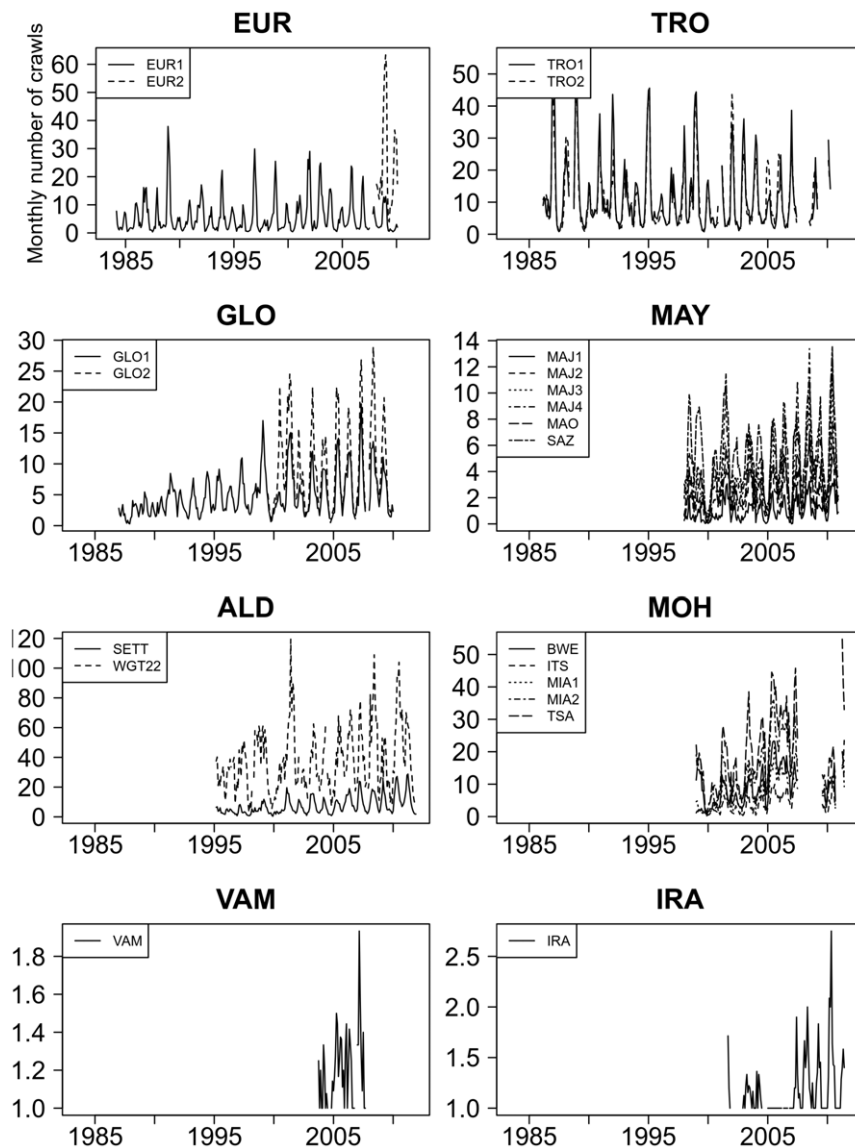


Figure 2. Monthly time series after interpolation of missing values on daily time series. Except for VAM and IRA, the y-axis is the number of counted crawls that were printed on the beach by potential nesters. For VAM and IRA, the y-axis is the number of nests.
doi:10.1371/journal.pone.0046920.g002

Figure 9. No cross-correlation coefficients were significant and there was no common pattern in the cross-correlograms. The same remarks also apply to annual mean number of crawls and air or sea surface temperature (results not shown). Therefore, there was no clear evidence that SST or air temperature affects the number of nesting females or the timing of nesting either directly or with any delay.

Discussion

Spatial Shift of Nesting Peak Along SST Gradient

The SWIO hosts some of the most important green turtle populations in the world, most of them recovering from human exploitation during past decades [31,33,35,47]. Not all rookeries display similar temporal nesting dynamic and similar seasonality patterns. This variability in nesting peak dates had already been demonstrated for this region [31,33,35]. Mortimer et al. [35] noticed a latitudinal gradient with southern sites having a peak in

austral summer and northern sites in austral winter. Such ecological changes in phenology along a latitudinal gradient were already observed in a context of global changes studies [55]. However, latitude itself does not explain all observed nesting patterns. For example, the peak at Tromelin located quite high in latitude (15.8°S) appears approximately one month after the peak at Europa located 6.5° further south (22.3°S) and nearly six months before Mayotte located only 3° further north (12.8°S). Moreover northern rookeries like Glorieuses and Aldabra have an earlier peak than Mayotte and Mohéli despite being located at higher latitude. Here we were able to go further in the understanding of nesting peak distribution by comparing SST and nesting peak dates at large spatial scale and we demonstrated that SST distribution shapes regional timing of green turtle nesting in the SWIO. We observed a clear shift of the peak towards the austral winter along SST gradients. The expected peak dates mapped at regional scale (**Figure 5**) contribute to understanding the phenological patterns observed in the SWIO. The two

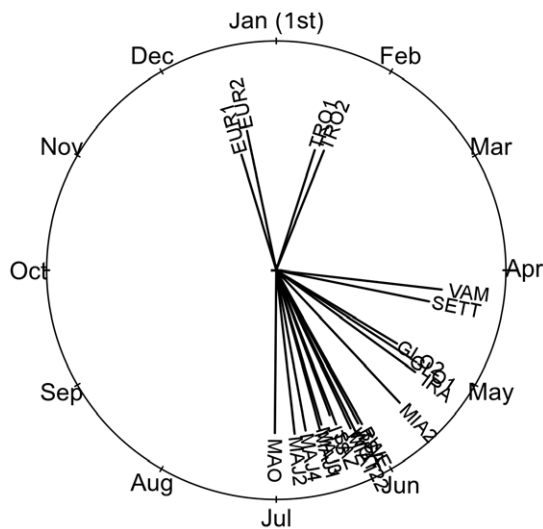


Figure 3. Circular representation of angular mean peak date for the 21 sites. Segment length is proportional to angular deviation around the mean peak date.
doi:10.1371/journal.pone.0046920.g003

rookeries that exhibit a peak during the austral summer (Europa and Tromelin) share similar and cooler mean annual SST. Glorieuses and Aldabra are exposed to cooler mean annual SST than Mayotte and Mohéli despite being further north thus explaining the earlier nesting peak date.

A similar situation occurs in the western Pacific Ocean [30]. Chaloupka [30] showed a relatively surprising nesting peak during the austral winter in the Australian Gulf of Carpentaria while other Australian rookeries exhibit a peak in austral summer. He proposed that these differences in nesting activity could be attributed to differences in genetic structure. This is not the case in the SWIO. First of all, Europa and Tromelin, despite sharing similar nesting seasons, belong to separate genetic stocks [56]. In the same way, Tromelin and Glorieuses belonging to the same stock display opposite nesting seasonality. As the Gulf of Carpentaria is exposed to warmer SSTs as compared to other Australian rookeries, it should be interesting to investigate whether SST explains the seasonal nesting patterns.

In rookeries with distinct nesting seasons, those parts of the year without nesting events have been considered as too cold for marine turtle reproduction [28,38]. Knowledge about the existence and persistence of peaks in year-round rookeries remains scarce [27,57]. Our spatial analysis suggests that high temperature may also be a factor limiting nesting activity. Despite observing a clear regional distribution of the peak along the SST gradient, we did not detect any temporal trend in the median nesting date nor a correlation with SST. Direct influence of SST on marine turtle timing of nesting is still under debate with contradictory findings. Pike [15] did not find any relation between timing of nesting and SST at nesting for green turtles in Florida, despite the fact that such a relationship has been demonstrated in the same region by Weishampel et al. [12], or on loggerheads turtles (*Caretta caretta*) in other rookeries [12,58,59]. If such trend exists in the SWIO, our datasets did not allow to detect it. Direct *in situ* SST measurements (e.g. meteorological stations, oceanographic buoys...) would rather be used but such datasets were not available at our study sites.

Spatial Synchrony in Nesting Activity

By investigating spatial synchrony in nesting activity in the SWIO, we highlighted that nesting sites of the northern part of the Mozambique Channel (Mohéli, Mayotte, Glorieuses, Aldabra) exhibit a significant inter-annual correlation both in term of timing of nesting and in term of nesting activity. However, Europa exhibited different patterns from all the other nesting rookeries of the region. Spatial synchrony between rookeries has been regularly observed in marine turtles [29,30]. This suggests that for green turtles an overall spatio-temporal dynamic at regional scale is driven by environmental factors. According to our present knowledge of the green turtle adult cycle, environmental conditions at foraging grounds might strongly influence the observed nesting phenology [16] as in the Atlantic Ocean [60] or in the Mediterranean Sea [36]. The same occurs in other marine turtle species. Chaloupka et al. [37] showed that, for two loggerheads population in the Pacific, there is an inverse correlation between nesting abundance and mean annual sea surface temperature in a foraging region during the year prior to the nesting season. This suggests that turtle nesting in the northern islands of the Mozambique Channel may share common foraging grounds or at least foraging grounds affected by similar environmental dynamics. The positive yet smaller correlation between Tromelin nesting dates and the ones from the north of the

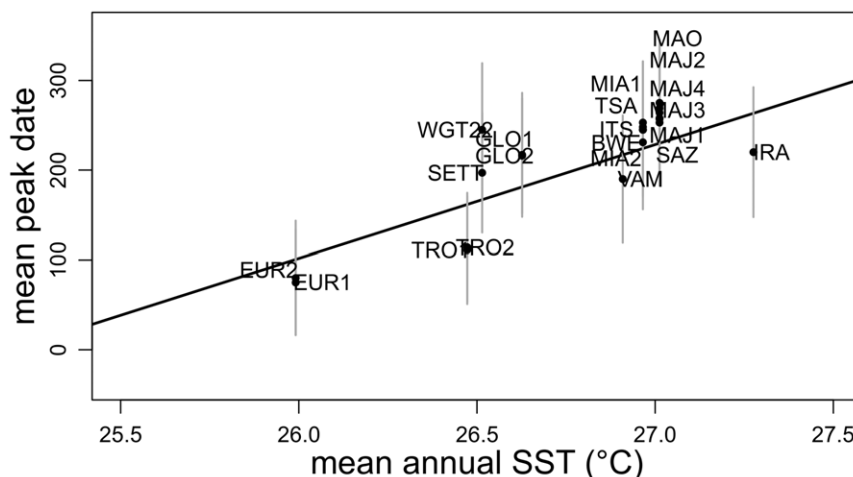


Figure 4. Linear regression of mean peak date against mean annual SSTs.
doi:10.1371/journal.pone.0046920.g004

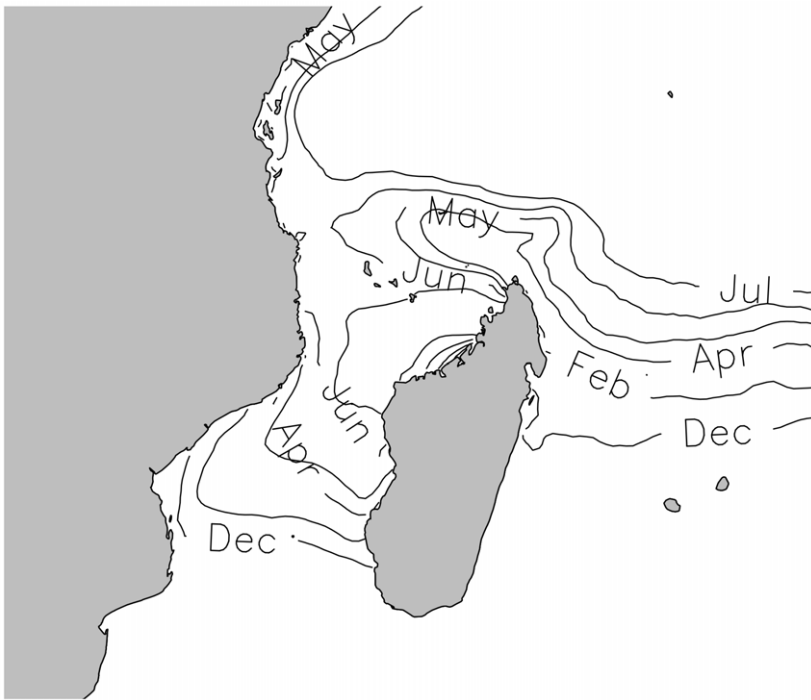


Figure 5. Mapping of mean peak dates smoothed contours according to our SST model.
doi:10.1371/journal.pone.0046920.g005

Mozambique Channel suggests that turtles nesting in Tromelin may also have overlapping foraging grounds. Another possibility could be that foraging grounds used by green turtles nesting in

Europa differ significantly from the ones used by turtles from other rookeries. These hypotheses corroborate with an on-going tracking program in the region.

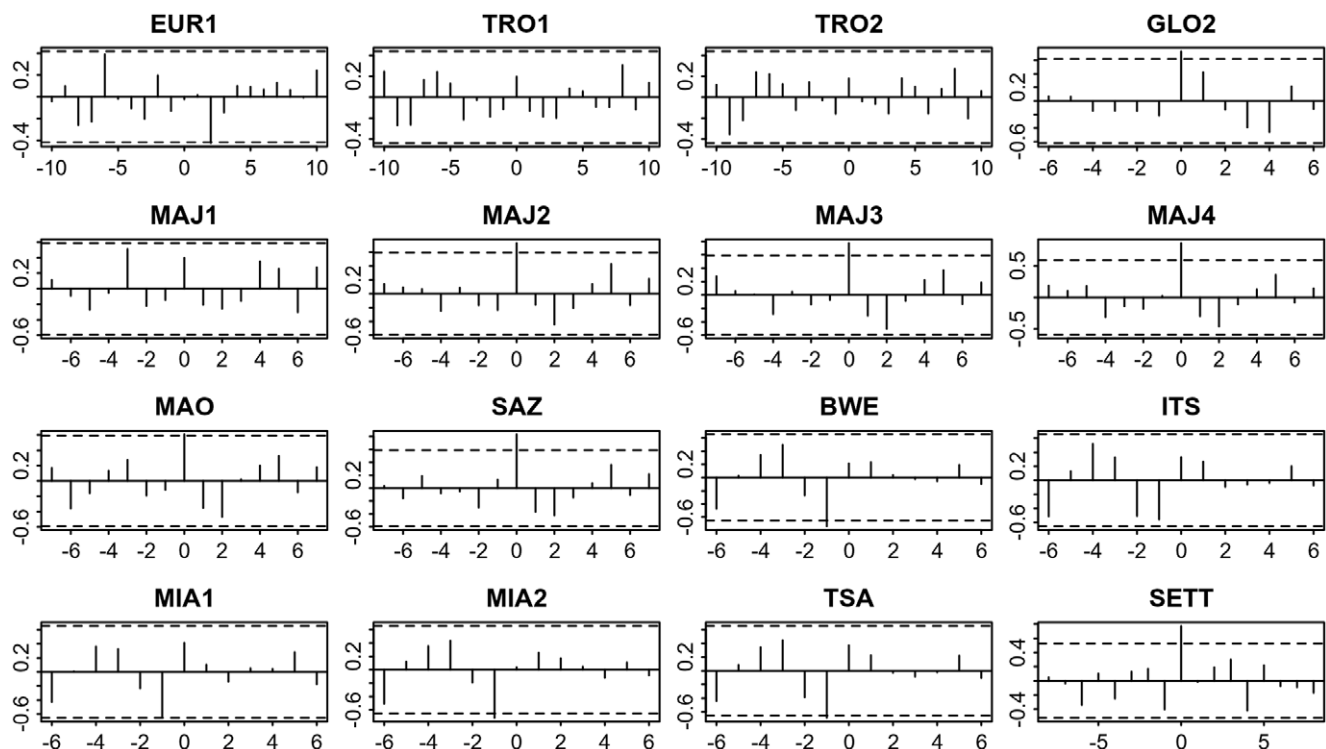


Figure 6. Cross-correlation analysis of median nesting date time series for GLO1 against the other sites. (x-axis: lag; y-axis: correlation coefficient; dotted lines: 95% confidence intervals). The most significant coefficients appear at lag 0 and are positive.
doi:10.1371/journal.pone.0046920.g006

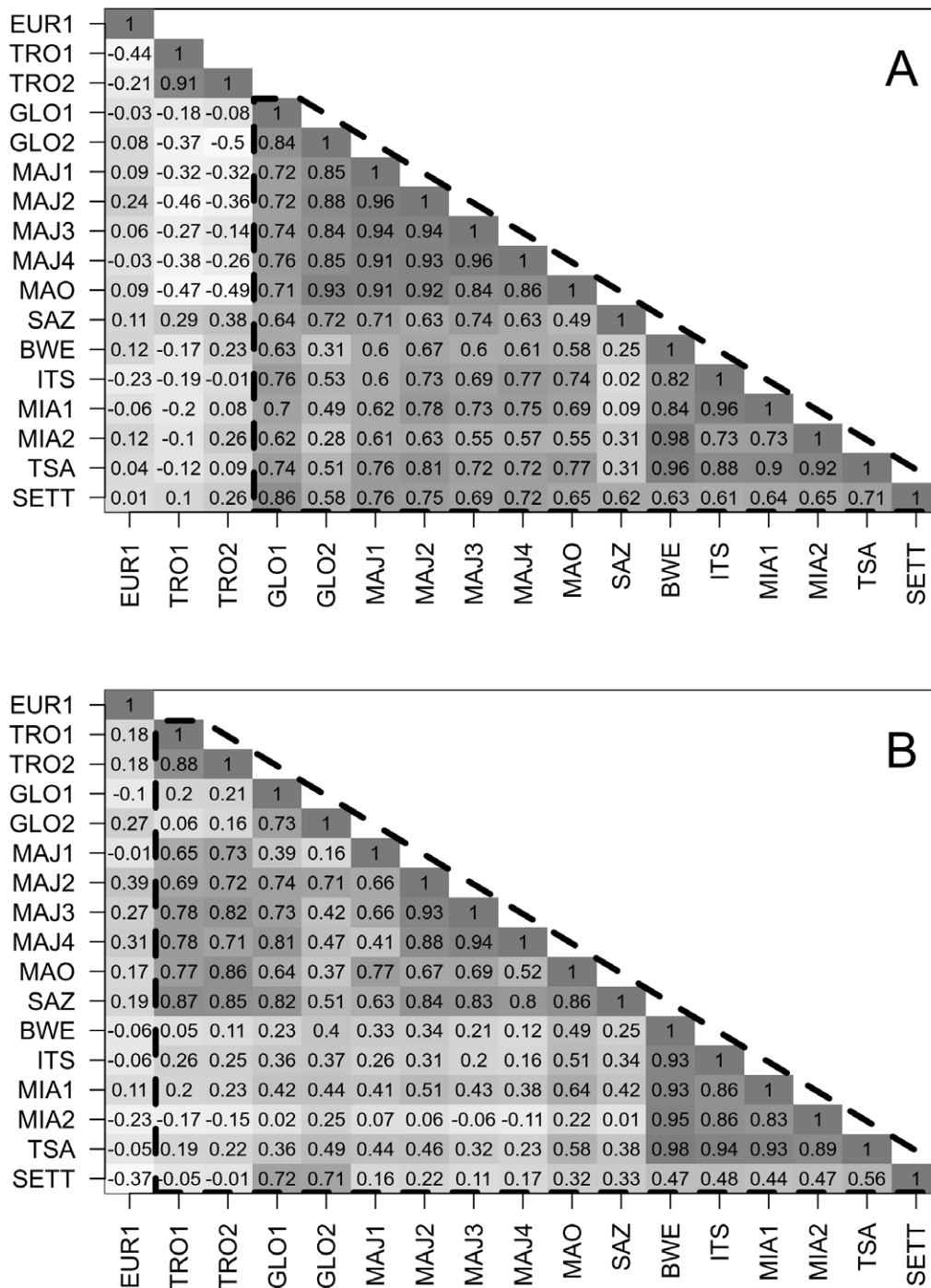


Figure 7. Matrices of cross-correlation at lag 0. Panel A: matrix based on annual mean number of crawls. Panel B: matrix based on median nesting date. Darker cells have higher positive coefficients. Dashed polygons gather sites which were highly correlated between each other. doi:10.1371/journal.pone.0046920.g007

The Role of Temperature in Regional Nesting Phenology

Temperature is certainly one of the most crucial environmental factors to marine turtle reproductive biology [37,60–62]. At nesting sites, temperature and other environmental constraints may act on three different life stages (see review in Miller [16]). (1) Temperature might play a role on adult nesting activity and nesting peak might occur during conditions that are more conducive to nesting [63]. (2) Nesting peak might occur when temperature is favourable to embryonic development and survival

[28]. (3) Lastly, the nesting peak might occur to allow optimal environmental thermal conditions at hatchling emergence [64]. Most probably, nesting peak conditions are a combination of these three factors.

Temperature at foraging grounds may also affect nesting phenology of marine turtles (see review in Hawkes et al. [65]). Temperature may influence food availability, especially for green turtles which mainly feed on seagrasses [36]. As ectotherms, the physiological state of marine turtles may also be directly dependent

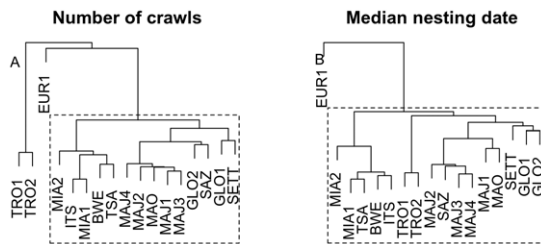


Figure 8. Hierarchical cluster analysis based on cross correlation matrices at lag 0 (see Figure 7). Panel A: Hierarchical clustering based on annual mean number of crawls. Panel B: Hierarchical clustering based on annual median nesting date. doi:10.1371/journal.pone.0046920.g008

on temperature and thus on their ability to start a nesting migration [60] [66]. Lastly temperature could also act as a cue to initiate a nesting migration similar to the photo-period control phenological traits of birds (see review in Dawson et al. [67]). The observation at nesting sites of a correlation and a shift of the nesting peak date along a SST gradient may be a consequence of a similar thermal gradient at foraging grounds. Further investigations in other regions where similar phenological patterns are observed should help clarifying this question.

We observed three patterns in the SWIO: a regional shift of the nesting peak date along a SST thermal gradient at nesting sites, a spatial synchrony of nesting activity (peak date and abundance) between some rookeries, but an absence of inter-annual relation between nesting activity and air or sea surface temperature at nesting sites. These results suggest that thermal conditions at nesting peak influence overall regional nesting phenology with nesting taking place more frequently when thermal conditions are

favourable for reproductive success. Inter-annual dynamics may rely more on other environmental factors either at nesting site or at foraging grounds. The identification of the extent of foraging grounds used by each separate population of green turtle in the region should be a key issue to confirm this hypothesis as current knowledge remain scarce to date [68,69].

Other Factors Influencing Nesting Phenology

Other factors may also directly or indirectly influence marine turtle phenology. The spatial pattern in SST is closely linked with ocean circulation in the region [70] (Figure 1). The SWIO is mainly influenced by the westward South Equatorial Current (SEC) [71] and Tromelin is directly exposed to this current. When reaching the North-East of Madagascar, the SEC splits into the Southeast and Northeast Madagascar Currents [72]. Aldabra and Glorieuses are the first rookeries facing this latter flow that brings cooler water. In the other side of Madagascar, the Mozambique Channel is a dynamic area swept by intermittent train of southward large anti-cyclonic eddies [73]. Such an influence of oceanic conditions on SST pattern is visible on the nesting peak mapping drawn using smoothed annual SST (Figure 6). We therefore suggest here that nesting phenology observed in the SWIO is consequently driven by this particular hydrodynamic system through its influence on SST.

Our regional analysis suggests that temperature is the main factor that shape nesting phenology of green turtles in the SWIO. Under this hypothesis, when nesting does not occur predominantly during the warmer month of the year (like in all the northern sites), we expect to see a bimodal peak: one during temperature fall and another during temperature rise. Yet, we observed only a single marked peak when temperature goes down in early austral winter. Various hypotheses may explain the absence of a second marked peak. (1) Temperature is

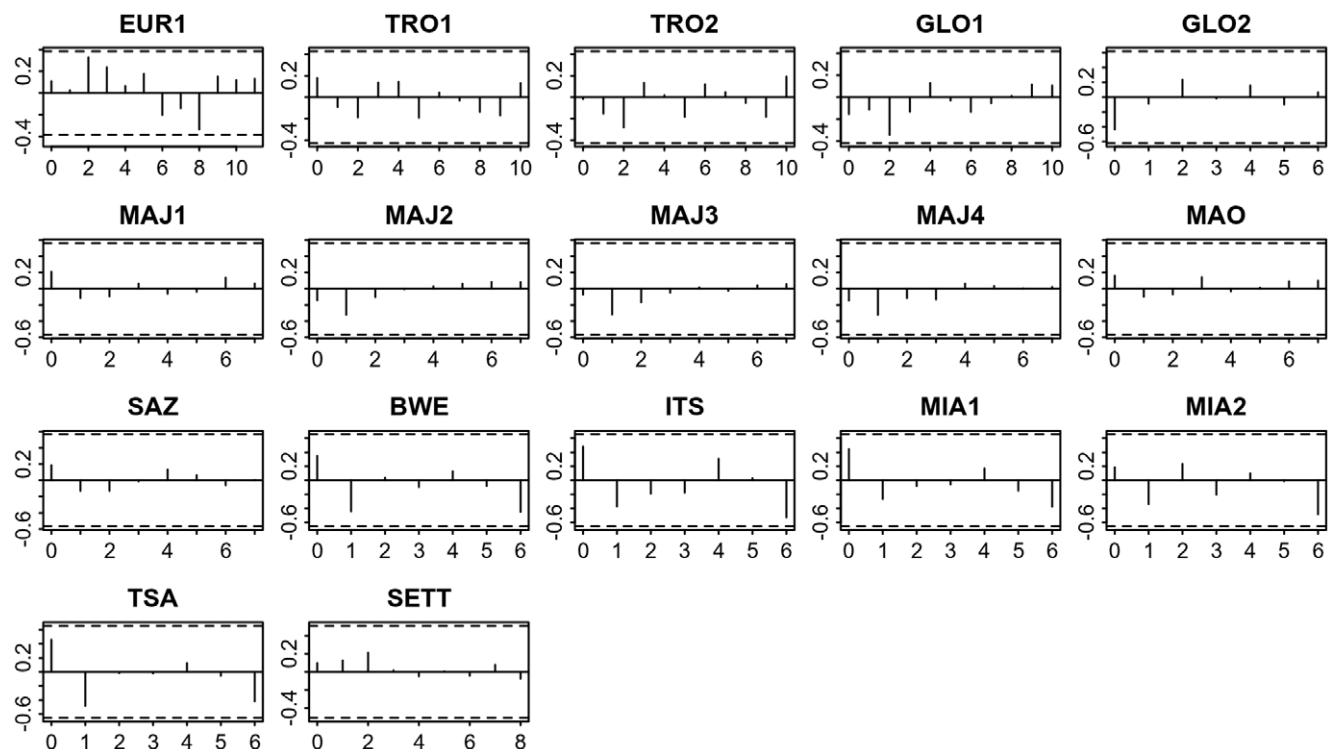


Figure 9. Cross-correlation analysis of annual median nesting date time-series and mean annual SST. (x-axis: lag; y-axis: correlation coefficient; dotted lines: 95% confidence intervals). doi:10.1371/journal.pone.0046920.g009

not the only factor and other environmental factors might be more dominant. Humidity has been demonstrated to be another key factor for embryonic and hatchling survival [22,23] and might be a factor influencing nesting site selection [74]. In our study sites, austral winter corresponds to a dry season [31,33,49,52]. We may not observe a second marked peak in late winter and early summer because humidity conditions might not be conducive to successful nesting. (2) As incubation lasts approximately between 50 and 90 days, the overall temperature to which eggs are exposed might be too high, especially at the end of the embryonic development [75]. (3) The physiological condition of individuals following a winter season might be such that females cannot sustain the demands that nesting imposes. (4) The second peak might exist but may be hard to detect because of year round nesting. Bimodal nesting seasons for marine turtles have already been observed in the Atlantic on Leatherback turtle *Dermochelys coriacea* [76], and also on green turtle minor rookeries in the SWIO [34,45]. Making a statistical distinction between monomodal or plurimodal peaks in nesting profiles can be somewhat subjective.

Importance of Phenological Response in a Global Warming Context

While warming in the tropical regions might be less pronounced than in temperate areas [5], green turtles as ectotherms might be particularly sensitive to temperature shift [77]. Phenological change may be one of the strategies evolved in response to changes of temperature. Our study demonstrated that green turtle nesting phenology is highly variable in a small geographic area according to a spatial thermal gradient and provides valuable information on the possible response of green turtle to climate change. As an example, the evolution of sex-ratios has been of importance to marine turtles which are a temperature-dependent sex determination species [78,79]. A possible effect of global warming could then be an adaptation of the mean nesting date resulting in the reduction of any negative impact on sex ratio. Since the northern and warmer sites exhibit a nesting peak at the beginning of the winter season (April-June), in the context of global warming one can then expect a delay in the mean nesting date towards the austral winter. Under such hypothesis, warmer rookeries like islands of the Comoros archipelago (Mohéli and Mayotte) are particularly vulnerable since the peak has already occurred during winter in June and may not be able to shift the nesting period more towards the dry season.

Despite demonstrating a spatial shift in nesting phenology, we did not observe any trend in the mobility of nesting dates over more than 20 years.

Considering marine turtles particular life history, assessing the adaptive capacity and resilience of marine turtles to climate change is challenging [65]. Despite recent proofs of environmental responses, little is known about the biological mechanisms that drive the nesting phenology of marine turtles. And yet these processes are the main factors in determining the rate of adaptation to environmental changes. Characterizing these mechanisms and the life stage at which they occur is required to understand the role of phenotypic plasticity and genetic adaptation in the determination of the nesting phenology and therefore will be a key to assess how rapidly green turtles can adapt to environmental changes.

Supporting Information

Figure S1 Interpolation method. We tested our interpolation method by comparing its predictive power with three additional

methods: (1) sampling randomly in the range of the time series, (2) sampling randomly from the values neighbouring the missing data, (3) interpolating linearly between the values neighbouring the missing data. To assess the predictive power of the method we randomly removed 20% of the values of each time series and we compared the predicted values of each method to the known values. As a comparison measurement, we used the mean absolute deviation indices (MAD), *i.e.* the mean of the absolute difference between the predicted and the exact values. To allow comparison between time series the MAD was scaled by the overall mean value of the time series. We studied the influence of the size of the missing data by increasing the number of consecutive missing values removed from 1 to 90 by step of 5 (19 levels). For the four interpolation methods, the 21 sites and the 19 levels of consecutive missing values, we ran 100 simulations and we computed the mean, the 0.975 and the 0.025 confidence intervals of the scaled MAD. All interpolation methods performed relatively well with the exception of the method sampling randomly in the range of the time series that did not account for neighbouring values ($2.840 < \text{MAD} < 3.734$). Linear interpolation was the method with the lowest deviation to the exact values ($0.384 < \text{MAD} < 0.601$; see also Figure S2). Linear interpolation with Poisson sampling performance was intermediate ($0.463 < \text{MAD} < 0.684$; see also Figure S2). Method of sampling from neighbouring values had the largest deviation among the interpolation methods that takes into account the neighbouring values ($0.519 < \text{MAD} < 0.859$; see also Figure S2). While linear interpolation was the best method in term of predictive power, this method introduces a strong artificial autocorrelation and do not reflect the stochasticity of the time series. Based on the fact that MAD range between linear with and without and Poisson sampling were both very low, we therefore chose to use linear interpolation with Poisson sampling as it appears to be the best trade-off in term of prediction power and stochasticity.

(TIFF)

Figure S2 Detailed view of Figure S1.

(TIFF)

Acknowledgments

We thank all the people and organisations that made this study possible: TAAF (Terres Australes et Antarctiques Française), FAZSOI (Forces Armées de la Zone Sud-Ouest Océan Indien), the Gendarmerie Nationale from La Réunion, and Météo France Réunion for their logistic contribution on the Eparses islands, staff from ADSEI NGO (Association pour le Développement Socio-Economique du village d'Itsamia) in Mohéli (Comoros), people from Oulanga Na Nyamba NGO (Mayotte), CGM of Mayotte (Conseil Général de Mayotte), DAAF of Mayotte (Direction de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt), DEAL of Mayotte (Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement) and the nature guards of OTM/SPN/DEDD of Mayotte (Observatoire des Tortues Marines/Service Patrimoine Naturel du Conseil Général) with special thanks to Mireille Quillard, SIF (Seychelles Islands Foundation) and its personnel who collected data at Aldabra between 1980 and 2008, the Zoological Society of London and the Maluane conservation team (northern Mozambique) for sharing their data and the numerous volunteers involved in the beach monitoring program. We thank Pr. Georges Hughes for correcting the English writing. We thank the three anonymous reviewers for their useful comments. Mayeul Dalleau personally thanks the Région Réunion that is funding his PhD studentship. At last we wish to thank the reviewers that contributed improving this paper.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: SC JAM JG JB. Performed the experiments: MD SC JAM JG SB JB. Analyzed the data: MD SB JB. Wrote the paper: MD JAM JB.

References

- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Parmesan C (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13: 1860–1872.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, et al. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- Lepetz V, Massot M, Schmitter DS, Clobert J (2009) Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation* 18: 3185–3203.
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. 976pp p.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, et al. (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737–1742.
- Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, et al. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9: 228–241.
- Meehl GA, Washington WM, Collins WD, Arblaster JM, Hu A, et al. (2005) How Much More Global Warming and Sea Level Rise? *Science* 307: 1769–1772.
- Hays GC, Richardson AJ, Robinson C (2005) Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 337–344.
- Sims DW, Wearmouth VJ, Genner MJ, Southward AJ, Hawkins SJ (2004) Low-temperature-driven early spawning migration of a temperate marine fish. *Journal of Animal Ecology* 73: 333–341.
- Mazaris AD, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD (2009) Sea surface temperature variations in core foraging grounds drive nesting trends and phenology of loggerhead turtles in the Mediterranean Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 379: 23–27.
- Weishampel J, Bagley D, Ehrhart L, Weishampel A (2010) Nesting phenologies of two sympatric sea turtle species related to sea surface temperatures. *Endangered Species Research* 12: 41–47.
- Hawkes LA, Broderick AC, Godfrey MH, Godley BJ (2007) Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* 13: 923–932.
- Fuentes MMPB, Limpus CJ, Hamann M (2011) Vulnerability of sea turtle nesting grounds to climate change. *Global Change Biology* 17: 140–153.
- Pike DA (2009) Do Green Turtles Modify Their Nesting Seasons in Response to Environmental Temperatures? *Chelonian Conservation and Biology* 8: 43–47.
- Miller JD (1997) Reproduction in Sea Turtles. In: Lutz PL, Musick JA, editors. *The biology of sea turtles*. Boca Raton, FL: CRC Press. p51–81.
- Bowen BW, Meylan AB, Ross JP, Limpus CJ, Balazs GH, et al. (1992) Global Population-Structure and Natural History of the Green Turtle (*Chelonia mydas*) in Terms of Matriarchal Phylogeny. *Evolution* 46: 865–881.
- Limpus CJ, Miller JD, Parmenter CJ, Reimer D, McLachlan N, et al. (1992) Migration of green (*Chelonia mydas*) and Loggerhead (*Caretta caretta*) Turtles to and from Eastern Australian Rookeries. *Wildlife Research* 19: 347–358.
- Broderick AC, Coyne MS, Fuller WJ, Glen F, Godley BJ (2007) Fidelity and over-wintering of sea turtles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 1533–1538.
- Mortimer JA, Carr A (1987) Reproduction and migrations of the Ascension Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia*: 103–113.
- Luschi P, Hays GC, Del Seppia C, Marsh R, Papi F (1998) The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 2279–2284.
- Mortimer JA (1990) The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia*: 802–817.
- Ackerman R (1997) The nest environment and the embryonic development of sea turtles. In: Lutz PL, Musick JA, editors. *The biology of sea turtles*. Boca Raton, FL: CRC Press. pp. p83–106.
- Carr AF (1986) *The sea turtle: so excellent a fish*. University of Texas Press.
- Blumenthal JM, Abreu-Grobois FA, Austin TJ, Broderick AC, Bruford MW, et al. (2009) Turtle groups or turtle soup: dispersal patterns of hawksbill turtles in the Caribbean. *Molecular Ecology* 18: 4841–4853.
- Gaspar P, Benson SR, Dutton PH, Réveillère A, Jacob G, et al. (In press) Oceanic dispersal of juvenile leatherback turtles: going beyond passive drift modeling. *Marine Ecology Progress Series*.
- Hamann M, Limpus C, Owens DW (2003) Reproductive Cycles of Males and Females. In: Lutz PL, Musick JA, Wyneken J, editors. *The Biology of Sea Turtles: Volume II*. CRC Press ed. Boca Raton, FL. 135–161.
- Godley BJ, Broderick AC, Frauenstein R, Glen F, Hays GC (2002) Reproductive seasonality and sexual dimorphism in green turtles. *Marine Ecology-Progress Series* 226: 125–133.
- Bjorndal KA, Wetherall JA, Bolten AB, Mortimer JA (1999) Twenty-Six Years of Green Turtle Nesting at Tortuguero, Costa Rica: An Encouraging Trend. *Conservation Biology* 13: 126–134.
- Chaloupka M (2001) Historical trends, seasonality and spatial synchrony in green sea turtle egg production. *Biological Conservation* 101: 263–279.
- Lauret-Stepler M, Bourjea J, Roos D, Pelletier D, Ryan P, et al. (2007) Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: a 20 yr study based on track counts. *Endangered Species Research* 3: 217–227.
- Bourjea J, Ciccione S, Ratsimbazafy R (2006) Marine Turtles Surveys in Nosy Iranja Kely, North-Western Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 5: 209–212.
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, Ciccione S, Roos D, et al. (2007) Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endangered Species Research* 3: 273–282.
- Mortimer JA, Camille J-C, Boniface N (2011) Seasonality and Status of Nesting Hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) and Green Turtles (*Chelonia mydas*) at D'Arros Island, Amirantes Group, Seychelles. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 26–33.
- Mortimer JA, von Brandis RG, Liljevik A, Chapman R, Collic J (2011) Fall and Rise of Nesting Green Turtles (*Chelonia mydas*) at Aldabra Atoll, Seychelles: Positive Response to Four Decades of Protection (1968–2008). *Chelonian Conservation and Biology* 10: 165–176.
- Broderick AC, Godley BJ, Hays GC (2001) Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268: 1481–1487.
- Chaloupka M, Kamezaki N, Limpus C (2008) Is climate change affecting the population dynamics of the endangered Pacific loggerhead sea turtle? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356: 136–143.
- Godley BJ, Broderick AC, Hays GC (2001) Nesting of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic. *Biological Conservation* 97: 151–158.
- Hughes G (1973) *The sea turtles of south east Africa*. [Doctoral thesis]. Durban: University of Natal.
- Frazier J (1975) Marine turtles of the western Indian Ocean. *Oryx* 13: 164–175.
- Mortimer JA (1984) Marine Turtles in the Republic of the Seychelles: Status and Management. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN).
- Mortimer JA (1988) Green turtle nesting at Aldabra Atoll: population estimates and trends. Washington, DC, USA: National Museum of Natural History, Biological Society of Washington.
- Le Gall J-Y (1988) *Biologie et évaluation des populations de tortues vertes Chelonia mydas des atolls Tromelin et Europa (Océan Indien S.O.)*. Mésogée 48: 33–42.
- Le Gall J, Bosc P, Château D, Taquet M (1986) Estimation du nombre de tortues vertes femelles adultes *Chelonia mydas* par saison de ponte à Tromelin et Europa (Océan Indien) (1973–1985). *Océanographie Tropicale* 21: 3–22.
- Lauret-Stepler M, Ciccione S, Bourjea J (2010) Monitoring of marine turtles reproductive activities in Juan de Nova, Eparses Islands, South Western Indian Ocean, based on tracks count and width. *Indian Ocean Turtle Newsletter* 11: 18–24.
- Eckert KL, Bjorndal KA, Abreu-Grobois FA, Donnelly M (1999) Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. Washington, DC: IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication 235 pp p.
- Bourjea J, Marmorex C, A MS, Beudard F, Frazier J, et al. Seasonality and increase in green turtle (*Chelonia mydas*) nesting activity at Mohéli island, Comoro archipelago, Indian Ocean. In press.
- Frazier J (2012) Nest and Track Surveys. *Reptile Biodiversity: Standard Methods for Inventory and Monitoring*: University of California Press. 260–271.
- Garnier J Status of marine turtles in northern Querimbas (Mozambique). *Oryx*. In press.
- Team RDC (2011) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Batschelet E (1981) *Circular statistics in biology*: Academic Press.
- Duhec A, Balderson S, Doak N (2010) *Climate Data Report for Aldabra Atoll: 1949–2009*. Seychelles Islands Foundation. 35 p.
- Reynolds RW, Smith TM, Liu C, Chelton DB, Casey KS, et al. (2007) Daily High-Resolution-Blended Analyses for Sea Surface Temperature. *Journal of Climate* 20: 5473–5496.
- Cliff AD, Ord JK (1981) *Spatial processes: models and applications*; Limited. LP, editor.
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669.
- Bourjea J, Lapègue S, Gagnevin L, Broderick D, Mortimer JA, et al. (2007) Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean. *Molecular Ecology* 16: 175–186.
- Yasuda T, Tanaka H, Kittiwattanawong K, Mitamura H, Klom-in W, et al. (2006) Do female green turtles (*Chelonia mydas*) exhibit reproductive seasonality in a year-round nesting rookery? *Journal of Zoology* 269: 451–457.
- Mazaris AD, Kallimanis AS, Sgardelis SP, Pantis JD (2008) Do long-term changes in sea surface temperature at the breeding areas affect the breeding dates and reproduction performance of Mediterranean loggerhead turtles? Implications for climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367: 219–226.
- Weishampel JF, Bagley DA, Ehrhart LM (2004) Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology* 10: 1424–1427.

60. Solow AR, Bjørndal KA, Bolten AB (2002) Annual variation in nesting numbers of marine turtles: the effect of sea surface temperature on re-migration intervals. *Ecology Letters* 5: 742–746.
61. Davenport J (1997) Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 22: 479–488.
62. Mazaris AD, Kornaraki E, Matsinos YG, Margaritoulis D (2004) Modeling the effect of sea surface temperature on sea turtle nesting activities by investigating seasonal trends. *Natural Resource Modeling* 17: 445–465.
63. Miller JD, Limpus C, Godfrey MH (2003) Nest Site Selection, Oviposition, Eggs, Development, Hatching, and Emergence of Loggerhead Turtles. In: Bolten AB, Witherington B, editors. *Ecology and Conservation of Loggerhead Sea Turtle*. Gainesville, Florida, USA: University Press of Florida. 125–143.
64. Segura LN, Cajade R (2010) The effects of sand temperature on pre-emergent green sea turtle hatchlings. *Herpetological Conservation and Biology* 5: 196–206.
65. Hawkes L, Broderick A, Godfrey M, Godley B (2009) Climate change and marine turtles. *Endangered Species Research* 7: 137–154.
66. Spotila J, O'Connor M, Paladino F (1997) Thermal Biology of Sea Turtles. In: Lutz PL, Musick A, editors. *The Biology of Sea Turtles*. Boca Raton: CRC Press. 297–313.
67. Dawson A, King VM, Bentley GE, Ball GF (2001) Photoperiodic Control of Seasonality in Birds. *Journal of Biological Rhythms* 16: 365–380.
68. Taquet C, Taquet M, Dempster T, Soria M, Ciccione S, et al. (2006) Foraging of the green sea turtle *Chelonia mydas* on seagrass beds at Mayotte Island (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters. *Marine Ecology-Progress Series* 306: 295–302.
69. Le Gall J-Y, Hughes GR (1987) Migrations de la tortue verte *Chelonia mydas* dans l'Océan Indien Sud-Ouest observées à partir des marquages sur les sites de ponte Europa et Tromelin (1970–1985). *Amphibia-Reptilia* 8: 277–282.
70. Fieux M, Reverdin G (2001) Current Systems in the Indian Ocean. In: Editors-in-Chief: John HS, Karl KT, Steve AT, editors. *Encyclopedia of Ocean Sciences* (Second Edition). Oxford: Academic Press. 728–734.
71. Schott FA, McCreary JP Jr (2001) The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography* 51: 1–123.
72. Schott FA, Xie S-P, McCreary JP Jr (2009) Indian Ocean circulation and climate variability. *Rev Geophys* 47: RG1002.
73. Quartly GD, Srokosz MA (2004) Eddies in the southern Mozambique Channel. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51: 69–83.
74. Wood DW, Bjørndal KA (2000) Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in Loggerhead Sea Turtles. *Copeia*: 119–128.
75. Glen F, Broderick AC, Godley BJ, Hays GC (2005) Patterns in the emergence of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtle hatchlings from their nests. *Marine Biology* 146: 1039–1049.
76. Chevalier J, Talvy G, Lieutenant S, Lochon S, Girondot M (1999) Study of a bimodal nesting season for leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in La Guyane. In: Kalb H, Wibbels T, editors. *U.S. Department of Commerce*.
77. Dillon ME, Wang G, Huey RB (2010) Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467: 704–U788.
78. Mrosovsky N, Pieau C (1991) Transitional range of temperature, pivotal temperatures and thermosensitive stages for sex determination in reptiles. *Amphibia-Reptilia* 12: 169–179.
79. Yntema CL, Mrosovsky N (1980) Sexual Differentiation in Hatchling Loggerheads (*Caretta caretta*) Incubated at Different Controlled Temperatures. *Herpetologica* 36: 33–36.

11. Rappel des principaux résultats

1. Il existe des variations spatiales dans la saisonnalité des pontes indépendantes de la géographie régionale.
2. Ces variations spatiales sont essentiellement expliquées par la distribution régionale de température de surface de la mer.
3. On observe un pic de ponte en été austral pour les sites d'Europa et Tromelin exposés aux températures de surface de la mer les plus froides. Pour les sites du nord du Canal du Mozambique (les Glorieuses, Mohéli, Mayotte), le pic de ponte est décalé vers l'hiver austral.
4. Il existe un synchronisme spatial entre les variations interannuelles du nombre de tortues nidifiantes des sites de ponte du Nord du Canal du Mozambique et ces sites présentent une dynamique temporelle de ponte commune.
5. Cette dynamique temporelle n'est pas directement corrélée aux variations de températures de surface de la mer au voisinage du site de ponte.

CHAPITRE 3. DYNAMIQUE SPATIALE DES JUVENILES DE DEUX ESPECES DE TORTUES MARINES

Après plusieurs semaines d'incubation dans le sable, les jeunes tortues éclosent et remontent vers la surface de la plage. Suite à l'émergence, les juvéniles rejoignent l'océan qui va devenir leur habitat principal pour le reste de leur existence.

En partant de l'hypothèse qu'au cours des premières années de vie, les tortues marines juvéniles (toutes espèces confondues) dérivent de manière passive dans les courants océaniques, il est possible de modéliser à l'aide d'outils de simulation numérique les trajets suivis à partir de différents sites de naissance. C'est l'objet de la première partie du Chapitre 3. Ce modèle permet d'estimer la probabilité de survie liée à la température durant les premières années de vie, de déterminer des zones préférentielles de dérive et d'estimer les zones de recrutement potentiel de ces juvéniles.

La seconde partie du chapitre présente une étude du déplacement de tortues caouannes au stade immature. Il s'agit d'identifier les structures spatiales horizontales (dynamique horizontale) et les échelles auxquelles ces structures apparaissent, ainsi que le comportement de plongée (dynamique verticale) des individus. Ces dynamiques sont alors mises en relation avec les structures océaniques : température de surface, courants de surface, et production primaire.

Section 1. Etude de la dérive des juvéniles océaniques par modélisation

1. Résumé

Une étape importante de la vie des tortues marines reste à ce jour largement inexplorée : celle des juvéniles de premier stade, de l'émergence jusqu'à la phase de recrutement. Cette étape, qualifiée d'« années perdues » (« lost years ») en raison de l'absence de connaissances à son sujet, est primordial pour la compréhension de la répartition spatiale des tortues marines au niveau régional. L'hypothèse la plus généralement admise est que, durant le stade océanique, les juvéniles dérivent avec les courants marins, de façon essentiellement passive. Nous avons utilisé des estimations de courant pour simuler, puis analyser, les trajectoires de dérives probables de tortues marines juvéniles au départ de six sites de ponte de tortues vertes *Chelonia mydas* (Europa, Tromelin, les Glorieuses, Mayotte, Mohéli et La Réunion) et d'un site de ponte de tortues caouannes *Caretta caretta* (Masirah) dans l'Ouest de l'océan Indien.

Chez la tortue verte, l'analyse de ces simulations a permis de caractériser la dynamique spatiale des juvéniles dans la région Sud-ouest de l'océan Indien et d'évaluer les chances de survie des différents individus en fonction du caractère favorable des habitats rencontrés. Le modèle a montré qu'il existe à l'échelle régionale deux patrons de dérive majeurs : l'un entraîne les juvéniles vers le Sud à travers le Canal du Mozambique puis vers les anneaux des aiguilles ou l'océan Atlantique, l'autre les entraîne vers le Nord le long de la côte Somalienne puis vers la mer d'Arabie ou les eaux équatoriales. L'analyse des conditions environnementales le long des trajets a montré que les trajectoires les plus favorables sont les trajectoires côtières (Afrique de l'Est et Madagascar), et dans une moindre mesure celles qui entraînent les juvéniles vers les anneaux des aiguilles ou la mer d'Arabie. Au sein de ces patrons de dérives régionaux existe néanmoins d'importantes variations selon le site de naissance considéré. Pour les juvéniles du site d'Europa, les résultats de la modélisation ont montré une mortalité importante dues aux faibles températures de surface de la mer. La comparaison des conditions environnementales pour les juvéniles émergés pendant ou hors du pic d'émergence n'a pas mis en évidence de patrons communs à l'ensemble des sites.

Chez la tortue caouanne, l'analyse de ces simulations a permis d'étudier la connectivité entre la population de tortues caouannes du site majeur de ponte sur l'île de Masirah (Sultanat d'Oman) dans l'hémisphère Nord, et les eaux territoriales de La Réunion et de Madagascar. Le modèle a montré qu'après trois ans de dérive passive, moins de 10 % des juvéniles ont

visité les eaux des Mascareignes et moins de 3 % les eaux réunionnaises. Ces juvéniles sont d'abord entraînés vers l'est par le contre-courant sud-équatorial, à proximité des côtes indonésiennes, avant de dériver vers le sud-ouest et les Mascareignes, le long du courant sud-équatorial. Ces résultats suggèrent qu'il existe une variabilité spatiale importante dans le cycle de développement des tortues caouannes de l'Ouest de l'océan Indien.

2. Rappel des objectifs

2.1. Tortue verte *Chelonia mydas*

1. Identifier les principaux patrons régionaux de dérive des juvéniles aux premiers stades de vie
2. Caractériser les conditions environnementales le long de ces patrons de dérive
3. Etudier les différences de ces patrons de dérive en fonction de la période d'émergence (pic ou hors-pic)

2.2. Tortue caouanne *Caretta caretta*

1. Etudier la connectivité trans-équatoriale chez la tortue caouanne aux premiers stades de vie

3. Introduction

Dès les premiers stades de vie, le devenir des tortues marines est conditionné par leur dynamique spatiale. Après l'émergence, les nouveau-nés regagnent l'océan. Pendant une période dite de nage frénétique (« swimming frenzy »), ils nagent de manière active (Frick 1976; Salmon & Wyneken 1987; Davenport *et al.* 1997), la durée de cette période variant entre un et trois jours (Wyneken & Salmon 1992; Chung *et al.* 2009). Ensuite, l'activité de nage des nouveau-nés diminue fortement (Okuyama *et al.* 2009). Les juvéniles demeurent alors dans le milieu océanique pendant plusieurs années. Cette phase de leur cycle de vie est longtemps restée la moins documentée du fait de la faible accessibilité des individus à ce stade. Cela lui vaut encore aujourd'hui le surnom d'« années perdues » (« lost-years » ; Carr 1952). En se basant sur des observations de juvéniles de part et d'autre de l'océan Atlantique, Archie Carr a été le premier à proposer une explication en émettant l'hypothèse d'un cycle de développement de la tortue caouanne à l'échelle du gyre océanique de l'Atlantique Nord (Carr 1986). De récentes études ont par la suite confirmé cette hypothèse (Bolten *et al.* 1998; Bolten 2003). Dans le Pacifique Nord et Sud, le même cycle a été montré à l'échelle du bassin océanique (Bowen *et al.* 1995; Boyle *et al.* 2009). Ce cycle est en général contraint dans un seul hémisphère selon une faible amplitude latitudinale (Kobayashi *et al.* 2008). Les études en génétique (Bowen & Karl 2007) ont démontré l'existence de ces cycles mais les trajets réels suivis préalablement par les nouveau-nés après l'émergence demeurent encore un mystère et le suivi par satellite de tortues marines aux premiers stades n'en est qu'à ses débuts (Mansfield *et al.* 2012).

L'objectif de cette étude est d'utiliser des estimations de courants marins pour simuler, puis analyser, ces trajectoires de dérive après l'émergence. L'étude porte sur deux espèces, la tortue verte *Chelonia mydas* et la tortue caouanne *Caretta caretta*, dans le Sud-ouest de l'océan Indien (SOOI). En effet, aux premiers stades de vie, l'hypothèse la plus généralement admise est que les juvéniles dérivent avec les courants marins de façon essentiellement passive. Grâce aux progrès récents réalisés par l'océanographie opérationnelle, il est désormais possible d'obtenir une estimation détaillée de ces courants et ainsi de prédire les trajectoires probables des nouveau-nés après la période de nage frénétique. Ce type de modèle a déjà été utilisé pour étudier la dérive des juvéniles dans le Pacifique (Gaspar *et al.* 2012), dans l'Atlantique (Blumenthal *et al.* 2009; Godley *et al.* 2010) et en Méditerranée (Hays *et al.* 2010).

3.1. Tortue verte

Nous avons simulé la dérive passive de tortues vertes juvéniles pendant un an, au départ de sites de ponte répartis dans le SOOI et étudié leur dispersion à travers les différentes zones de la région. Un premier objectif du modèle est d'identifier les principaux patrons de dérive dans la région et d'étudier la variabilité inter-sites des trajectoires de dérive. En effet, si le SOOI est globalement sous l'influence du courant Sud-équatorial et des structures tourbillonnaires qu'il génère dans le Canal du Mozambique (Quartly & Srokosz 2004), la répartition géographique des sites de ponte dans ce champs de courant est susceptible d'influencer le devenir des juvéniles océaniques. Si Tromelin, par exemple, est directement exposé au courant Sud-équatorial, ce n'est pas le cas d'Europa ou encore de La Réunion. Quelles sont alors les conséquences sur les trajectoires de dérive ?

De plus, la dynamique spatiale des juvéniles détermine les conditions environnementales rencontrées qui à leur tour contrôlent les conditions de croissance et de développement (Chaloupka *et al.* 2004; Kubis *et al.* 2009; Bjorndal *et al.* 2013). Un second objectif du modèle est donc de caractériser ces conditions environnementales (production primaire et température) le long des trajectoires de dérive. La production primaire (PP) étant un proxy de la disponibilité des ressources alimentaires, sa distribution favorise certaines trajectoires au détriment d'autres (Polovina *et al.* 2006; Mansfield *et al.* 2009). La température de la surface de la mer (TSM) est un autre facteur environnemental qui joue un rôle essentiel dans la croissance et la survie des juvéniles (Davenport 1997). Une exposition prolongée à des températures trop faibles entraîne un ralentissement métabolique pouvant aller jusqu'à la mort. Ce phénomène, connu sous le nom de « Cold-Stunning » (Witherington & Ehrhart 1989) est une cause de mortalité importante dans le golfe du Mexique lors d'événements climatiques exceptionnellement froids (Foley *et al.* 2007). Ainsi, bien que la valeur reproductrice (contribution relative d'un individu d'une classe d'âge donnée à la prochaine génération ; Fisher 1930) des juvéniles d'espèces longévives soit largement inférieure à celle des adultes (Sæther & Bakke 2000), la dynamique spatiale des juvéniles conditionne néanmoins la dynamique des populations de tortues marines (Chaloupka & Balazs 2007; Braun-McNeill *et al.* 2008).

Enfin, pour la grande majorité des sites de ponte du SOOI, il existe une saisonnalité de la reproduction et le nombre de pontes et d'écloppées est inégalement réparti tout au long de l'année. Cette saisonnalité étant corrélée à la température sur les sites de ponte (Dalleau *et al.* (2012), Chapitre 1), cela implique que les conditions environnementales rencontrées au cours

de la phase de dérive océanique varient selon la saison. Le dernier objectif du modèle est de déterminer s'il existe un avantage évolutif qui favorise les femelles dont les œufs éclosent durant le pic d'émergence, au cours duquel un plus grand nombre de naissances est observé. Un tel avantage serait un facteur supplémentaire justifiant l'existence et la persistance de la saisonnalité de la reproduction.

3.2. Tortue caouanne

Pour la tortue caouanne, nous avons étudié la dérive passive des juvéniles sur trois ans au départ de l'un des sites de ponte les plus importants au monde pour cette espèce, l'île de Masirah (Sultanat d'Oman), située dans le Nord-ouest de l'océan Indien (Rees *et al.* 2010). L'objectif de cette simulation est d'étudier la connectivité entre ce site de ponte situé dans l'hémisphère Nord et Les Mascareignes dans l'hémisphère Sud. En effet, le comportement spatial des caouannes immatures capturées accidentellement dans les eaux territoriales réunionnaises et malgaches (Ciccione & Bourjea 2010a) et suivies par satellite, suggère que ces individus pourraient être majoritairement originaires des sites de ponte de l'hémisphère Nord tel que Masirah (Chapitre 3, Section 2). Cela laisse penser à un cycle de développement trans-équatorial pour cette espèce dans l'océan Indien. L'objectif de ce modèle est de déterminer si les nouveau-nés de Masirah peuvent dériver de manière passive vers le plateau des Mascareignes et, le cas échéant, d'identifier le trajet suivi pour y arriver, afin de caractériser le cycle spatial de développement des tortues caouannes dans l'Océan Indien.

4. Matériel et Méthodes

4.1. Tortue verte

4.1.1. Zone d'étude et sites de ponte

La région d'étude principale est le Sud-ouest de l'Océan Indien (SOOI ; 35°S-5°S ; 20°E-60°E).

Pour les tortues vertes, les six sites de ponte qui ont été considérés sont les îles d'Europa, Tromelin, les Glorieuses, Mayotte, Mohéli et La Réunion. Le choix de ces sites s'est justifié par la bonne connaissance des profils de ponte (et donc implicitement d'émergence) et par leur répartition qui couvre l'ensemble de la région étudiée. Les paramètres reproductifs de ces sites de ponte sont, en effet, étudiés depuis plusieurs années (Lauret-Stepler *et al.* 2007).

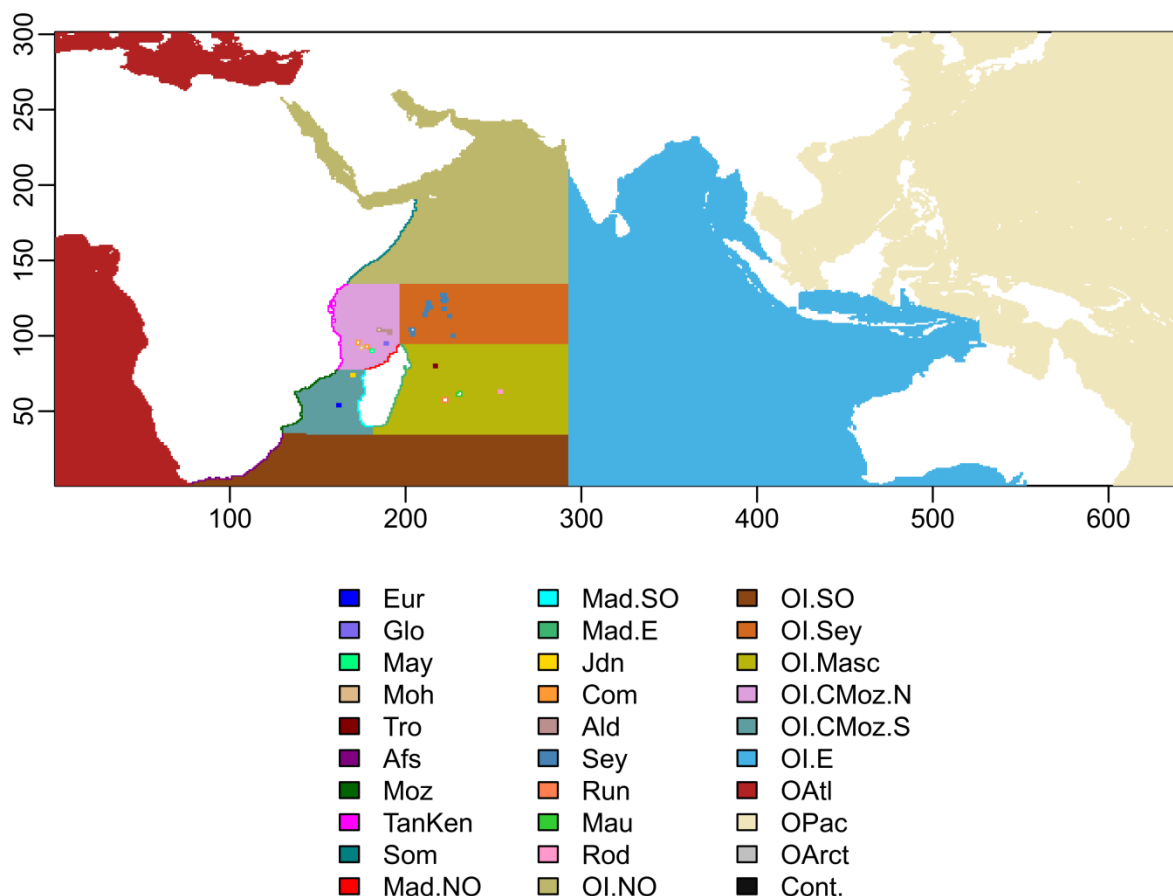


Figure 17 Découpage de l'Océan Global en 29 domaines dont 10 zones océaniques et 19 zones côtières. Le nom exact et le type de zone (océanique ou côtière) est détaillé dans la Table 7.

4.1.2. Zones océaniques et côtières

Afin d'étudier le déplacement des juvéniles, la totalité de la surface océanique mondiale a été arbitrairement découpée en 29 domaines dont 10 zones océaniques et 19 zones côtières. 19 zones côtières et sept zones océaniques ont été identifiées dans l'Océan Indien seul. Les limites des zones ont été choisies de manière *ad hoc* en fonction des zones d'alimentation identifiées pour les tortues marines, de la géopolitique régionale et des zones économiques exclusives dans le SOOI. Le découpage est représenté sur la Figure 17 et la terminologie complète utilisée dans la Table 7.

4.1.3. Modèle de dérive

La dérive des juvéniles aux premiers stades de vie a été considérée pendant la période de simulation comme exclusivement passive. Les simulations de dérive ont été réalisées à l'aide d'une version adaptée du modèle lagrangien ARIANE (Blanke and Raynaud (1997) ;

Table 7 Terminologie et type des 29 domaines spatiaux identifiés. (voir Figure 17). Le regroupement des zones en gras constitue la zone « Mascareignes ».

Zone	Abréviation	Type
Europa	Eur	Côtier
Glorieuses	Glo	Côtier
Mayotte	May	Côtier
Mohéli	Moh	Côtier
Tromelin	Tro	Côtier
Afrique du Sud	Afs	Côtier
Mozambique	Moz	Côtier
Tanzanie/Kenya	TanKen	Côtier
Somalie	Som	Côtier
Madagascar Nord-Ouest	Mad.NO	Côtier
Madagascar Sud-Ouest	Mad.SO	Côtier
Madagascar Est	Mad.E	Côtier
Juan de Nova	Jdn	Côtier
Comores	Com	Côtier
Aldabra	Ald	Côtier
Seychelles	Sey	Côtier
La Réunion	Run	Côtier
Maurice	Mau	Côtier
Rodrigues	Rod	Côtier
Océan Indien Nord-Ouest	OI.NW	Océanique
Océan Indien Sud-Ouest	OI.SW	Océanique
Océan Indien Seychelles	OI.Sey	Océanique
Océan Indien Mascareignes	OI.Masc	Océanique
Océan Indien Canal Mozambique Nord	OI.CMoz.N	Océanique
Océan Indien Canal Mozambique Sud	OI.CMoz.S	Océanique
Océan Indien Est	OI.CMoz.E	Océanique
Océan Atlantique	OAtl	Océanique
Océan Pacifique	OPac	Océanique
Océan Arctique	OArct	Océanique

www.univ-brest.fr/lpo/ariane). La version que nous avons utilisée a été adaptée pour les besoins de l'étude afin, par exemple, de prendre en compte uniquement les déplacements de surface en deux dimensions. Le même modèle a déjà été utilisé pour modéliser la dérive des juvéniles de tortues Luth *Dermochelys coriacea* dans l'Est de l'Océan Pacifique (Gaspar *et al.* 2012).

Les routines informatiques nécessaires au lancement des simulations ont été codées en Python 2.5. Les analyses des résultats de simulation ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2012).

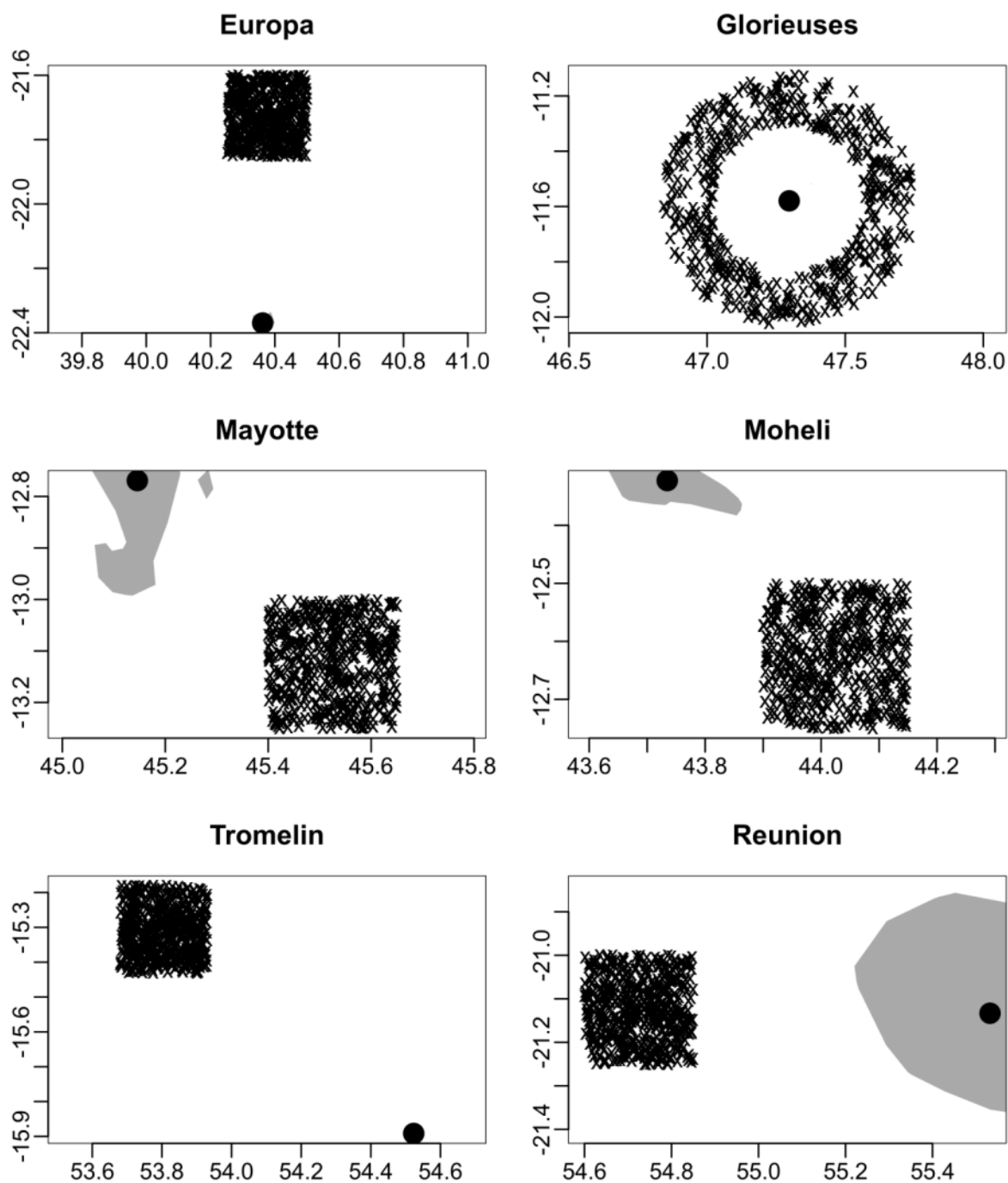


Figure 18 Emplacements initiaux de 10 000 juvéniles relâchés depuis six sites de pontes de tortues vertes du SOOI. Les juvéniles sont relâchés dans un carré de 20 km de côté dont le centre est à environ 40 km dans la direction des plages de pontes principales. Pour le site des Glorieuses, les pontes ayant lieu tout autour de l'île, les juvéniles sont relâchés dans un anneau, entre 30 km et 50 km de la cote de l'île principale.

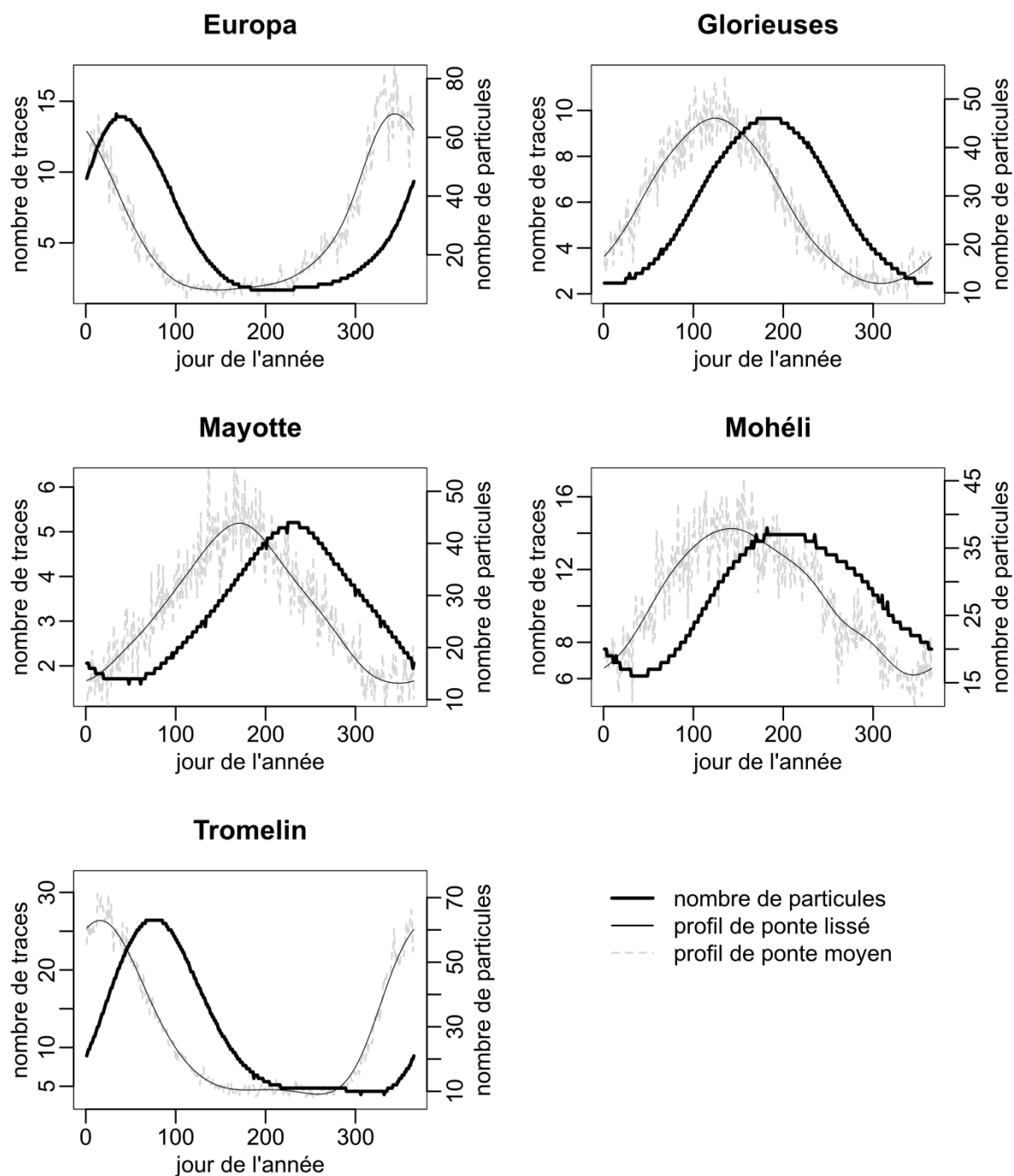


Figure 19 Profils annuels de pontes moyennés (pointillés) et lissés (gris) dans cinq sites de pontes de tortues vertes du SOOI. Le nombre de pontes sur le site de La Réunion est considéré trop faible pour définir une saisonnalité. Le nombre de juvéniles relâchés correspond au profil de ponte lissé retardé de 60 jours, durée approximative d'incubation séparant la ponte de l'émergence.

4.1.4. Données océaniques

Les trajectoires de dérive des juvéniles ont été calculées en utilisant les courants de surface fournis par la ré-analyse GLORYS-1 (Ferry *et al.* 2010) de l'état de l'océan global. Cette ré-analyse a une résolution horizontale moyenne de 0.25° (environ 28 km en zone équatoriale). Elle est produite par MERCATOR-Océan et couvre une période de 6 ans allant du 1^{er} janvier 2002 au 31 décembre 2008.

Les températures de surface de la mer (TSM) ont également été extraites de cette ré-analyse. Pour caractériser l'habitat des juvéniles nous avons également extrait la production primaire océanique (PP) en interpolant sur la grille du modèle les données de PP fournies par Oregon State University ([www.science.oregonstate.edu.ocean.productivity](http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity)).

Pour l'ensemble de ces variables (courants, température de surface et production primaire), des champs moyens journaliers ont été utilisés.

4.1.5. Initialisation

Chaque simulation de dérive a été réalisée sur une durée totale d'une année et 10 000 trajectoires par an ont été simulées entre 2002 et 2007 soit un total de 60 000 trajectoires par site de ponte. Pour simuler l'effet du phénomène de nage frénétique qui tend à disperser les juvéniles au large de leur site de naissance, les emplacements initiaux des juvéniles ont été répartis uniformément dans un carré de 20 kilomètres de côté dont le centre est situé à environ 40 kilomètres de la plage de ponte, à l'exception des Glorieuses (voir ci-dessous). La direction dans laquelle a été positionné ce carré a été déterminée par l'orientation des plages de ponte principales sur le site de ponte. Ainsi, le carré de départ se trouvait au nord d'Europa, à l'est de Mayotte et au nord-ouest de Tromelin. Pour l'archipel des Glorieuses, en raison de la présence de pontes sur toute la périphérie de l'île principale, les emplacements initiaux des juvéniles ont été uniformément répartis dans toutes les directions, sous forme d'un anneau dont le rayon intérieur est de 30km et le rayon extérieur 50km. La distribution spatiale initiale des juvéniles au moment du lâcher est représentée sur la Figure 18.

Deux scénarios d'initialisation ont été utilisés :

(1) Initialisation saisonnière : ce scénario d'initialisation tient compte de la saisonnalité de la reproduction telle qu'observée *in situ* (Lauret-Stepler *et al.* 2007; Dalleau *et al.* 2012). La distribution temporelle des juvéniles relâchés est basée sur le profil annuel de ponte observé sur chacun des sites. Ce profil annuel de ponte a été calculé comme la moyenne du nombre de

traces de montées des adultes femelles en ponte par jour de l'année. Afin d'assurer un profil continu entre les années de largage et d'éviter des effets de seuils artificiels, le profil de ponte annuel a été répété artificiellement sur 10 ans puis lissé par une méthode de lissage polynomiale avant d'être à nouveau moyenné sur une année en excluant la première et la dernière année. Un retard systématique de 60 jours a été appliqué à ce profil de ponte afin de prendre en compte la durée moyenne d'incubation et d'obtenir un profil d'émergence. Le nombre journalier de juvéniles à relâcher a été calculé proportionnellement à ce profil d'émergence (Figure 19).

(2) Initialisation uniforme : les juvéniles ont été relâchés de manière homogène sur les 6 années de simulation soit 27 à 28 juvéniles par jour.

4.1.6. Fréquentation spatiale

Deux types de mesures ont été identifiées pour l'analyse de la fréquentation de chacune des zones identifiées : (1) le nombre de visites, calculé comme le nombre de juvéniles ayant visités une zone donnée au moins une fois au cours de la simulation de dérive. Il est exprimé en nombre de juvéniles et reflète la densité de probabilité de visite pour cette zone, (2) le temps de résidence, calculé comme le total du nombre de jours passés dans une zone donnée par l'ensemble des juvéniles sur la durée de la simulation. Il est exprimé en juvéniles x jours et reflète pour une zone donnée la densité de probabilité d'occupation.

4.1.7. Température de surface et mortalité

Des taux de survie théorique ont été calculés en fonction de la TSM : les juvéniles exposés à une température inférieure à un seuil pendant une durée minimale ont été considérés comme morts. Le seuil de température de surface a été testé entre 10°C et 20°C par intervalles de 2°C et trois niveaux de durée minimale d'exposition ont été testés : 15, 30 et 60 jours. Pour chaque site de ponte, un taux de survie a alors été calculé pour chaque combinaison de température seuil et de durée minimale.

4.1.8. Trajectoires favorables

Les trajectoires les plus favorables en matière de production primaire ont été définies en fonction de deux paramètres : la TSM et la PP. En matière de production primaire, les juvéniles ont été classés en fonction de la production primaire totale rencontrée au cours de la simulation. Les 1 ou 10% des trajectoires qui ont présenté les valeurs de production primaire les plus importantes ont alors été considérées comme les plus favorables. Toutefois, ces trajectoires favorables en matière de production primaire, peuvent ne pas être viables au

regard de la température. Le même critère de sélection a donc été appliqué en écartant, au préalable, les juvéniles exposés plus de 15 jours à des eaux d'une température inférieure à 18°C.

4.1.9. Saisonnalité

Pour comparer l'influence de la saisonnalité de la reproduction, ont été identifiés pour chacun des sites de ponte : le trimestre correspondant au pic d'émergence pour lequel un nombre maximal d'émergences est observé, et le trimestre correspondant au creux d'émergence (hors-pic) pour lequel un nombre minimal d'émergence est observé. Les trimestres ainsi obtenus sont détaillés dans la Table 8. Les méthodes d'analyses précédemment décrites (fréquentation spatiale, survie, trajectoires favorables) ont alors été appliquées séparément aux juvéniles relâchés au cours des trimestres de pic et de creux d'émergence. Pour chaque site de ponte, les trajectoires de dérive de 15000 juvéniles (2500 par trimestres sur 6 ans) ont été comparées pendant le pic d'émergence et pendant le creux d'émergence.

4.2. Tortue caouanne

4.2.1. Zone d'étude

Pour les tortues caouannes, le site de ponte de l'île de Masirah (Sultanat d'Oman, Table 8) dans le Nord-ouest de l'Océan Indien a été retenu suite aux résultats des suivis par satellite des tortues caouannes capturées par les palangriers réunionnais qui ont montré qu'une part importante des tortues suivies se dirigeaient vers ce site majeur pour la reproduction de cette espèce (Chapitre 3, Section 2).

Pour étudier la connectivité entre ce site et le plateau des Mascareignes, deux zones principales ont été définies : une zone étendue dite zone «Mascareignes » et une zone plus restreinte dite zone « Réunion ». La zone « Mascareignes » correspond au regroupement des six zones situées à proximité de l'archipel des Mascareignes (Table 7) : « Madagascar Est », « Tromelin », « La Réunion », « Maurice », « Rodrigues » et « Océan Indien Mascareignes ». La zone « Réunion » correspond à une zone circulaire d'un rayon de 500km autour de l'île de la Réunion (55.53°E ; -21.13°S).

4.2.2. Paramètres de simulation et initialisation

Une simulation d'une durée totale de trois ans a été effectuée entre 2002 et 2004. Comme pour les simulations chez la tortue verte, 10000 juvéniles par an ont été relâchés soit un total de 30000. Les emplacements initiaux des juvéniles ont été distribués de manière circulaire au

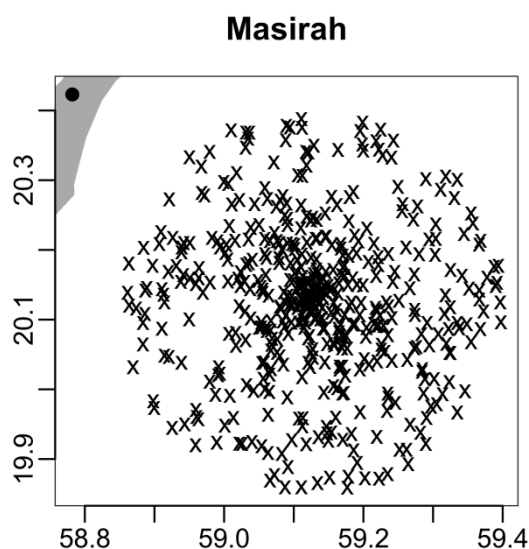


Figure 20 Emplacement initiaux de 10 000 juvéniles relâchés depuis le site de pont de **Masirah**. Les juvéniles sont relâchés dans un cercle dont le centre se situe à environ 40 km au sud-ouest de l'île.

Table 8 Sites de pontes considérés dans l'étude des dérives de tortues vertes juvéniles dans l'Océan Indien.

Les six premiers sont des sites de pontes de tortues vertes (*Cm*) du SOOI. Le dernier site est l'un des plus importants sites de ponte de tortues caouannes (*Cc*) situé dans l'hémisphère Nord sur l'île de Masirah (Sultanat d'Oman). Les données de saisonnalité ne sont pas disponibles pour ce site. Ne correspond pas à une saisonnalité observée cependant les dates ont été fixées arbitrairement pour comparer les patrons de dérive en hiver et été australs pour l'île de La Réunion.

Site	Espèce	Long. (°E) ; Lat. (°S)	Pic d'émergence	Hors-pic d'émergence
Europa	<i>Cm</i>	40,36 ; -22,37	Janvier à Mars	Juillet à Septembre
Glorieuses	<i>Cm</i>	47,30 ; -11,57	Juin à Août	Décembre à Février
Tromelin	<i>Cm</i>	54,52 ; -15,89	Février à Avril	Septembre à Novembre
Mohéli	<i>Cm</i>	43,73 ; -12,32	Juin à Août	Janvier à Mars
Mayotte	<i>Cm</i>	45,15 ; -12,77	Juillet à Septembre	Janvier à Mars
La Réunion	<i>Cm</i>	55,53 ; -21,13	Janvier à Mars*	Juillet à Septembre*
Masirah	<i>Cc</i>	58,79 ; 20,35	-	-

Sud-est de l'île de Masirah. Ces positions sont illustrées par la Figure 20. Les juvéniles ont été relâchés de manière uniforme sur les trois années de largage soit 27 à 28 juvéniles par jour.

4.2.3. Caractérisation des trajectoires

La probabilité de visiter la zone « Mascareignes » ou « Réunion » est calculée comme le quotient du nombre de juvéniles ayant visité la zone sur le nombre total de juvéniles relâchés. Pour caractériser les juvéniles ayant visité la zone « Mascareignes » ou « Réunion », plusieurs

indices ont été calculés : les dates de lâchers des tortues ayant visité la zone, le nombre de juvéniles présentes dans la zone à un temps déterminé, le nombre de juvéniles ayant visité la zone depuis le début de la simulation et la distribution saisonnière de la présence dans la zone.

5. Résultats

5.1. Tortue verte

L'ensemble des cartes et des graphiques obtenus par site de ponte sont présentés en annexe (Annexes 2-7).

5.1.1. Dynamique spatiale

5.1.1.1. Généralités

De manière générale (Annexe 2-7, Figure B - 1), sous l'influence du courant Sud-équatorial (permanent) les juvéniles ont majoritairement été emportés vers l'ouest et la côte est-africaine (Mozambique, Tanzanie et Kenya). Le modèle met en évidence deux patrons de dérive principaux : (1) des dérives généralement orientées vers le sud et gouvernées par l'activité tourbillonnaire à méso-échelle dans le Canal du Mozambique (schéma de dérive : MO) (2) et des dérives orientées vers le nord influencées par les variations saisonnières du courant de Somalie le long des côtes est-africaines (schéma de dérive : SO). Les tourbillons du canal du Mozambique ont ramené certains juvéniles jusqu'à la côte ouest de Madagascar. Les juvéniles descendant le Canal du Mozambique ont alors été entraînés vers les zones plus froides par le courant des aiguilles le long de l'Afrique du Sud puis vers le Sud de l'Océan Indien par la rétroflexion du courant des aiguilles (schéma de dérive : MOI) ou dans une moindre mesure vers l'océan Atlantique (schéma de dérive : MOA). Pour les juvéniles dérivant vers le nord, le décrochement côtier du courant de Somalie au large de Socotra a également emmené certains d'entre eux vers le centre de la mer d'Arabie (schéma de dérive : SOA). Une partie du courant de Somalie alimente également le contre-courant équatorial qui est à l'origine de nombreuses trajectoires de dérive vers l'est, à proximité de l'Equateur vers le centre de l'Océan Indien (schéma de dérive : SOI). De manière générale, on a constaté des variabilités, à la fois saisonnières et interannuelles, relativement faibles notamment pour les trajectoires dérivant vers le sud. La renverse saisonnière du courant de Somalie a été la raison principale des quelques variations saisonnières observées. Selon la saison, ce courant favorise ou au contraire limite la dérive vers le nord et la mer d'Arabie. Les principaux schémas observés pour chacun des sites de ponte étudiés sont résumés dans la Table 9.

Table 9 Principaux schémas de dérive observés pour chacun des sites de pontes d'où sont relâchés les juvéniles.

Site de ponte	Schémas de dérive
Europa	MOA, MOI ; MON (minoritaire)
Glorieuses	SOA, SOI, MOA, MOI
Mayotte	SOA, SOI, MOA, MOI
Mohéli	SOA, SOI, MOA, MOI
La Réunion	MAG, MAA, MAI ; MOA et MOI (minoritaires), SOA (rares), SOI (très rares)
Tromelin	MAG, MAA, MAI, MOA et MOI, SOA et SOI

5.1.1.2. Zones océaniques

Les indices de fréquentation (nombre de visites et temps de résidence) découlent des généralités décrites ci-dessus.

Les zones du Canal du Mozambique Nord et Sud ont été les zones océaniques les plus fortement fréquentées par les juvéniles de tous les sites (Annexe 2-6, Figure B - 3) à l'exception de La Réunion, qui est un site particulier pour lequel seule la zone Sud a été épisodiquement visitée (Annexe 7, Figure B - 3).

La zone Océan Indien Sud-ouest, située au sud du canal du Mozambique a logiquement été fréquentée de manière plus importante par les juvéniles issus des sites situés aux latitudes les plus australes (Europa et La Réunion, Annexe 2 et 7, Figure B - 3). Néanmoins, les juvéniles issus des autres sites de ponte ont aussi fréquemment séjourné dans cette zone après avoir dérivé vers le sud à travers le canal du Mozambique (schéma MOI). Étonnamment, il s'agit par exemple de la zone où le temps de résidence des juvéniles a été le plus important lorsqu'ils étaient issus du site de Tromelin (Annexe 4, Figure B - 4).

En revanche, au nord du Canal du Mozambique, la zone Océan Indien Nord-Ouest a été fréquentée exclusivement par les juvéniles des sites les plus septentrionaux et plus particulièrement ceux issus des Glorieuses (Annexe 3, Figure B - 3) et dans une moindre mesure de Tromelin (Annexe 4, Figure B - 3) selon le schéma SO. Les juvéniles relâchés depuis les sites d'Europa et de la Réunion n'ont que très rarement atteint cette zone (Annexe 2 et 7, Figure B - 1).

La fréquentation de la zone Océan Indien Seychelles a été du même ordre de grandeur que la fréquentation de la zone Océan Indien Nord-Ouest et a présenté les mêmes patrons de fréquentation. Par dérive selon le schéma SOI, les juvéniles issus des sites proches de cette zone telles que Tromelin et les Glorieuses ont présenté les taux de fréquentation les plus importants (Annexe 3 et 4, Figure B - 3).

La zone Océan Indien Mascareignes n'a été fréquentée de manière importante que par les juvéniles issus des sites de Tromelin et de La Réunion (Annexe 4 et 5, Figure B - 3). Elle n'a que très peu été visitée par les juvéniles issus des autres sites de ponte.

Comme des juvéniles ont pu franchir le cap de Bonne Espérance, la zone Océan Atlantique a aussi été fréquentée, en particulier par ceux issus du site d'Europa (schéma MOA, Annexe 2, Figure B - 3). Le site de La Réunion, en revanche, a été celui pour lequel les juvéniles ont le moins souvent visité la zone Atlantique (Annexe 7, Figure B - 3).

5.1.1.3. Zones côtières

Les profils de fréquentation des zones côtières sont en cohérence avec les profils de fréquentation des zones océaniques avoisinantes.

Les juvéniles issus des îles les plus septentrionales (les Glorieuses, Tromelin, Mohéli, Mayotte), ont généralement présenté des patrons d'utilisation des zones côtières similaires (Annexe 3-6, Figure B - 3). Pour ces quatre sites, la zone côtière Tanzanie et Kenya a été la zone la plus fréquemment visitée avec des temps de résidence importants. Les zones Mozambique et Somalie, respectivement au sud et au nord de la zone Tanzanie et Kenya, ont également été régulièrement visitées. Les temps de résidence au niveau des côtes Somaliennes ont été les plus importants. Les côtes malgaches et sud-africaines ont également été visitées mais dans des proportions généralement plus faibles et les temps de résidence ont été plus courts. Des particularités propres à certains sites sont tout de même apparues. Les juvéniles relâchés au large de l'île de Tromelin, par exemple, ont présenté un nombre de visites très important des côtes malgaches en particulier les côtes est et nord-ouest (Annexe 4, Figure B - 3). Par ailleurs, en comparaison aux îles voisines situées légèrement plus au sud (Mayotte et Mohéli), les juvéniles issus de l'archipel des Glorieuses ont visité en proportion plus importante la zone côtière Somalie (Annexe 3, Figure B - 3).

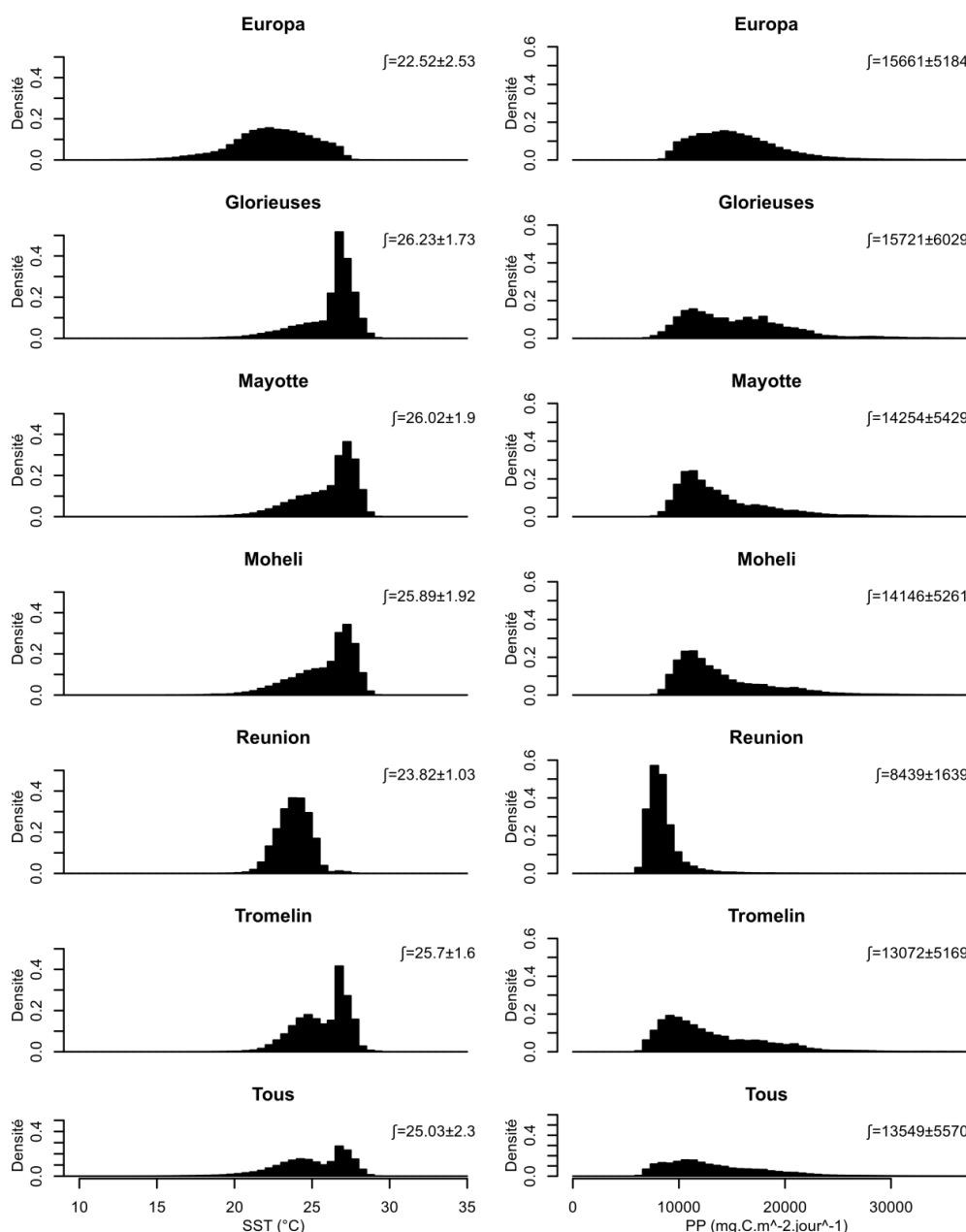


Figure 21 Distribution de la température de surface moyenne et de la production primaire totale le long des trajectoires de 60 000 juvéniles. (Gauche : température ; droite : production primaire). Les juvéniles sont relâchés en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

Concernant les sites les plus australs, les juvéniles issus du site d'Europa ont peu circulé à travers les zones côtières à l'exception notable des côtes de l'Afrique du Sud et du Mozambique (Annexe 2, Figure B - 3). Les juvéniles issus du site de La Réunion ont fréquenté essentiellement la côte est de Madagascar et les côtes de l'île Maurice (Annexe 7, Figure B - 3). Les autres zones côtières visitées sont situées sur la côte ouest de Madagascar et la côte est-africaine.

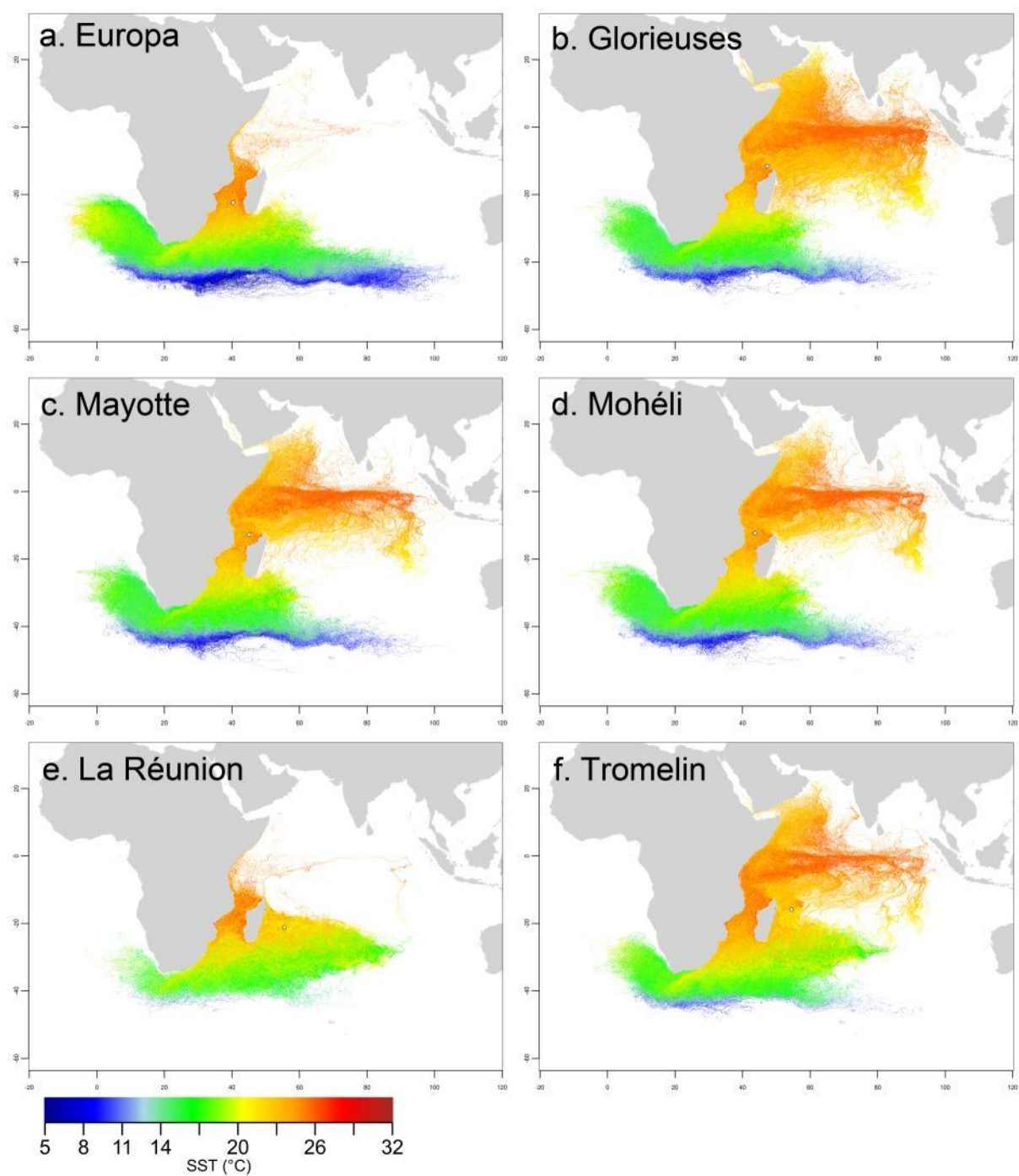


Figure 22 Température de surface de la mer le long des trajectoires de 60000 juvéniles relâchés depuis six sites de pontes du SOOI. Les juvéniles sont relâchés en tenant compte de la saisonnalité des émergences. Ces figures sont reprises en détail en annexe (Annexe 2-7, Figures B - 10 et B - 11).

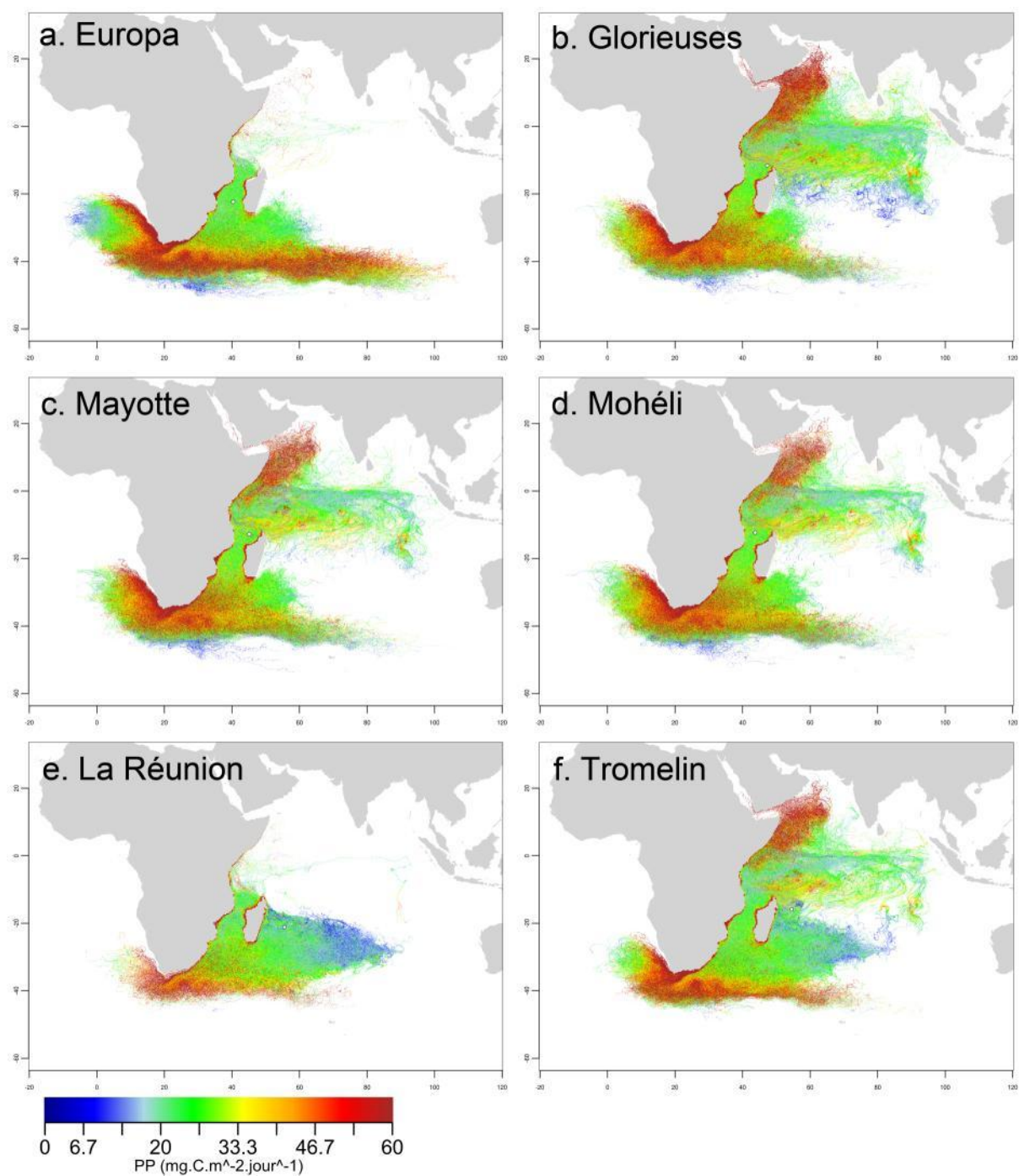


Figure 23 Production primaire le long des trajectoires de 60000 juvéniles relâchés depuis six sites de pontes. Les juvéniles sont relâchés en tenant compte de la saisonnalité des émergences. Ces figures sont reprises en annexe (Annexe 2-7, Figures B - 12 et B - 13).

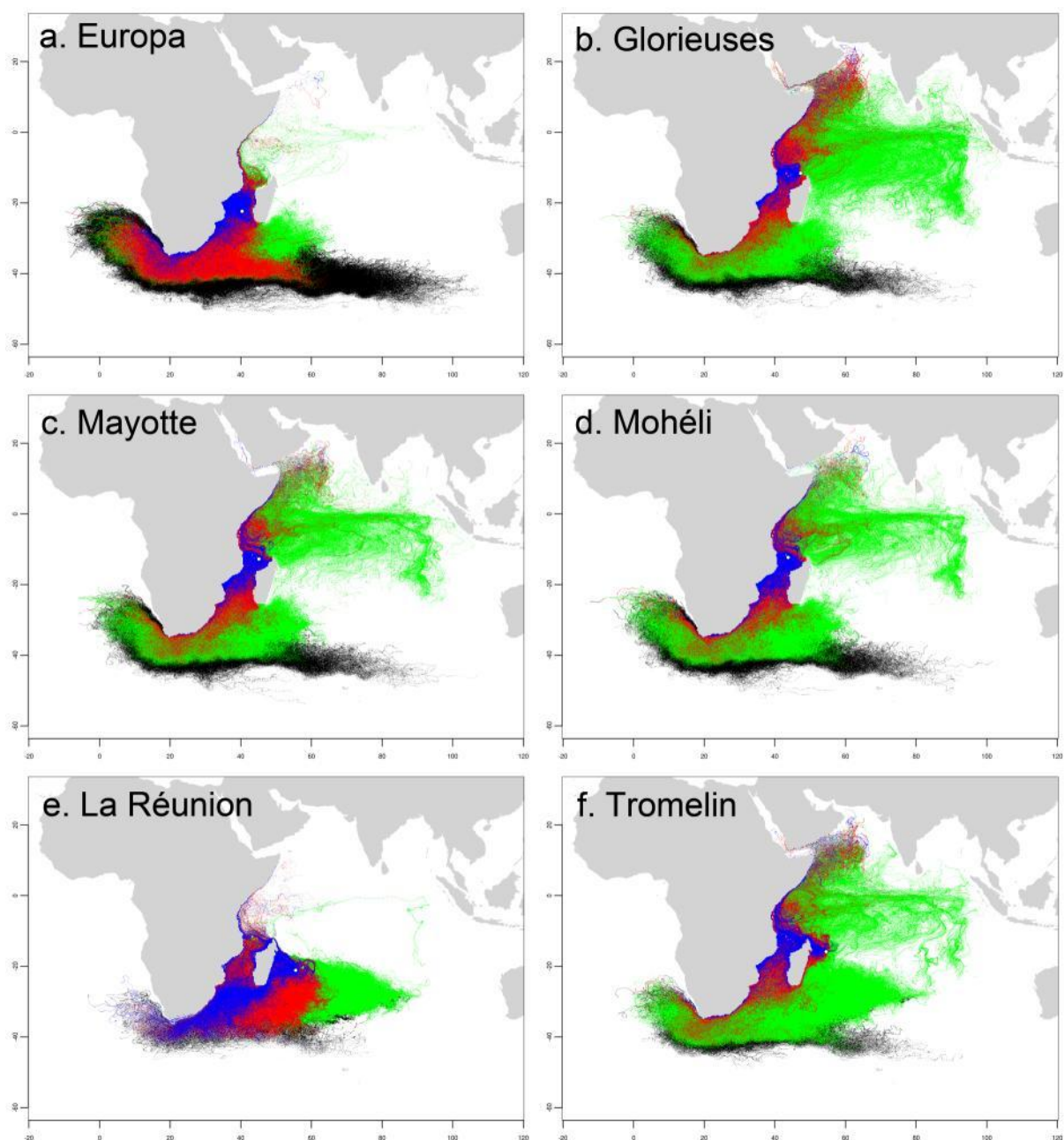


Figure 24 Trajectoires les plus favorables en fonction du site de lâcher. (En bleu et en rouge) Trajectoire des juvéniles (1% et 10 %) exposés aux niveaux les plus élevés de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposés pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C. (En noir) Trajectoires des juvéniles exposés pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C. (En vert) Autres trajectoires. Ces figures sont reprises en détail en annexe (Annexe 2-7, Figures B - 16).

5.1.1.4. Saisonnalité

Dans l'ensemble, on a constaté une variabilité saisonnière relativement faible pour l'ensemble des sites (Annexe 2-7, Figure B - 5). Les patrons de dérive et d'utilisation des zones ont été conservés indépendamment de la période de lâcher. Cependant quelques variations saisonnières, majoritairement dues à la renverse du courant de Somalie (schéma SO) sont apparues mais peu de patrons spatiaux sont généralisables à l'ensemble des sites.

Pour les juvéniles issus de La Réunion, par exemple, le temps de résidence de ceux qui ont été relâchés en été austral a été plus important le long des zones côtières de Madagascar et de la Somalie (Annexe 7, Figure B - 5). De manière similaire, les juvéniles issus d'Europa au moment du pic d'émergence ont eu des trajectoires également plus côtières, notamment le long des zones Afrique du Sud et Mozambique (Annexe 2, Figure B - 5). Il en va également de même pour deux sites plus septentrionaux : les Glorieuses et Tromelin (Annexe 3 et 4, Figure B - 5). Les juvéniles relâchés au moment du pic d'émergence ont plus fréquenté la côte est-africaine, du Mozambique à la Somalie. En revanche, pour les sites du Nord du Canal du Mozambique, Mohéli et Mayotte, le phénomène a été inverse puisque l'on a observé une fréquentation plus importante des zones côtières est-africaine lorsque les juvéniles ont été relâchés en dehors du pic d'émergence (Annexe 5 et 6, Figure B - 5).

Concernant les temps de résidence dans les zones océaniques, les plus grandes variations ont été observées pour les sites des Glorieuses et de Tromelin, les plus exposés au courant Sud-équatorial dans un premier temps puis aux courants de Zanzibar et de Somalie (schéma SO, Annexe 3 et 4, Figure B - 5). Cette variabilité est essentiellement la conséquence de l'inversion saisonnière du courant de Somalie. Les juvéniles relâchés en dehors du pic d'émergence ont dérivé selon le schéma SO et on a observé par conséquent pour ces deux sites une fréquentation plus importante des zones Océan Indien Nord-Ouest (schéma SOA), Mascareignes, Seychelles et Océan Indien Est (Schéma SOI). Les variations saisonnières de fréquentation des zones océaniques ont été moins marquées pour les autres sites. Concernant les juvéniles relâchés pendant le pic d'émergence, on a cependant noté une fréquentation plus importante des zones du Canal du Mozambique et de la zone Océan Indien Sud-Ouest pour ceux issus des sites de Mohéli et Mayotte (Annexe 5 et 6, Figure B - 5). Concernant les sites d'Europa et de la Réunion, les juvéniles relâchés pendant l'été austral ont plus fréquenté la zone Sud du Canal du Mozambique au dépend de la zone Océan Indien Sud-Ouest (Annexe 2 et 7, Figure B - 5). Bien que les temps de résidence aient été peu importants dans la zone

Atlantique (schéma MOA), on a cependant noté que ceux-ci sont légèrement supérieurs en moyenne pour l'ensemble des sites pendant le pic d'émergence.

5.1.2. Environnement océanique

Les distributions de la température de surface de la mer et de la production primaire intégrées le long des trajectoires sont représentées sur la Figure 21. D'après le modèle et en tenant compte de la saisonnalité des émergences, la température moyenne $\pm$ écart-type (Figure 22, Table 10) d'exposition des juvéniles pour l'ensemble des simulations réalisées a été de $25,03 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$ et la production primaire totale moyenne (Figure 23, Table 10) rencontrée le long de la trajectoire de $13\,549 \pm 5\,570 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

Logiquement, les juvéniles exposés aux températures les plus froides étaient issus des sites les plus australs, Europa et La Réunion, respectivement exposés à des températures moyennes de $22,52^{\circ}\text{C}$ et de $23,82^{\circ}\text{C}$. La distribution des températures individuelles moyennes pour ces deux sites est monomodale. Les juvéniles issus d'Europa sont ceux qui ont été exposés à la plus grande variabilité individuelle en termes de température avec un écart-type de $2,53^{\circ}\text{C}$. À l'inverse, ceux issus de La Réunion sont ceux qui ont été exposés à la plus faible variabilité individuelle avec un écart-type de seulement $1,03^{\circ}\text{C}$. Pour le site de La Réunion, cette faible variabilité a également été observée pour la production primaire avec un écart-type de $1\,639 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Il s'agit également du site dont les juvéniles ont été exposés à la plus faible production primaire totale au cours des simulations de dérive ($8\,439 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) tandis qu'au contraire, le site d'Europa est l'un des sites dont les juvéniles ont été exposés à la plus forte production primaire totale ($15\,661 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$).

Pour les sites les plus septentrionaux (Les Glorieuses, Mayotte, Mohéli et Tromelin), la distribution de la température de surface moyenne ainsi que la distribution de la production primaire totale le long des trajectoires est bimodale. La production primaire totale rencontrée le long des trajectoires a présenté une variabilité intrasite très importante avec un écart-type moyen pour l'ensemble des sites de $55\,570 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. La température moyenne à laquelle ont été exposés les juvéniles issus des quatre sites a été relativement proche, variant de $25,7^{\circ}\text{C}$ (Tromelin) à $26,23^{\circ}\text{C}$ (Les Glorieuses). Il en a été de même pour la variabilité intra-site avec un écart-type variant de $1,6^{\circ}\text{C}$ (Tromelin) à $1,92^{\circ}\text{C}$ (Mohéli). Les juvéniles issus de Mayotte et de Mohéli ont rencontré un niveau de production primaire semblable, respectivement $14\,254$ et $14\,146 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Les juvéniles issus de Tromelin sont ceux qui, après La Réunion, ont rencontré le niveau de production primaire le plus faible

Table 10 Température de Surface et Production Primaire (moyenne $\pm$ écart type) le long des trajectoires de 60 000 tortues vertes juvéniles relâchées depuis six sites de pontes du SOOI.

Site	TSM ($^{\circ}\text{C}$)				PP ($\text{mgC.m}^2.\text{j}^{-1}$)			
	saisonnier	uniforme	Pic	hors-pic	saisonnier	uniforme	pic	hors-pic
Europa	22,52 $\pm$	22,53 $\pm$	22,46	22,41 $\pm$	15661 $\pm$	15087 $\pm$	16309 $\pm$	13986 $\pm$
	2,53	2,42	$\pm$ 2,63	2,15	5184	5159	5330	4315
Glorieuses	26,23 $\pm$	26,27 $\pm$	26,3 $\pm$	26,74 $\pm$	15721 $\pm$	15359 $\pm$	15939 $\pm$	14396 $\pm$
	1,73	1,79	1,63	1,59	6029	5952	6180	5707
Mayotte	26,02 $\pm$	26,09 $\pm$	25,95	26,26 $\pm$	14254 $\pm$	14424 $\pm$	13974 $\pm$	15230 $\pm$
	1,9	1,84	$\pm$ 1,99	1,69	5429	5393	5883	5661
Mohéli	25,89 $\pm$	25,94 $\pm$	25,7 $\pm$	25,61 $\pm$	14146 $\pm$	14271 $\pm$	13977 $\pm$	15574 $\pm$
	1,92	1,88	2,01	1,71	5261	5214	5969	5288
Réunion*	23,82 $\pm$	23,82 $\pm$	23,97	23,7 $\pm$	8439 $\pm$	8439 $\pm$	8434 $\pm$	8405 $\pm$
	1,03	1,03	$\pm$ 0,99	0,97	1639	1639	1964	1188
Tromelin	25,70 $\pm$	25,56 $\pm$	25,78	25,36 $\pm$	13072 $\pm$	12255 $\pm$	13734 $\pm$	11048 $\pm$
	1,6	1,66	$\pm$ 1,48	1,71	5169	4910	5188	4218

(13 072 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$), tandis que ceux issus des Glorieuses ont rencontré le niveau le plus élevé (15 721 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) et également la plus grande variabilité (6 029 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$).

5.1.3. Saisonnalité

Les conditions océaniques rencontrées au cours de la dérive ne dépendent pas systématiquement de la saisonnalité des pontes et donc des émergences. On a cependant observé des variations selon les sites considérés (Table 10).

Les variations saisonnières des températures de surface moyenne rencontrées par les juvéniles pendant la durée de simulation ont été faibles ($<1,7\%$, Table 10). Pour le site de Mayotte, la température de surface moyenne à laquelle les juvéniles ont été exposés a été de $-0,31^{\circ}\text{C}$ plus basse pour les juvéniles relâchés pendant le pic d'émergence que pour ceux relâchés hors du pic. Elle a également été plus basse de $-0,44^{\circ}\text{C}$ pour les juvéniles issus des Glorieuses, qui ont été exposés à la plus grande variation saisonnière de température. Cela s'explique par la fréquentation plus importante des zones équatoriales lorsque les juvéniles ont été relâchés pendant le creux d'émergence (Annexe 3 et 6, Figure B - 6). Pour les autres sites, la température moyenne d'exposition des juvéniles relâchés lors du pic d'émergence a été supérieure à celle à laquelle ont été exposés les juvéniles relâchés en dehors du pic d'émergence. A l'exception du site de Tromelin ($+0,42^{\circ}\text{C}$), cette variation est tout de même restée très faible ($+0,05$ pour Europa et $+0,09$ pour Mohéli). La température pour les juvéniles relâchés depuis La Réunion durant l'été austral a été supérieure de $+0,27^{\circ}\text{C}$ à celle concernant les juvéniles relâchés pendant l'hiver austral. La distribution des profils de température a assez peu varié à l'exception de celle concernant les juvéniles issus de Tromelin qui est

monomodale lorsque ceux-ci sont relâchés pendant le pic d'émergence et bimodale sinon. Cette différence s'explique par une proportion plus importante de juvéniles dérivant en dehors du pic d'émergence vers le nord, où les températures sont plus élevées.

Les variations saisonnières de la production primaire totale rencontrée ont été variables (-11.4% à 19.6%, Table 10). Les sites de Mohéli et Mayotte sont les seuls sites pour lesquels la production primaire totale rencontrée par les juvéniles émergeant lors du pic d'émergence a été inférieure, respectivement de $-1597 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (-11.4%) et $-1256 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (-8.9%). Pour les autres sites, la production totale a été supérieure variant de $1543 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (+9,7%) pour les Glorieuses à $2686 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (+19,56%) pour Europa. Les variations saisonnières rencontrées par les juvéniles émergeant en été austral par rapport à ceux émergeant en hiver austral ont été négligeables pour le site de La Réunion (0.3%). Pour l'ensemble des sites, la variabilité individuelle de la production primaire totale rencontrée par les juvéniles relâchés lors du pic d'émergence a été supérieure à celle rencontrée par les juvéniles relâchés lors du creux d'émergence.

5.1.4. Exposition aux faibles températures

Selon les critères fixés, le modèle montre que la durée d'exposition a eu moins d'impact sur les taux de survie que le seuil de température (Figure 25 et Annexes 2-7, Figures B - 9).

Le site d'Europa est celui qui a présenté les taux de survie les plus faibles quels que soient les critères de mortalité considérés (Annexe 2, Figure B - 9). Avec un seuil de 30 jours en dessous de 18° , le taux de survie n'a été que de 57,7% alors que, suivant les mêmes critères, il a été en moyenne de 91,3% pour tous les autres sites.

Les taux de survie ont en moyenne été plus élevés pour le site de Tromelin (96,3% pour 30 jours et 18°C , Figure 25). De même, les taux de survie pour le site de La Réunion ont généralement été assez élevés (95,1% pour 30 jours et 18°C , Figure 25), bien que les juvéniles issus de ce site aient été en moyenne exposés aux températures les plus froides, après celles d'Europa. Cependant, pour La Réunion, le taux de survie a brusquement chuté pour les critères de mortalité les plus sélectifs (*e.g.* 64,8% pour 15 jours et 20°C , Annexe 7, Figure B - 9). Ceux-ci sont cependant restés supérieurs aux taux de survie des juvéniles issus d'Europa. Pour les sites des Glorieuses ainsi que les sites de Mayotte et Mohéli, les taux de survie bien qu'inférieurs dans l'ensemble sont restés assez proches des taux de survie de Tromelin et de La Réunion, variant de 86.9% à 90,6% pour 30 jours et 18°C (Figure 25).

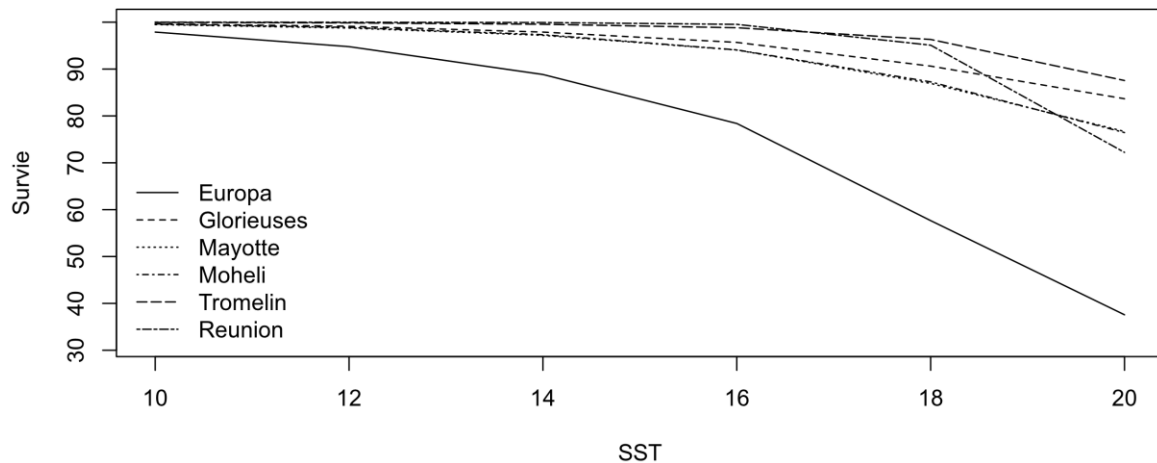


Figure 25 Survie théorique au départ de six sites de pontes de tortues vertes du SOOI. Le critère de mortalité est fixé à 30 jours passés en dessous d'une valeur seuil de température de surface de la mer (TSM ; en ordonnées). La survie est minimale pour le site d'Europa.

5.1.5. Trajectoires favorables

Lorsqu'uniquement le critère de production primaire a été considéré, les trajectoires les plus favorables (production primaire totale maximale) ont systématiquement été les trajectoires côtières (sélection de 1% des trajectoires; Annexe 2-7, Figures B - 14a). Les phénomènes de remontée des eaux profondes (« upwelling ») au niveau du talus continental impliquent une production primaire plus importante le long des côtes notamment au niveau de l'Afrique du Sud et de la mer d'Arabie. Les trajectoires les plus favorables incluent donc à la fois les trajectoires côtières des juvéniles dérivant vers le Sud via le courant des aiguilles (MOI) et celles dérivant vers le nord vers la mer d'Arabie (SOA). Lorsqu'un nombre plus important de trajectoires favorables a été examiné (sélection de 10% des trajectoires ; Annexe 2-7, Figures B - 14b), cette tendance a été conservée. Cependant certaines trajectoires fréquentant la zone Océan Indien Sud-ouest et les anneaux des aiguilles sont également apparues comme favorables. Il en est de même pour certaines trajectoires non côtières dans la zone Océan Indien Nord-Ouest. Le fait d'écarter au préalable les trajectoires exposées aux températures les plus froides (18°C, 30 jours) n'a eu que peu de conséquences sur la distribution des trajectoires favorables en matière de production primaire (Figure 24). Cependant certaines trajectoires favorables de la zone Océan Indien Sud-Ouest ont toutefois été écartées par le critère de température, en particulier celles des juvéniles issus d'Europa (Figure 24a). Concernant le site de la Réunion, les trajectoires les plus favorables ont été les trajectoires dérivant vers l'ouest (Annexe 7, Figure B - 16) en raison des faibles niveaux de production primaire à l'est de ce site (Annexe 7, Figure B - 12).

Si l'on a observé quelques variations des niveaux de production primaire rencontrés en fonction de la saison d'émergence (pic ou hors-pic), il y a eu peu de conséquences spatiales sur les trajets les plus favorables (Annexe 2-7, Figures B - 15). On a cependant noté quelques variations. Tandis que les trajectoires favorables issues des Glorieuses et de Tromelin ont dérivé en majorité le long du Canal du Mozambique et des côtes africaines pour les juvéniles relâchés lors du pic d'émergence, un nombre important de trajectoires favorables est apparu dans la zone Océan Indien Nord pour ces deux sites lorsque l'on a considéré les juvéniles relâchés en dehors du pic d'émergence (Annexe 3 et 4, Figures B - 15). Pour les sites de Mohéli et Mayotte, les trajectoires initialisées lors du pic d'émergence ont été moins côtières et plus réparties dans la zone Sud du Canal du Mozambique (Annexe 5 et 6, Figures B - 15). Ceci est la conséquence d'une répartition plus diffuse de la production primaire dans cette zone lorsque les juvéniles ont été relâchés pendant le pic d'émergence (Annexe 5 et 6, Figures B - 13).

5.2. *Tortue caouanne*

Pendant les 3 ans de simulation, 2 809 (9,4%) des 30 000 trajectoires de dérives des juvéniles ont traversé la zone « Mascareignes » (Figure 26) et 744 (2,5%) la zone « Réunion » (Figure 27). La grande majorité des juvéniles issus du site de Masirah dont la trajectoire a traversé la zone « Mascareignes » (ou « Réunion »), ont fréquenté majoritairement le milieu océanique. La Figure 27 montre le schéma de dérive des juvéniles qui ont dérivé jusqu'aux abords de La Réunion en fonction de la durée de dérive. Ces juvéniles sont passés successivement (1) par la moitié Est de la mer d'Arabie (0-1an) suivant le courant de mousson, (2) puis ils ont dérivé vers l'est entre le Sri Lanka et Sumatra (1-2ans) entraînés par le contre-courant Sud-équatorial. (3) Au cours de cette dérive ils ont alors été entraînés vers le sud puis l'ouest à proximité de La Réunion (2-3ans) le long du courant Sud-équatorial.

Durant les 3 années de simulation, un accroissement du nombre de juvéniles présents ainsi que du nombre de juvéniles ayant visité la zone « Mascareignes » a été observé (Figure 28). La distribution temporelle des dates de lâchers des juvéniles ayant visité la zone « Réunion » a été hétérogène (Figure 29a). Une majorité des juvéniles visitant cette zone ont en effet été relâchés durant la 3^{ème} année de simulation. De plus, la fréquentation de la zone « Réunion » a été inégalement répartie dans l'année avec une présence plus importante de juvéniles pendant l'été austral (Figure 29b).

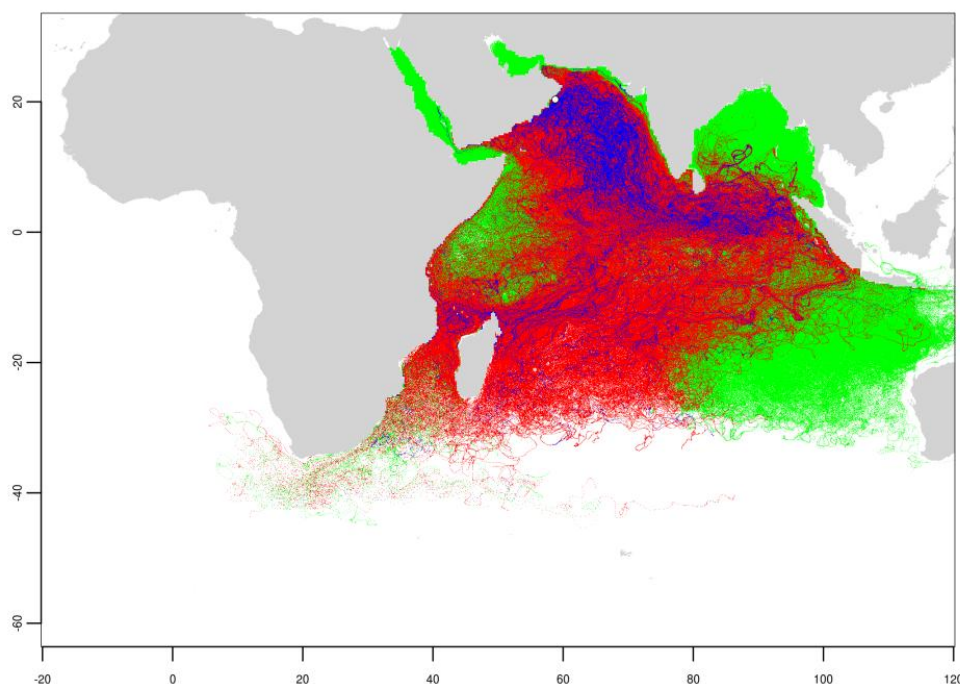


Figure 26 Trajectoires de dérive passive sur 3 ans de 30 000 juvéniles relâchés depuis le site de pont de Masirah. Les trajectoires représentées en rouge correspondent à celles des 2809 juvéniles ayant traversé la zone « Mascareignes ». En bleu, représentation de 100 trajectoires sélectionnées aléatoirement parmi les trajectoires des 2809 juvéniles ayant visité la zone « Mascareignes ».

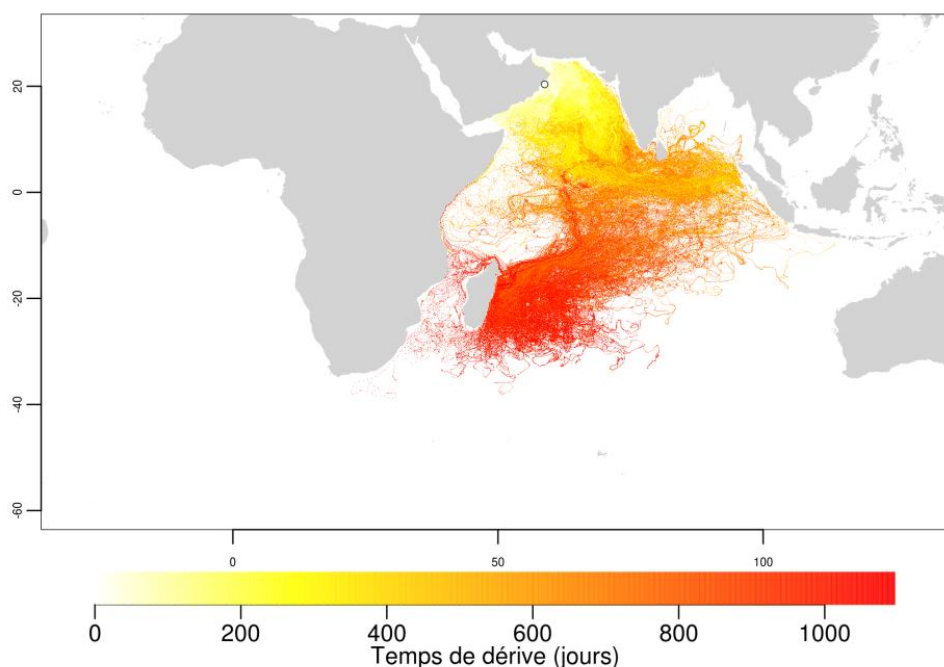


Figure 27 Trajectoires de dérive passive sur 3 ans de 744 juvéniles relâchés depuis le site de pont de Masirah ayant dérivé à moins de 500km de La Réunion. La coloration représente le temps de dérive.

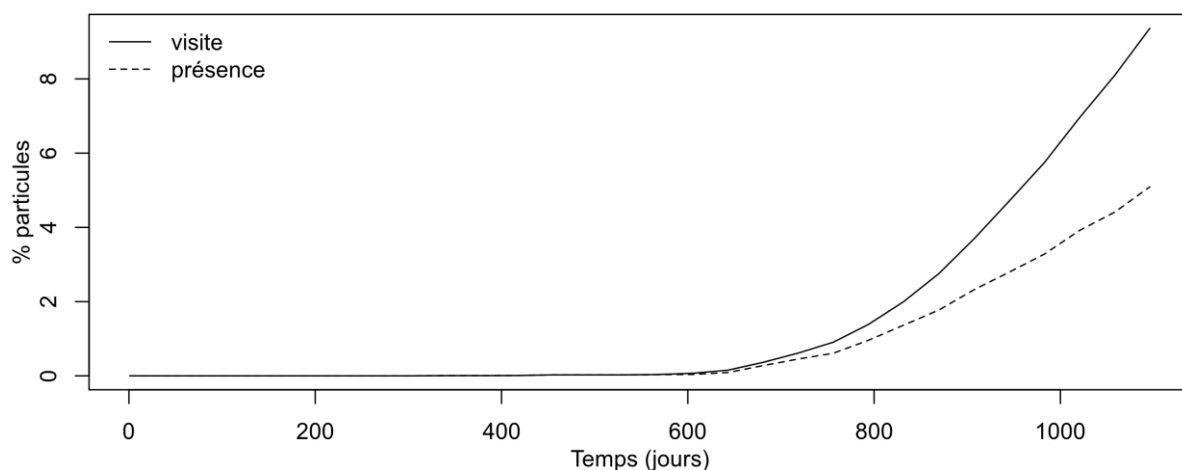


Figure 28 Pourcentage de juvéniles relâchés depuis le site de pont de Masirah présents et ayant traversé la zone « Mascareignes » en fonction de la durée de dérive. (Ligne pointillée : juvéniles présents ; ligne continue : juvéniles ayant traversés ; en ordonnées : pourcentage de juvéniles). Le premier juvénile traverse la zone « Mascareignes » après 304 jours de dérive. Au bout de 800 jours, seul 1% des juvéniles a traversé la zone « Mascareignes ». Au bout de trois années de dérive un total de 9,4% des juvéniles a traversé cette zone.

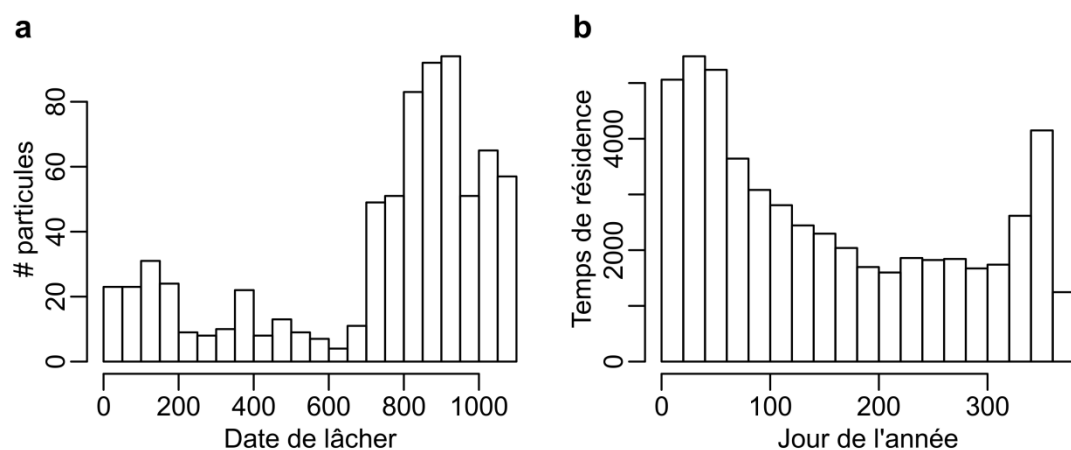


Figure 29 (a) Date de lâcher et (b) profil annuel du temps de résidence de 744 juvéniles ayant dérivé à moins de 500km de l'île de La Réunion. La date de lâcher est exprimée en nombre de jours après le 1^{er} Janvier 2002. Le temps de résidence est exprimé nombre de juvéniles par jour.

6. Discussion

6.1. *Tortue verte*

6.1.1. Dynamique spatiale régionale des nouveau-nés

Selon l'hypothèse de dérive passive, la dynamique spatiale des tortues vertes juvéniles est déterminée par une hydrodynamique régionale gouvernée essentiellement par le courant Sud-Equatorial, la dynamique à méso-échelle du Canal du Mozambique, le courant des Aiguilles et celui de Somalie (Schott *et al.* 2009).

6.1.1.1. *Le canal du Mozambique*

Le Canal du Mozambique joue un rôle majeur dès les premiers stades de vie. La dynamique est notamment concentrée dans l'Ouest de l'Océan Indien par le courant Sud-Equatorial. Ainsi, au départ de l'île de Tromelin, les juvéniles ont très majoritairement été entraînées vers l'ouest et les trajectoires ont alors été similaires à celles obtenues pour les sites du Nord du Canal. La dynamique méso-échelle du Canal du Mozambique génère des structures océaniques tourbillonnaires favorables à la production et à l'agrégation de matières organiques (Tew Kai *et al.* 2009) et auxquelles s'associent les grands prédateurs marins (Tew Kai & Marsac 2010). Dans cette zone, les juvéniles bénéficient donc d'eaux plus productives et de températures favorables mais avec une présence potentiellement plus importante de prédateurs. Il faut aussi noter que le site de la Réunion, qui n'est pas directement exposé au courant Sud-Equatorial, fait figure d'exception puisque la connectivité avec les eaux du Canal du Mozambique est faible et qu'il existe des trajectoires orientées à l'est vers des eaux moins productives.

6.1.1.2. *Le courant des aiguilles*

Le courant des aiguilles entraîne les juvéniles vers le sud et des eaux plus froides mais aussi plus productives. La rencontre du courant froid du Benguela, riche en nutriments, avec le courant chaud des Aiguilles abritent un écosystème particulièrement productif (Griffiths *et al.* 2010; Grantham *et al.* 2011). La rétroflexion et le courant de retour des aiguilles, identifiées comme une zone importante de dérive par le modèle, sont aussi favorables en termes de production primaire et servent des zones d'alimentation à de nombreuses espèces (Nel *et al.* 2001; Pinaud & Weimerskirch 2007). Pour les tortues vertes aux premiers stades de vie, les températures rencontrées sont proches des limites inférieures du préférendum thermique (Davenport 1997). Pour le site d'Europa, le modèle indique une mortalité élevée en raison de

ces faibles températures. Les juvéniles qui dérivent vers cette zone bénéficient donc de conditions d'alimentation favorables (remontées de nutriments, blooms planctoniques, ...) mais les températures faibles apparaissent comme un facteur limitant.

L'ensemble des simulations montre aussi un passage vers l'Océan Atlantique. La proportion de juvéniles concernés peut parfois être importante puisque pour le site d'Europa 41% des trajectoires sont passées par l'Atlantique. De par la conjonction et la force des courants impliqués, le retour de l'Atlantique vers l'Océan Indien, s'il est possible, doit être particulièrement difficile pour les juvéniles de premier stade dont le déplacement est supposé essentiellement passif.

6.1.1.3. Le courant de Somalie

Les individus qui dérivent vers le nord sont en majorité entraînés par le courant de Somalie, l'un des courants saisonniers les plus puissants de la zone (Schott & McCreary Jr 2001; Schott *et al.* 2009). Selon qu'ils dérivent vers la mer d'Arabie ou vers l'Equateur, les trajectoires de dérives sont alors contrastées. La mer d'Arabie, notamment le long des côtes du Yemen et d'Oman, est le siège d'un phénomène de remontée d'eaux froides côtières (Fischer *et al.* 2002; Wiggert *et al.* 2005). Cette région constitue une zone d'alimentation océanique pour les tortues caouannes immatures (Chapitre 3, Section 2) et adultes (Rees *et al.* 2010). Les juvéniles qui atteignent cette zone rencontrent des conditions d'alimentation favorables. Une différence majeure réside dans les températures des masses d'eau rencontrées qui sont plus chaudes pour les juvéniles qui dérivent en mer d'Arabie en comparaison avec ceux qui sont entraînés par le courant des aiguilles. La côte Somalienne, avec une forte présence d'herbiers (Andréfouët Pers. Com.), est favorable au recrutement des juvéniles. Cependant, l'hydrodynamisme océanique ne favorise pas le retour vers le site de naissance et le SOOI.

Les individus qui dérivent vers le nord puis vers l'équateur via le Contre-courant Sud Equatorial, sont entraînés vers des eaux peu productives où les seules zones de recrutement favorables sont des îles océaniques (Maldives, Seychelles, ...). La situation géographique de ces îles offre cependant des conditions favorables au retour vers le site de naissance. Chez l'adulte, par exemple, la connectivité entre les Seychelles et les sites de ponte majeurs du SOOI est démontrée (Chapitre 4, Section 1).

6.1.2. Saisonnalité de la reproduction

On a observé peu de variations liées à la saison d'émergence (pic ou hors-pic) dans les patrons de dérive. En effet, l'hydrodynamisme régional décrit précédemment est relativement

constant tout au long de l'année. Pour les sites les plus australs (Europa et La Réunion) qui sont sous l'influence des courants permanents, la variabilité saisonnière demeure très faible. Seul le courant de Somalie, qui se renverse de manière saisonnière (Schott *et al.* 2009), entraîne des variations saisonnières qui concernent essentiellement les juvéniles issus de Tromelin et des Glorieuses. Le même constat s'applique aux conditions environnementales. Pendant ou hors du pic, le modèle prévoit des températures de surface et des niveaux de production primaire d'exposition aussi bien similaires que supérieurs ou inférieurs selon le site de ponte. Les simulations ne mettent donc pas en évidence de variations saisonnières communes entre les sites.

D'après le modèle, il n'existe pas de patrons spatiaux ni environnementaux reliant saisonnalité de la reproduction et dynamique spatiale aux premiers stades de vie. La dynamique spatiale des juvéniles aux premiers stades ne permet donc pas de justifier l'existence et la persistance de la saisonnalité de la reproduction. En matière d'alimentation comme de survie, nous n'avons pas identifié de patrons communs à l'ensemble des sites de ponte qui témoignent, aux premiers stades, d'un avantage sélectif à naître pendant ou hors du pic d'émergence. Ceci suggère que la saisonnalité de la reproduction serait plutôt liée à la dynamique spatiale des adultes (Dalleau *et al.* (2012), Mazaris *et al.* (2013), Chapitre 4) ou encore aux conditions d'incubation (succès d'émergence, sex-ratio).

6.1.3. Traits d'histoire de vie

L'hydrodynamisme régional entraîne des patrons de dérive généraux. Les résultats de ces simulations démontrent cependant une variabilité inter-sites importante dans la répartition au sein de ces schémas généraux (Table 9) qui influence directement la dynamique spatiale et les conditions océaniques rencontrées en fonction du site d'émergence. Cette variabilité ne peut être sans conséquences sur les stades de développement plus avancés. Le taux de croissance, l'âge de recrutement et de maturité sexuelle, l'aptitude à retrouver le site de naissance sont autant de paramètres clés qui sont directement influencés par les déplacements et les conditions environnementales aux premiers stades de vie (Davenport 1997; Suryan *et al.* 2009).

Les températures plus froides rencontrées au cours de la dérive des juvéniles d'Europa et de la Réunion, sont par exemple susceptibles de ralentir la croissance et de retarder l'âge de recrutement et de maturité sexuelle (Davenport 1997). Les variations individuelles de ces traits d'histoire de vie sont encore assez peu étudiées dans la zone SOOI (Watson 2006), chez

le juvénile comme chez l'adulte. Or ce sont des paramètres déterminants de la dynamique des populations de tortues marines (Chaloupka & Balazs 2007). Les succès de recolonisation des sites des Glorieuses (Lauret-Stepler *et al.* 2007) ou d'Aldabra (Mortimer *et al.* 2011b), menacés dans le passé, contrastent avec la lente recolonisation de La Réunion (Ciccione & Bourjea 2006). Même si l'urbanisation peut influencer directement cette recolonisation, les conditions assez peu favorables de dérive (Ciccione & Bourjea 2006) sont un facteur limitant supplémentaire à la recolonisation de ce site. Une analyse régionale des variations de ces traits d'histoire de vie pourrait permettre de mieux comprendre les conséquences notamment sur la dynamique des populations de tortues vertes dans le Sud-ouest de l'Océan Indien.

6.2. Tortue caouanne

Les résultats du modèle de dérive ont montré l'existence d'une connectivité non négligeable entre le site de ponte de Masirah dans l'hémisphère Nord et la zone Mascareignes. La présence des juvéniles issus de Masirah au voisinage de La Réunion pourrait donc s'expliquer par une dérive passive depuis les sites de ponte de l'hémisphère Nord. Ce résultat va dans le sens de l'existence d'un cycle de développement juvénile trans-équatorial à l'échelle de l'océan Indien. Le modèle montre aussi une variabilité interannuelle de cette connectivité, puisque la majorité des juvéniles qui ont visité les eaux réunionnaises ont été relâchés au cours de la troisième année de simulation.

La connectivité Nord-Sud reste néanmoins faible (inférieure à 10% sur 3 ans pour les Mascareignes). Le cycle de développement trans-équatorial, décrit ici, fait peut-être figure d'exception. Si seule une partie des juvéniles effectue ce cycle, cela laisse supposer une variabilité spatiale du cycle de développement de la tortue caouanne plus important dans l'Océan Indien que dans les autres océans où celui-ci est essentiellement contraint au sein d'un gyre océanique unique dans un seul hémisphère. La proportion importante d'individus autour de la Réunion qui seraient issus de l'hémisphère Nord (Chapitre 3, Section 2) peut s'expliquer par l'importance de la population d'Oman (Rees *et al.* 2010). Il est également possible que la connectivité avec l'hémisphère Sud soit liée à un comportement spatial actif des tortues ayant acquis au cours de leur croissance des capacités de nage leur permettant de s'affranchir des courants marins (e.g. dans l'Atlantique : Fuxjager *et al.* 2011). Cela pourrait être une raison parmi d'autres (e.g. taille des hameçons, type d'appâts) qui explique les tailles relativement importantes (25kg à 60kg) et homogènes des spécimens capturés par les palangriers. La validité de cette dernière hypothèse et les raisons qui pourraient la justifier reste à démontrer.

Une meilleure description du cycle de développement de la tortue caouanne dans l'Ouest de l'océan Indien permettrait d'évaluer plus précisément l'impact réel des pêches accidentelles de tortues caouannes dans l'hémisphère Sud sur ces populations et plus généralement d'identifier les zones prioritaires en termes de conservation à l'échelle de l'océan Indien.

6.3. Dynamique spatiale des tortues marines juvéniles : dépasser la dérive passive

Nous avons considéré les juvéniles comme dérivant de manière passive dans les champs de courants océaniques. Ceci reste une simplification puisqu'en réalité les tortues marines sont dotées d'une capacité de nage qui augmente au cours de leur croissance et qui est susceptible de modifier leur destin spatial. Le modèle pourrait donc être amélioré en prenant en compte cette capacité de nage. Certains modèles de dérive de tortues marines juvéniles intègrent déjà un comportement de nage simple à travers de la diffusion (e.g. chez la tortue Luth : Gaspar *et al.* 2012). Là encore, il s'agit d'une simplification puisque la nage est plus probablement orientée en réponse à un stimulus environnemental. Par exemple, dans l'Océan Atlantique Nord, Lohmann *et al.* (2001) ont montré que les caouannes juvéniles modifient leur direction de nage en réponse aux variations de champs magnétiques. En intégrant ce comportement dans un modèle de dérive, Putman *et al.* (2012) a remarqué qu'il entraînait une dérive préférentielle vers les zones les plus favorables. Il a aussi été montré que la distribution spatiale et le comportement de nage des tortues marines, au stade océanique, sont influencés par la température de surface de la mer et la production primaire (Polovina *et al.* 2004; Kobayashi *et al.* 2008). On pourrait alors intégrer un comportement de nage répondant aux gradients de température et de production primaire. Toutefois, le comportement de nage des tortues marines juvéniles océaniques est encore assez peu connu (Seminoff 2013) et son importance relative vis à vis des courants, directement dépendante de la capacité de nage, doit encore être démontrée. Le suivi par satellite des tortues marines aux premiers stades, rendu possible très récemment grâce à la miniaturisation des balises de suivi par satellite (Mansfield *et al.* 2012), devrait fournir des informations précieuses sur le comportement de nage aux premiers stades de vie et justifier de la nécessité éventuelles de prendre en compte de tels comportements dans les modélisations de dérive.

7. Remerciements

Un sincère merci à Philippe Gaspar et aux stagiaires de CLS : Guillaume Jacob, Tristan Schmitt, Cherina Meetoo, Tianqi Wang et Amaury Dehecq qui ont grandement contribué à la réalisation de cette étude.

8. Rappel des principaux résultats

8.1. Tortue verte *Chelonia mydas*

1. Il existe deux grands patrons de dérive régionaux : l'un entraîne les juvéniles vers le Sud à travers le Canal du Mozambique puis vers les anneaux des aiguilles ou l'océan Atlantique, l'autre les entraîne vers le Nord le long de la côte Somalienne puis vers la mer d'Arabie ou les eaux équatoriales.
2. Il n'existe pas de différences importantes dans les trajectoires suivies par les juvéniles selon qu'ils émergent pendant ou hors du pic d'émergence
3. Les juvéniles issus du site de ponte d'Europa sont potentiellement exposés aux températures les plus froides, et la mortalité due à ces températures est largement supérieure à celle des autres sites de ponte de la région.
4. Les trajectoires prédites les plus favorables sont les trajectoires côtières et celles qui entraînent les juvéniles vers les anneaux des aiguilles ou la mer d'Arabie.
5. Il n'existe pas de patrons communs à l'ensemble des sites concernant les conditions environnementales (température et production primaire) rencontrées par les juvéniles selon qu'ils émergent pendant ou hors du pic d'émergence.

8.2. Tortue caouanne *Caretta caretta*

1. Dans l'ouest de l'océan Indien, la connectivité entre les sites de ponte de l'hémisphère Nord et les eaux océaniques des Mascareignes existe mais concerne un faible pourcentage d'individus.
2. La majorité des juvéniles qui dérivent vers les Mascareignes est dans un premier temps entraînée vers l'est par le contre-courant sud-équatorial avant de dériver vers le Sud-ouest le long du courant sud-équatorial.

Section 2. Déplacements et comportement de plongée de la tortue caouanne immature

1. Résumé

La tortue caouanne *Caretta caretta* est la principale espèce de tortue marine capturée accidentellement par les palangriers au large des côtes réunionnaises (21,2°S ; 55,3°E) dans le Sud-ouest de l’océan Indien. Nous avons mené une étude de suivi par satellite sur des individus relâchés en pleine mer après avoir été capturés par des pêcheurs et soignés au centre de soin de Kélonia, afin d’étudier leur comportement spatial et leur comportement de plongée dans la région et mieux comprendre les interactions avec les pêcheries.

Dix-huit individus (Longueur Courbe Curviligne : moyenne $\pm$ ET = 67,7 $\pm$ 5,4 cm) ont été équipés à l’aide de balises ArgosTM et relâchés à proximité des côtes réunionnaises. La période de suivi a duré entre 20 et 401 jours. Les tortues ont montré plusieurs types de comportements spatiaux, certaines demeurant océaniques tandis que d’autres se sont dirigées vers des eaux côtières éloignées du point de lâcher.

Quatorze balises étaient munies d’un bathymètre et ont donc aussi enregistré les profils de plongée. Trois types de plongée ont ainsi été identifiés. Les plongées courtes (<13 min) et peu profondes (<30 m) sous la surface ont totalisé 79% des plongées (essentiellement entre 0 et 10 m pendant le jour, et entre 10 et 30m pendant la nuit). Les plongées longues (>13 min) et peu profondes (<30 m) ont totalisé 15% des plongées, et les plongées profondes (>30 m) 6%. La profondeur maximale de plongée n’a dépassé 200 m qu’en de rares occasions. L’essentiel des plongées profondes a été observé durant les phases transit, lorsque les tortues ne font que passer rapidement dans une zone donnée. Lors des phases de résidence, lorsque le temps de résidence dans une zone est plus important, les plongées profondes ont alors été rares ou absentes. Un tel changement de comportement peut être lié à la recherche et la présence de proies.

Une minorité d’individus (17%) est restée à proximité des eaux réunionnaises, d’autres (22%) se sont dirigés vers le Sud tandis que la majorité (61%) s’est rendue vers le Nord. La direction de nage de ces derniers correspond à la direction du site de ponte principal de l’hémisphère Nord situé sur l’île de Masirah Island en République d’Oman (20.5°N, 58.8°E), qui accueille l’une des plus importantes populations de tortues caouannes au monde (La balise de cinq individus a cessé de transmettre alors que les tortues se trouvaient à moins de 1000 km de ce

site de ponte et à plus 4000km de La Réunion). Ce résultat suggère que, de manière surprenante, les tortues du site de ponte omanais fréquentent notamment l'hémisphère Sud au cours de leur cycle de développement.

2. Rappel des objectifs

1. Etudier la dynamique spatiale des tortues caouannes capturées accidentellement au stade juvénile immature par les palangriers réunionnais.
2. Caractériser le comportement de plongée des tortues caouannes immatures.
3. Déterminer les zones de déplacement des tortues caouannes immatures dans l'Ouest de l'océan Indien.

Cette section rédigée en anglais fait l'objet d'un article accepté avec révision dans 'Marine Biology'.

Movement and diving behavior of late juvenile loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the Western Indian Ocean

Mayeul Dalleau^{1, 2, 4, 5}, Simon Benhamou², Joël Sudre³, Stéphane Ciccione⁴, Jérôme Bourjea⁵

¹UMR Espace-Dev, University of La Réunion, 15 avenue René Cassin, BP7151 97715 Saint-Denis Cedex9, La Réunion, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende 34293 Montpellier Cedex 5, France

³Laboratoire d'Etudes en Géophysique et Oceanographie Spatiale, Centre National de la Recherche Scientifique, 31401 Toulouse Cedex 9, France

⁴Kelonia, l'observatoire des tortues marines de La Réunion, BP 40, 97898 Saint Leu Cedex, La Réunion, France

⁵Ifremer, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Délégation de l'Océan Indien, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, Ile de La Réunion, France

Short title Movements and diving behavior of late juvenile loggerhead sea turtles

Keywords loggerhead; *Caretta caretta*; late juvenile; movement; migration; diving behavior; Indian Ocean;

Abstract

We conducted a satellite tracking study on juvenile loggerhead sea turtles in the Indian Ocean, where they have been poorly studied up to date. Eighteen individuals were released from Reunion Island (21.2°S, 55.3°E) to investigate movement and diving patterns of late juvenile stage in the region. Eleven turtles roughly swam towards Oman (20.5°N, 58.8°E), where one of the world largest rookery of loggerheads is located. Three individuals contrastingly went southwards off the coast South-Africa and Madagascar, countries that also host loggerhead nesting grounds. Fourteen transmitters allowed the processing of animal diving profile and we observed a dichotomy between diurnal and nocturnal diving behavior with a greater number of shorter dives occurring during the day. Diving behavior also differed according to movement behavior as individuals spent more time at subsurface (<10m) during transit phases. Our study provides a better understanding of the oceanic movements and diving behavior of juvenile loggerheads, and key information for conservation of this species, which is of major concern in the Indian Ocean and worldwide.

3. Introduction

Loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) are widely distributed worldwide throughout tropical and warm temperate waters. Despite this broad distribution, this species is classified as endangered in the IUCN red list (IUCN 2012). A striking life history trait of loggerheads is certainly their large-scale (ocean basin) developmental cycle. Basically, following an intense short swimming phase known as the “swim frenzy” (Wyneken & Salmon 1992) and a neritic transitional phase lasting from a few days to a few months (Musick & Limpus 1997), hatchlings enter the oceanic zone. Individuals then remain in the open ocean for numerous years, a phase referred here as juvenile oceanic stage (Bolten 2003). This stage of the developmental cycle was earlier referred as the “lost years” (Carr 1952; Carr 1986) or “lost decade” (Musick & Limpus 1997) since it has long remained a stage with a lack of knowledge due to the hardly accessibility of this life stage. After this oceanic stage whose duration remains highly variable (Bolten 2003), loggerhead juveniles may recruit in neritic habitats before reaching sexual maturity (Bjorndal *et al.* 2000b; Bolten 2003). However, neritic recruitment is not systematic and potentially reversible as it was shown that individuals can frequent the oceanic environment until sexual maturity (McClellan & Read 2007; Mansfield *et al.* 2009; McClellan *et al.* 2010). These two identified strategies both provide advantages in their life cycle; whereas neritic foraging strategy might be more energetically favorable for turtle development, oceanic foraging strategy may minimize exposure to predation (Peckham *et al.* 2011).

In the North-Atlantic Ocean, loggerhead development cycle occurs across the whole basin (Bolten 2003), from the western Atlantic nesting sites to the eastward islands of Azores, Madeira and Canary. Similarly, in the Pacific Ocean, genetic studies demonstrated that development cycle occurs at ocean scale from breeding sites in Japan, Australia and New Caledonia to the coast of Baja California and peninsula of Mexico (Bowen *et al.* 1995; Bowen & Karl 2007; Boyle *et al.* 2009). Nevertheless, if these studies provided a major step in the understanding of large scale movement patterns of the loggerhead juvenile stage in the Atlantic and Pacific Oceans, few focused on their diving behavior worldwide. A diel diving behavior has been observed on loggerheads during the open sea juvenile stage (Godley *et al.* 2003; Polovina *et al.* 2004; Howell *et al.* 2010), with daily dives being significantly shorter and more numerous than nightly dives. Recently, Howell *et al.* (2010) showed that, in the North Pacific Ocean, oceanic juveniles spend 80% of the time, day and night, at very shallow (0-5m) waters (90% in 0-15m). Moreover, this study revealed that the diving behavior was

variable across meso-scale oceanic features, with turtles making deeper and longer dives when associated with more dynamic waters (Howell *et al.* 2010).

In the Indian Ocean, main nesting sites for loggerheads are located at the edge of the western part of the basin in the northern and the southern hemispheres (Baldwin *et al.* 2003; Halpin *et al.* 2009). Masirah Island (Sultanate of Oman; 20.5°N, 58.8°E) in the North is considered one of the world's largest nesting sites for this species (Ross & Barwani 1995). South-Africa (27.1°S, 32.8°E) and Mozambique (26.3°S, 32.9°E) are also known to host important nesting populations (Hughes 2010; Nel *et al.* 2013). In the south-western coast of Madagascar (23.8°S, 43.7°E), nesting events have also been reported, but nesting activity in this area is poorly documented and is known to be limited (Martel 2003; Rakotonirina 2011). Other secondary nesting sites have also been identified in Yemen, Sri Lanka or Australia (Halpin *et al.* 2009).

Whereas recent studies have addressed spatial dynamics of adult loggerheads in the western Indian Ocean (South-Africa: Luschi *et al.* 2003b; Oman : Rees *et al.* 2010), only a minority concerns juvenile stages (e.g. Hughes 1973), especially oceanic stage. The present study aims at investigating large movements and diving behavior of late juvenile loggerheads at oceanic stage in the western Indian Ocean. The main objective is to use satellite telemetry to characterize their large scale movement patterns in association with the environmental conditions in order to identify their foraging strategies. Our study thus aims at providing a better understanding of the oceanic movements and diving behavior of juvenile loggerheads, so as to provide key information for conservation of this species, which is of major concern in the Indian Ocean (Petersen *et al.* 2009) and worldwide (Lewison *et al.* 2004b).

4. Material and Methods

4.1. Study area and sea turtle tracking

Late juvenile loggerhead individuals were accidentally captured by longliner fishing boats from Reunion Island (21.15°S, 55.27°E) operating in French and Madagascar exclusive economic zones (between 25°S and 16°S, and 49°E and 57°E; Figure A - 3).

Following a collaboration protocol, fishermen declared to the official authorities (CROSS Réunion) any accidental capture of loggerheads for which on board hook extraction was not possible. Individuals were then brought to 'Kélonia Sea Turtle Observatory and Care Centre' (www.kelonia.org) where they received veterinary surgery for hook extraction and were

Table 11 Demographic and distribution data for 18 late juvenile loggerhead sea turtles satellite-tagged after accidental capture from long-liners from Reunion Island, Indian Ocean. (Curved carapace length – CCL; Capture locations: Figure A - 3).

Turtle ID	Left flipper tag ID	Argos ID	Captivity period (days)	CCL (cm)	Mass (kg)	Tag model	Release date	Last location date
N1	RUN0244	66839	171	69	44.7	A	19-Oct-10	19-Jun-11
N2	RUN0309	66840	51	64	29.6	A	12-Nov-10	12-May-11
N3	RUN0594	66818	199	66	40.3	B	23-Dec-10	5-May-11
N4	RUN0301	66823	215	54	29.3	B	28-Mar-11	31-Jul-11
N5	RUN0317	53434	338	61	26.5	D	15-Sep-11	21-Jun-12
N6	RUN0315	66846	238	73	50.2	A	23-Dec-10	2-Apr-11
N7	RUN0314	68845	876	72	54.4	A	23-Dec-10	15-May-11
N8	RUN0278	66837	143	69	36.4	B	29-Mar-11	16-Aug-11
N9	RUN0322	57684	44	61	28.5	D	16-Aug-11	01-May-12
N10	RUN0586	84473	557	73	55.0	C	8-Oct-08	9-Nov-08
N11	RUN0592	66838	224	71	54.2	A	17-Sep-10	6-Mar-11
S1	RUN0241	84477	470	64	33.4	C	14-Oct-09	30-Nov-09
S2	RUN0593	68819	212	68	44.0	B	23-Dec-10	28-May-11
S3	RUN0323	53509	141	71	50.0	D	16-Nov-11	14-Dec-12
S4	RUN0316	53435	332	65	32.4	D	11-Nov-11	16-Dec-12
X1	RUN0587	84475	453	77	58.7	C	4-Mar-09	23-Mar-09
X2	RUN0090	84476	28	67	37.2	C	11-Dec-09	7-Feb-10
X3	RUN0313	68821	293	71	37.7	B	23-Dec-10	20-Jun-11

placed in tanks at the care center after the surgery. General behavior and physiological parameters were regularly controlled by a vet.

A set of criteria had to be fulfilled in order to consider that the animal had recovered its natural body condition and could consequently be released: the wound had to be totally healed, the turtle had to feed correctly, put on weight, be able to swim actively and free of anemia or infectious disease (checked by blood analysis). Between 2007 and 2011, a total of 56 individuals were retrieved. Fourteen individuals (25%) died in the days following the operation. To date, 27 (48%) have been released, among which 18 were satellite tracked with Argos Platform Terminal Transmitters (PTTs).

We used four types of PTTs: A: TAM-4225, B: TAM-4325 and C: A-225 (Telonics, Inc., Mesa, Arizona), and D: SPOT-5 (Wildlife Computers, Inc., Bellevue, Washington). PTTs were attached on the second vertebral carapace scute with epoxy resin (Power-Fast and Pure2k; Powers Fasteners Inc., Wieringerwerf, Nederland). PTTs of types C and D were programmed to transmit data continuously whereas for PTTs of types A and B, transmission followed a duty cycle involving 24 hours "on" followed by 12 hours "off" to expand PTTs life expectancy. Turtles were released approximately 2 nautical miles off the west coast of

Reunion Island (21.15°S, 55.27°E) after a captivity period ranging from 33 to 260 days (Table 11).

4.2. Location and dive data acquisition

The mean $\pm$ SD duration of PTTs was 158 ± 112 days (maximum 401 days, type A: 168 ± 53 , type B: 148 ± 21 , type C: 40 ± 17 , type D: 268 ± 162 , see Table 12). Location data were filtered in two successive stages: *ad-hoc* heuristic pre-filtering and state-space model (SSM) filtering. Pre-filtering consisted in removing 0 and Z class locations (which are of low precision according to CLS/Argos hierarchy), as well as on-ground locations (i.e. which appeared more than 1m above sea level on Gebco Gridded Global Bathymetry Data (The GEBCO_08 Grid, version 20091120, www.gebco.net ; Mansfield *et al.* 2009; Arendt *et al.* 2012) and locations involving a speed exceeding 15 km h^{-1} . SSM filtering was run using Breed *et al.* (2009)'s hierarchical correlated random walk model under R and WinBUGS (5000 iterations, a burn-in of 3000, a thin of 5 and two MCMC chains, as in Hoenner *et al.* (2012) who previously used this procedure on sea turtles and demonstrated that sea turtles locations accuracy was significantly improved).

PTTs of types A, B and C were equipped with depth sensors. Two kinds of parameters were recorded: single dive parameters and integrated dive parameters. Single dive parameters corresponded to last dive duration and maximum depth. Integrated parameters corresponded to number of dives, average duration, maximum duration, maximum depth, underwater percentage and time-at-depth histograms. They were computed over a given timeframe of either 12 h (types A and B) or 24 h (type C). Details of measured parameters and sampling frequency for each type of device are provided in Table 13.

Types A and B were programmed to tabulate integrated dive data into 12-h periods 06:00-18:00 and 18:00-06:00 GMT+4 (roughly corresponding to daytime and night periods in the study area). The depth bins for the time-at-depth distributions were 10 m-width from surface up to 60m, and 20 m-width from 60 m to 120m. Two additional bins were used for deepest dives: 120-160-m and larger than 160 m. Type C was programmed to tabulate dive data into 24-h periods with 20 m-width depth bins from surface up to 180m.

Table 12 Migration parameters of 18 juvenile loggerhead sea turtles. Spatial group, distance from released point and bearing from released point are evaluated from last tracking location. Mean travel speed is calculated using tracks interpolated with 3 locations per day.

Turtle ID	Tracking period (days)	Distance from released point (km)	Bearing from released point (°)	Mean travel speed (km.day⁻¹)
N1	244	4521	4	48
N2	182	3949	6	42
N3	134	3620	8	42
N4	126	3584	9	38
N5	219	4591	9	37
N6	101	2748	332	51
N7	144	3115	349	37
N8	141	3213	352	48
N9	260	3417	351	30
N10	33	1107	357	41
N11	171	1157	331	29
S1	48	1873	216	49
S2	157	2037	213	35
S3	394	2732	221	45
S4	401	3221	121	24
X1	20	602	292	46
X2	59	348	249	31
X3	180	671	43	20

Table 13 Depth parameters. Recorded by transmitter models A-C. Model D (5 tags) was not equipped with depth sensors.

Recorded parameter	Model A and B	Model C
# of tags deployed	10	4
Dive duration (s)	Single dive	Single dive
Dive depth (m)	Single dive	-
Dive counter	12h	24h
Average dive duration (m)	12 h	24h
Maximum dive duration (m)	12 h	24h
Maximum dive depth (m)	12 h	-
Underwater percentage	12 h	24h
Time-at-depth histograms	12 h	24h
Dive qualification period	5s	30s

4.3. Oceanic environment

The following environmental parameters were extracted along the filtered tracks using linear temporal and bilinear spatial interpolation: (1) sea surface temperature (SST), (2) net primary production (NPP), (3) sea surface currents and total kinetic energy per water mass unit (TKE). (1) Satellite-derived SST data were taken from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS), a major NASA EOS instrument aboard EOS-Aqua satellite (oceancolor.gsfc.nasa.gov; Savtchenko *et al.* (2004)). Datasets are available daily with a

spatial resolution of 4.63 km. (2) Ocean NPP data were downloaded from Oregon State University (www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/). NPP calculation is based on the Vertically Generalized Production Model (Behrenfeld & Falkowski 1997). Datasets used for NPP calculation include MODIS surface chlorophyll concentrations, sea surface temperature and photosynthetically active radiation. Datasets are available at 8-days interval with a spatial resolution of 9km. (3) The surface currents were extracted from the GEKCO database which provides a satellite surface current product on daily basis at quarter degree resolution with a global coverage from 82°N to 82°S (Sudre *et al.* 2013). These current estimates are the sum of geostrophic current (resulting from the balance between the horizontal pressure gradient and the Coriolis force) and Ekman current (resulting from the balance between the frictional stress due to the wind and the Coriolis force). These data were used both to compute motor (water masses-related) movements from recorded (ground-related) tracks and TKE ($TKE = 1/2 s^2$ where s is the current speed; Howell *et al.* (2010)).

4.4. Movement behavior

Turtles were divided into three groups depending on bee-line distance d traveled from release point and on overall bearing b . We distinguished turtles heading North ($d > 1,000$ km and $b > 295^\circ$ or $b < 65^\circ$), heading South ($d > 1,000$ km and $115^\circ < b < 245^\circ$) and non-dispersal (all others: $d < 1,000$ km). Horizontal movement bouts (hereafter simply refer to as movements) were classified as “oceanic transit” (OT), “coastal transit” (CT), “oceanic residency” (OR), or “coastal residency” (CR). Transit and resident phases were distinguished in terms of residence time (Barraquand & Benhamou 2008). Transit phases correspond to movement bouts characterized by lowest residence times, which are therefore assumed to occur in areas where turtles were just quickly passing through, whereas resident phases correspond to movement bouts characterized by highest residence times, which are therefore assumed to occur in concentrated-searching, food-rich areas. Because oceanic currents can have a major influence on sea turtles tracks, we first computed the current-corrected tracks, corresponding to "motor" movements (*i.e.* performed with respect to water-masses) by subtracting the current effects to the ground-related (*i.e.* Argos recorded) tracks (see Girard *et al.* (2006) for details). Residence time was then computed within a 200 km-radius circle sliding along the motor track of each turtle. It corresponds to a well-behaved extension of the first passage time, which makes it possible to get a less noisy time series that can therefore more easily be segmented in different phases (see Barraquand and Benhamou (2008) for details). It was computed as the sum of the first passage time within the 200 km-radius circle and possibly of additional backward and

forward time(s) spent in the circle with due care that the time(s) spent outside the circle before re-entering it is not larger than a given threshold, set to 10 days in the present study. The 200 km radius was chosen because habitat selection of juvenile loggerheads is known to occur at scale of hundreds rather than tens of kilometers (Revelles *et al.* 2007). The limit of 10 days was set up to avoid irrelevant movement portions (further or prior to location) to be encompassed within residence time computation. The residence time series was segmented using Lavielle (2005) procedure applied to the mean resident time with a maximum number of 10 segments and a minimum of 20 locations in a segment. Segments were assigned to either transit or resident phases based on mean resident time over the segment, higher residence times corresponding to resident period. The whole procedure was repeated with radii of 100 and 300 km instead of 200 km, as well as with an unlimited time allowed outside the circle before re-entering it instead of 10 days so as to check that our results were not too sensitive to the choice of these parameters. No major differences were observed in the identification of the resident and transit phases. These phases were furthermore considered coastal, when taking place less than 100 km from any coastal area (continent or island) and oceanic otherwise.

4.5. Diving behavior

Regarding joint distributions of dive depth and dive duration, we identified three categories of dives: shallow and short dives (Dss: depth<30m, duration<13 min), shallow and long dives (Dsl: depth<30m, duration >13 min) and deep and long dives (Ddl: depth>30m, duration >13 min). Cut-offs of 13 min and 30m were chosen as limits between classes based on dive depth and dive duration distributions. When only dive duration was available (PTT type C), dives were either assigned to long dives (Dl; duration >13 min) or to short and shallow dives (Dss; duration < 13 min). Strictly speaking, the latter should have been considered only as short dives but, as dives with duration lesser than 13min were rarely deeper than 30m (0.27%, based on data from PTT types A and B), they were very likely to be both short and shallow. The dives that did not meet any of these criteria (0.17%) were not assigned to any category.

4.6. Computations and Statistical analyses

Most analyses were performed using R software (R Core Team, 2012). Current-correction and residence time analyses were performed using home-made Pascal programs. Lavielle (2005) segmentation was performed using his Matlab script (www.math.u-psud.fr/~lavielle/programs/dcpc.zip).

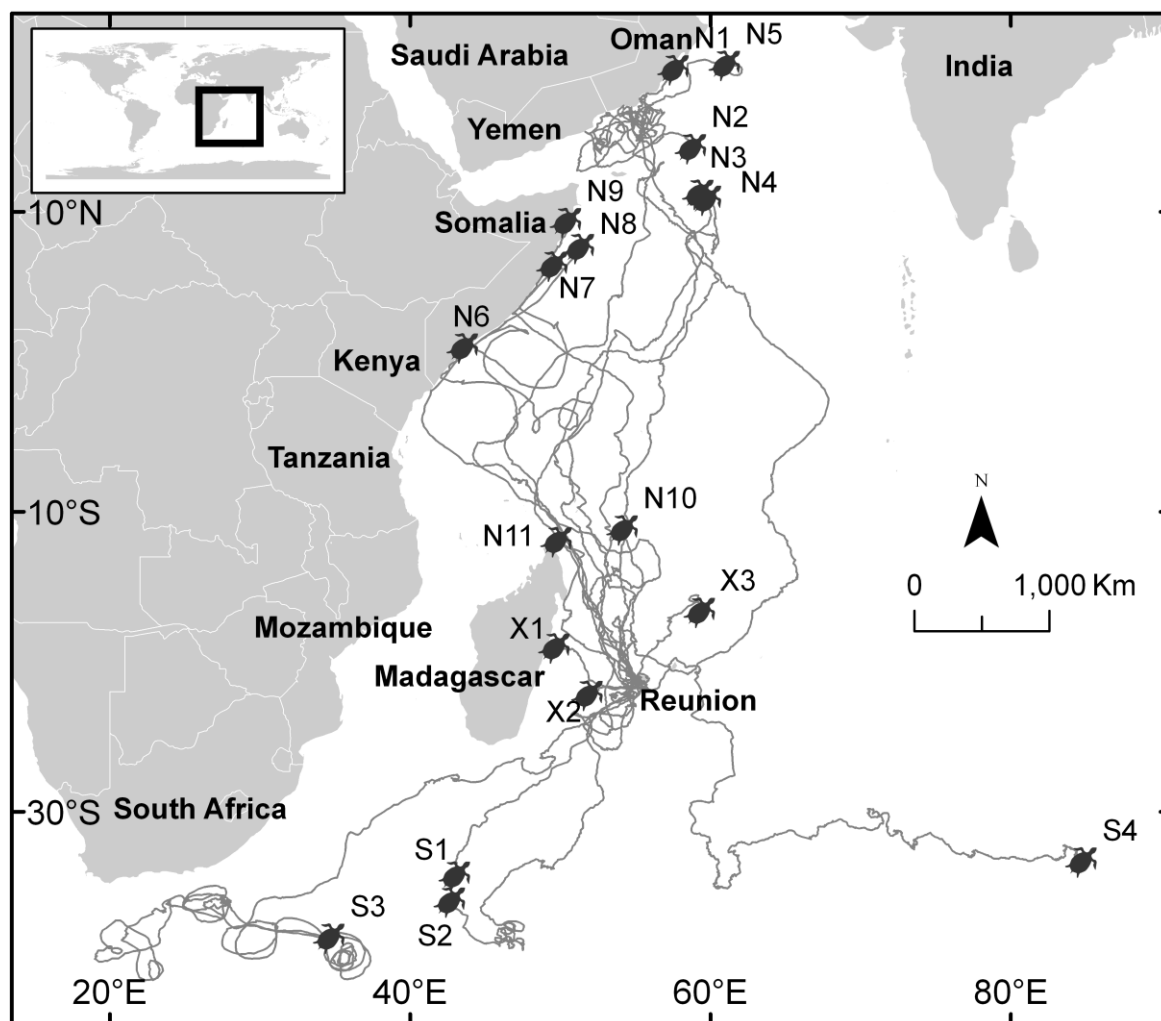


Figure 30 Satellite tracks of 18 late juvenile loggerhead individuals released after accidental captured by long-line fishing boats in the vicinity of Reunion Island.

5. Results

5.1. *Dispersal patterns*

The mean $\pm$ SD curved carapace length of individuals released with a satellite tag was 67.7 ± 5.4 cm ($N = 18$). The tracks of these 18 individuals are shown on Figure 30. Eleven turtles were assigned to the northern group and four to the southern group. Northern turtles reached the latitude of Arabian Peninsula in the northern hemisphere while southern individuals traveled beyond South-African southern latitude. The remaining three were considered non-dispersal (Table 12). The mean $\pm$ SD total distanced travelled was $2584 \text{ km} \pm 1354 \text{ km}$ ($N = 18$). The maximum beeline distance was 4,591 km (CC17 that reached the coast of the Sultanate of Oman). Turtles from the northern group and southern group respectively travel

22.0 $\pm$ 7.9 km/day and 17.1 $\pm$ 15.7 km/day away from the release point. There was no significant relationship between the size of the animals and the average daily straight-line distance travelled (Spearman rank correlation, $r_s = 0.04$, $N = 18$, $P = 0.97$). Neither was there any difference between the average size of individuals per group (Kruskal-Wallis test, $H_{25} = 1.35$, $P = 0.51$).

The 11 individuals of the northern group (N1-N11) displayed similar dispersal patterns. Their mean traveling direction roughly corresponded to the direction of Masirah Island (Oman), which host the main loggerhead rookery. N1-N5 traveled off the coast large of the Omanese and Yemeni coasts more than 3500 km away from the release point. N6-N9 headed to the south coast of Somalia and followed the coast to the north. N9 remained in the vicinity of the Somalian coast for more than 3 months in a narrow area of around 30 km long but the PTTs of N6-N8 however stopped transmitting while individuals were heading north. N10-N11 also moved north and their PTTs stopped transmitting when turtles reached the 12°S parallel.

The four southern turtles (S1-S4) traveled more than 1500 km away from the release point. S1-S3 travelled south-west from the released point. In contrast, S4 first went southward and later eastwards in the middle of the southern Indian Ocean. It was also the only tracked individual that crossed the 70°E meridian going eastward. All four turtles remained in oceanic areas.

For non-dispersal turtles (X1-X3), PTT transmissions stopped when turtles were still within 700 km from the release point. X3 followed a northerly route and remained in the vicinity of St-Brandon islands (670 km from Reunion Island) for more than 3 months. X1 and X2 remained oceanic. They followed atypical westward pathways moving toward Madagascar either straight (X1) or with loops (X2).

5.2.Movement behavior types

Behavioral modes – oceanic transit (OT), coastal transit (CT), oceanic residency (OR), or coastal residency (CR) – along each track are shown in Appendix 9. Overall, turtles spent most of their time in transit, and more specifically in oceanic transit (mean $\pm$ SD, OT: 56.9 $\pm$ 26.2%, CT: 18.4 $\pm$ 25.3%, OR: 13.4 $\pm$ 11.0%, CR: 11.3 $\pm$ 22.5%, $N = 18$). The PTTs of two non-dispersal turtles, X1 and X2, stopped transmitting while they were considered in OT. X3 spent 100 days in CR off St-Brandon islands and remained there until transmission was interrupted. Turtles of the southern group (S1-S4) exhibited almost exclusively OT or OR. These individuals did not travel along coastal areas except islands of Reunion and Mauritius

shortly after release. None of them exhibited coastal residency. S2 and S3 noticeably exhibited long OR periods (113 days (72.7%) and 288 days (73.3%) respectively). Both turtles traveled along large circles (150-300 km of radius) either clockwise or anti-clockwise. S4 exhibited a slightly different movement behavior than other southern turtles as it spent most its time (53.2%) in OT. Individuals of the northern group traveled longer distances either in oceanic waters or in coastal areas of Somalia. N9 remained for 75 days in CR along a very narrow area of the Somalian coast. When reaching the Oman and Yemen waters, N1, N2 and N5 alternated long OR with short CR phases. Other individuals did not go northern than latitude 10°N.

5.3.Diving behavior

A total of 23362 dive durations (from 14 turtles) and 18688 dives depths (from 10 turtles) were recorded. The dive depth distributions show that $84.4 \pm 6.8\%$ (mean $\pm$ SD; $N = 10$) of dives were shallower than 30 m and that $98.5 \pm 1.2\%$ ($N = 10$) of dives were shallower than 100 m. Another peak with larger dive frequencies appears around 55 m. About dive duration, $55.9 \pm 13.5\%$ ($N = 14$) of dives were shorter than 2 minutes and $86.2 \pm 9.0\%$ ($N = 14$) shorter than 30 minutes where second peak appears in the number of dives. Mean frequencies of dives assigned to each dives types Dss, Dsl, Ddl and Dl were $78.8 \pm 13.8\%$ ($N = 14$), $5.8 \pm 4.8\%$ ($N = 10$), $14.8 \pm 6.8\%$ ($N = 10$) and $22.9 \pm 22.7\%$ ($N = 4$), respectively (Figure 31).

There was a clear daily dichotomy in turtles diving behavior (Figure 32 and Figure 33), with diurnal dives being significantly more numerous (Exact two-tailed permutation test, $P = 0.002$, $N = 10$, Figure 32a) and shorter (Exact permutation test, $P = 0.002$, $N = 10$, Figure 32e, Table 14a) than nocturnal dives. In addition, maximum dive depth was also significantly deeper at night (Exact two-tailed permutation test, $P = 0.002$, $N = 10$, Figure 32c, Table 14a).

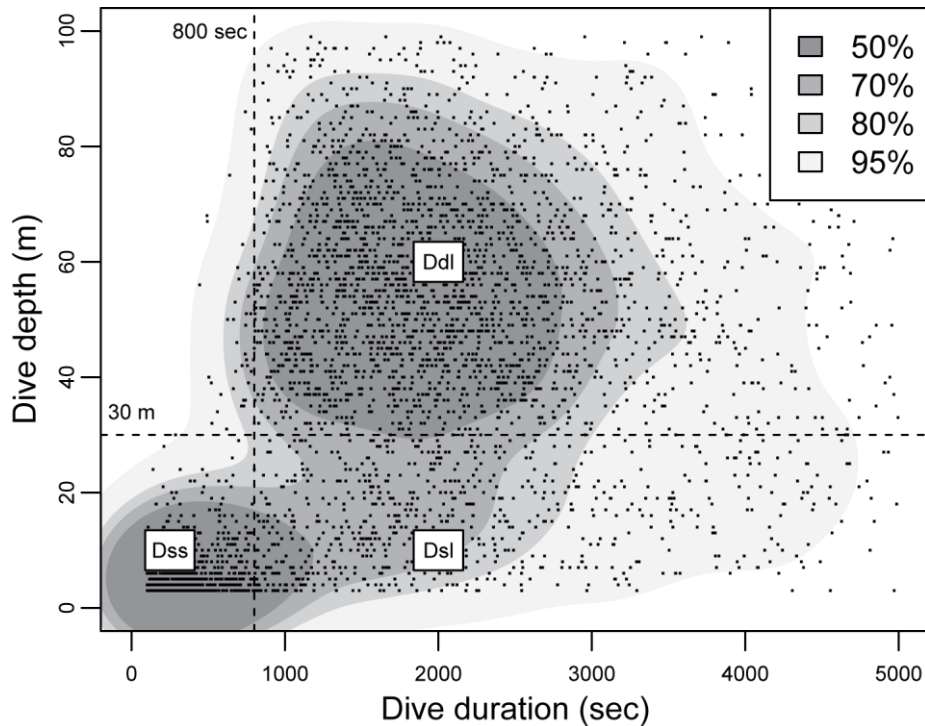


Figure 31 Dive depth vs. dive duration for pooled single dives of 10 late juvenile loggerhead sea turtles. Density plot clearly outline 2 modes (darkgrey) defined here as Dss and Ddl, respectively representing short and shallow (<30m, <800sec) and long and deep (>=30m, >=800sec) dives. Another number of dives, yet less numerous, was identified and defined as Dsl dives, long and shallow (<30m, >=800sec).

For daytime, turtles spent almost half time at subsurface (mean $\pm$ SE = $53.7 \pm 4.1\%$ in 0-10 m, N = 10, Table 14c) while at night they spent almost half time between 0-30 m ($52.9 \pm 4.9\%$ in 0-30 m, N = 10) with relatively homogenous distribution in the water column (Figure A - 4). Time-at-depth for deepest layers (> 40 m) did not differ between day ($6.4 \pm 1.6\%$, N = 10, Table 14c) and night ($5.6 \pm 1.2\%$, N = 10, Figure A - 4, Table 14c). These differences in diving behavior were confirmed by single dives parameters: Dss dives were more frequent during day hours while frequency of long dives (Dsl and Ddl) was greater during night hours, especially for Ddl dives (Figure 33).

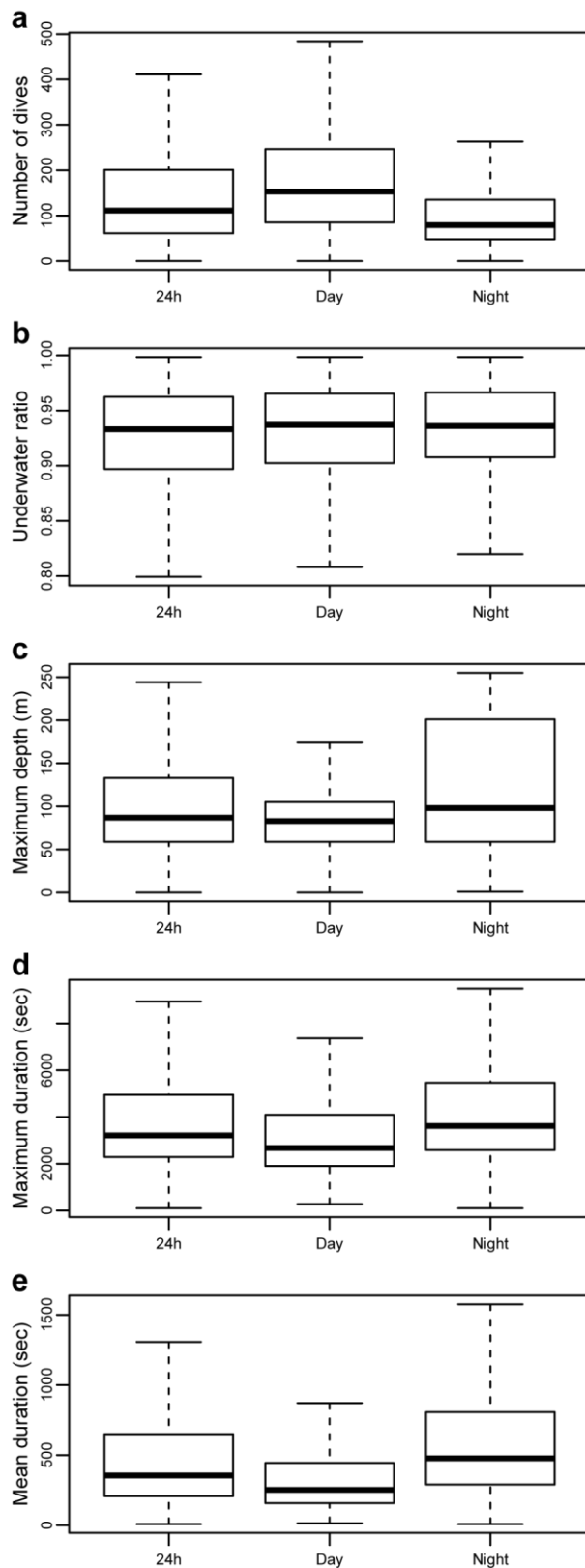


Figure 32 Pooled dives distribution of integrated parameters of late juvenile loggerhead sea turtles over 24h, 12h day time and 12h night time. (a) Number of dives (N = 14), (b) underwater percentage (N = 14), (c) maximum dive depth (N = 10), (d) maximum dive duration (N = 14), (e) mean dive duration (N = 14). Diurnal dives are more numerous and shorter than nocturnal dives. Maximum dive depth is also significantly deeper at night.

Table 14 Distribution of diving parameters for 14 late juvenile loggerheads. Distribution is calculated over the whole tracking period (overall), depending on day time (Day and Night) and depending on behavioural modes (OT, OT, CT and CR). (Mean $\pm$ SE (N)); CR: Coastal Residency, CT: Coastal Transit, OR: Oceanic Residency and OT: Oceanic Transit, Dss: Short and shallow dives, Ddl: Deep and long dives, Dsl: Deep and shallow dives)

	Overall	Day	Night	OT	OR	CT	CR
a. Dive summary							
Number of dives (24h)	296.1 $\pm$ 24.8 (14)	366.1 $\pm$ 33.2 (10)	213.2 $\pm$ 18.6 (10)	297.8 $\pm$ 27 (14)	240.2 $\pm$ 50 (7)	392.5 $\pm$ 34.8 (13)	261.8 $\pm$ 30.2 (4)
Underwater ratio (%)	90.3 $\pm$ 1 (14)	91.6 $\pm$ 1.1 (10)	91.5 $\pm$ 1.4 (10)	91.5 $\pm$ 0.8 (14)	83.1 $\pm$ 3.7 (7)	88.6 $\pm$ 1.6 (13)	90.1 $\pm$ 3.9 (4)
Maximum depth (m)	108.1 $\pm$ 9.1 (10)	85.4 $\pm$ 7.7 (10)	130.2 $\pm$ 13.3 (10)	125.8 $\pm$ 4.5 (10)	103.9 $\pm$ 14.5 (6)	109.9 $\pm$ 9.1 (9)	78.1 $\pm$ 15.3 (4)
Maximum duration (min)	70.9 $\pm$ 5.3 (14)	65.9 $\pm$ 6.9 (10)	77.9 $\pm$ 7.4 (10)	69.4 $\pm$ 6.2 (14)	97.7 $\pm$ 29.9 (7)	69.2 $\pm$ 10.5 (13)	58.5 $\pm$ 11.2 (4)
Mean duration (min)	10.8 $\pm$ 1.8 (14)	7.4 $\pm$ 1.2 (10)	14.1 $\pm$ 2.8 (10)	9.7 $\pm$ 1.8 (14)	11.5 $\pm$ 3.1 (7)	6.5 $\pm$ 1.3 (13)	11 $\pm$ 5.2 (4)
b. Dive type							
Dss ratio (%)	78.8 $\pm$ 3.7 (14)	83.5 $\pm$ 3.7 (14)	71 $\pm$ 3.5 (14)	77.5 $\pm$ 4.9 (14)	71.9 $\pm$ 7.2 (7)	79.2 $\pm$ 6.7 (14)	75.4 $\pm$ 2.2 (4)
Ddl/(Ddl + Dsl)(%)	71.3 $\pm$ 6.9 (10)	63.5 $\pm$ 9.3 (10)	75.4 $\pm$ 7 (10)	83.7 $\pm$ 3.7 (10)	74.4 $\pm$ 17.3 (5)	75.6 $\pm$ 7.5 (10)	65 $\pm$ 11.1 (4)
c. Time-at-depth							
1-10m (%)	38.4 $\pm$ 2.3 (10)	53.7 $\pm$ 4.1 (10)	23.6 $\pm$ 2.5 (10)	36.5 $\pm$ 2.7 (10)	39.6 $\pm$ 4.2 (6)	46 $\pm$ 4.6 (9)	32.3 $\pm$ 4.3 (4)
11-20m (%)	14.5 $\pm$ 2.9 (10)	8.9 $\pm$ 2 (10)	20 $\pm$ 3.9 (10)	9.4 $\pm$ 1.6 (10)	15.3 $\pm$ 6 (6)	8.1 $\pm$ 1.9 (9)	27.3 $\pm$ 8 (4)
21-30m (%)	14.3 $\pm$ 1.6 (10)	7.8 $\pm$ 1.1 (10)	20.6 $\pm$ 2.8 (10)	16.9 $\pm$ 1.7 (10)	10.9 $\pm$ 2.8 (6)	11.2 $\pm$ 2.3 (9)	12.3 $\pm$ 1.5 (4)
31-40m (%)	8.4 $\pm$ 1.3 (10)	6.3 $\pm$ 1.2 (10)	10.4 $\pm$ 1.5 (10)	10.3 $\pm$ 1.5 (10)	7.8 $\pm$ 3.3 (6)	7.6 $\pm$ 1.5 (9)	7.3 $\pm$ 1.3 (4)
40m+ (%)	8.5 $\pm$ 1.9 (14)	6.4 $\pm$ 1.6 (10)	5.6 $\pm$ 1.2 (10)	9.1 $\pm$ 1.9 (14)	6.7 $\pm$ 3.1 (7)	8.6 $\pm$ 1.9 (13)	4.8 $\pm$ 1.7 (4)

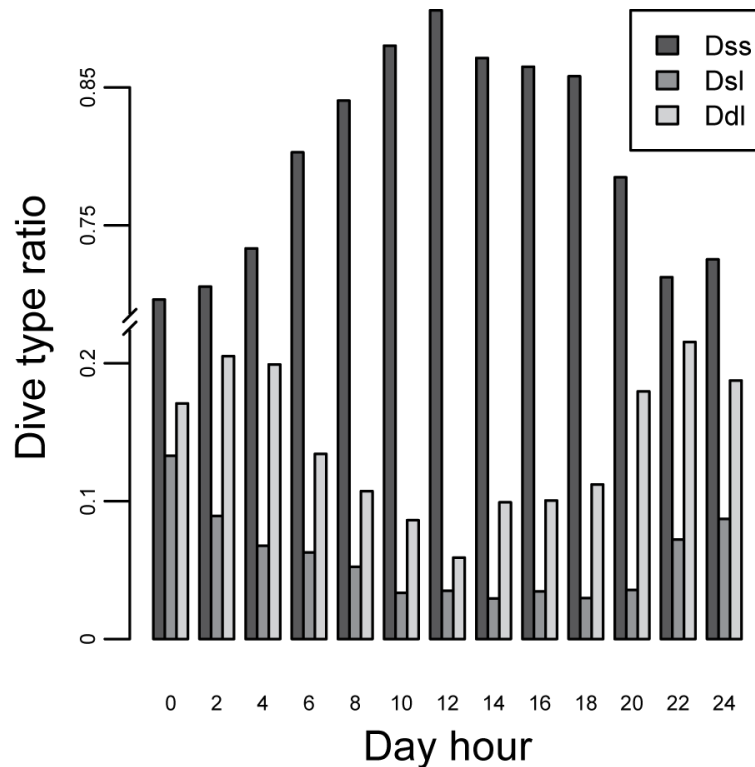


Figure 33 Percentage of Dss, Dsl and Ddl dives of 10 late juvenile loggerhead sea turtles according to day hour (GMT+4). Dss are subsurface and short dives (< 30 m, < 800 s), Dsl are shallow and long dives (<30 m, >= 800 s) and Ddl are deep and long dives (>= 30 m, > 800 s). Short and shallow dives are more frequent at day time while longer dives are more frequent during night time.

5.5.Relation between diving and movement behaviors

Time spend at subsurface (0-10 m) was not clearly related to movement phases (OR, CR, CT, OT). Noticeably there was a significant difference in the usage of the water column located between 10m and 20m both during oceanic and coastal phases (Figure A - 5). Turtles spent more time in this layer while they are in resident phases (mean $\pm$ SE; OR: $15.3 \pm 6.0\%$, N = 6; CR: $27.3 \pm 8.0\%$, N = 4, Table 14c) than during transit periods (OT: $9.4 \pm 1.6\%$, N = 10; CT: $8.1 \pm 1.9\%$, N = 9, Table 14c). Proportion of short and shallow dives (Dss) was more important during transit phases ($80.0 \pm 3.8\%$, N = 14, Table 14b) than during residency phases ($74.0 \pm 6.4\%$, N = 7, Table 14b).

A difference was also observed in the usage of deepest layers (> 40 m) both during oceanic and coastal phases (Figure A - 5). These layers were more rarely frequented when animals were resident (mean $\pm$ SE; OR: $6.7 \pm 3.1\%$, N = 7; CR: $4.8 \pm 1.7\%$, N = 4, Table 14c) than when they were in transit (OT: $9.1 \pm 1.9\%$, N = 14; CT: $8.6 \pm 1.9\%$, N = 13, Table 14c). Maximum dive depth of turtles during transit phases was deeper than during resident phases

(mean $\pm$ SE; CT: 109.93 ± 9 m, N = 9; CR: 78.1 ± 15.3 m, N = 4; OT: 125.8 ± 4.5 m, N = 10; OR: 103.9 ± 14.5 m, N = 6; Table 14a). Proportion of long and deep dives (Ddl) compared to long and shallow dives (Dsl) was generally larger during transit phases (OT: $83.7 \pm 3.7\%$, N = 10, Table 14b) than during residency phases (OR: $74.4 \pm 17.3\%$, N = 5, Table 14b).

5.6. Oceanic covariates

Distribution of SST, NPP and TKE are illustrated in Figure 34 and oceanic environment values are summarized in Table 15. Most (95%) turtles' locations were associated with SSTs ranging from 17.12°C to 30.05°C . S4 experienced the coldest SST (11.5°C by 32.2°S) and N6 was exposed to the highest SST (31.9°C by 11.8°S). During residency phases (coastal and oceanic), individuals of the southern group were exposed to colder SST (mean $\pm$ SE = $19.59 \pm 0.42^{\circ}\text{C}$, N = 3) than individuals of the northern group ($27.9 \pm 0.36^{\circ}\text{C}$, N = 6, Figure 35a). Non-dispersal turtles were globally exposed to high SST of the same order of magnitude than northern turtles ($27.8 \pm 0.03^{\circ}\text{C}$, N = 2, Figure 35a).

NPP levels were extremely variable along tracks, with 95% of values ranging from $125.0 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ to $1141.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Highest levels of NPP were observed along the coast of the Arabian Peninsula with the highest level of NPP recorded for CC17 at $7801.1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ near the south-eastern coast of Oman. During residency phases, individuals were exposed to varying levels of productivity, depending on their groups (Figure 35a; mean $\pm$ SE: $543.3 \pm 117 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, N = 5, for northern group; $419 \pm 85.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, N = 3, for southern group; $224.9 \pm 60 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, N = 2, for non-dispersal group).

In the open ocean, turtles were exposed to slightly higher TKE values when resident (mean $\pm$ SE = $590.03 \pm 112.02 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-2}$, N = 10) than in transit ($502.1 \pm 45.13 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-2}$, N = 18, Figure 35b). They were also exposed to higher levels of TKE during residency phases ($400.11 \pm 68.82 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-2}$, N = 10) than during transit phases ($224.25 \pm 16.34 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-2}$, N = 18). OR phases were related to oceanic mesoscale structures (Figure 35b), particularly for southern individuals for which most residency phases were associated with mesoscale eddies (Figure A - 6). Interestingly, OR phases also occurred in majority, but not exclusively, either below 30°S or above 10°N .

Table 15 Distribution of oceanic parameters. Distribution (Mean $\pm$ SE (N)) for the three spatial groups: North, South and Non-dispersal; and for the 4 behavioral modes: Coastal Residency (CR), Coastal Transit (CT), Oceanic Residency (OR) and Oceanic Transit (OT).

Group / Mode	SST ($^{\circ}$ C)	NPP ($\text{mgC m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	TKE ($\text{m}^2 \text{s}^{-2}$)
North	27.47 ± 0.33 (11)	324.93 ± 41.91 (11)	508.15 ± 48.86 (11)
South	21.69 ± 0.33 (4)	377.04 ± 46.08 (4)	514.66 ± 189.77 (4)
Non-dispersal	27.89 ± 0.35 (3)	210.02 ± 34.66 (3)	373.6 ± 104.42 (3)
OT	26.76 ± 0.49 (18)	261.11 ± 15.71 (18)	502.1 ± 45.13 (18)
OR	25.4 ± 1.29 (10)	400.11 ± 68.82 (10)	590.03 ± 112.02 (10)
CT	27.21 ± 0.31 (18)	224.25 ± 16.34 (18)	317.44 ± 53.18 (18)
CR	27.94 ± 0.35 (6)	556.38 ± 147.64 (5)	296.1 ± 76.18 (6)

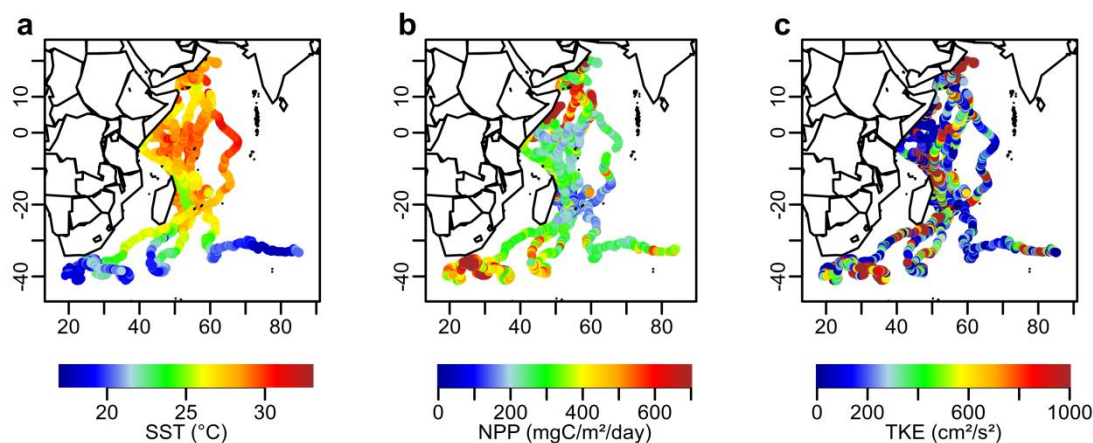


Figure 34 Distributions of environmental variables along the 18 turtle's tracks. (a) Sea Surface Temperature ($^{\circ}$ C), (b) netprimary production ($\text{mgC m}^{-2} \text{day}^{-1}$), (c) total kinetic energy ($\text{cm}^2 \text{s}^{-2}$). Coldest SST appears at the most southern locations. NPP levels are higher at more extreme latitudinal locations in the South and in the North and are lower in the equatorial locations. TKE values are more homogeneously dispersed.

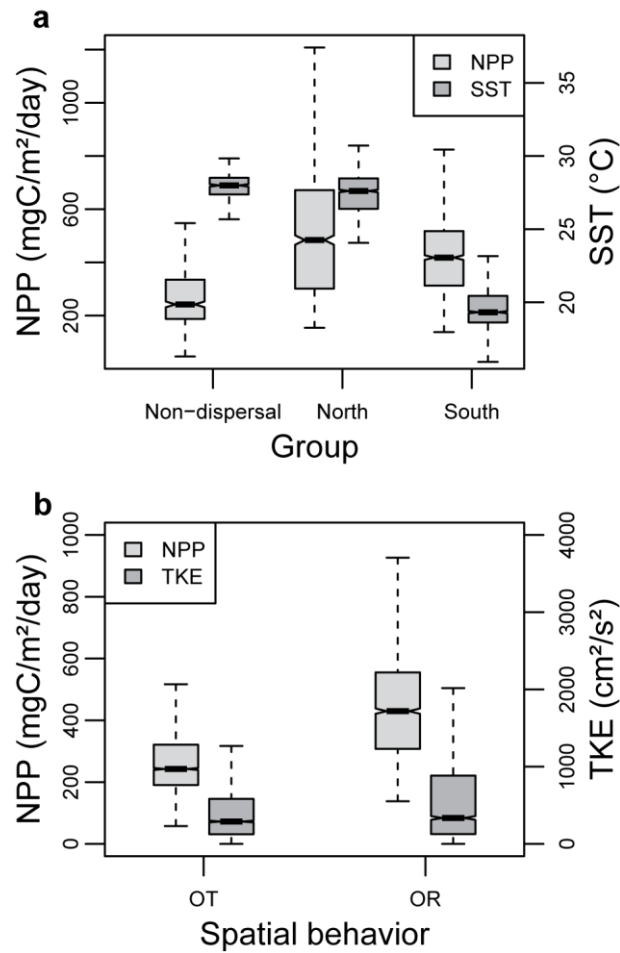


Figure 35 Distribution of environmental parameters. (a) Comparison of Net Primary Production (NPP) and Sea Surface Temperature (SST) between late juvenile loggerhead individuals from the northern group (N = 11) and individuals from the southern group (N = 4). NPP reaches higher levels for turtle of the northern and southern group. Individual from the southern group are exposed to lower SSTs. (b) Comparison of NPP and Total Kinetic Energy (TKE) during oceanic transit phases (OT) and oceanic resident phases (OR). NPP levels are higher during resident phases. Higher TKE levels also occur during resident phases.

6. Discussion

6.1. *Dispersal patterns*

Most late juvenile loggerhead sea turtles (61%) went north towards one of the world largest rookeries of loggerheads (Masirah Island, Sultanate of Oman, with ca. 30,000 nesters per year; Ross and Barwani (1995); Ross (1998); Rees *et al.* (2010); ca. 4,600 km from the release point; Figure 30). Another part (22%) went south-west towards the small South-Africa and southern Mozambique rookeries (ca. 500 nesters per year, Nel *et al.* (2013); Figure 30). With an average curved carapace length of 68 cm, released loggerheads were considered to be at late juvenile stage. Average size of nesters is 84cm in South-Africa (Nel *et al.* 2013) and 91cm in Oman (Ross & Barwani 1995) and common size of sexual maturity for this species is usually considered to be around 80cm to 90cm (Avens & Snover 2013). Tracked individuals are therefore likely to be close to sexually maturity, but not mature. This suggests that late juvenile loggerheads frequenting the French Reunion Island and East Madagascar waters (location of capture, Figure A - 3) may originate from both rookeries, and most frequently from the northern one. It will be necessary to perform genetic studies to confirm this hypothesis and to more accurately determine the proportion of individuals from each rookery accidentally captured by French Reunion longliners.

While it is not very surprising that loggerheads from southern rookeries frequent Reunion Island waters, it is more astonishing to find individuals from rookeries of the northern hemisphere. In other oceans, although loggerhead developmental cycle has been demonstrated to take place at large scale (*e.g.* more than 10,000 km in the Pacific Ocean; Bowen *et al.* (1995); Boyle *et al.* (2009)), it is usually confined to a single hemisphere. Up to date, the juveniles from Baja California (Mexico) are an exception since they have been demonstrated to originate from both Japanese (northern hemisphere) and Australian rookeries (southern hemisphere; Bowen *et al.* (1995)).

This study thus provides the first evidence of a trans-equatorial developmental cycle at Indian Ocean basin scale for the world largest nesting population of loggerhead sea turtle. However, the spatio-temporal pathway followed by these turtles to reach the south-west Indian Ocean is still to be determined. Oceanic currents probably play a key role as their importance in loggerhead sea turtle developmental cycle has long been documented in other oceans (see review Musick and Limpus (1997)). In the northern Atlantic Ocean, it has been demonstrated that juveniles tend to remain in the North Atlantic gyre (Lohmann *et al.* 2001). In the North

Pacific Ocean, juvenile loggerheads make use of oceanic habitats, particularly the Kuroshio Extension Bifurcation Region, a region with high eddy kinetic energy and high planktonic productivity (Polovina *et al.* 2006). However, in both Atlantic and the Pacific Ocean, loggerhead developmental cycles take place in oceanic gyres that are constrained in a single hemisphere. In the Indian Ocean, the unique characteristics of the monsoon phenomenon make hydrodynamics particularly complex: no annual persistent ocean scale gyre exists as cyclonic and anti-cyclonic complex gyres alternate during winter and summer monsoon periods (Schott & McCreary Jr 2001; Schott *et al.* 2009). The pathway followed by hatchlings and early juvenile loggerheads from the Arabian Sea to the oceanic waters of Reunion and Madagascar is yet to be clarified. Following the general scheme of Indian Ocean circulation described in Schott *et al.* (2009), we hypothesize here that, depending on the monsoon season, individuals may be carried out South with the water flow either by the Somalian or the South-west Monsoon Currents. Young turtles may then drift eastward with the South-Equatorial Counter Current (SECC), possibly up to the eastern part of the Indian Ocean Basin. They may then join the permanent South-Equatorial Current (SEC) and drift back westward towards the Mascarene archipelago. In the absence of real evidence, this hypothesis should however be taken with care. Such a cycle is likely to take multiple years to be completed, a reason that could explain the absence of small individuals (<50cm) accidentally caught by the Reunion Island longline fleet. Furthermore, considering the seasonal particularities and the complexity of the oceanic circulation in the Indian Ocean we can suppose that more variability in the developmental cycle does exist in the Indian Ocean for loggerheads hatchling dispersal than in populations from other oceans.

6.2. Movement behavior

After an oceanic phase and before sexual maturation, juveniles in most species of sea turtles settle in coastal habitats during a phase referred as juvenile neritic or sub-adult stage (Type 2 in Bolten (2003)). Nevertheless, for loggerheads at late oceanic stage, various foraging behaviors were observed in other oceans. Juveniles do not systematically settle in neritic habitats but may remain or reenter the oceanic environment (McClellan & Read 2007; Mansfield *et al.* 2009; McClellan *et al.* 2010). We observed both behaviors in the present study. Demographic implications of this alternative foraging strategy are discussed in (Peckham *et al.* 2011). While oceanic individuals might be exposed to slower growth rate due to the lower prey availability, this disadvantage might be counterbalanced by lower predation risk than coastal strategy.

Interestingly, three individuals remained in the vicinity of the coast of Yemen and Oman and their movement behaviors were similar to the post-nesting movements of nesting adults from Oman that forage in the same area (Rees *et al.* 2010). This reinforces the hypothesis that the individuals accidentally caught off Reunion Island coast originated from the Omanese rookery or other rookeries of the northern hemisphere. It is worth noting that no neritic settlement was observed in the southern group where all turtles remain oceanic. Contrastingly to the northern group, movements of late juveniles of the southern group differed from the movements of adults nesting in the South West Indian Ocean that are known to mostly forage along the coast of Mozambique (Luschi *et al.* 2006)(Pereira, Pers. Com.), Tanzania (Luschi *et al.* 2006) or Madagascar (Rakotonirina, Pers. Com.). Risk and benefits of oceanic and neritic strategies for late juveniles might be contrasted between the northern and the southern individuals. Our results suggest that oceanic strategies might be more common for late juvenile loggerheads coming from the southern rookeries. Although, considering that only a few tracked individuals headed southwestward and that these individuals were captured in the oceanic zone, it might not represent all existing foraging strategies used by southern individuals.

Surprisingly, turtles did not generally spent much time around the oceanic zone where they were captured and thus tended to leave this zone shortly after release. Only a few individuals (X2 and X3) among those we tracked remained resident between 30°S and 10°N. This behavior might be induced by the capture event and subsequent captivity. In other words, turtles being captured and kept in tank might be lead to migrate towards their natal rookery just after release. Another, more likely hypothesis is that the region is a transit zone or migratory corridor for late juveniles heading more productive areas in the South or in the North and therefore crossing on the way the Reunion Island waters where they are accidentally captured. Nevertheless the oceanic zones visited prior to this transit are at this time hard to determine.

6.3. Diving behavior

The diurnal vs. nocturnal dichotomy in diving behavior, with more dives occurring during the day and longer dives at night, has already been observed (Renaud & Carpenter 1994; Houghton *et al.* 2002; Godley *et al.* 2003; Howell *et al.* 2010). It may result from nocturnal resting dives and diurnal subsurface active dives (Godley *et al.* 2003). Howell *et al.* (2010) found that loggerhead turtles spend more time in the 0-15 m depth layer during the night than during the day and that they make more dives deeper than 15m during the day. With slightly

different bins, we found that turtles spend a majority of their time during the day in the 0-10 m in particular during transit period.

During transit phases, late juveniles spent most of their time at subsurface (0-10 m), but also used deep layers (>40m) relatively frequently. While swimming actively, turtles make a majority of short and shallow dives. During residency phases, turtles spent a similar proportion of time in the 0-10 m and 10-20 m depth layers. They consequently made more usage of the 10-20 m layer than during transit, but made less usage of the deeper layers (>40 m). This was observed for both coastal and oceanic phases. This seems relatively straightforward for coastal phases since depth near the coast is shallower and may allow turtles to reach ocean bottom. During oceanic phases, prey availability at shallower depth may occur at specific conditions, and could explain the specific observed behavior of loggerheads. The association of oceanic residency phases with oceanic frontal zones, as commonly observed in a variety of taxonomic groups such as birds and large pelagic fishes (Fonteneau *et al.* (2008); Tew Kai *et al.* (2009); Tew Kai and Marsac (2010); Figure A - 6) supports this hypothesis but needs to be deeper investigated in the future. Justification of occasional and exceptionally deep dive events (>80 m) occurring mostly during transit phases is difficult to interpret. Individuals may be inspecting the water column looking for prey or for attempting to reach the sea bottom, and so check for the proximity of seamounts or coastal areas.

6.4.Oceanic environment

Environmental conditions for northern and southern groups were drastically different. According to world Ocean partitioning of Longhurst (1998), based on global hydrodynamics and water color data, the Indian Ocean is mainly constituted by two large biogeochemical provinces: the Indian Monsoon Gyre Province (MONS) in the north and the Indian South Subtropical Gyre Province (ISSG) in the south. Both are separated at around 12°S of latitude by the hydrodynamic and biogeochemical front known as South Tropical Front. MONS is bordered in the Northwest by the Northwest Arabian Sea Upwelling Longhurst province (ARAB). This province is also included in the Arabian Large Marine Ecosystem considered a highly productive ecosystem (Heileman *et al.* 2009) with intense large scale seasonal coastal upwelling and productive phytoplanktonic bloom system (Lévy *et al.* 2007). The southern region also exhibits a productive coastal upwelling leading to the productive Agulhas Current large marine ecosystem (Heileman *et al.* 2009). In addition, interactions between mesoscale structures that take place in the Mozambique Channel generate strong frontal mixing zones favorable to the production and aggregation of organic matter (Tew-Kai & Marsac 2009).

Therefore, individuals of the northern and southern groups frequented more productive waters than the non-dispersal individuals. During residency period, productivity levels for individuals of the northern group were slightly higher than productivity level of southern group individuals. In addition and more strikingly, there is a major difference in the sea surface temperature to which turtles were exposed with clearly higher temperature for the northern group (27.6°C) than the southern group (20.4°C; Figure 35). Nevertheless turtles from the southern group remained in waters above the 16°C isotherm that has been stated to be a lower thermal boundary for loggerhead sea turtle (McMahon & Hays 2006).

Such a strong environmental difference should potentially lead to slower growth rates for individuals exploiting southern hemisphere foraging habitats in comparison to individuals from the northern hemisphere. Assuming that northern and southern groups originate respectively from the Omanese and the South Africa/Mozambique rookeries, such a difference in food availability could contribute explaining the major difference in total number of nesters between both rookeries (ca. 30,000 annual nesters for Oman (Ross & Barwani 1995) vs. ca. 500 annual nesters for South-Africa (Nel *et al.* 2013)). There is a clear lack of data to validate this hypothesis at the moment, especially in terms of food availability and its energetic value in both northern and southern foraging habitats.

6.5. Ecological and conservation implications

Pelagic longlines, through incidental catch, has a high impact on loggerhead populations. Lewison *et al.* (2004b) estimated that, in 2000, more than 200 000 loggerheads were likely taken worldwide as pelagic longline bycatch. In the Western Indian Ocean, longline bycatch was identified as one of the possible reason explaining the slow recovery of the South-African population with a bycatch rate of 0.02 turtle per 1000 hooks for the South African longline fisheries (Petersen *et al.* 2009). The loggerheads we tracked were initially caught accidentally by the small French longline fishing fleet composed of 41 boats (3.2 million hooks per year) operating in Reunion Island and Est-Madagascar EEZs (Evano & Bourjea 2012). The estimated amount of individuals accidentally caught by this fishery is assumed to be low (0.004 turtle per 1000 hooks, Miossec and Bourjea (2003)). Considering the large size of loggerhead populations in the northern hemisphere from which a majority of individuals seems to originate from, the impact of the Reunion Island longline fleet activity on this species is likely to be moderate. We observed that loggerheads around Reunion Island displayed relatively short residence times. This supports the idea that the region is rather a transit zone than an identified foraging area for oceanic juvenile loggerhead sea turtles. We do

believe that, contrastingly to other small scale fisheries worldwide (Peckham *et al.* 2007), it does not constitute a major threat for the species in the Western Indian Ocean. Encouraging collaboration between fishermen and local sea turtle care center (Ciccione & Bourjea 2010a) should also contribute to minimize this impact.

Other mitigating measures have also been advanced to decrease bycatch of sea turtles such as the use of adapted circle hooks (Read 2007), the reduction of gear soak time, the avoidance of hotspots and the setting of gear below turtle-abundant depth (Polovina *et al.* 2003; Gilman *et al.* 2006; Howell *et al.* 2010). We demonstrated that in the Indian Ocean, late juvenile loggerheads spend a vast majority of their time between 0 and 30m depth. The deployment of fishing gears such as drifting longlines at depth deeper than 40m should prevent a majority of the bycatch. Nevertheless, this solution is mainly constrained by its impact on the target species catch rates (Beverly *et al.* 2009). Most of the longline gears are set deeper than 40m around Reunion Island, which could explain the relative small number of bycatch occurring within the area. Moreover, as most loggerheads are captured alive, this indicates that interaction with the longline gear occurs at the end of the set at the hauling time, suggesting that mitigation measures targeting the bait quality and hook form should be also further investigated in the future.

In the present study, we showed first evidence of ocean scale trans-equatorial movements. Oceanic strategy and neritic settlement is the most observed behavior for late juveniles in the region. This is of major interest for conservation, as threats and hence protection measures in both cases are highly contrasted. We also showed that southern and northern oceanic loggerhead turtles target waters with high level of productivity, although southern group was exposed to lower levels of sea temperatures. The consequences on growth rates and on juvenile survival rates might have high impact on population dynamics, viability and recovery. While this is an advance in juvenile loggerhead movement ecology, major interrogations remain. The incoming paths followed by these individuals from their original rookeries to Reunion island waters are yet to be determined and we still ignore whether the trans-equatorial developmental cycle suggested by our results for the northern rookeries is prevalent or if it's only an artifact of the small number of individual tracked. Regional genetic and stable isotopes studies as well as drift simulations could help answering these key issues regarding the survival of loggerhead turtles from hatching to the adult stage.

7. Acknowledgments

The authors are grateful to the organizations that contribute funding the study: DEAL La Réunion, Région Réunion, Fondation Crédit Agricole, CLS-Argos, and University of La Réunion. Mayeul Dalleau personally thanks Région Réunion for funding his PhD studentship. The authors also wish to thank all the people and organisms that made this study possible: especially the boat captains and crew members from Réunion Island longliners that collaborated to the program; Dr Francis Schneider and his veterinary team for surgical operations and medical care, the Kélonia team for animal's medical care and awareness programs, and the school children and teachers for animal's sponsoring. Animal care is conducted under authorization N°09-1405/SG/DRCTCV delivered by the Reunion Island prefecture on 2009-05-11.

8. Rappel des principaux résultats

1. Les tortues caouannes immatures capturées accidentellement par les pêcheurs palangriers réunionnais semblent appartenir en majorité aux populations du Nord-Ouest de l'Océan Indien ce qui suggère un cycle de développement trans-équatorial.
2. Comme dans l'océan Atlantique Nord, les stratégies d'alimentation océanique et néritique coexistent chez les caouannes immatures de l'ouest de l'océan Indien.
3. Les immatures passent la majorité du temps entre la surface et 30 m de profondeur (98,5 %) qu'ils soient en phase néritique ou océanique.
4. Les plongées sont plus nombreuses et plus courtes le jour où les immatures passent la majorité du temps entre la surface et 10 m de profondeur. La nuit les immatures passent la majorité du temps entre la surface et 30 m de profondeur.
5. Les phases de transit sont associées à des plongées courtes sous la surface (<10 m) tandis que lors des phases de résidence, le temps passé entre 10 et 20 m de profondeur est supérieur.
6. Les tortues caouannes immatures de l'ouest de l'océan Indien ciblent les zones productives de la mer d'Arabie pour l'hémisphère Nord et de la réflexion des aiguilles pour l'hémisphère Sud.
7. Les déplacements des immatures océaniques sont associés aux zones frontales océaniques.
8. Les immatures de l'hémisphère Sud sont exposées à des températures de surface de la mer inférieures (20 °C) à celles des immatures de l'hémisphère Nord (28 °C).

CHAPITRE 4. DYNAMIQUE SPATIALE DES TORTUES VERTES ADULTES

Cette partie concerne la dynamique spatiale des tortues vertes au stade adulte.

Dans la première partie, la technique de télémétrie satellitaire est exploitée pour caractériser les couloirs de migration et localiser les sites d'alimentation rejoints par les femelles après la ponte. Elle permet d'étudier les éventuelles différences liées à la dynamique temporelle reproductive (Chapitre 2).

Dans la seconde partie, les connaissances acquises (Chapitre 4, Section 1) sur la dynamique spatiale des adultes sont intégrées dans un modèle individu-centré. Ce modèle, spatialement explicite, permet d'étudier l'influence de la dynamique spatiale des adultes femelles dans le SOOI sur le potentiel reproductif des populations de tortues vertes et d'identifier les sites de conservation prioritaires.

Section 1. Etude *in situ* de la migration post-reproductive des femelles

1. Résumé

Chez les tortues marines adultes, la migration est un processus indispensable liant sites d'alimentation et sites de ponte. Décrire et caractériser le cycle spatial des tortues marines est donc nécessaire pour définir une stratégie de conservation efficace tout au long de leur cycle de vie. Nous avons étudié la dynamique spatiale migratoire de la tortue verte *Chelonia mydas* dans le Sud-ouest de l'océan Indien (SOOI). Par télémétrie satellitaire, nous avons suivi la migration post-reproductive (site de ponte vers site d'alimentation) de 77 tortues adultes femelles nidifiant sur sept sites de ponte : Europa (17), Mayotte (17), Tromelin (21), les Glorieuses (15), Mohéli (3), Vamizi (3) et Juan de Nova (1). La longueur moyenne des trajets migratoires observée est de 1405km, parcourus en moyenne en 24 jours. La longueur parcourue et le temps de parcours ne sont pas significativement corrélés à la taille de la carapace des tortues. Les trajets enregistrés ont montré une importante dispersion à travers la région. Deux couloirs migratoires importants ont pu être identifiés entre le Nord de Madagascar et la frontière Mozambique-Tanzanie, ainsi qu'entre Europa et le Nord du Mozambique. Les zones d'alimentation les plus fréquentées sont situées le long des côtes Nord du Mozambique et Sud de la Tanzanie, ainsi que dans le Nord de Madagascar. 35% des tortues suivies ont un site d'alimentation qui se trouve au sein d'une aire marine protégée. La stratégie de déploiement des balises a permis de démontrer que les voies migratoires et les sites d'alimentation des tortues nidifiant pendant ou hors du pic de ponte sont globalement similaires, bien que la longueur et la durée de migration des tortues qui pondent durant le pic de ponte soient significativement plus courtes. Cette étude a permis, grâce au suivi par satellite, d'évaluer la connectivité migratoire entre les sites de ponte et les sites d'alimentation des tortues vertes dans le SOOI. Elle souligne l'importance du Nord du Canal du Mozambique comme voie migratoire, mais aussi celle des côtes Est-africaines et malgaches, à la fois, comme couloir de migration et habitat d'alimentation. Il existe dans le SOOI un recouvrement important entre les zones d'alimentation des différentes populations nidifiantes. La protection des sites clés, identifiés lors de cette étude, bénéficierait à l'ensemble des populations de la région.

2. Rappel des objectifs

1. Etudier les migrations post-pontes des tortues vertes adultes femelles dans le Sud-Ouest de l'océan Indien.
2. Déterminer la distribution spatiale des sites d'alimentation associés aux principaux sites de ponte de tortues vertes du Sud-Ouest de l'Océan Indien.
3. Etudier les relations entre la saisonnalité des pontes, les voies migratoires et les sites d'alimentation des tortues vertes adultes femelles.

3. Introduction

Observée au sein d'une diversité de taxons, la migration est un phénomène qui se manifeste sous de nombreuses formes, d'un simple déplacement journalier horizontal de quelques centaines de mètres comme chez de nombreuses espèces de zooplancton (Hays 2003) à un déplacement annuel de plusieurs dizaines de milliers de kilomètres comme chez les sternes arctiques (*Sterna paradisaea*) entre le Groenland et l'Antarctique (Egevang *et al.* 2010). Elle est généralement la conséquence d'une adaptation individuelle à la disponibilité des ressources qui fluctue dans l'espace et dans le temps, de manière saisonnière (essentiellement liée aux saisons climatiques) ou aléatoire (Dingle & Drake 2007). En effet, les simples variations climatiques et les pressions sélectives induites par ces variations peuvent avoir d'importantes conséquences sur l'écologie, l'évolution et la conservation des espèces migratrices. C'est notamment le cas chez les oiseaux migrateurs, chez qui le phénomène de migration est actuellement le plus étudié (Pulido 2007).

Même si ce concept reste complexe (Chapitre 1), selon Marra *et al.* (2010), dans sa forme la plus simple et la plus commune, la migration consiste en des déplacements, plus ou moins longs, saisonniers et répétés entre site d'alimentation et zone de reproduction. Ces migrations peuvent alors se produire le long de gradients latitudinaux, altitudinaux ou environnementaux (température, paramètres physico-chimiques) à différentes échelles temporelles (périodicité et fréquence) et à divers stades de vie (Marra *et al.* 2010). Le phénomène cyclique, incluant phase de reproduction, migration et phase d'alimentation est décrit par le terme de « connectivité migratoire » (migratory connectivity ; Webster *et al.* 2002; Marra *et al.* 2010).

Afin d'étudier ce phénomène, trois grandes approches sont majoritairement utilisées : (1) les approches de génétique moléculaire qui permettent de structurer les populations puis d'identifier les sites de reproduction d'origine des individus sur les sites d'alimentation (e.g. oiseaux marins : Haig *et al.* 1997; tortues marines : Bowen & Karl 2007) ; (2) les approches par isotopes stables, très utilisées sur les oiseaux marins (Rubenstein *et al.* 2002), qui permettent d'obtenir des informations sur l'aire d'alimentation d'origine des individus pendant la phase de reproduction (Hobson & Norris 2008) ; (3) et enfin la plus courante, l'approche par marquage individuel. Cette dernière est la plus largement répandue. Elle peut reposer sur la simple identification individuelle (e.g. Troëng *et al.* 2005; Jean *et al.* 2010), le marquage acoustique (e.g. transmetteurs à hautes fréquences ; Bjorge *et al.* 2002), la géo-localisation basée sur les heures de lever et de coucher du soleil (Stutchbury *et al.* 2009;

Egevang *et al.* 2010) ou encore la télémétrie satellitaire qui est maintenant très utilisée dans les études de migration de beaucoup d'espèces (Tomkiewicz *et al.* 2010).

Les grandes migrations des ongulés africains sont un des exemples les plus emblématiques (Fancy *et al.* 1988; Berger 2004) En se déplaçant de façon saisonnière entre zones géographiques qui diffèrent en termes de ressources alimentaires, la survie et la fécondité de nombreuses espèces ont évolué vers une stratégie efficace pour exploiter des environnements hétérogènes et variables (Berger 2004). Dans le cas de la mégafaune terrestre africaine par exemple, Holdo *et al.* (2009) ont mis en évidence le rôle essentiel des fortes précipitations et des gradients de fertilité des zones alimentaires dans les grandes migrations des ongulés.

Le milieu marin propose également des exemples de migrations longues distances, notamment celles de la mégafaune marine tels que les grands poissons pélagiques (Block *et al.* 2005; Hammerschlag *et al.* 2011), les oiseaux marins (Croxall *et al.* 2005; González-Solís *et al.* 2007), les pinnipèdes (Bjorge *et al.* 2002), les cétacées (Mate *et al.* 2007) ou encore les tortues marines (Luschi *et al.* 2003a; Godley *et al.* 2008). Ces migrations sont conséquentes et certaines espèces peuvent traverser des bassins océaniques entiers pour atteindre leurs aires d'alimentation préférentielles ou des zones de reproduction (e.g. la tortue luth ; Fossette *et al.* 2010). Une étude récente menée à l'échelle de l'océan Atlantique sur plus de vingt espèces de prédateurs marins a permis d'identifier des habitats essentiels et des couloirs migratoires préférentiels indispensables à une gestion spatiale internationale des grands écosystèmes océaniques (Block *et al.* 2011).

La compréhension et l'étude de la connectivité migratoire sont indispensables pour une conservation efficace des populations d'espèces migratrices (abondance, diversité génétique, résilience). Cette connaissance concerne essentiellement deux phases : (1) la migration, dirigée par une capacité d'orientation (Luschi 2013) et dépendante d'une capacité à s'adapter à des changements physiques (e.g. barrières, interactions individuelles, perturbation de l'environnement ou changements climatiques ; Krosby *et al.* 2010), et (2) la caractérisation des sites d'agrégation (zone géographique, composition de la population). Cette connaissance est donc un pré-requis pour protéger les sites concernés (e.g. mise en place d'Aires Marines Protégées - AMP ; Halpern 2003). Dans le cas des espèces migratrices, cela requiert de comprendre les processus qui gouvernent la période et la durée des migrations (Wilcove & Wikelski 2008), les processus de navigation (Luschi 2013), mais surtout la connectivité migratoire de ces espèces (Webster *et al.* 2002).

L'histoire de vie des tortues marines couvrent de grandes échelles temporelles et spatiales (Musick & Limpus 1997; Plotkin 2003). Ces espèces se développent lentement, et n'atteignent la maturité sexuelle qu'après plusieurs décennies (25-30 ans ; Limpus & Walter 1980). Au cours de leur développement, elles occupent une série d'habitats d'alimentation dispersés sur de vastes zones géographiques. Au stade adulte, les femelles effectuent généralement des migrations sur de longues distances entre les sites d'alimentation et les plages de reproduction natales (Limpus *et al.* 1992). Elles montrent une grande fidélité à leur site de reproduction (Brothers & Putman 2013) et d'alimentation (Broderick *et al.* 2007), séparés parfois de plusieurs milliers de kilomètres (Mortimer & Carr 1987). Au cours d'une même phase de reproduction, elles peuvent pondre plusieurs fois et les phases de reproduction, pour un individu donné, sont généralement espacées de 1 à 9 ans voire plus (Miller 1997).

Les chercheurs ont largement utilisé la télémétrie satellitaire pour étudier l'écologie spatiale des tortues marines (Godley *et al.* 2008) à différents stades de maturité (Shillinger *et al.* 2012) : migration vers les sites d'alimentation (e.g. tortue olivâtre : Seney *et al.* 2010) ou vers les sites de reproduction (e.g. tortue de Kemp : Shaver & Rubio 2008), domaines vitaux sur les zones d'alimentation (e.g. tortue imbriquée : Hazen *et al.* 2012), dérive et capacité de nage des juvéniles (e.g. tortue caouanne : Chapitre 3, Section 2). Ces connaissances ont des implications fondamentales en termes de conservation. Récemment par exemple, une étude de suivi par satellite de 126 tortues luths a permis de caractériser leurs déplacements à grande échelle dans l'océan Pacifique et d'identifier des habitats et des zones à haute fréquentation (Benson *et al.* 2011).

Le Sud-ouest de l'océan Indien (SOOI) concentre, essentiellement sur des îles isolées, des sites de ponte importants pour la tortue verte (*Chelonia mydas*) : Europa (Le Gall 1988b), Aldabra (Mortimer *et al.* 2011b), Mayotte (Bourjea *et al.* 2007a), Tromelin (Le Gall 1988b), Grande Glorieuse (Lauret-Stepler *et al.* 2007) ou encore Mohéli (Bourjea *et al.* In prep.-b). Les tortues vertes y pondent toute l'année, mais il existe une période de reproduction préférentielle, appelée pic de ponte, au cours de laquelle on observe un nombre plus important de pontes. Si pour un même site la période de ce pic est similaire chaque année, elle diffère toutefois entre les sites de ponte variant entre l'été et l'hiver austral (Dalleau *et al.* 2012). De plus, on distingue au sein de ces sites de ponte au moins deux stocks génétiques distincts (Bourjea *et al.* 2007b) bien que la région SOOI soit considérée comme une seule et même Unité de Gestion Régional (UGR ; Wallace *et al.* 2010a). Ces sites de

pontes restent relativement bien protégés des pressions anthropiques, et les effectifs des populations qui y nidifient sont pour la plupart en croissance (Bourjea *et al.* 2007a; Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.* 2011b; Bourjea *et al.* In prep.-b). En revanche, peu d'informations sont actuellement disponibles concernant les zones d'alimentation exploitées par les femelles nidifiant sur ces sites. Seule une étude a mis en évidence une importante capacité migratoire de cette espèce dans la région rejoignant essentiellement des sites d'alimentation autour de Madagascar (Le Gall & Hughes 1987 ; Chapitre 1).

L'objectif de la présente étude est de caractériser, par télémétrie satellitaire, à la fois les sites d'alimentation et les voies migratoires des tortues vertes se reproduisant dans les principaux sites de ponte du SOOI. De plus, étant donné les variations des paramètres reproductifs à travers la région (abondance et saisonnalité), un autre objectif important de l'étude est de déterminer l'existence éventuelle d'un lien entre la saison de reproduction et la migration. Cette approche cherche notamment à tester l'hypothèse du rôle de l'habitat d'alimentation et de son environnement dans le départ en migration et dans la saisonnalité de la reproduction (Godley *et al.* 2001; Chaloupka *et al.* 2008b). L'ensemble des résultats de télémétrie satellitaire permet enfin d'estimer les principaux couloirs migratoires dans cette région de l'océan Indien en tenant compte à la fois de la saison de reproduction de ces sites, mais aussi de leur abondance relative. Cette estimation est essentielle à l'élaboration des recommandations de gestion pour une approche régionale de la préservation de cette espèce migratrice.

4. Matériel et Méthodes

4.1. Zone d'étude

Afin de prendre en compte la variabilité spatiale des patrons de reproduction de la tortue verte dans le Sud-ouest de l'océan Indien (SOOI ; 35°S-5°S, 20°E-60°E ; Chapitre 2), les individus suivis dans le cadre de cette étude ont été capturés sur des sites de ponte stratégiquement répartis à travers la région (Figure 36) : Europa (EUR), Tromelin (TRO), Mayotte (MAY), Mohéli (MOH), les Glorieuses (GLO), Juan de Nova (JDN) et Vamizi (VAM). EUR, TRO, MAY et GLO sont les quatre sites principaux de l'étude. JDN, MOH et VAM sont les trois sites secondaires de l'étude. La saisonnalité et les variations inter-sites de la reproduction de la tortue verte sur ces îles sont détaillées dans le Chapitre 2 (Dalleau *et al.* 2012) et résumées dans la Table 16. EUR et TRO sont les sites les plus excentrés et isolés de la zone d'étude, respectivement au sud-ouest et à l'est. La saison de reproduction pour ces deux îles présente

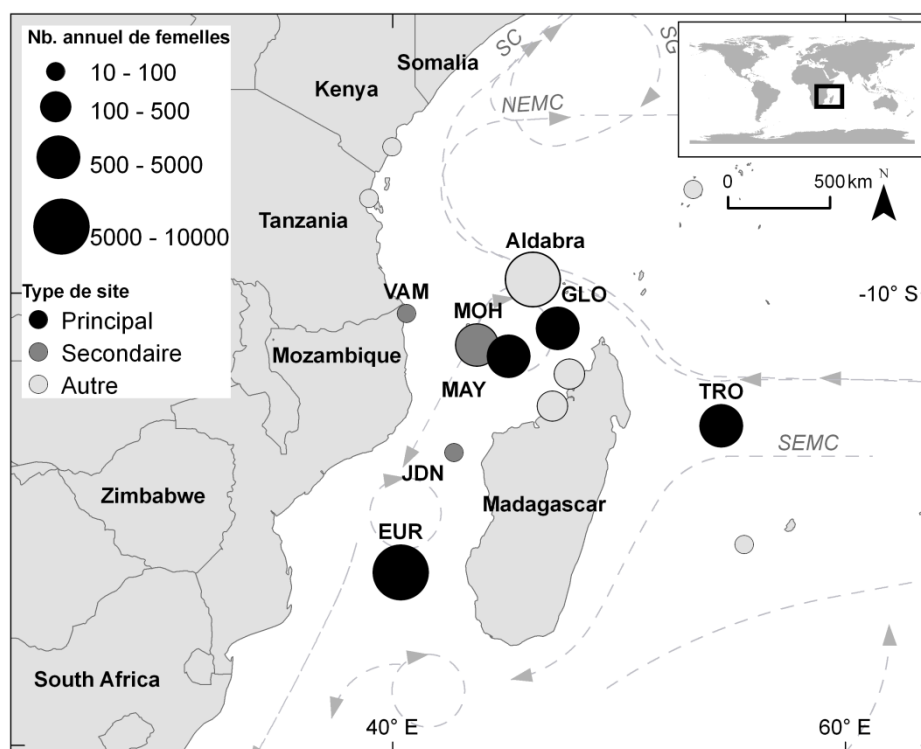


Figure 36 Sites de pontes de tortues vertes du Sud-ouest de l'océan Indien. La taille des cercles est proportionnelle au nombre annuel de femelles nidifiantes (EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi). Les sites en noir sont les sites principaux de l'étude et les sites en gris foncé sont les sites secondaires (Table 16). Les sites en blanc ne sont pas inclus dans notre étude.

un pic de ponte marqué durant l'état austral. Les sites MOH, MAY, GLO et VAM sont situés dans le bassin des Comores, dans la partie septentrionale du canal du Mozambique. La saison de reproduction pour ces îles, à l'exception de VAM, présente un pic de ponte moins marqué et durant l'hiver austral. Le site de VAM est le seul site étudié qui soit situé le long de la côte est-africaine. La caractérisation de la phénologie de la reproduction des tortues vertes nidifiant sur ces sites a permis de définir une période de l'année correspondant au pic de ponte et une période correspondant à une activité de ponte moins intense (hors-pic ; Dalleau *et al.* (2012) ; Table 16).

L'ensemble de ces sites sont relativement protégés des pressions anthropiques par leur isolement, par les législations locales et par la présence de gestionnaires et d'acteurs de l'environnement assurant la protection au quotidien des tortues marines. EUR, TRO, JDN et GLO sont des îles isolées, protégées et très peu exposées aux pressions anthropiques directes, sur lesquelles des programmes de suivi des populations de tortues marines sont en place depuis des décennies (Lauret-Stepler *et al.* 2007; Lauret-Stepler *et al.* 2010). MAY (Bourjea

et al. 2007a), MOH (Bourjea *et al.* In prep.-b), et VAM (Garnier *et al.* 2012) sont au contraire des sites exposés à une forte pression anthropique qui accueillent toutefois des programmes de suivi des tortues marines pérennes et conséquents.

4.2. Télémétrie satellitaire et taille des individus

Afin d'étudier la dynamique migratoire post-reproductive des tortues vertes, 105 femelles, capturées sur ces sept sites de ponte, ont été équipées d'une balise Argos au cours de ces 15 dernières années (Table A - 1). En particulier de juin 2009 à février 2012, 81 balises Argos ont été déployées sur des tortues vertes en phase de reproduction à EUR (N=20), MAY (N=20), TRO (N=20), GLO (N=15), MOH (N=4) et JDN (N=2). En parallèle, des données similaires ont été récupérées de précédentes études effectuées dans le SOOI : dans les territoires français (GLO, MOH ; N=16), à MOH (N=5 ; Benhamou *et al.* 2011) ainsi qu'à VAM, au Mozambique (N=3 ; Garnier *et al.* 2012). Un total de 66 733 positions Argos ont été collectées.

Deux modèles de balises Argos ont été utilisés. La majorité des individus ont été équipés de balises SPOT-5 (Wildlife Computers Inc., Bellevue, Washington ; EUR, JDN, GLO, TRO) mais certains ont été équipés de balises TAM-2639 (Telonics Inc., Mesa, Arizona ; MAY). Les balises ont été fixées sur la carapace de tortues femelles après une ponte au niveau de la seconde écaille vertébrale à l'aide de résine époxy (Power-Fast and Pure2k; Powers Fasteners Inc., Wieringerwerf, Nederland ; adapté de Luschi *et al.* 2007). Les études précédentes dont nous avons récupéré les données ont utilisé deux modèles de balises différents : Kiwisat 101 (Sirtrack, New Zealand ; VAM ; Garnier *et al.* 2012) et MK10 couplant la technologie Argos à un récepteur Fastloc-GPS (Wildlife Computers, Inc., Bellevue, Washington ; MOH, GLO ; Benhamou *et al.* 2011) qui permet des localisations plus fréquentes et plus précises.

La longueur courbe curviligne (LCC) de chaque individu a été mesurée et une bague métallique de type Monel permettant d'identifier l'individu a été fixée au niveau de la nageoire antérieure gauche. Les individus suivis par satellite mesuraient en moyenne $\pm$ ET = 108.8 ± 5.8 cm (Figure 37). Si globalement il a été détecté une différence significative entre la taille moyenne des individus suivis pour les quatre sites principaux de l'étude (ANOVA, $F(4,61) = 6214$, $p < 0,001$, $n = 67$; Figure 37), les comparaisons entre les sites deux à deux n'ont pas montré de différences significatives (Table 17). Par conséquent, nous avons considéré qu'il n'existait pas dans notre jeu de données de différences majeures entre les tailles des tortues vertes suivies par site.

Table 16 Sites de ponte considérés dans cette étude et stratégie de déploiement. Les sites principaux (P) sont ceux pour lesquels on dispose d'au moins 15 trajets migratoires complets et pour lesquels la stratégie de déploiement tient compte de la saison de ponte. Les autres sites sont secondaires à l'étude (S). Les saisons de pontes ont été déterminées à partir de Dalleau *et al.* (2012) et Lauret-Stepler *et al.* (2007).

Site	Acro- nyme	Empla- cement	Type	Abondance estimée	Références pour l'abondance	Saison de ponte		# balises	Année (# balises)	Période de déploiement	
Europa	EUR	22°21'S, 40°21'E	P	8 000	Le Gall et al., 1986;	Pic	15 Oct - 15 Fév	12	23	1998 (1); 2003 - 2004 (2); 2010 - 2011 (20)	26 Mar ± 23 j.
						Hors-p.	Avr- Sep	11			7 Nov ± 29 j.
Mayotte	MAY	12°51'S, 45°09'E	P	4 500	Bourjea et al 2007a	Pic	1er Avr - 1er Sep	17	29	1998 (2); 2004-2005 (7); 2011-2012 (20)	24 Juil ± 22 j.
						Hors-p.	Nov - Fév	12			12 Fév ± 32 j.
Glorieuses	GLO	11°33'S, 47°17'E	P	1 500	Lauret-Stepler et al 2007	Pic	20 Fév - 10 Juil	12	22	2008 (7); 2009 (5); 2010 (10)	18 Juin ± 28 j.
						Hors-p.	Sept - Jan	10			7 Déc ± 21 j.
Tromelin	TRO	15°33'S, 54°31'E	P	1 500	Lauret-Stepler et al 2007	Pic	20 Oct - 20 Fév	11	21	1999 (1); 2010 -2011 (20)	21 Jan ± 10 j.
						Hors-p.	Mai - Sep	10			8 Oct ± 34 j.
Mohéli	MOH	12°18'S, 43°35'E	S	4 750	Bourjea et al submitted; Benhamou et al 2011	Pic	1er Avr - 1er Sep	2	5	2001 (1), 2010 - 2011 (4)	27 Juil ± 13
						Hors-p.	Nov - Fév	3			11 Oct ± 1 j.
Vamizi	VAM	11°01'S, 40°40'E	S	50	Garnier et al 2012; Dalleau et al 2012	Pic	-		3	2007-2008 (3)	-
						Hors-p.	-				-
Juan de Nova	JDN	17°03'S, 42°45'E	S	20	Steppler et al, 2010	Pic	-	2	2	1998 (1); 2011 (1)	-
						Hors-p.	-				-
Total								105			

Table 17 Comparaisons deux à deux de la taille moyenne des tortues vertes femelles suivies par satellite.
Test de Tukey.

Comparaison	Différence (cm)	Limite inférieure	Limite supérieure	p-valeur
GLO-EUR	-0.950	-6.379	4.478	0.967
MAY-EUR	-4.845	-10.064	0.374	0.078
TRO-EUR	-0.137	-4.997	4.724	1.000
MAY-GLO	-3.895	-9.478	1.688	0.264
TRO-GLO	0.813	-4.435	6.062	0.977
TRO-MAY	4.708	-0.324	9.741	0.075

4.3.Stratégie de déploiement

Le choix des individus et le plan d'échantillonnage ont été des éléments primordiaux de l'étude. Dans la majorité des cas, afin d'optimiser les chances d'observer un départ rapide de l'individu en migration post-reproductive, des campagnes de marquage-relecture ont été menées sur les plages préalablement au déploiement. Ces campagnes ont permis d'avoir un suivi individuel des femelles en ponte. Le choix s'est alors porté sur la capture de tortues ayant déjà réalisé au moins trois pontes, ce qui correspond au nombre moyen de pontes dans une saison individuelle pour la tortue verte dans cette région du monde (Bourjea *et al.* 2007a). Minimiser le temps de résidence des individus sur le site de reproduction était essentiel non seulement pour limiter les dégradations de la balise qui se produisent souvent lors des phases de repos inter-pontes lorsque les tortues se réfugient dans des trous ou des grottes abrasives, mais aussi pour augmenter la durée de vie de la batterie durant la phase de migration.

Les différences de comportement migratoire en fonction des saisons de reproduction par site ont été testées en adaptant la date de déploiement des balises en fonction de la phénologie de la reproduction sur chaque site de ponte (Table 16). Plus précisément, les balises ont été déployées soit pendant le pic de ponte, soit au contraire, hors du pic de ponte pour chacun des sites. L'objectif était d'observer un départ en migration qui corresponde approximativement à la fin de la saison visée (pic ou hors-pic).

4.4.Pré-filtre et caractérisation du comportement spatial

Pour les balises de type Argos simple (SPOT 5, TAM 2639, KiwiSat 101), seules les localisations de type 1, 2, 3, A et B ont été conservées. Nous avons donc écarté les localisations de type 0 et Z dont la précision est la plus faible selon la classification Argos (*cf.* www.argos-system.org). Pour les balises Argos/GPS (MK10), seules les localisations GPS

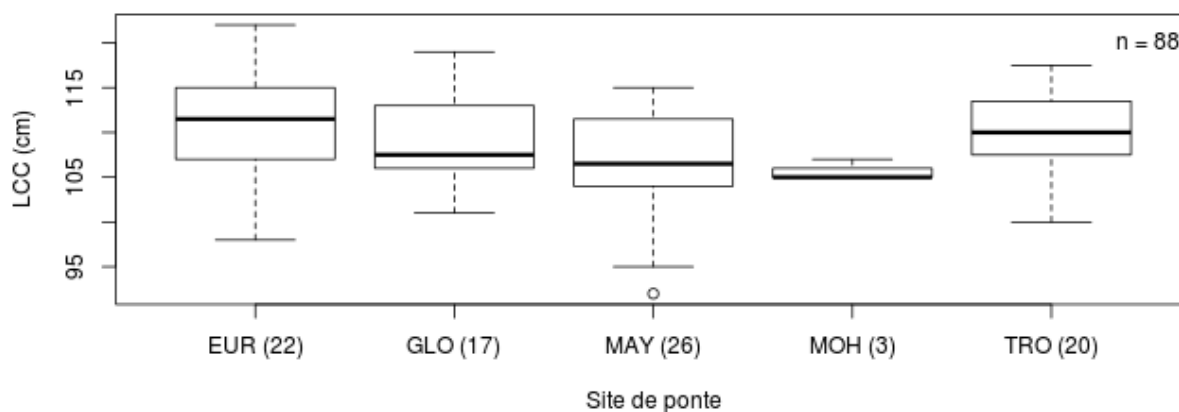


Figure 37 Taille de tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI. Distribution de la taille (Longueur courbe de la carapace en cm) en fonction du site de ponte d'origine (EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, MOH : Mohéli, TRO : Tromelin ; entre parenthèses : nombre d'individus suivis).

ont été conservées et associée au type G (GPS). Les données issues des études antérieures ont été associées au type I (indéterminé) lorsque nous ne disposions pas du type de localisation.

Lorsque cela a été possible, nous avons découpé la série temporelle du déplacement en trois phases : (1) une phase de ponte, (2) une phase de migration et (3) une phase d'alimentation. Pour cela, nous avons calculé la vitesse journalière d'éloignement du site de ponte. Lorsqu'un individu séjourne sur le site de ponte avant d'effectuer une migration post-reproductive puis de s'établir sur un site d'alimentation, sa vitesse d'éloignement est typiquement : (1) stable et quasi-nulle lors de la phase de ponte, (2) variable et élevée lors de la phase de migration, (3) puis à nouveau stable et quasi-nulle lors de la phase d'alimentation. Au regard de la distribution de la vitesse d'éloignement pour l'ensemble des trajets, un seuil commun de 5 km.jour^{-1} a été fixé pour discriminer une vitesse quasi-nulle d'une vitesse non-nulle. Ainsi, pour chaque trajet, la date de début de la phase de migration a été calculée comme la date du premier jour pour lequel la vitesse d'éloignement au site de ponte est supérieure à 5 km.jour^{-1} . De la même manière, la date de fin de la phase de migration a été calculée comme la date du dernier jour pour lequel la vitesse d'éloignement est supérieure à 5 km.jour^{-1} . Les phases précédant et succédant la phase de migration ont été définies respectivement comme la phase de ponte et la phase d'alimentation. Nous avons considéré qu'une migration était complète uniquement si la durée de la phase d'alimentation qui s'en suivait était supérieure ou égale à quatre jours.

Sur les 105 individus suivis, 77 ont permis d'obtenir un déplacement migratoire complet. Les balises des 28 individus restants ont cessé d'émettre en cours d'étude, sur le site de

reproduction, au cours de la migration ou lors des trois premiers jours sur le site d'alimentation.

4.5. Emplacement des sites d'alimentation et aires marines protégées

Dans le cas où la durée de la phase d'alimentation était supérieure ou égale à quatre jours (migration complète), nous avons déterminé l'emplacement moyen du site d'alimentation comme le barycentre de l'ensemble des localisations acquises durant la phase d'alimentation (sans pré-filtre). Pour tenir compte de la précision des données, nous avons pondéré chaque localisation en fonction de son type. Les poids ont été arbitrairement fixés proportionnellement à la précision du type de localisation, de 1 (pour le type B ou I) à 6 (pour le type G) en passant successivement par les types A, 3, 2 et 1.

Pour déterminer si le site d'alimentation se trouvait dans une aire marine protégée (AMP), nous avons récupéré les informations de la base mondiale sur les données des aires protégées (www.protectedplanet.net) qui référence, entre autres, les aires marines protégées de l'Union International pour la Conservation de la Nature (UNEP-WCMC & UICN 2010). Elle a été mise à jour pour le SOOI par le projet Grands Ecosystèmes des Courants Marins des Aiguilles et de Somalie (ASCLME ; www.asclme.org) en collaboration avec les autres pays de la région et l'IFREMER. Les AMP qui ont été retenues dans cette étude sont les AMP désignées, en cours de désignation ou proposées pour les catégories d'AMP de l'UICN (catégories I-a à VI ; IUCN 1994). Elles correspondent à des AMP effectives pour lesquelles on peut supposer qu'une gestion de l'espace et de ses ressources est mise en place.

4.6. Migration et filtrage des localisations

Pour les phases de migration, les localisations ont été filtrées en deux étapes successives : un filtre simple et un filtre par modèle espace-état (MEE). Le filtre simple a consisté à supprimer les localisations apparaissant sur la partie terrestre (*i.e.* se trouvant à plus d'un mètre au-dessus du niveau de la mer selon la bathymétrie Gebco Gridded Global Bathymetry Data ; The GEBCO_08 Grid, version 20091120, www.gebco.net), ainsi que celles conduisant à une vitesse supérieure à 10 km.h^{-1} . Ce type de filtre simple est couramment utilisé pour les tortues marines (Mansfield *et al.* 2009; Arendt *et al.* 2012). Le filtre par MEE repose sur un modèle hiérarchique de marche aléatoire corrélée. Il a été implémenté par Breed *et al.* (2009) sous R (R Core Team 2012) et WingBUGS (Lunn *et al.* 2000). Hoenner *et al.* (2012) ont montré qu'il permet d'améliorer significativement la précision des trajets pour les tortues marines suivies par le système Argos. Il a été exécuté avec 10 000 itérations dont 7 000 d'initialisation, une

fréquence de cinq itérations, deux chaînes de Markov et un échantillonnage à trois localisations par jour. Les trajets ont ensuite été contrôlés un à un et d'éventuelles localisations aberrantes ont été supprimées.

4.7. Caractérisation des couloirs migratoires régionaux

Pour caractériser les couloirs migratoires régionaux, c'est-à-dire les zones qui concentrent l'activité migratoire, nous avons utilisé une méthode de noyau de déplacement (MKDE : Movement-based Kernel Density Estimation ; Benhamou 2011) afin de caractériser la densité d'utilisation de la région SOOI par l'ensemble des individus en migration. Par rapport à la méthode de noyau classique basée sur des localisations supposées statistiquement indépendantes (LKDE : Location-based Kernel Density Estimation), cette méthode permet d'estimer plus finement la densité d'utilisation de l'espace quand les localisations sont sérielement corrélées comme c'est le cas lorsqu'on enregistre un déplacement. En effet, la méthode MKDE estime la densité d'utilisation à partir du temps passé entre localisations successives plutôt qu'à partir de la densité des localisations comme le fait la méthode LKDE. Elle permet ainsi d'utiliser un facteur de lissage plus petit, calculé à partir du coefficient de diffusion des déplacements (estimé à environ 20000 m²/min ; Benhamou 2011).

De plus, le nombre d'individus suivis par satellite pour chacun des sites de ponte ne reflète ni les variations d'abondance existantes entre les différents sites, ni les variations d'abondance entre les saisons de ponte (pic ou hors-pic ; Table 16). Il a donc été nécessaire de pondérer les déplacements de manière à ce que les individus concernés puissent représenter quantitativement les différents sites et saisons de ponte. Les méthodes d'estimation de densité par noyau se prêtent facilement à l'introduction d'une pondération (LKDE : Fieberg 2007 ; MKDE : Benhamou & Riote-Lambert 2012). Chaque déplacement individuel a donc été pondéré par un coefficient qui correspond au nombre annuel estimé de femelles en ponte pour le site et la saison en question. Les coefficients de pondération obtenus par site et par saison de ponte sont résumés dans la Table 16. Enfin, le milieu terrestre n'étant évidemment pas utilisé par les tortues marines pendant la migration, le continent africain et l'île de Madagascar ont été imposés comme des barrières infranchissables dans le calcul de la distribution de la densité d'utilisation (Benhamou & Cornélis 2010).

4.8. Analyses statistiques

Le calcul des distances parcourues et de présence d'une localisation dans une ZEE ou AMP ont été réalisés à l'aide du logiciel ArcGIS (ESRI Licence Arcview 10.1). La plupart des

analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2012) avec un seuil de significativité α fixé à 0,05. Les densités d'utilisation définissant les couloirs migratoires ont cependant été calculées par le programme Pascal BRB/MKDE (www.cefe.cnrs.fr/ecologie-comportementale/simon-benhamou) fonctionnant grâce au compilateur FreePascal (www.freepascal.org).

4.8.1. Distance et durée de migration

Les distances et durées de migration ne satisfaisant pas les critères de normalité (Test de Shapiro, $N = 70$; distance : $w = 0.89$, $p < 0,001$; durée : $w = 0.88$, $p < 0,001$), nous avons testé la différence de distance et de durée de migration entre les sites à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis. Nous avons ensuite testé les différences de taille entre les sites, deux à deux, en utilisant le test de Tukey de comparaisons multiples de moyennes. Seuls les sites principaux ont été pris en compte dans cette analyse.

4.8.2. Saisonnalité et migration

L'influence de la saison de ponte sur la distance et la durée de migration post-reproductive a été analysée à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes (Bates & Maechler 2009). Pour éviter les effets non-contrôlés liés aux spécificités de chaque site de ponte, tel que son emplacement relatif vis-à-vis des sites d'alimentation, nous avons utilisé le site de ponte comme variable à effets aléatoires. La saison de ponte a été considérée comme une variable à effet fixe. Les critères de normalité et d'homogénéité ont été contrôlés visuellement en vérifiant l'absence de structure ou de pente dans la distribution des résidus en fonction des valeurs prédites. Les modèles ont été validés en comparant la vraisemblance par rapport au modèle nul n'incluant que les variables à effets aléatoires (site de ponte). Pour la distance comme pour la durée de migration, le modèle à effets fixes (saison de ponte et site de ponte) et le modèle nul (site de ponte uniquement) ont été significativement différents (distance : $p = 0,009$; durée : $p < 0,001$).

4.8.1. Saisonnalité et site d'alimentation

Il est difficile de comparer de manière directe les distributions spatiales des sites d'alimentation selon la saison de déploiement (pic ou hors-pic). Pour comparer ces distributions spatiales, nous avons donc considéré deux critères : (1) la direction des sites d'alimentation par rapport au site de ponte et (2) l'étalement des sites d'alimentation. Les directions des sites d'alimentation vis-à-vis du site de ponte ont été représentées sur un diagramme circulaire en fonction de la saison de déploiement puis comparées visuellement.

L'étalement des sites d'alimentation a été décrit par la distance de chaque site d'alimentation au centre de gravité de l'ensemble des sites d'alimentation. En fonction de la saison de déploiement, la distribution de ces distances au centre de gravité ont alors été comparées à l'aide d'un test de permutation exact pour déterminer l'existence d'une différence dans l'étalement des sites d'alimentation.

5. Résultats

5.1. Migration post-reproductive des tortues vertes dans le SOOI

5.1.1. Trajets migratoires

Les données de télémétrie satellitaire ont révélé une grande amplitude des migrations post-reproductives des tortues marines dans le SOOI (25°S-5°N ; 20°E-35°E) et une utilisation importante du Canal du Mozambique, particulièrement la partie la plus septentrionale (Figure 38). Durant ces migrations, les individus ont traversé un minimum de deux ZEE différentes (Table A - 1) mais ce nombre a pu monter jusqu'à sept pour certains individus (ID57798, ID81785 et ID49539 ; Table A - 1).

Pour leur majorité, les migrations se sont déroulées en deux phases successives. La première phase a consisté en une migration relativement directe en zone océanique, orientée est-ouest ou inversement, pour atteindre généralement les côtes malgaches ou est-africaines. La seconde phase a consisté en une migration néritique vers le sud ou le nord pour rejoindre le site d'alimentation (Figure 38).

5.1.2. Distance et durée de migration

Pour l'ensemble des sites, la distance moyenne $\pm$ ET parcourue par les femelles durant leur migration a été de 1359 ± 832 km (médiane : 1184 km ; N = 77 ; Table 18) effectuée en $21,4 \pm 16,2$ jours (médiane : 20,0 jours ; N = 77 ; Table 18). Certaines tortues n'ont parcouru que quelques centaines de kilomètres en quelques jours (*e.g.* ID105698 venant de MAY a parcouru 378 km en 5 jours). D'autres ont parcouru plusieurs milliers de kilomètres en plusieurs mois (*e.g.* ID49577 venant d'EUR a parcouru 4 269 km en 63 jours pour rejoindre les Seychelles ; Table A - 1).

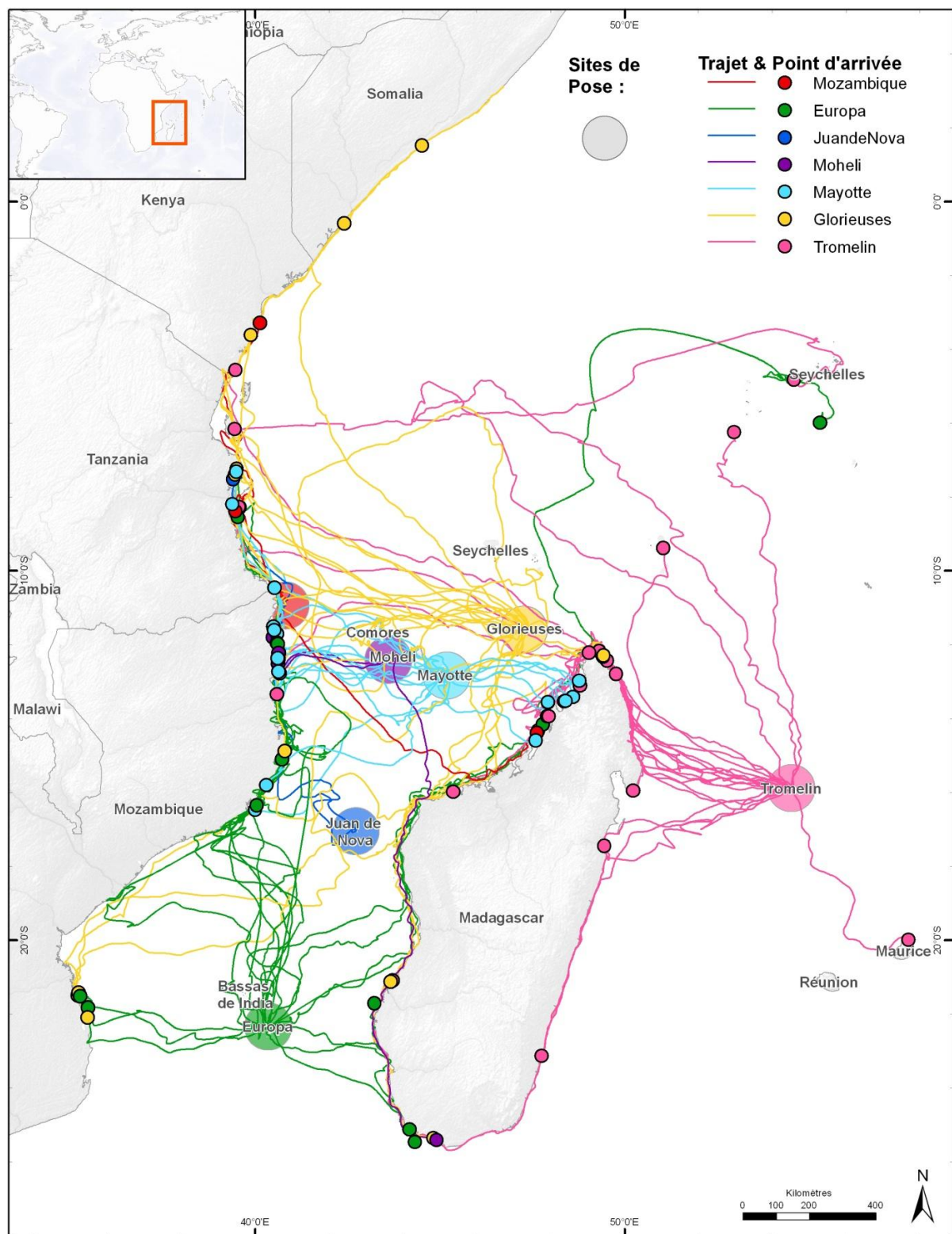


Figure 38 Trajets de migration post-reproductive et sites d'alimentation de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI. (source : Ifremer, Kélonia, Natural Earth, GADM, Marine Region).

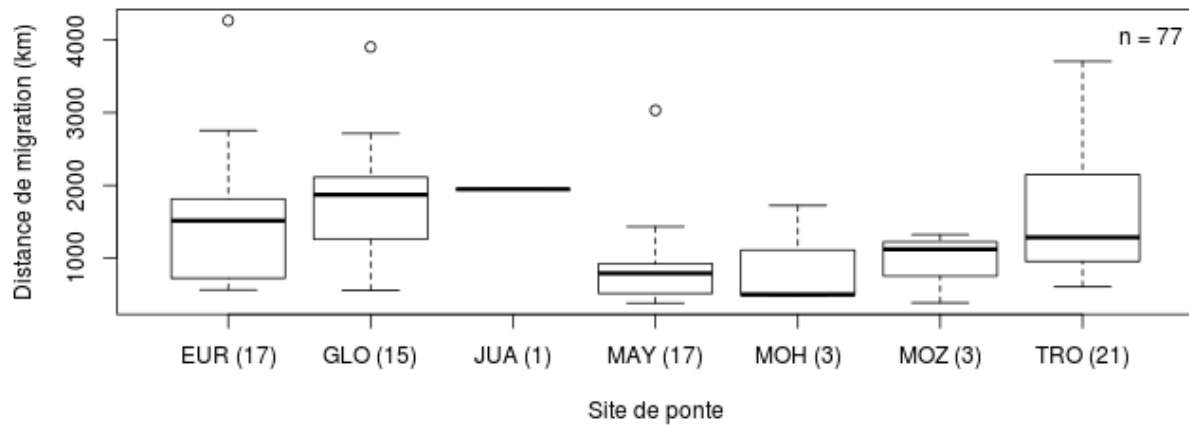


Figure 39 Distance curvilinéaire des migrations post-reproductives de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir de site de ponte du SOOI. (Distance en km ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi ; entre parenthèses : nombre d'individus suivis).

En ne considérant que les sites de ponte principaux de l'étude (EUR, TRO, MAY et GLO), une différence significative a été observée entre distances moyennes parcourues (Kruskal-Wallis, $df = 3$; $H = 14.94$, $p = 0.002$; Figure 39) ainsi qu'entre durées moyennes de migration (Kruskal-Wallis, $df = 3$; $H = 10.62$, $p = 0.014$; Figure A - 7). Les tortues venant d'EUR, TRO et GLO ont parcouru des distances importantes et similaires (plus de 1500 km en moyenne ; Table 18). Les seules différences significatives dans les comparaisons deux à deux (test de Tukey) ont été celles qui ont impliqué MAY aussi bien pour la distance (Table 19a) que pour la durée de migration (Table 19b). Les distances parcourues par les individus venant de MOH ($n = 3$), à moins de 150 km de MAY, ont été du même ordre de grandeur que celles des individus venant de MAY (Table 18).

Table 18 Caractéristiques des migrations post-reproductives et des sites d'alimentation de tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI. (Nombre de balises déployées, nombre d'individus pour lesquels on dispose d'un trajet migratoire complet (>4 jours en phase d'alimentation), distance (curvilinéaire, en km) et durée (en jour) de la phase de migration, nombre de sites d'alimentation identifiés dans une AMP et nombre total de pays au sein desquelles se trouve au moins un site d'alimentation.)

		# balises		# migration		Distance de migration		Durée de migration		# AMP		# pays d'alimentation	
		Total	Saison	Total	Saison	(km)		(jours)		Total	Saison	Total	Saison
EUR	Haute	23	12	17	10	1519 ± 967	1261 ± 637	28 ± 31	21 ± 23	7	3	4	3
	Basse		11		7		1887 ± 1271		39 ± 29		4		3
MAY	Haute	29	17	17	12	819 ± 280	929 ± 661	9 ± 8	11 ± 8	6	4	3	2
	Basse		12		5		799 ± 182		10 ± 5		2		3
GLO	Haute	22	12	15	6	1716 ± 809	1472 ± 624	30 ± 20	22 ± 7	4	1	5	5
	Basse		10		9		2023 ± 970		35 ± 24		3		4
TRO	Haute	21	11	21	11	1551 ± 813	1225 ± 584	25 ± 13	19 ± 9	6	4	5	4
	Basse		10		10		1919 ± 905		32 ± 13		2		4
MOH	Haute	5	2	3	1	898 ± 714	497	17 ± 13	13 ± 7	2	1	2	
	Basse		3		2		1098 ± 883		21 ± 18		1		
VAM	Haute	3		3		941 ± 495		17 ± 10		2		3	
	Basse												
JDN	Haute	2		1		1946		10 ± 5		0		1	
	Basse												
Total		105	Total	77	Moyenne	1359 ± 832	Moyenne	21,4 ± 16,2			Moyenne	3,4 ± 1,3	

Table 19 Comparaisons deux à deux de la distance moyenne (a) et de la durée moyenne (b) de la migration post-reproductive de tortues vertes femelles suivies par satellite, en fonction du site de ponte. Test de Tukey (* : $p < 0.05$).

a

Sites comparés	Différence (km)	Limite inférieure	Limite supérieure	p-valeur
GLO-EUR	288.3	-470.2	1046.9	0.749
MAY-EUR	-616	-1350.4	118.5	0.131
TRO-EUR	32.2	-666.4	730.8	0.999
MAY-GLO	-904.3	-1662.9	-145.8	0.013*
TRO-GLO	-256.1	-980	467.8	0.788

b

Sites comparés	Différence (jours)	Limite inférieure	Limite supérieure	p-valeur
GLO-EUR	2.0	-11.8	15.9	0.981
MAY-EUR	-13.2	-26.6	0.2	0.054
TRO-EUR	-2.9	-15.6	9.9	0.933
MAY-GLO	-15.3	-29.1	-1.4	0.025*
TRO-GLO	-4.9	-18.1	8.3	0.763
TRO-MAY	10.4	-2.4	23.1	0.151
TRO-MAY	648.2	-50.4	1346.8	0.078

Table 20 Distribution par pays des sites d'alimentation des 77 tortues vertes suivies par satellite dans le SOOI en fonction de leur site de ponte d'origine.

Site	Kenya	Madagascar	Maurice	Mozambique	Seychelles	Somalie	Tanzanie	Total
EUR		5		9	1		2	17
TRO	1	13	1	1	3		2	21
MAY		5		9			3	17
MOH		1		2				3
GLO	1	5		4		2	3	15
JDN							1	1
VAM	1	1					1	3
Total	3	30	1	25	4	2	12	77

5.1.3. Relation entre la taille des individus, la distance et la durée de migration

Les corrélations observées entre distance ou durée de migration et la longueur curviligne des individus ont été très faibles (distance : $\rho = 0.012$, $p = 0.37$; durée : $\rho = 0.002$, $p = 0.70$). Il n'y a pas eu d'influence de la taille de la tortue sur la distance (Figure 40) ou la durée de migration (Figure A - 8). Cependant, il a semblé apparaître une structure dans les données suggérant une distance et une durée limite ne pouvant être dépassées en dessous d'une longueur curviligne donnée (Figure 40, Figure A - 8). En d'autres termes, les plus petites tortues vertes femelles ne feraient pas de grandes et longues migrations. Indépendamment de la taille des individus, distance et durée de migration ont logiquement été proportionnelles : il faut en moyenne 17 jours pour une migration longue de 1000 km (Figure 41).

5.1.4. Densité d'utilisation de l'espace au niveau régional

Le calcul de la densité d'utilisation de l'espace au niveau régional lors des phases de migration, pondéré à la fois par le nombre de femelles en ponte et par la saisonnalité de la reproduction, a fait apparaître l'existence de deux types de couloirs migratoires : un type océanique et un type côtier (Figure 42). Les couloirs migratoires océaniques sont larges (entre 300 et 500 km de largeur) et la densité d'utilisation est généralement faible. Au contraire, les couloirs migratoires côtiers estimés sont étroits (largeur inférieure à 50 km de largeur) et la densité d'utilisation est généralement forte.

Au niveau régional, quatre zones remarquables pour la migration ont été identifiées (Figure 42) : deux zones côtières et deux zones océaniques. Les zones régionales côtières qui présentent la plus forte densité d'utilisation lors de la migration sont : (1) la côte est-africaine, entre les latitudes 16°S (Mozambique) et 7°S (Tanzanie), et (2) dans une moindre mesure l'ensemble de la côte ouest de Madagascar. L'extrême nord-est de la côte malgache est également une zone côtière importante pour la migration. Les zones régionales océaniques les plus fréquentées lors de la migration sont situées : (1) dans la partie septentrionale du Canal du Mozambique (entre 11°S et 14°S) mais il faut noter que les niveaux de densité d'utilisation sont également importants entre la pointe nord de Madagascar et TRO (entre 15°S et 16°S) du fait du nombre important d'individus migrant vers l'ouest depuis TRO, et (2) dans la partie australe du Canal du Mozambique (entre 17°S et 23°S), plus particulièrement entre le Nord du Mozambique et EUR (entre 38°E et 41°E). Les forts niveaux de densité d'utilisation de cette zone du Canal du Mozambique sont essentiellement liés à un nombre important de femelles se reproduisant annuellement à EUR.

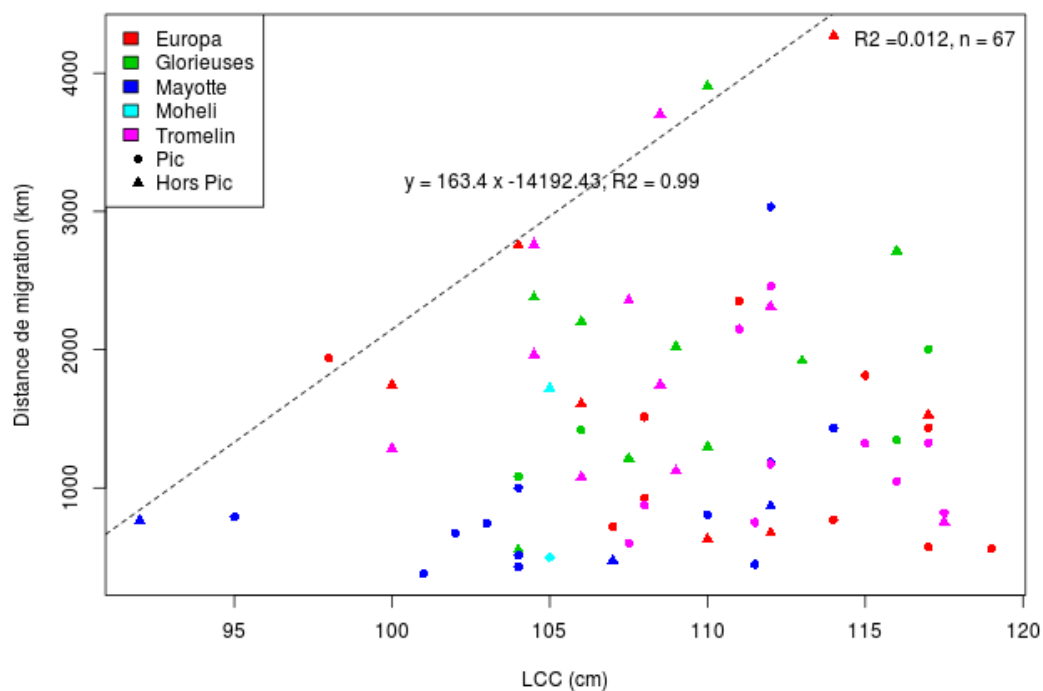


Figure 40 Corrélation entre la distance de migration et la taille de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI. (Ordonnées : distance en km ; abscisses : taille (LCC) en cm). L'équation de la régression et le coefficient de corrélation R^2 sont fournis sur le graphe.

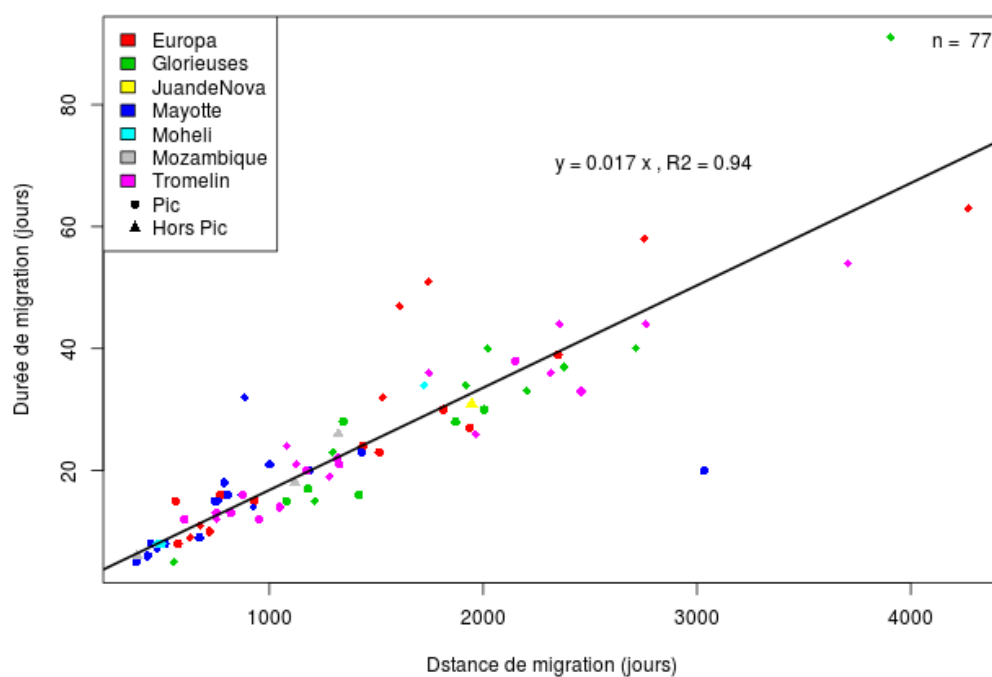


Figure 41 Corrélation entre la durée de migration et la distance curvilinéaire de migration. (Ordonnées : durée en jours ; abscisses : distance km). L'équation de la régression et le coefficient de corrélation R^2 sont fournis sur le graphe. Il faut compter en moyenne 17 jours pour une migration longue de 1000 km.

En revanche, au centre du Canal du Mozambique autour de JDN (17°03'S ; 42°45'E) ainsi qu'autour de l'archipel des Mascareignes (20°S ; 55°E), les niveaux de densité d'utilisation sont quasi-nuls.

5.2. Distribution spatiale des sites d'alimentation

5.2.1. Distribution régionale et statut de protection des sites d'alimentation

Les tortues vertes en ponte dans les sites principaux de l'étude se sont nourries sur des sites d'alimentation répartis dans sept pays de la région (Figure 43a). Au total, plus de la moitié des tortues suivies se sont alimentées sur les côtes d'Afrique de l'Est, essentiellement au Mozambique (32,0%) mais aussi au Kenya (3,8%), en Tanzanie (15,4%) et en Somalie (2,5%). Une proportion importante de tortues a également rejoint les côtes de Madagascar (39,7%). Seulement 6% des femelles se sont nourries dans des îles et archipels isolés de la région (Table 20) : quatre individus ont rejoint l'archipel des Seychelles (ID49441, ID49479, ID49577, ID57713) et un individu venant de TRO a rejoint l'île Maurice (ID57687 ; Figure 38; Table A - 1).

35% des tortues suivies ont eu un site d'alimentation localisé dans des zones sous statut de protection (Table 18). Parmi les individus issus des sites principaux de l'étude, ceux d'EUR se sont le plus souvent alimentés dans des AMP (41%) à l'inverse de ceux de TRO pour lesquels seulement 28.5% des sites d'alimentation ont été identifiés au sein d'une AMP (Table 18).

Bien que les sites d'alimentation soient distribués dans toute la région SOOI, quatre zones préférentielles d'alimentation ont concentré presque 60% des tortues suivies (Figure 43a) : (1) le Nord-ouest de Madagascar au niveau de la région de Nosy-bé et des Radamas (N = 18 ; sur 318 km); (2) le Nord-est du Mozambique au niveau de la région des Quirimbas dans la région de Pemba (N = 12 ; sur 130 km) ; (3) la partie centrale de la côte est tanzanienne autour de Mafia dans la région de Lindi (N = 10 ; sur 145 km) ; et (4) le Sud-est du Mozambique au niveau de Bazaruto dans la Région d'Inhambane (N = 7; sur 80 km).

Au niveau de ces quatre zones à forte concentration de sites d'alimentation ou « hotspots », des AMP sont effectivement bien présentes (Figure 43a). Cependant, on constate qu'un nombre important de femelles se sont alimentées à proximité mais en dehors de ces zones protégées (Figure 43a).

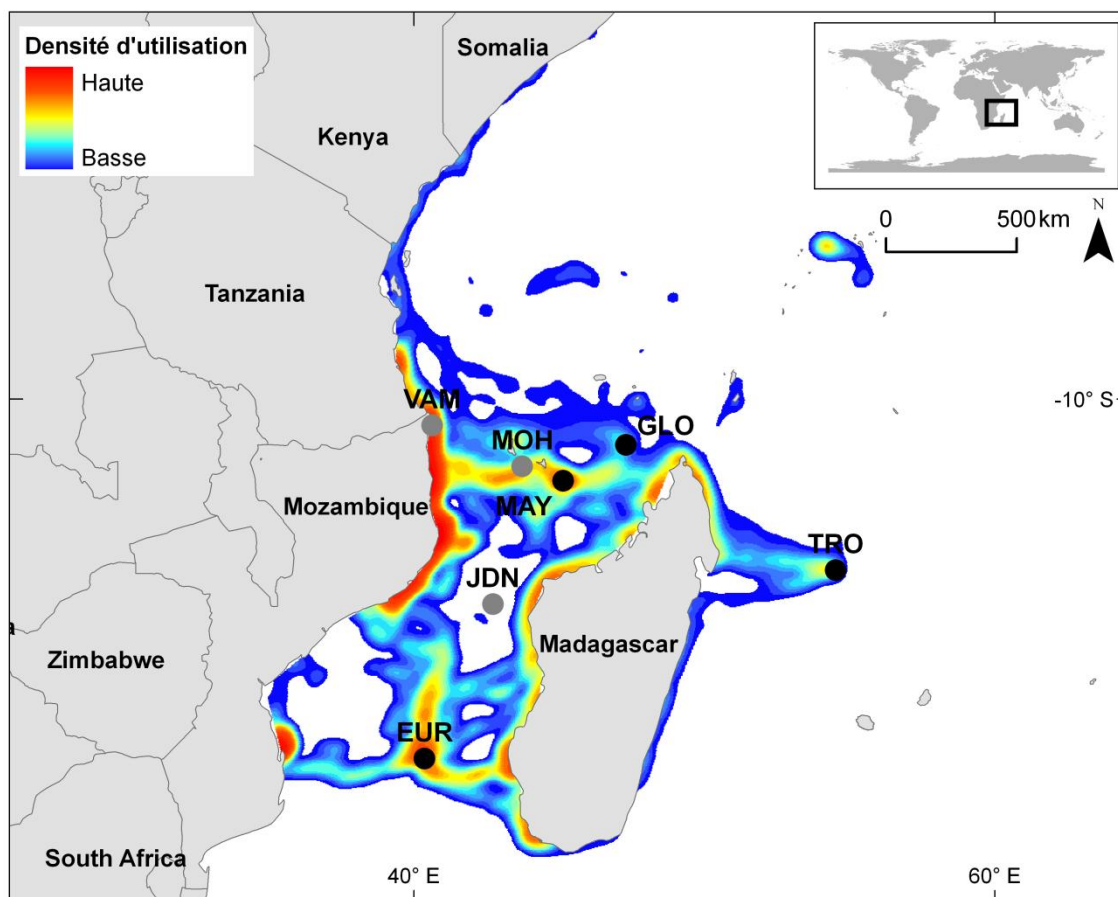


Figure 42 Densité d'utilisation de l'espace par les tortues vertes femelles en migration post-reproductive.

Le calcul de ces densités a été réalisé par la méthode MKDE exploitant 77 trajets issus des principaux sites de reproduction de la région SOOI (Voir Table 16 ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi).

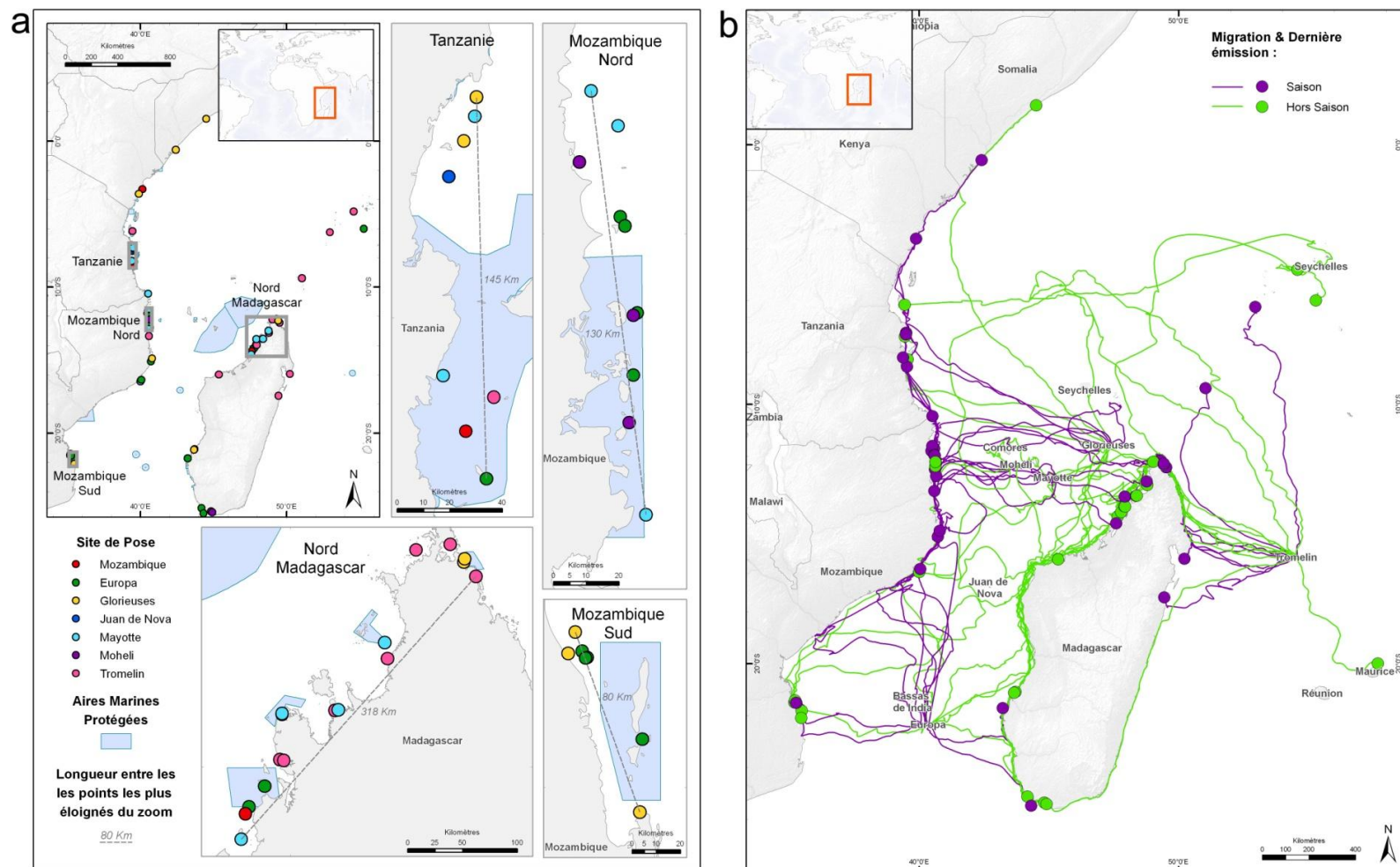


Figure 43 (a) Sites d'alimentation et (b) trajets de migration post-reproductives selon la saison de ponte (pic ou hors-pic) de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI. (source : Ifremer, Kélonia, Natural Earth, GADM, Marine Region).

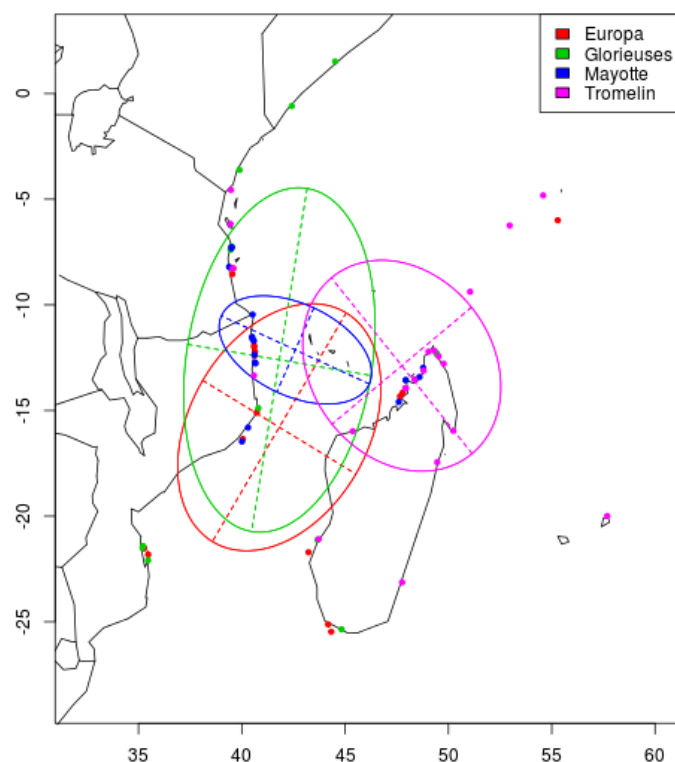


Figure 44 Ellipses de dispersion des sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites du SOOI.

5.2.2. Sites de ponte d'origine des tortues en alimentation

Un fort recouvrement spatial a été observé dans la distribution des sites d'alimentation des tortues suivies en fonction de leur site de ponte d'origine (Table 20 ; Figure 44). Certaines particularités peuvent tout de même être notées. Le centre de gravité des sites d'alimentation des femelles venant d'EUR est le plus austral (Figure 44) tandis que celui de celles venant de TRO est le plus oriental (Figure 44). Les sites d'alimentation identifiés au sud-est du Mozambique (Figure 43a) et au sud-ouest de Madagascar sont essentiellement ceux des tortues venant d'EUR. Quant aux tortues venant de TRO, elles ont été parmi les seules à fréquenter les sites d'alimentation de la côte est de Madagascar (Figure 43a). Les individus venant de GLO sont ceux dont les sites d'alimentation ont présenté la dispersion latitudinale la plus importante (Figure 44). Au contraire, les tortues venant de MAY sont celles dont les sites d'alimentation ont été les moins étalés et les plus proches du site de reproduction (Figure 44).

5.3. Influence de la saisonnalité de la reproduction sur la distribution des sites d'alimentation et les caractéristiques migratoires

Il n'a pas été observé de différence significative dans la distribution spatiale des sites d'alimentation en fonction de la saison de ponte des femelles suivies (pic ou hors-pic ; Figure 43b). En revanche, les femelles qui ont pondu pendant le pic ont cependant effectué des migrations plus grandes et plus longues.

En effet, quel que soit le site de ponte considéré, les directions des sites d'alimentation ne sont pas visuellement différentes selon la période de ponte de la tortue suivie (pic ou hors-pic ; Figure 45). De plus, quel que soit le site de ponte considéré, la distance moyenne au centre de gravité des sites d'alimentation (étalement) n'est pas significativement différente selon que les tortues aient pondu pendant ou hors du pic de ponte (Figure 46 ; tests de permutation exact : Table 21). La distribution spatiale des sites d'alimentation n'est donc pas non plus significativement différente selon la saison de ponte pour les sites étudiés (Figure 43b).

En revanche, les caractéristiques migratoires sont significativement différentes selon la saison de ponte pendant laquelle la femelle a débuté la migration (pic ou hors-pic) à la fois concernant la distance parcourue (modèle à effets mixtes ; $p = 0,012$; Figure 47) et la durée de migration ($p < 0,001$; Figure A - 9). Lorsque la tortue a pondu hors du pic de ponte, les modèles ont prédit une distance et une durée de migration supérieures en moyenne de 496 km et 12,4 jours.

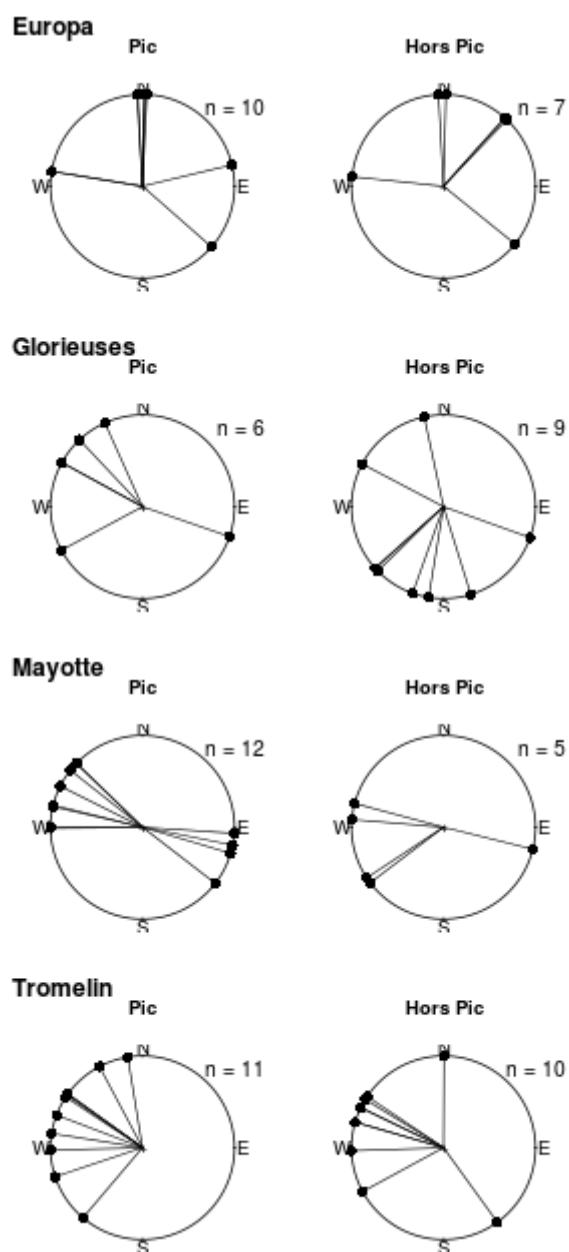


Figure 45 Direction des sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites de ponte du SOOI en fonction de leur saison de ponte (pic ou hors-pic).

Table 21 Comparaison de la distance au centre de gravité des sites d'alimentation de tortues vertes femelles. Tests de permutation exacts en fonction de la saison de ponte, pour l'ensemble des sites de ponte à la fois et pour chacun d'entre eux.

Site de ponte	p-valeur
Tous	0.16
Europa	0.62
Glorieuses	0.38
Mayotte	0.68
Tromelin	0.89

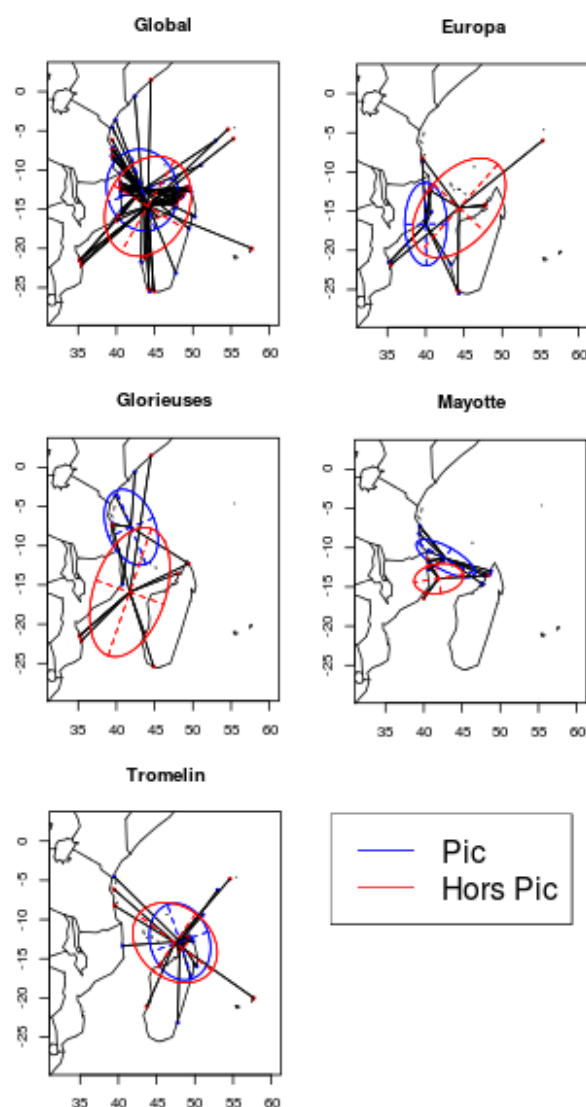


Figure 46 Comparaison des ellipses de dispersion de sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites du SOOI en fonction de leur saison de ponte.

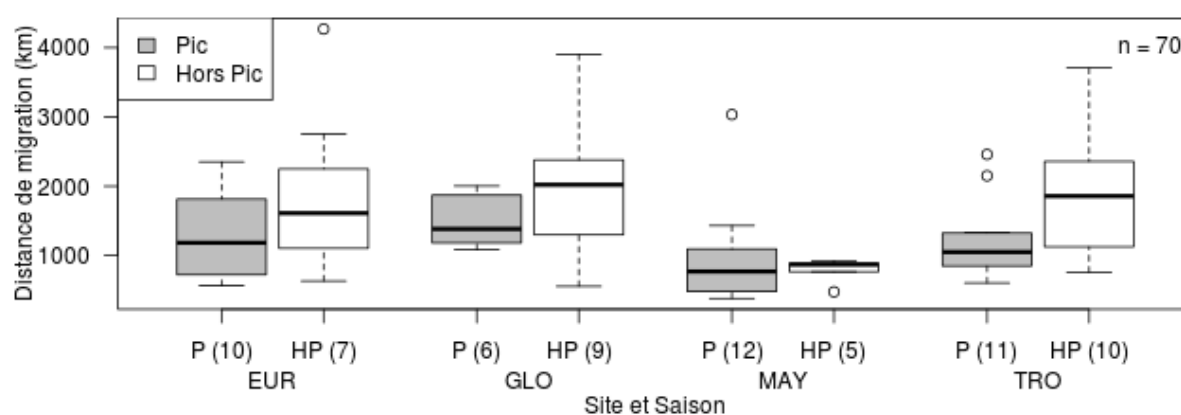


Figure 47 Distance curvilinéaire des migrations selon la saison de ponte de 70 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI (Distance en km ; P : pic, HP : hors-pic ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin).

6. Discussion

6.1. Utilisation de l'espace par les tortues vertes en migration post-reproductive

La télémétrie satellitaire a permis ces dernières années d'identifier une grande diversité des patrons de déplacements post-reproductifs chez différentes espèces de tortues marines (Godley *et al.* 2008). Ces déplacements du site de reproduction vers le site d'alimentation peuvent néanmoins être classés en deux catégories principales (Luschi *et al.* 2003a; Plotkin 2003; Godley *et al.* 2008) : (1) un déplacement direct orienté vers un site d'alimentation bien déterminé, le plus souvent néritique (e.g. la tortue imbriquée ; Marcovaldi *et al.* 2012), (2) ou un déplacement diffus vers une aire d'alimentation océanique plus vaste (e.g. la tortue luth ; Luschi *et al.* 2006; Benson *et al.* 2011). Les résultats de notre étude montrent que les déplacements post-reproductifs des tortues vertes femelles dans le SOOI sont océaniques et/ou côtiers vers des sites d'alimentation néritiques (Figure 38). Ce type de déplacement est partagé par la grande majorité des tortues vertes, qu'elles se reproduisent en milieu insulaire (e.g. l'île d'Ascension dans le Pacifique, Luschi *et al.* 1998; l'archipel des Samoa dans le Pacifique, Craig *et al.* 2004; Chypre en Méditerranée, Broderick *et al.* 2007) ou en milieu continental (e.g. au Costa Rica, Troëng *et al.* 2005). Ces déplacements sont en général caractérisés par des trajets longs (dans notre cas 1359 km en moyenne, Table 18) et relativement directs.

L'ensemble des tortues de notre étude suivent dans un premier temps un trajet direct dans la zone océanique pour rejoindre les côtes est-africaine ou malgache (Figure 38). Durant cette phase, elles subissent très probablement l'influence des courants, essentiellement au niveau du canal du Mozambique. Au niveau des Glorieuses par exemple, il a été montré que la vitesse des courants peut être du même ordre de grandeur que celle de la nage des tortues vertes adultes (Benhamou *et al.* 2011). Les structures océaniques de méso-échelle du canal du Mozambique ont également une influence directe sur la navigation des tortues vertes comme autour d'Europa (Girard *et al.* 2006) ou du gyre des Comores (Luschi *et al.* 2007).

Dans un second temps, les individus suivis dans le SOOI longent la côte (généralement à moins de 50 km) et utilisent donc la zone néritique pour terminer leur migration et rejoindre le site d'alimentation final (Figure 38). Bien qu'elles puissent engendrer une dépense énergétique accrue et augmentent les risques de mortalité (Sibly & Calow 1986), les zones côtières peuvent servir comme une aide à la navigation (Hays *et al.* 2002b) et représentent une

opportunité de croiser des sites d'alimentation temporaires et/ou de repos facilitant globalement le déplacement (Cheng 2000). Notre étude montre, par exemple, que l'île de Madagascar influence la migration post-reproductive des tortues vertes, particulièrement celles se reproduisant à Tromelin (Figure 38) qui suivent et contournent la côte malgache pour rejoindre leur site d'alimentation. Les tortues marines semblent utiliser ce type de migration en deux phases comme un moyen permettant de rejoindre rapidement des zones d'alimentation en facilitant la navigation (Hays *et al.* 2002b).

La généralisation des caractéristiques de déplacements individuels liés à la migration post-reproductive nécessite un échantillonnage conséquent, représentatif du comportement de l'ensemble des individus venant se reproduire. A notre connaissance, la seule étude disposant d'un échantillonnage similaire à notre étude concerne 126 trajets de tortues luths acquis en huit années à l'échelle de l'océan Pacifique (Benson *et al.* 2011). Du fait des caractéristiques propres du déplacement de cette espèce (essentiellement océanique) et de l'échelle spatiale concernée, aucun couloir migratoire n'a été mis en évidence. Dans le SOOI, en revanche, sur la base de 77 trajets et de la connaissance des caractéristiques des sites de reproduction suivis (Dalleau *et al.* 2012 ; Chapitre 2), nous avons pu caractériser des couloirs migratoires relativement larges en zone océanique et plus étroits en zone néritique. De plus, du fait du plan d'échantillonnage utilisé, ces couloirs migratoires tiennent compte des caractéristiques reproductives propres à chaque site de ponte (Lauret-Stepler *et al.* 2007; Dalleau *et al.* 2012) et donc au moins en partie de la variabilité de l'environnement qui les influencent (*i.e.* la température de l'eau ; Dalleau *et al.* 2012).

Nos résultats mettent en évidence l'existence d'un couloir migratoire océanique entre la pointe Nord de Madagascar et le Nord du Mozambique (entre 11°S et 14°S) ainsi qu'une zone à forte densité d'individus en migration dans le Sud du Canal du Mozambique (Figure 42). On remarque également un couloir migratoire océanique entre Tromelin et Madagascar (entre 14°S et 17°S) qui rassemble certainement la majeure partie de l'activité océanique pour ce type de migration à l'Est de Madagascar. L'aspect diffus de ces couloirs océaniques est probablement lié, au moins en partie, à la variabilité des courants dans la zone (Scott *et al.* 2009) et à leur influence sur la dynamique spatiale des tortues vertes adultes (Luschi *et al.* 2013).

Le point le plus remarquable de nos résultats est la mise en évidence de couloirs migratoires néritiques denses et bien définis (Figure 42). Les tortues qui naviguent le long de ces linéaires

côtiers peuvent être en phase de recherche d'une aire d'alimentation potentielle ou suivent la côte plus probablement pour rejoindre un site d'alimentation déterminé (Hays *et al.* 2002b) comme c'est souvent le cas chez la tortue verte (Broderick *et al.* 2007). Nous pouvons donc supposer que les couloirs côtiers sont stables dans le temps et représentatifs des migrations côtières de la tortue verte dans la zone.

6.2. Utilisation des habitats d'alimentation du SOOI

La tortue verte est la seule espèce se nourrissant quasi exclusivement de phanérogames marines et d'algues après le recrutement juvénile (Bjorndal 1997). Elle en est d'ailleurs l'un des principaux consommateurs (Aragones *et al.* 2006). Les tortues vertes se reproduisant dans les principaux sites de ponte du SOOI s'alimentent à travers toute la région, en grande partie le long de la côte est-africaine (53,7% des individus suivis ; Table 20 ; Figure 43a) et malgaches (39,7% des individus suivis), des zones qui hébergent parmi les plus importants herbiers de phanérogames marines de la région (Gullström *et al.* 2002).

On remarque tout de même de grandes zones non-exploitées, principalement à l'est de Madagascar et sur une partie des côtes mozambicaines entre 18 et 21°S (Figure 43a). Ces zones représentent plus de 1 500 km de côte. L'absence de tortues en phase d'alimentation dans ces zones est très probablement liée à l'absence d'herbiers de phanérogames (Andréfouët *S. Com. Pers.*) et donc d'habitats d'alimentation favorables pour cette espèce.

Par ailleurs, nous n'avons pas observé d'individus exploitant les habitats d'alimentation des îles du Nord du Canal du Mozambique (6% uniquement ; Table 20). Or, le lagon de Mayotte par exemple est constitué d'importants herbiers de phanérogames marines (Ballorain *et al.* 2010) et de nombreuses tortues vertes adultes exploitent cet habitat d'alimentation tout le long de l'année (Ballorain 2010). Il en va de même pour Mohéli (Bourjea *et al.* In prep.-b) et probablement pour les autres îles des Comores et des Seychelles. On pourrait supposer que les individus s'alimentant sur ces îles proviennent de sites de ponte qui n'ont pas été considérés dans notre étude. Cependant, à l'exception des îles coralliennes seychelloises (Mortimer *et al.* 2011b), la stratégie d'échantillonnage couvre les principaux sites de ponte de la région (Dalleau *et al.* 2012 ; Chapitre 2). Les autres sites qui existent le long des côtes est-africaine et malgache (Rakotonirina 2011) concernent un nombre moins important de femelles nidifiantes (seaturtlestatus.org/). De plus, les seules études de télémétrie satellitaire menées à partir de ces sites de ponte côtiers, au Kenya (N = 14 ; WWF/KWS ; www.seaturtle.org/tracking/?project_id=307) ou en Tanzanie (N=7 ; SeaSense ;

www.seaturtle.org/tracking/index.shtml?project_id=760) ont montré que ces tortues ne rejoignent pas des habitats d'alimentation insulaire. Au contraire, elles se déplacent majoritairement le long de la côte est-africaine (Tanzanie, Kenya, Somalie), ce qui ne fait que renforcer l'importance du couloir migratoire côtier identifié par la présente étude. L'absence de tortues suivies s'alimentant dans les îles est plus probablement la conséquence d'une surface relative d'habitats d'alimentation plus faible dans ces îles que le long des côtes est-africaines et malgaches.

Notre étude a également mis en évidence deux caractéristiques notables sur la distribution des sites d'alimentation de la tortue verte dans la région. (1) Tout d'abord, bien que ceux-ci soient répartis le long d'un large gradient latitudinal (de 3°N à 26°S), la distribution des sites d'alimentation n'est pas homogène. En effet, 60% des tortues suivies se regroupent en quatre zones considérées ici comme des « hotspots » d'alimentation pour cette espèce : deux au Mozambique, une en Tanzanie et une à Madagascar (Table 20). Cette distribution est certainement étroitement liée à la distribution hétérogène des herbiers de phanérogames marines dans la région (Andréfouët *Com. Pers.*). (2) De plus, trois de ces quatre zones sont situées sur des couloirs migratoires côtiers : le Nord-est du Mozambique, la zone centrale de la côte tanzanienne et le Nord-ouest de Madagascar (Figure 42). La tortue verte étant, à quelques exceptions près (Cheng 2000), fidèle au site d'alimentation d'un cycle sur l'autre (Limpus *et al.* 1992; Troëng *et al.* 2005; Broderick *et al.* 2007), ces « hotspots » d'alimentation contribuent fortement à justifier la stabilité dans le temps des couloirs migratoires côtiers identifiés.

6.3. Variabilité intersites et intersaisons de ponte

Peu de variabilité a été observée dans les distances et les durées de migration des femelles se reproduisant dans les principaux sites du SOOI (Table 19 ; Figure 39 ; Figure A - 7). De plus, aucune différence significative n'a été observée quant à la distribution de leur site d'alimentations : on retrouve sur ces habitats d'alimentation un mélange de tortues femelles originaires de l'ensemble des sites de la région et aucune zone d'alimentation propre à un site de ponte particulier n'a pu être identifiée. Ce type de résultats a déjà été mis en évidence grâce à la génétique des populations qui a clairement indiqué que les tortues issues de divers sites de ponte se mélangeaient sur les sites d'alimentation (Amorocho *et al.* 2012; Proietti *et al.* 2012). Si la structuration génétique des femelles en reproduction est maintenant bien décrite dans le SOOI (Bourjea *et al.* 2007b), aucune étude n'avait pu montrer un tel mélange sur les sites d'alimentation. Les caractéristiques des déplacements migratoires des tortues en

reproduction ne semblent donc pas globalement contraintes par la distribution des ressources dans la région où de nombreux sites d'alimentation sont disponibles.

Cependant, quelques singularités locales peuvent être soulignées au niveau des caractéristiques migratoires et de la distribution des aires d'alimentation en fonction du site de ponte d'origine. La première est que les zones d'alimentation les plus proches d'Europa (Sud-est du Mozambique et Madagascar) ou de Tromelin (Nord et Est de Madagascar) semblent être utilisées préférentiellement par les femelles venant de ces sites (Figure 43a), ce qui peut se justifier par une minimisation de la longueur des trajets migratoires entre sites de ponte et d'alimentation. La seconde spécificité concerne les femelles suivies depuis Mayotte qui ont migré sur des distances et des durées plus faibles que celles suivies depuis les autres sites. Comme Mohéli, Mayotte est située au centre du Canal du Mozambique à mi-distance entre les principales aires d'alimentation d'Afrique de l'Est et de Madagascar. Elle est donc plus proche des aires d'alimentation que les autres sites et les femelles doivent parcourir des distances plus faibles pour rejoindre leur site d'alimentation, particulièrement ceux d'Afrique de l'Est.

Notre étude n'a pas non plus détecté de différence de distribution des aires d'alimentation en fonction de la saison de ponte (pic ou hors-pic ; Figure 46). La saisonnalité observée au niveau des pontes dans les principaux sites de reproduction du SOOI ne semble donc pas être liée à l'aire d'alimentation utilisée. En revanche, la distance et la durée des migrations des femelles qui pondent en dehors du pic de ponte sont significativement plus importantes que celles venant se reproduire durant le pic. Les différences de déplacements migratoires qui existent en fonction de la saison ne semblent donc pas liées à l'emplacement du site d'alimentation, mais d'avantage aux caractéristiques du déplacement nécessaire pour rejoindre l'aire d'alimentation. Les différences observées en fonction de la saison de ponte peuvent s'expliquer (1) soit par une variabilité des conditions environnementales rencontrées, (2) soit par une variabilité des caractéristiques individuelles de déplacement. Si la température influence la reproduction des tortues marines, il est peu probable que les températures rencontrées lors de la migration soient le facteur explicatif car le pic de ponte a lieu indifféremment en été ou en hiver austral selon les sites (Dalleau *et al.* 2012). Par contre, étant donné l'influence des courants sur les trajets migratoires (Girard *et al.* 2006; Luschi 2013), il est possible que les courants soient à l'origine de ces différences saisonnières. En effet, même si les courants du sud de l'océan Indien présentent des variations moins importantes que ceux du nord (Schott & McCreary Jr 2001), les périodes de mousson de Sud-ouest et de Nord-est

engendrent d'importantes variations de leur activité (Schott et al 2009). L'hypothèse de variations individuelles dans les capacités de déplacement et de navigation semble être plus vraisemblable. De telles variations individuelles pourraient s'expliquer par une différence d'«expérience » de la tortue, en supposant que les performances de déplacement et de navigation s'améliorent avec le nombre de cycles reproductifs effectuées par un individu. Un tel phénomène d'apprentissage a déjà été mis en évidence chez les pigeons voyageurs (Wiltschko *et al.* 1976, 1984; Papi 1986) ou encore chez les poissons migrateurs comme le saumon (Jonsson *et al.* 1990). Afin de démontrer l'importance de l'expérience, il serait intéressant d'analyser le comportement des individus venant pondre à l'inter-saison : viennent-ils systématiquement en dehors du pic de ponte ou ont-ils tendance à se recentrer sur le pic lors de leur migration de reproduction ultérieure?

Si la saisonnalité de la ponte au niveau populationnel est corrélée à la température de surface de la mer près du site de ponte (Dalleau *et al.* 2012; Mazaris *et al.* 2013 ; Chapitre 2), nos résultats suggèrent que le déterminant individuel de la période de la ponte (pic ou hors-pic) repose d'avantage sur des variations individuelles dans la capacité de déplacement et/ou de navigation que sur des variations environnementales, notamment au niveau des sites d'alimentation.

6.4.Implications écologiques

Les tortues vertes du SOOI sont actuellement considérées comme une seule Unité de Gestion Régionale (UGR), dont le niveau de risque d'extinction est parmi ceux les plus bas au niveau mondial (Wallace *et al.* 2011). L'étude de l'écologie spatiale des tortues vertes femelles en migration post reproductive dans cette région confirme l'aire de répartition de cette UGR. Wallace *et al.* (2011) ont cependant classé cette UGR comme subissant des menaces d'un niveau important. En effet, les tortues marines sont victimes non seulement d'importantes d'exploitations directes ou indirectes (Jackson *et al.* 2001), mais aussi de la destruction des habitats auxquels elles sont associées notamment les herbiers marins pour ce qui concerne la tortue verte (Waycott *et al.* 2009). La pêche et le braconnage ont été identifiés dans le SOOI comme les principales sources de mortalité pour les tortues marines, aussi bien durant leur migration que sur leur habitat d'alimentation (FAO 2006; Bourjea *et al.* 2008; Claro *et al.* 2010). Ce constat est le même que dans le reste du monde où ces activités peuvent altérer les habitats, et perturber l'ensemble de l'écosystème (Pauly *et al.* 2002; Garcia & Cochrane 2005).

La présente étude a permis de mettre en évidence des couloirs migratoires fréquentés par un nombre important de tortues vertes mais également exposés à un niveau conséquent d'activités humaines, notamment la pêche. Dans la zone océanique, les interactions entre les tortues marines adultes et les pêcheries pélagiques industrielles restent très faibles dans le SOOI, que ce soit avec les palangriers océaniques (e.g. Miossec & Bourjea 2003; Petersen *et al.* 2009) ou avec les thoniers senneurs océaniques européens (Clermont *et al.* 2012). En revanche, dans la zone néritique, les interactions avec les pêches côtières artisanales ou industrielles représentent une menace majeure pour les tortues marines, et la tortue verte en particulier, dans l'ensemble des pays de la région. A titre d'exemple, chaque année, plus de 10 000 tortues vertes sont victimes de la pêche artisanale sur la côte ouest de Madagascar (Humber *et al.* 2010), un des principaux couloirs migratoires côtiers identifiés dans la région. Le même constat peut être fait au niveau des couloirs migratoires côtiers de la côte est-africaine, au Mozambique (Louro *et al.* 2006) ou en Tanzanie (Muir 2005). De même, le chalut de fond est reconnu pour être une pêcherie côtière responsable de taux de mortalité importants pour les tortues vertes (e.g. Gove *et al.* 2001; Casale 2011). Or, le Mozambique, la Tanzanie, le Kenya et Madagascar ont tous une flottille de chalutiers crevettiers opérant à la côte et responsables dans la région de 80 000 – 100 000 tonnes de captures accessoires et accidentelles (Fennessy *et al.* 2004). Des solutions sont disponibles et ont été proposées pour limiter les captures de tortues comme les dispositifs d'exclusion qui réduisent de manière importante les captures accidentelles de tortues marines par les chaluts (Fennessy *et al.* 2008). Mais l'une des mesures de gestion les plus efficaces pour les tortues vertes en phase néritique reste les AMP. Une analyse mondiale regroupant 116 trajets de tortues vertes en migration post-reproductive dans les trois grands océans a permis de mettre en évidence que 35% des tortues avaient un habitat d'alimentation dans une AMP (Scott *et al.* 2012). Ce chiffre est similaire pour les 77 tortues suivies dans notre étude dont 35% des habitats d'alimentation sont dans des AMP (Madagascar : 36% ; Mozambique : 40% ; Tanzanie 41%). Ce pourcentage reste du même ordre de grandeur si l'on s'intéresse uniquement aux quatre « hotspots » identifiés pour la région (Figure 43a). On aurait cependant pu s'attendre à des pourcentages supérieurs, la présence de tortues étant un indicateur de la santé des écosystèmes en contribuant à leur maintien (Jackson *et al.* 2001).

Il est donc souhaitable que les gestionnaires des pêches et de la biodiversité des différents pays de la région utilisent les résultats de cette étude pour faire évoluer les plans de gestion des ressources dont ils sont responsables. Trois actions prioritaires peuvent être proposées.

(1) Les pays accueillant des couloirs migratoires et/ou un « hotspot » régional d'alimentation devraient mettre en place ou faire évoluer l'emplacement des AMP. A titre d'exemple, dans le Nord-est du Mozambique (Figure 43a), une zone de quelques dizaines de kilomètres au nord de l'AMP des Quirimbas a été identifiée comme une zone d'alimentation importante pour la tortue verte et n'est cependant pas sous statut de protection (Figure 43a).

(2) Il est également nécessaire de mettre en place des mesures de gestion spécifiques des pêcheries côtières, en particulier le long des couloirs migratoires côtiers et au niveau des « hotspots » d'alimentation. Cela requiert un meilleur suivi des activités de pêche dans ces zones ainsi qu'une évaluation du nombre de prises accidentelles de tortues marines. Ces études permettront de mieux cibler les mesures prioritaires à dégager.

(3) Enfin les pays tels que la France, les Seychelles et les Comores, qui n'accueillent pas de couloirs migratoires ou « hotspots » d'alimentation au sein de leurs territoires mais qui possèdent d'importants sites de reproduction (Dalleau *et al.* 2012) devraient initier et développer la mise en place de coopérations internationales pour assurer une gestion cohérente et efficace de cette ressource partagée. La meilleure illustration est le nombre de prises importantes de tortues marines dans la région de Tuléar à Madagascar, susceptible d'affecter essentiellement la population d'Europa et des Glorieuses, sous administration française, mais également celle de Mohéli dans l'union des Comores.

7. Remerciements

Un sincère merci aux personnes suivantes : le personnel des FAZSOI, des TAAF, de Météo France, la DEAL et la Collectivité Départementale de Mayotte, l'Observatoire des Tortues Marines de Mayotte et Mireille Quillard pour leur soutien logistique sur le terrain, le personnel de CLS-Argos pour leur réactivité, le personnel de l'IRD et de la DEAL Réunion pour la gestion administrative, l'ensemble des éco-volontaires et stagiaires de Kélonia et de l'IFREMER-DOI qui ont participé aux phases de terrain, Claire Jean pour l'encadrement des stagiaires, Katia Ballorain pour son assistance à Mayotte, Laurence Maurel pour la réalisation cartographique.

8. Rappel des principaux résultats

1. La dynamique spatiale des tortues vertes adultes femelles s'étend sur l'ensemble de la région Sud-Ouest de l'océan Indien.
2. Il existe deux voies migratoires majeures : entre le cap d'Ambre (pointe Nord de Madagascar) et la frontière Mozambique - Tanzanie, ainsi qu'entre Europa et le nord du Mozambique.
3. La durée moyenne de migration est de 24 jours et la distance moyenne de migration post-pontes est de 1405 km.
4. Les tortues vertes se reproduisant sur les principaux sites de ponte du SOOI se nourrissent sur des sites d'alimentation répartis dans 7 pays de la région.
5. Il existe quatre zones principales d'alimentation ou « hotspots » qui se trouvent sur les zones côtières : à la frontière entre le Mozambique et la Tanzanie, au sud-est du Mozambique ainsi qu'au nord-ouest et au sud-ouest de Madagascar.
6. 35% des sites d'alimentation des tortues vertes suivies se trouvent au sein d'une aire marine protégée.
7. Pour chacun des sites de pontes étudiés, les sites d'alimentation des femelles nidifiant pendant le pic de ponte ne sont pas différents des sites d'alimentation des femelles nidifiant hors du pic de ponte.
8. Les distances et les durées de migration sont supérieures chez les tortues nidifiant hors du pic de ponte.

Section 2. Modélisation individu-centrée

1. Résumé

Pour la tortue verte *Chelonia mydas* dont le cycle de vie se déroule à large échelle, le paysage océanique dans lequel elle évolue joue un rôle majeur. Au stade adulte, les individus migrent entre des sites de ponte et des sites d'alimentation parfois distants de plusieurs milliers de kilomètres. En tant qu'espèce emblématique et en danger, la tortue verte bénéficie d'efforts de recherche intenses qui se concentrent essentiellement sur les trois principaux processus biologiques : la reproduction, la migration et l'alimentation. Cependant, il existe peu d'approches qui intègrent le cycle complet en considérant à la fois la configuration spatiale des sites de ponte et des sites d'alimentation, ainsi que l'hétérogénéité environnementale liée aux courants ou à la distribution de la nourriture. Nous avons développé un modèle individu-centré spatialement explicite pour comprendre le rôle des contraintes spatiales régionales sur la dynamique des populations et pour identifier des sites de conservation prioritaires qui émergent de cette dynamique spatiale. L'avantage de ce type de modélisation est de pouvoir intégrer les connaissances de terrain sur la biologie individuelle afin de mesurer et prédire les conséquences à l'échelle de la population. Ainsi, nous avons pu intégrer au sein d'un même modèle des données de plusieurs disciplines telles que la physiologie, la dynamique reproductive, le comportement et le déplacement des tortues marines. Nous avons modélisé le cycle complet des femelles adultes dans un paysage spatialement réaliste reproduisant la géographie du Sud-ouest de l'océan Indien afin de comprendre comment les contraintes spatiales régionale influencent le potentiel reproductif des principaux sites de ponte. Les résultats montrent que la fidélité aux sites d'alimentation et l'investissement reproductif, deux caractéristiques de la tortue verte, sont des stratégies favorables face aux incertitudes environnementales et aux perturbations d'origine anthropique. Le modèle suggère également que la distribution et la dynamique spatiale de la tortue verte est principalement contrainte par le paysage régional. Suivant cette dynamique, nous avons pu décrire des couloirs migratoires et examiner les contraintes spatiales qui en sont à l'origine. Nous avons aussi caractérisé les patrons de distribution des populations nidifiantes au niveau des sites d'alimentation. Ces résultats nous permettent de fournir des recommandations concrètes pour la conservation de l'espèce intégrant l'information sur sa dynamique spatiale. La modélisation individu-centrée s'avère donc un outil efficace et intégratif pour mettre en place des plans de conservation adaptés aux espèces migratrices en danger.

2. Rappel des objectifs

1. Comprendre et reproduire les mécanismes qui gouvernent la dynamique spatiale des tortues vertes femelles dans le Sud-ouest de l’océan Indien.
2. Etudier l’influence de la dynamique spatiale des femelles et de la configuration spatiale sur le potentiel reproductif des populations de tortue verte.
3. Identifier les zones prioritaires en termes de conservation qui émergent de cette dynamique spatiale.

Cette section rédigée en anglais fait l’objet d’un article en préparation.

Identifying high priority sites for conservation of green sea turtle *Chelonia mydas* : results from an individual-based model

Mayeul Dalleau^{1, 2, 3, 4}, Stephanie Kramer-Schadt⁵, Yassine Gangat⁶, Jérôme Bourjea⁴, Gilles Lajoie¹, Volker Grimm⁷

¹UMR Espace-Dev, University of La Réunion, 15 avenue René Cassin, BP7151 97715 Saint-Denis Cedex9, La Réunion, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende 34293 Montpellier Cedex 5, France

³Kelonia, l'observatoire des tortues marines de La Réunion, BP 40, 97898 Saint Leu Cedex, La Réunion, France

⁴Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Délégation de l'Océan Indien, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France

⁵Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research, Alfred-Kowalke-Strasse 17, 10315 Berlin, Germany

⁶LIM-IREMIA, EA2525, University of La Réunion, PTU, 2 rue Joseph Wetzel, 97715 Sainte-Clotilde, La Réunion, France

⁷UFZ, Helmholtz Centre for Environmental Research, Department of Ecological Modelling, Permoserstr. 15, 04318 Leipzig, Germany

Corresponding author mayeuldalleau@kelonia.org

Short title Including individual behavior reveals priority sites for green sea turtle *Chelonia mydas*

Keywords green sea turtle, *Chelonia mydas*, spatial behavior, resource-allocation strategy, reproductive success, Indian Ocean, individual-based model, spatially explicit, migratory network, migratory connectivity

Abstract

Environmental factors shape the spatial distribution of population. Understanding how these factors interact with movement behavior is critical for efficient conservation, in particular for migratory species like the green turtle, *Chelonia mydas*. At the adult stage, individuals migrate between foraging and breeding grounds which are sometimes separated by thousands of kilometers. As an emblematic endangered species, green turtles has been intensively studied, with a focus on the three main processes nesting, migration and foraging. Nevertheless, there have been few attempts to integrate these three processes by considering the spatial configurations of foraging and nesting grounds as well as environmental heterogeneity like sea currents and food distribution. We therefore developed a spatially

explicit individual-based model to investigate the impact of local constraints on regional population dynamics and to identify conservation priority sites emerging from the spatial dynamics. We found that foraging fidelity and nesting investment, two characteristics of green turtles, are favorable strategies under environmental uncertainties and human induced disturbances. The model also demonstrated that spatial distribution and dynamics of green turtle is mostly constrained by features of the regional landscape. We identified major migratory corridors and the spatial constraints explaining their persistence. We were also able to characterize regional foraging diversity patterns. Following these results, we deduced specific guidelines for regional conservation of green turtle. Individual-based modeling proved to be an efficient tool for integrative conservation planning of a migratory endangered species.

3. Introduction

Many species migrate to exploit resources heterogeneously distributed in space and time (Jorgensen *et al.* 2008). These resources must be allocated to growth, survival and reproduction in a way that maximizes individual fitness (Roff 2002; Varpe *et al.* 2008). Animal migration costs must therefore be balanced by fitness benefits (Milner-Gulland *et al.* 2011). Consequently, even small changes for example in the quality of breeding or feeding sites can significantly influence long-term population survival (Taylor & Norris 2010; Fiksen & Jorgensen 2011).

The Green turtle, *Chelonia mydas*, is a wide-ranging species distributed worldwide across tropical and subtropical areas in the Atlantic, Pacific and Indian Oceans (Plotkin 2003) and classified as endangered in the IUCN red list (IUCN 2012). Green turtle performs long-distance migration in the adult phase between foraging patches and nesting sites sometimes separated by thousands of kilometers (Godley *et al.* 2008). The South-West Indian Ocean (SWIO) shelters some of the world's major green turtle rookeries that have been identified decades ago (Hughes 1973; Frazier 1975; Mortimer 1984; Le Gall 1988a) and are distributed across the entire region. The main nesting sites consist of oceanic islands along the Mozambique Channel and the Mascarene plateau. Other minor nesting sites are located on continental islands and shores on the coast of Madagascar and East-Africa (Figure 48). Sea grass beds, the main adult food resource, extend almost continuously over the East-African coast from Mozambique to Somalia and over the western coast of Madagascar (Figure 48). Foraging green turtles are observed in every country hosting sea grass beds (Okemwa *et al.* 2004; Muir 2005; Fulanda *et al.* 2007; Ballorain 2010; Ballorain *et al.* 2010). A recent extensive tracking study (Bourjea *et al.* In Prep.-a) demonstrated that (1) the northern part of the Mozambique Channel is a major oceanic migration corridor, (2) East African and Madagascar coasts not only are important as foraging sites but also as migrating habitats, (3) turtles from each SWIO nesting sites make extensive use of available foraging habitats of the region across large distances, and (4) foraging sites are visited by turtles originating from different rookeries.

Threats and protection measures are highly variable in the SWIO region, which is bordered by countries and provinces of heterogeneous economic levels. Local protection at breeding sites is required for sea turtle conservation and has been proven to be effective, e.g. on small islands such as Grande Glorieuse (Lauret-Stepler *et al.* 2007) or Aldabra (Mortimer *et al.* 2011b). Nevertheless, adult green turtles spend most of their life-time on foraging grounds

where they are exposed to high poaching levels and threats (Seminoff *et al.* 2003). Thus, conservation plans can only be efficient with coordinated and scale-spanning protection measures encompassing the whole spatial scale of sea turtle's life cycle. To focus conservation efforts where they are most required and efficient, there is a urgent need to understand the factors that govern the spatial dynamics of the species, and the underlying behavioral decisions that lead to effective cycles of foraging, migration and nesting.

Following optimal foraging theory (Schoener 1971), several concepts exist to describe how resource patches are most efficiently exploited by animals (Eliassen *et al.* 2009). An emblematic example is the Marginal Value Theorem (Charnov 1976) that predicts that a forager should leave a patch when the instantaneous intake rate drops below the average intake rate expected for the whole environment when all patches are exploited optimally. A second historical example is the Ideal Free Distribution theory (Fretwell & Lucas 1970) that predicts that the proportion of individuals exploiting different given resource patches is proportional to the proportion of resources available in each one. Nevertheless, these two models (and most of subsequent models developed within the framework of classical optimal foraging theory) make the somewhat unrealistic assumption that foragers can perfectly assess resource spatial heterogeneity and modify their behavior accordingly (Eliassen *et al.* 2009). Reality often differs from this assumption. In the case of green turtles, migration towards a patch requires energetically costly movements that might have limited benefits if the target patch is already depleted, and therefore lowers the individual's reproductive output. Moreover, turtles have little if any information about the location of the ideal patch as patches can be separated by very long distances. As a consequence, distribution of turtles on foraging patches is determined by patch accessibility, patch knowledge and patch distance to the nesting site.

In addition to patch selection, heterogeneous landscapes are also likely to have strong effects on animal's movement patterns and hence the resulting patch connectivity (Olden *et al.* 2004; Revilla *et al.* 2004; Graf *et al.* 2007; Pe'er & Kramer-Schadt 2008). Oceanic currents, for example, often play a major role in foraging ecology of marine animals. While migrating adult sea turtles may not directly respond to oceanic currents (Girard *et al.* 2006), the life history, especially at early stages, is strongly impacted by sea currents (e.g. Gaspar *et al.* (2012)). This early stages' spatial dynamics may have consequences that prevail at later stages and may shape the spatial dynamics of later stages. Furthermore, terrestrial areas, with the exception of nesting grounds, constitute absolute barriers to sea turtle's migration.

Migratory constraints might then differ drastically for islands surrounded by coastal areas in comparison to isolated islands like Ascension Island in the southern Atlantic Ocean.

In summary, sea turtles conservation is intrinsically linked to the migration and foraging process, with natal homing for breeding being the main factor driving sea turtle life history. So far, studies that have addressed the impact of sea turtle life-history traits at the population level did not consider heterogeneous spatial patch distribution (Heppell *et al.* 2003; Mazaris *et al.* 2005; Chaloupka & Balazs 2007). We therefore developed a spatially explicit individual-based model (Grimm & Railsback 2005) to qualitatively study the spatial dynamics of green turtle in the regional context of SWIO. The main purpose of the model is to understand how regional landscape, such as nesting sites locations, foraging areas distribution and oceanic currents shapes the migratory and foraging patterns of green turtle population's spatial structure and what are the implications for the conservation of the species in the region. Our model integrates three main individual processes of the adult biology of sea turtles: reproduction, migration, and foraging in a decision strategy context. We could consequently assess the influence of different foraging and nesting strategies on rookery reproductive in a dynamic landscape eventually exposed to resources perturbations. It should be noted, though, that currently no sufficient data seem to exist to properly test and validate our model predictions in term of population dynamics. Overall, the model nevertheless helps to identify areas of main importance for the conservation of green turtle in the SWIO according to the species spatial dynamics. We therefore discuss priorities for future research as well as the implications of our result for developing conservation strategies for the green turtle.

4. Material and Methods

4.1. The life cycle of green turtles

The green turtle's life begins in the sand of the natal beach. After emerging from the nests, hatchlings join oceanic waters and drift with the currents. They remain in oceanic waters for years in a stage known as oceanic juvenile stage before recruiting in neritic habitats. Conditions of recruitment and criteria of site selection remain poorly understood but recruitment zones are often fairly distant from the natal beach. During this stage, known as the neritic juvenile stage, green turtle's trophic status permanently changes from omnivory (mainly carnivory) to herbivory. Its main diet thenceforth consists of sea grasses and to a less important extent of algae.

At sexual maturity green turtles exhibit strong natal homing behavior, i.e. a tendency to breed in the place they were born. Green turtles are capital breeders, since they do not feed during reproduction and the reproductive cycle is based on stored energetic reserves. Females repeatedly enter the beach shore where they lay eggs in the sand. Post-nesting females then migrate to resident neritic foraging areas. Selection criteria of foraging areas are still under debate. Site fidelity to foraging areas over multiple reproductive cycles has been observed, but may not be systematic. The male's spatial cycle has been less studied to date and is probably more flexible. They may undertake long distance migration or alternatively remain in the vicinity of the mating or foraging area. As the life cycle of this species requires several long-distance migrations between foraging and nesting areas, configuration of the oceanic landscape is of high importance to green turtle life history.

4.2. Model description

The model was implemented in NetLogo 4.1.3 (Wilensky 1999; Railsback & Grimm 2012). We describe the model following the ODD (Overview, Design concepts, and Details) protocol for describing individual-based models (Grimm *et al.* 2006; Grimm *et al.* 2010). In the following, only the Overview element of the ODD model description is presented, including a summary description of the model's processes. The Design concepts and Details elements are included in Appendix 12. An overview of the model interface is available in Figure A - 17.

4.3. Purpose

Our model focuses on adult green turtles. The proximate purpose of the model is to explore the spatial dynamics of green turtles across the South-West Indian Ocean (SWIO) landscape. The model also implements the three main individual processes (foraging, migration and nesting; see Appendix 12) to study how they affect the reproductive potential of the main regional rookeries in this spatial context. We also contrast different foraging and nesting strategies to predict which strategies can maximize reproductive fitness and population survival in a heterogeneous landscape. To do so, we had to include knowledge from various fields such as eco-physiology, behavioral ecology and spatial ecology. The ultimate purpose of the model is to reveal foraging and nesting sites of high conservation value.

4.4. Entities, state variables and scales

The basic entities of the model are individual adult female green turtles and spatial units forming a grid that covers the SWIO region (25°E-65°E; 30°S-10°N). Grid cell dimension is approximately 7x7 km, the entire model world consists of 567x577 grid cells, corresponding

to 3969x4039 kilometers. The turtles' state variables are (1) preferred foraging patch, (2) preferred nesting site, (3) current location (grid cell), (4) energy level, (5) foraging strategy, and (6) nesting strategy.

Grid cells can be of four different type terrestrial, nesting site, foraging patch, or just ocean. Terrestrial cells are barriers to movement. Nesting sites, which represent main regional rookeries (Figure 48; Table A - 2), are characterized by their location. Foraging patches derived from telemetry mapping (Figure 48; see Appendix 12, 2.2.2) are characterized by their location and their resource level reflecting sea grass resource availability. Under one simulation scenario, individuals are also exposed to oceanic currents derived from climatology maps (see Appendix 12, 2.2.3). Oceanic currents modify individual trajectories during migration; they are represented in the model by two variables implemented in the grid cells colors: the east-west and the north-south currents velocity components (Figure 48). Under another simulation scenario, foraging patches were exposed to perturbations that alter their productivity. Perturbations reflect human induced threats on foraging grounds but do not directly rely on field data. They are represented in the model by a latitude coordinate and a range of action (see Appendix 12, 2.3.9).

4.5.Process overview and scheduling

The IBM consisted of female green turtles in action throughout a map of the South West Indian Ocean (SWIO, Figure 48). It ran in discrete time steps, each time step lasting the equivalent of half a day. Each simulation lasted approximately 50 years (36500 time steps). The first two years (1500 times steps) were considered as burn-in period and no information was recorded. The model considers green turtle migration, foraging and nesting as well as the influence of landscape and conspecifics interactions on these ecological processes. Model world included main regional nesting sites and foraging patches. Depending on their internal state, turtles either (1) remained on a foraging patch for foraging, (2) remained on a nesting site for nesting, (3) migrated between foraging patch and nesting site (nesting migration) or (4) migrated between two foraging patches (foraging migration). At each time step, turtles energy level was updated by either gaining energy while foraging (1) or losing energy while nesting or migrating (2-4). Figure 49a summarizes the flow charts of turtle cycle as implemented in the model.

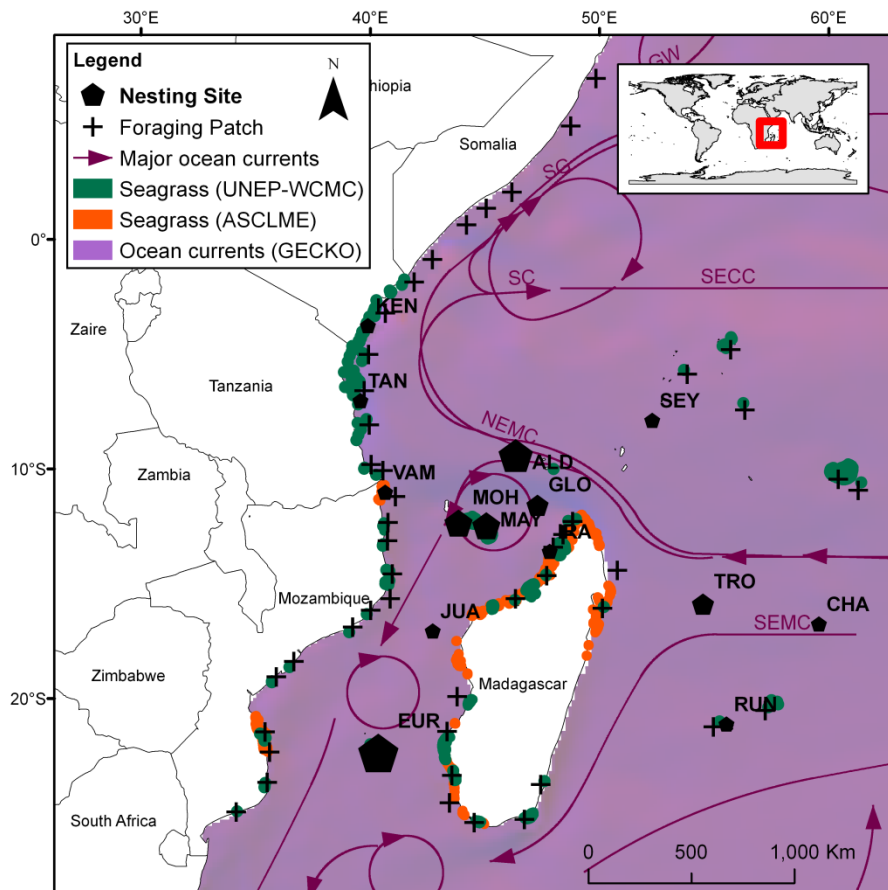


Figure 48 Overview of the SWIO landscape. Black pentagons represents nesting sites: EUR: Europa, TRO: Tromelin, ALD: Aldabra, MAY: Mayotte, VAM: Vamizi, MOH: Mohéli, IRA: Iranja. Size of nesting site is proportional to nesting number of females (Table A - 2). Black cross represents foraging patches locations. Seagrasses maps used for locations were issued from two sources: UNEP-WCMC (Green & Short 2003) and ASCLME (www.asclme.org, Orange). Ocean currents used in the model were derived from GECKO ocean currents (Sudre *et al.* 2013). Arrows indicate major ocean currents (Schott *et al.* 2009): SEMC: South-Equatorial Madagascar Current, NEMC: North-Equatorial Madagascar current, SECC: South Equatorial Counter Current, SC: Somalia Current, SG: Southern Gyre, GW: Great Wirl.

Individual actions relied on two decision strategies: (1) foraging fidelity strategy and (2) nesting allocation strategy. The foraging strategy specified whether a turtle leaves its foraging patch for another one depending on actual foraging patch resource level. The nesting strategy controlled the amount of internal energy invested at each nesting event. Strategies were fixed and equal for all turtles throughout a single simulation. We ran sets of simulations with various combinations of strategies. Besides turtle's strategies, turtle's behavior was also affected by external factors such as perturbations of the foraging patches or oceanic currents.

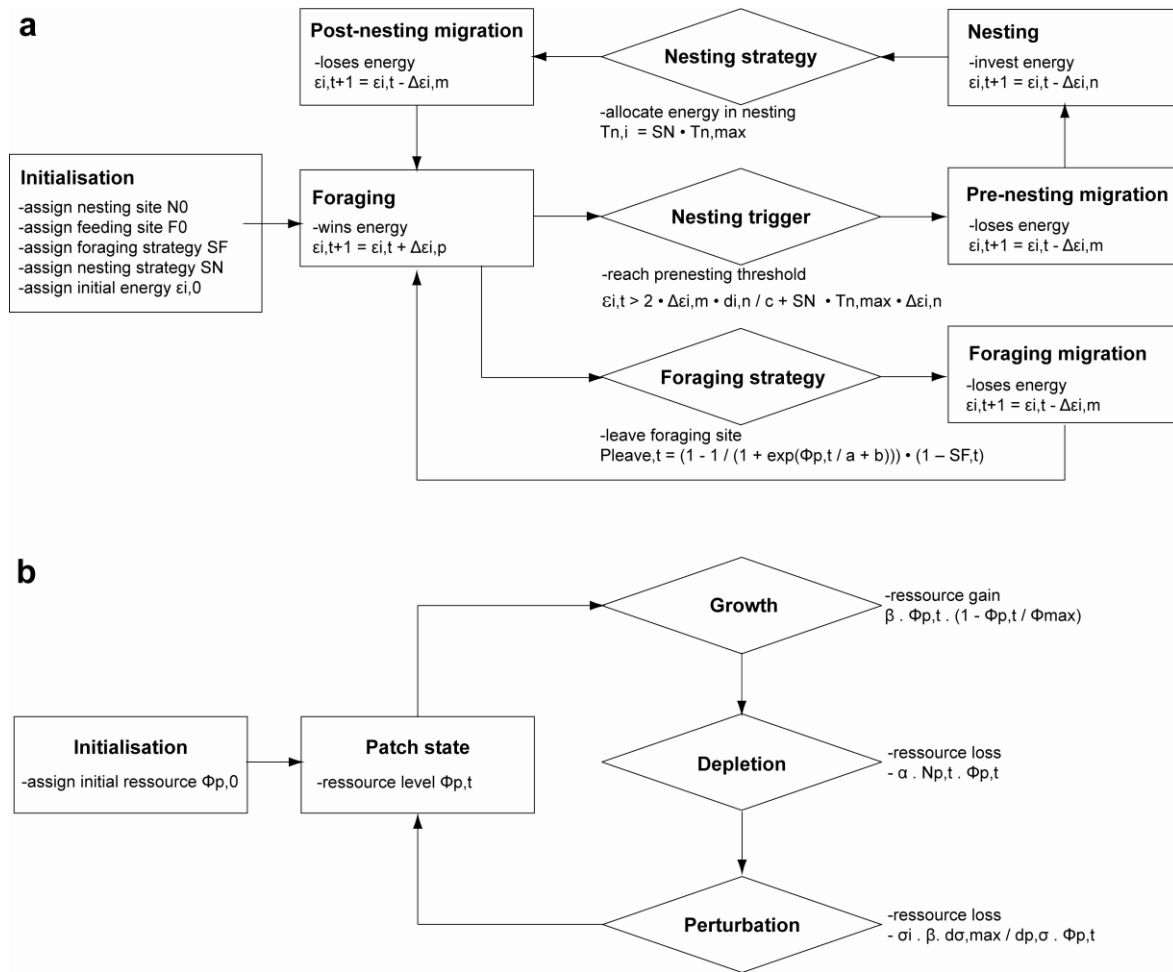


Figure 49 (a) Flow chart of turtle life history in the model showing the transitions between behavioral stages. (b) Flow chart from foraging patch perspective in the model.

Within one simulation run, the foraging patch resource level (1) regrew, (2) was depleted according to the number of turtles feeding on the patch (density-dependence) and (3) could be affected by artificial perturbations affecting regrowth rate. Perturbations, as considered here, corresponded to artificial decays of foraging patches resource levels. Level of decay depended on patch latitude relative to perturbation location. All patches that were not within the range of action of the perturbation were not affected. This was comparable to potential natural or human induced disturbances (e.g. climate change, habitat destruction, oil spill ...). The complete patch resource level development and change over time (depletion, regrowth and perturbation) is illustrated in Figure 49b. When considered, oceanic currents also modified turtle's spatial behavior by adding passive drift to individual velocity. Effects of perturbations and sea currents were evaluated by comparing simulations results with and without perturbations and/or oceanic currents.

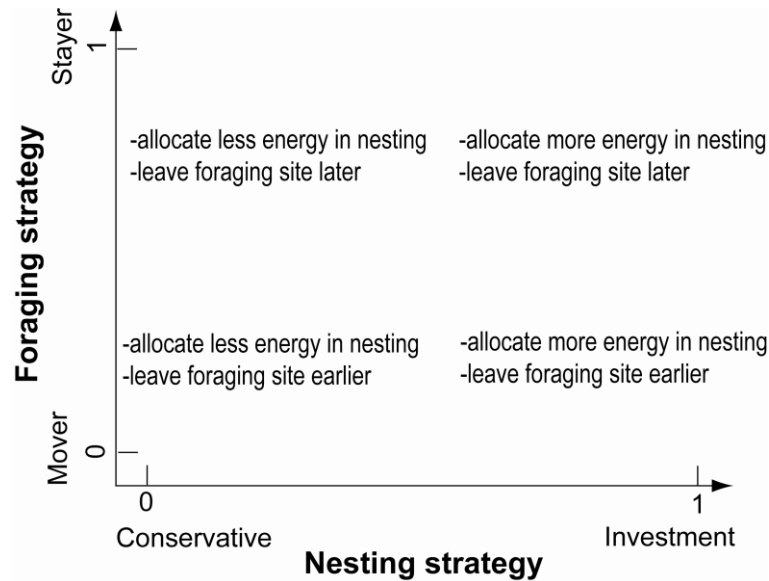


Figure 50 Output diagrams reading guidelines. The x-axis represents the nesting allocation strategy. The y-axis represents the foraging fidelity strategy. Nesting and foraging strategy are constrained between 0 and 1. A nesting allocation strategy closed to 0 leads toward a ‘conservative’ tendency and a nesting allocation strategy closed to 1 to an ‘investment’ tendency. A foraging fidelity strategy closed to 0 tends toward a ‘mover strategy’ and a foraging fidelity strategy closed to 1 towards a ‘stayer strategy’. The values inside the diagram depict overall reproductive potential that is a measure of the reproductive efficiency of a rookery under the simulation parameters.

Turtle’s preferred foraging patch was imposed randomly at initialization. Patch depletion was implemented by diminishing the amount of available resources in a sea grass foraging patch, thereby increasing the turtles' internal energy level. We considered regrowth of sea grass foraging patches based on a logistic function. Uptake amounts of resources by turtles are density-dependent (see Bjorndal *et al.* 2000a for example of in situ density-dependance), i.e. the individual uptake per time step decreased as the number of turtles actually foraging on the patch increased. Depending on its foraging strategy, a turtle could tolerate a low patch resource level and avoid costly foraging migration (‘stayer’ tendency); or could rather leave a foraging patch when its resource level is too low (‘mover’ tendency). The leaving decision was based on a probability taken from a logistic equation depending both on foraging patch resource amount and on the individual’s foraging strategy (see Appendix 12, 2.3.5). New foraging patch location is dependent on the distance from the foraging patch being left.

At each time step and for each turtle in migration, the spatial location was updated with a fixed speed of 2.7 km.h^{-1} (65 km.day^{-1}) and an angle heading towards the selected patch when not facing the coast. Speed value was derived from in-situ satellite tracking measurement

(Bourjea *et al.* In Prep.-a; Chapitre 4 , Section 1). Effective traveling speed and direction may however be impacted by oceanic currents at the turtle's location. The individuals moved simultaneously at each time step to avoid artifacts of asymmetric competition, i.e. turtles constantly being the first ones to arrive and deplete a new patch.

Turtle nesting site was randomly drawn at initialization and remains constant during the entire simulation. Nesting decision depended on the estimated level of energy necessary to complete the entire nesting process, i.e. the turtle left the foraging patch for nesting only if it gained a sufficient amount of energy to complete a round-trip migration to the nesting site and nesting action. Turtles headed back to their original nesting site. The decision on the threshold amount of energy allocated for nesting depended on the nesting strategy (see Appendix 12, 2.3.8). Depending on its nesting strategy, an individual could either invest a large amount of energy into nesting ('investment' tendency - the big spender), thereby trading off between high nesting investment and low nesting frequency. This might possibly result in large intervals between nesting, thereby reducing fitness when considered over life-time average. Alternatively an individual could invest only a limited fraction of energy for nesting ('conservative' tendency - bank saver), thereby reducing the nesting investment but shortening the interval between nesting phases.

Output analyses consisted of comparing spatial foraging and migrating pattern as well as reproductive output at the population scale in response to turtle's strategies (see 4.7.3). Population reproductive output calculation was based on the number of nesting events and the energy content of individuals invested into eggs when nesting. It was compared for combination of strategies. Model parameters are specified in Table 22. When possible the model was parameterized with field data. Otherwise, parameters were determined by inverse model fitting to the most realistic and biologically relevant observations.

4.6. Simulation experiments

We ran five repetitions for combinations of nesting and foraging strategies, respectively conservative/investment tendencies (0.2; 0.4; 0.6; 0.8; Figure 50) and mover/stayer tendencies (0.2; 0.4; 0.6; 0.8; Figure 50). We run the same set of simulations under three scenarios (Table 23): Scenario 1 - without oceanic currents, Scenario 2 - with oceanic currents, Scenario 3 - with perturbation located at -26°S with a maximum range of 1,500km; oceanic currents were not considered.

Table 22 Model parameters and variables. Initially, 7000 turtles were released to have a representative number of 20 turtles on each of the 47 foraging patches for each of the 7 rookeries. Following values are expressed in daily units. Time-step correction was taken into account directly in model implementation.

a. STATE VARIABLES

Turtle	Netlogo variable	Abbreviation	Default value
Location	xcor, ycor	x, y	variable
Preferred nesting site	gt-nesting-site	N_0	1-14
Initial preferred foraging patch	gt-foraging-site	F_0	1-47
Preferred foraging patch	gt-foraging-site	F_i	1-47
Status (pre-nesting, nesting, post-nesting, foraging)	gt-status	-	
Internal energy level at time step t	energy-level	$\varepsilon_{i,t}$	variable
Foraging fidelity strategy	foraging-fidelity-strategy	S_F	(0.2; 0.4; 0.6; 0.8)
Nesting allocation strategy	nesting-allocation-strategy	S_N	(0.2; 0.4; 0.6; 0.8)
Pre-nesting threshold	prenesting-threshold	$\varepsilon_{\text{cycle}}$	variable
Migration speed	migration-speed	C	65 km.day ⁻¹
Coast avoidance side (left or right)	gt-avoidance-side	-	-1 (left) or 1 (right)
Foraging patch			
Location	xcor, ycor	p_x, p_y	-
Number of turtles on foraging patch p at time t	foraging-patch-nturtles	$N_{p,t}$	variable
Foraging patch p resource level at time t	foraging-patch-resource-level	$\Phi_{p,t}$	variable

b. PARAMETERS

World	Netlogo variable	Abbreviation	Default value
Number of turtles	N-GTURTLES	N_T	7000
Number of foraging patches	N-FORAGING-PATCH	N_F	47
Number of nesting sites	N-NESTING-SITES	N_N	14
Perturbation latitude	perturbation-y	σ_y	-26°S
Perturbation range	perturbation-range	$d_{\sigma,max}$	1000 km
Perturbation intensity	perturbation-intensity	σ_i	0.1
Foraging site allocation exponent	foraging-patch-allocation-exponent	Λ	20
Turtle			
Energy loss per movement step	energy-loss-migration	$\Delta\epsilon_{i,m}$	-1
Energy loss per nesting day	energy-loss-nesting	$\Delta\epsilon_{i,n}$	-5
Energy gain of a foraging patch per time step	energy-gain-foraging	$\Delta\epsilon_{i,p,t}$	variable
Proportion of intake from each patch	intake-proportion	A	0.0001
Distance to nesting site	distance-from-nesting-site	$d_{i,n}$	variable
Maximum number of nesting days	max-nesting-duration	$T_{n,max}$	45 days
Foraging patch			
Maximum foraging patch resource level	maximum-foraging-patch-resource-level	Φ_{max}	1000
Initial foraging patch resource level	foraging-patch-resource-level	Φ_0	[0-1000]
Regrowth rate of foraging patch	patch-regrowth-rate	B	$0.01 \cdot T_0$
Slope of reaction towards patch leaving decision	foraging-patch-leaving-slope	A	100
Threshold of reaction towards patch resource depletion level ϵ_p	foraging-patch-leaving-threshold	B	500
Latitudinal distance to perturbation	distance-to-perturbation	$d_{p,\sigma}$	-

Table 23 Description of simulation scenarios. A total number of five repetitions were made for each couple combination of strategies parameters.

Scenario	Oceanic currents	Perturbations	Foraging strategy	Nesting strategy	Nb. of repetitions	Nb. of simulations
1	No	No	0.2; 0.4; 0.6; 0.8	0.2; 0.4; 0.6; 0.8	5	80
2	Yes	No	0.2; 0.4; 0.6; 0.8	0.2; 0.4; 0.6; 0.8	5	80
3	No	Yes	0.2; 0.4; 0.6; 0.8	0.2; 0.4; 0.6; 0.8	5	80
					Total	240

Eventually, we ended up with 3 scenarios, 4 foraging strategy values, 4 nesting strategy values, 5 repetitions leading to a total of 240 simulation runs.

4.7. Observation and Analysis

4.7.1. Foraging patch usage

We studied spatial patterns of the three foraging statistics: (1) time usage, i.e. the number of time-steps times the number of turtles foraging on this patch, (2) number of post-nesting visits, i.e. the number of times that a turtle arrived in this site following post-nesting migration, and (3) number of foraging visits, i.e. the number of times that a turtle arrived in this site following foraging migration.

In addition, we also studied the foraging patterns in relation to the preferred nesting sites of the foraging turtles. For this we compute two additional metrics: (1) the number of nesting sites from which nesters originated in a given foraging patch and (2) the diversity index of nesting sites from which nesters originated in a given foraging patch. Diversity index calculation is derived from Shannon's diversity index based on the number of post-nesting visits.

$$H_p = (\sum_{NN} r_{p,n} * \ln(r_{p,n})) / \log(N_N)$$

with $r_{p,n}$: relative proportion of post-nesting visits of patch p by turtles from nesting site n .

4.7.2. Migration pathways

Turtle's pre-nesting and post-nesting migrations were recorded by randomly sampling individual's locations approximately every 500 time steps. Foraging migrations were not

recorded. Migration pathways were then studied using kernel methods for density estimation on sampled locations (Worton 1995).

4.7.3. Energy at nesting, remigration interval and reproductive output

Only the six main nesting sites (Europa, Aldabra, Mayotte, Mohéli, Tromelin, Glorieuses; Table A - 2) were considered in the study of the reproductive parameters. For each nesting site, the three following statistics were computed: (1) the mean individual remigration interval, (2) the mean individual energy level at nesting and (3) the rookery overall reproductive output. The mean individual remigration interval corresponds to the mean duration between successive nesting phases per each individual. The mean individual energy level at nesting corresponds to the mean energy level of turtles after the nesting event. The reproductive output for each nesting site was calculated as a function of the number of nests, the remigration intervals and the energy level at nesting.

To compute these statistics, at each time k a turtle i nested at nesting site n , we recorded the date $T_{i,k}$ and the corresponding energy level after nesting $\varepsilon_{i,k}$. We computed the remigration interval, as the time difference since the previous nesting event, $T_{i,k} - T_{i,k-1}$. We computed the overall ‘Reproductive Output’ RO_n of each nesting site n as directly proportional to the energy levels at nesting $\varepsilon_{i,k}$ and the nesting investment S_N :

$$RO_n = \sum_i \sum_k \varepsilon_{i,k} / (T_{i,k} - T_{i,k-1}) \cdot S_N$$

5. Results

5.1. Foraging

Under Scenario 1, major foraging areas were located in the coasts of Madagascar, Mozambique and Tanzania. Indeed, these regions exhibited the higher levels of usage together in terms of time usage, post-nesting visits and foraging visits (Figure 51a-c, left panels). The northwestern part of Madagascar appears as one of the most important foraging region as the patches located in this area exhibited the highest levels of time usage (Figure 51a, left panel). Least visited areas correspond to the eastern island patches and the extreme northern patches located along the Somalian coast. Regarding the nesting sites of origin, important levels of mixing are observed throughout the region since a majority of foraging patches was visited by individuals originating from numerous nesting sites (Figure 51d, left panel). Nevertheless looking at diversity patterns, foraging patches located in the south of the Mozambique Channel exhibited low diversity values, i.e. turtles foraging in these patches

originated only from a few nesting sites (Figure 51e, left panel). Interestingly, foraging patches of the Somalian coast, despite low usage, showed high diversity levels in the nesting sites of origin.

Under Scenario 2 (considering oceanic currents), in comparison with Scenario 1, main differences in time usage and number of visits occurred in the eastern coast of Madagascar (Figure 51a-c, center panels). When taking the currents into account, the foraging patches located in this area exhibited lower levels of time usage and lower levels of foraging visits (Figure 51a and c, center panels). Major westward currents (Figure 48), NEMC (North Equatorial Madagascar Current) and SEMC (South Equatorial Madagascar Current), may act as a barrier limiting the usage of the eastern patches by turtles from western nesting sites. The northeast sites nevertheless exhibited higher numbers of post-nesting visits under this scenario (Figure 51b, center panel). Regarding nesting sites of origin, sea currents increased the contrast in the diversity patterns (Figure 51d and e, center panels). Patches located at the edges of the region, such as the northern and southern sites of the east-African coast as well as the isolated islands, were visited by turtles from a smaller number of nesting sites (Figure 51d and e, center panel).

Under Scenario 3, southern patches (ca. 15°S to 25°S of Latitude) were exposed to artificial perturbations. In comparison with Scenario 1, this logically induced lower levels of post-nesting visits in the southern patches (Figure 51b, right panel) and higher levels of foraging migrations (Figure 51c, right panel). Nevertheless a few southern patches in the south-west of Madagascar had exceptionally high level of time usage. As another consequence of perturbations, pressure on the northern sites is increased and they were more frequently visited (Figure 51b, right panel).

5.2. Migration

In addition to foraging spatial patterns, the study of migration pathways made it possible to characterize individual movements and their changes for each scenario. We present post-nesting migration patterns in Figure 52a.

Kernel density analysis (Figure 52a, right panel) showed important post-nesting migratory areas around the islands of the northern part of the Mozambique Channel as well as around the island of Europa, south of the Channel. Two migration corridors were also revealed: a major one between Europa and the northern coast of Mozambique, another important one between the northern part of Madagascar and the northern coast of Mozambique. Adding

oceanic currents (Scenario 2, Figure 52a, center panel) essentially modified the spatial dynamics of the northern part of the Mozambique Channel. Oceanic currents reinforced the importance of the migratory corridor linking the Northern part of Madagascar to the northern coast of Mozambique. Under Scenario 3 (Figure 52a, right panel), the main effect of perturbation in the southern patches was the loss of movements between Europa, in the south, and the southern foraging patches giving more importance to the migratory corridor between Europa and the northern coast of Mozambique.

When looking at analyses for particular nesting sites (Figure 52b-d), under Scenario 2, after nesting, individuals from Tromelin migrated more frequently with the flow, preferably towards the Northwest of Madagascar than the south-eastern islands (Reunion and Mauritius). Individuals from Aldabra also migrated preferably along the NEMC flow (Figure 52d, center panel). Similar patterns were observed for the other nesting islands of the northern part of the Mozambique Channel: Glorieuses, Mayotte and Mohéli (results not shown here). Under Scenario 3, individuals nesting in Europa avoided migration towards perturbed foraging patches, in the south of the Mozambique Channel (Figure 52b, right panel), and the preferred migration along the Europa-North Mozambique axis reinforced the importance of this major migration corridor.

5.3. Reproductive output and strategies

Here we present the result regarding reproductive output according to decision strategies. Results regarding energy at nesting and remigration intervals (duration between two nesting phases) are presented in Appendix 13. Reproductive output was maximal under Scenario 1 (Figure 53a). Oceanic uncertainties (Scen. 2, Figure 53b) or human perturbations (Scen. 3, Figure 53c) both had overall negative impact on reproductive output. Nevertheless, in some rare cases for ‘conservative’ nesting tendencies mean reproductive output was higher when considering ocean currents (Figure 53b, left panel). Reproductive output under Scenario 1 was lower for ‘investment’ nesting tendencies than for ‘conservative’ nesting tendencies. In a lesser extent, it was also slightly decreasing for ‘stayer’ foraging tendencies. Nesting strategy did not have any influence on the trend in reproductive output when considering ocean currents (Figure 53b, left panel). But when introducing perturbations loss in reproductive output was more important for ‘conservative’ tendencies than ‘investment’ nesting tendencies (Figure 53c, left panel). On the other hand, while foraging strategies had little impact on reproductive output under perturbations scenario (Figure 53c, right panel), they modified reproductive output as regard of oceanic currents. Indeed, under scenario2, loss in

reproductive output was higher for ‘mover’ tendencies than ‘stayer’ strategies. In a nutshell, the model predicts that ‘stayer’ foraging tendencies should perform better when migration was submitted to environmental uncertainties in an heterogeneous landscape exists during migration (namely oceanic currents), while in perturbed environment ‘investment’ nesting tendencies limited the loss in reproductive output.

5.4. Reproductive output across the region

Under all scenarios, site specific results showed high spatial variability in the reproductive output levels (Figure 54). Europa and Moheli Islands had the highest level of reproductive output. Glorieuses archipelago is the site that exhibited the lowest reproductive output levels. Impact of oceanic currents (Figure 54b) had contrasted influence across the region. For a majority of sites (Mayotte, Mohéli, Aldabra) oceanic currents lowered the reproductive output, sometimes drastically (e.g. in the case ‘mover’ and ‘conservative’ strategies in Aldabra). Yet, for Europa Island, oceanic currents had positive impact on reproductive output regardless of the decisions strategies. For Glorieuses, only ‘stayer’ tendencies lead to superior reproductive output. The patterns were similar but combinations of ‘mover’ and ‘conservative’ tendencies also lead to higher reproductive output. Perturbations of southern foraging patches (Figure 54c) had a negative impact on reproductive output, especially for Europa, the nearest site from the perturbed patches, and particularly for ‘mover’ and ‘conservative’ tendencies. Nevertheless reproductive output of all nesting sites were affected regardless of the decision strategies (with the exception of Glorieuses).

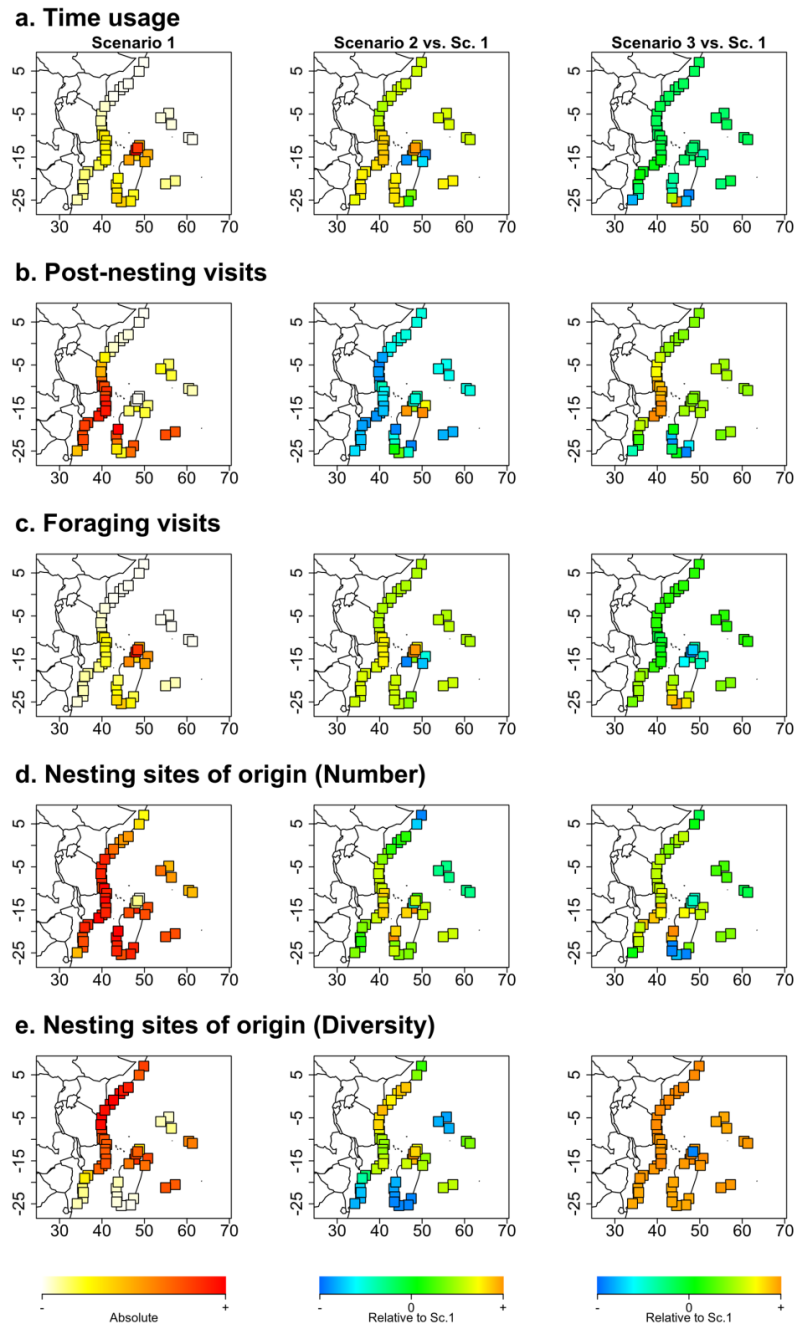


Figure 51 Foraging patch usage according to scenario. All strategies are considered together. Left panel describe usage of foraging patches under Scenario 1. Centre panel and right panel respectively describe foraging patch usage under Scenario 2 and Scenario 3 relatively to Scenario 1. Each panel relates to a different usage statistic: (a) time-Usage: , (b) number of post-nesting visits: number of times that a turtle reached this site following a post-nesting migration, (c) number of foraging visits: number of times that a turtle reached this site following a foraging migration, (d) number of sites from which foraging turtles originate, (e) diversity (Shannon index) of sites from which foraging turtles originate, this index reflects the ‘proportion’ of nesting sites from which foraging turtle originate (see Method section for more details). All statistics are calculated over the all sets of simulation for each scenario, i.e. 5 simulations for each of the 4x4 combinations of foraging and nesting strategies taken in (0.2; 0.4; 0.6; 0.8) (N = 80 simulations per scenario).

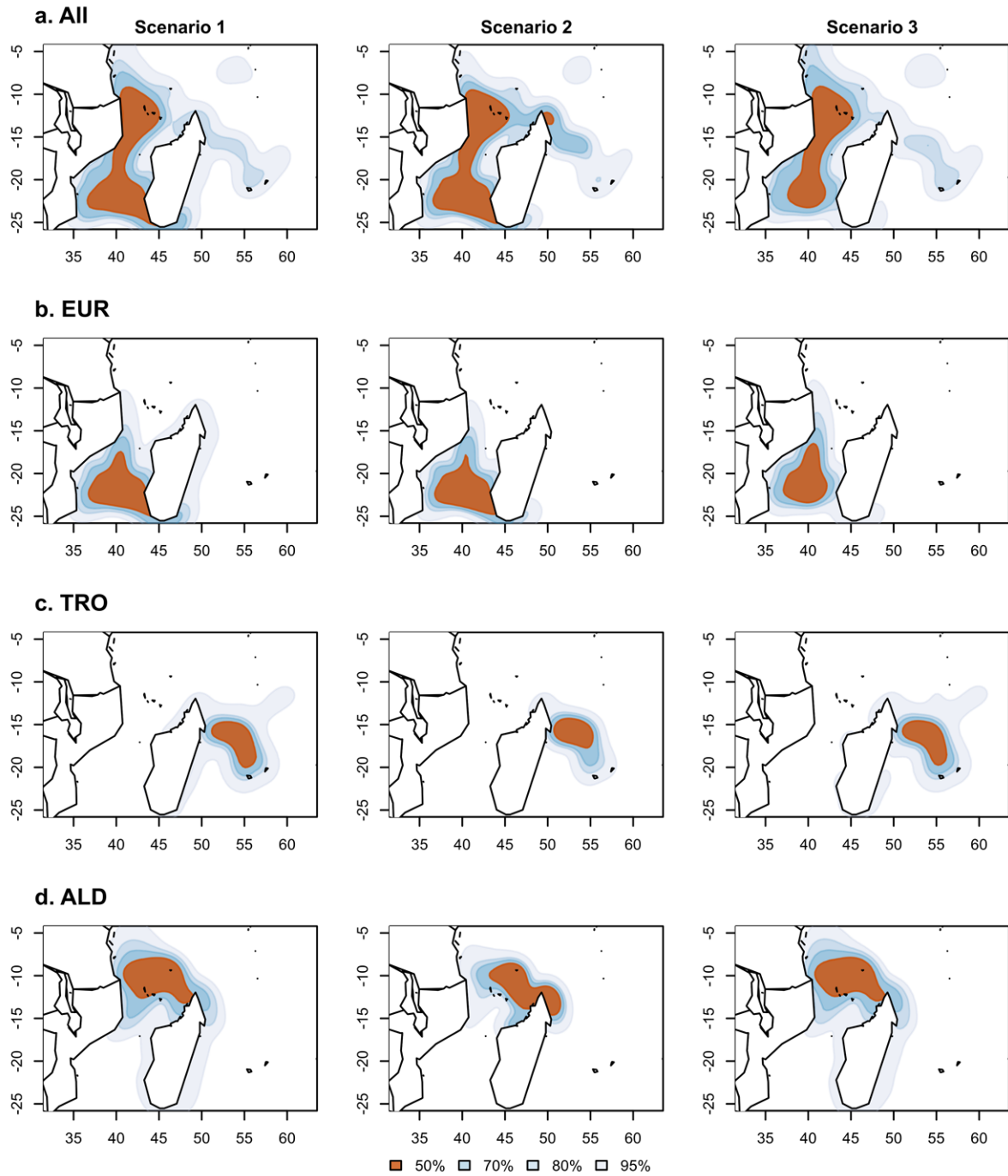


Figure 52 Kernel densities of migration pathways under the three scenarios. Densities for Scenario 1 (left panel), Scenario 2 (centre panel) and Scenario 3 (right panel) for (a) all individuals and individuals nesting in (b) Europa, (c) Tromelin and (d) Aldabra. All kernels are calculated over the all sets of simulations for each scenario, i.e. 5 simulations for each of the 4x4 combinations of foraging and nesting strategies taken in (0.2; 0.4; 0.6; 0.8), by random sampling 125 positions per simulation (N = 10000 positions per scenario).

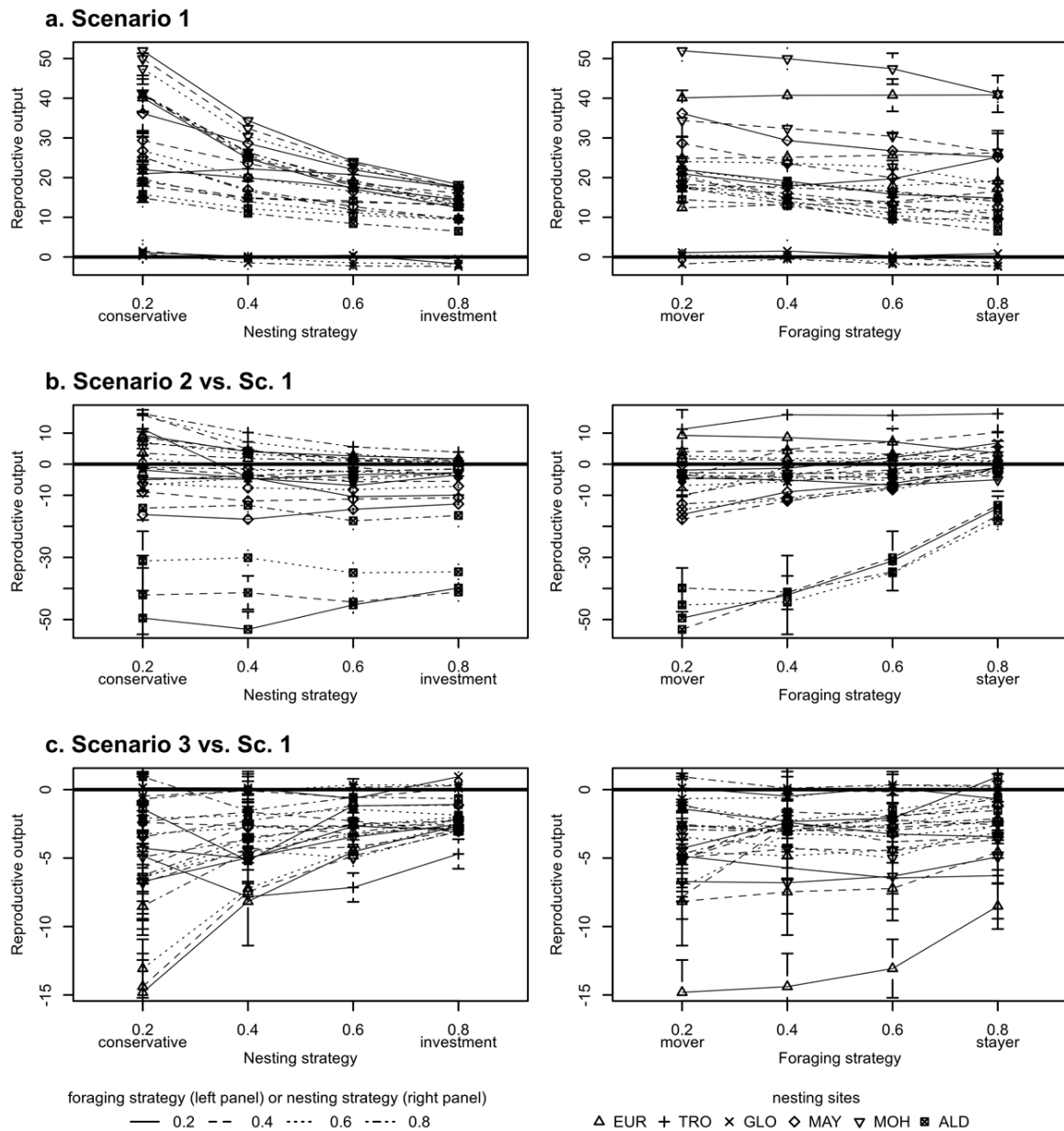


Figure 53 Overall reproductive output at nesting sites depending on nesting and foraging strategies. (see Figure 50). Overall reproductive output for a given nesting site is directly proportional to individual's energy level after nesting and inversely proportional to individual's remigration interval. (a) Reproductive outputs for Scenario 1, (b) Reproductive outputs for Scenario 2 relative to Scenario 1 and (c) Reproductive outputs for Scenario 3 relative to Scenario 1. Error bars respectively correspond to standard errors of reproductive outputs respectively for (a) Scenario 1, (b) Scenario 2 and (c) Scenario 3. Line type represents foraging strategy (left panel) or nesting strategy (right panel) taken in (0.2; 0.4; 0.6; 0.8). Point types represents the 6 main nesting sites (EUR: Europa, TRO: Tromelin, GLO: Glorieuses, MAY: Mayotte, MOH: Mohéli, ALD: Aldabra).

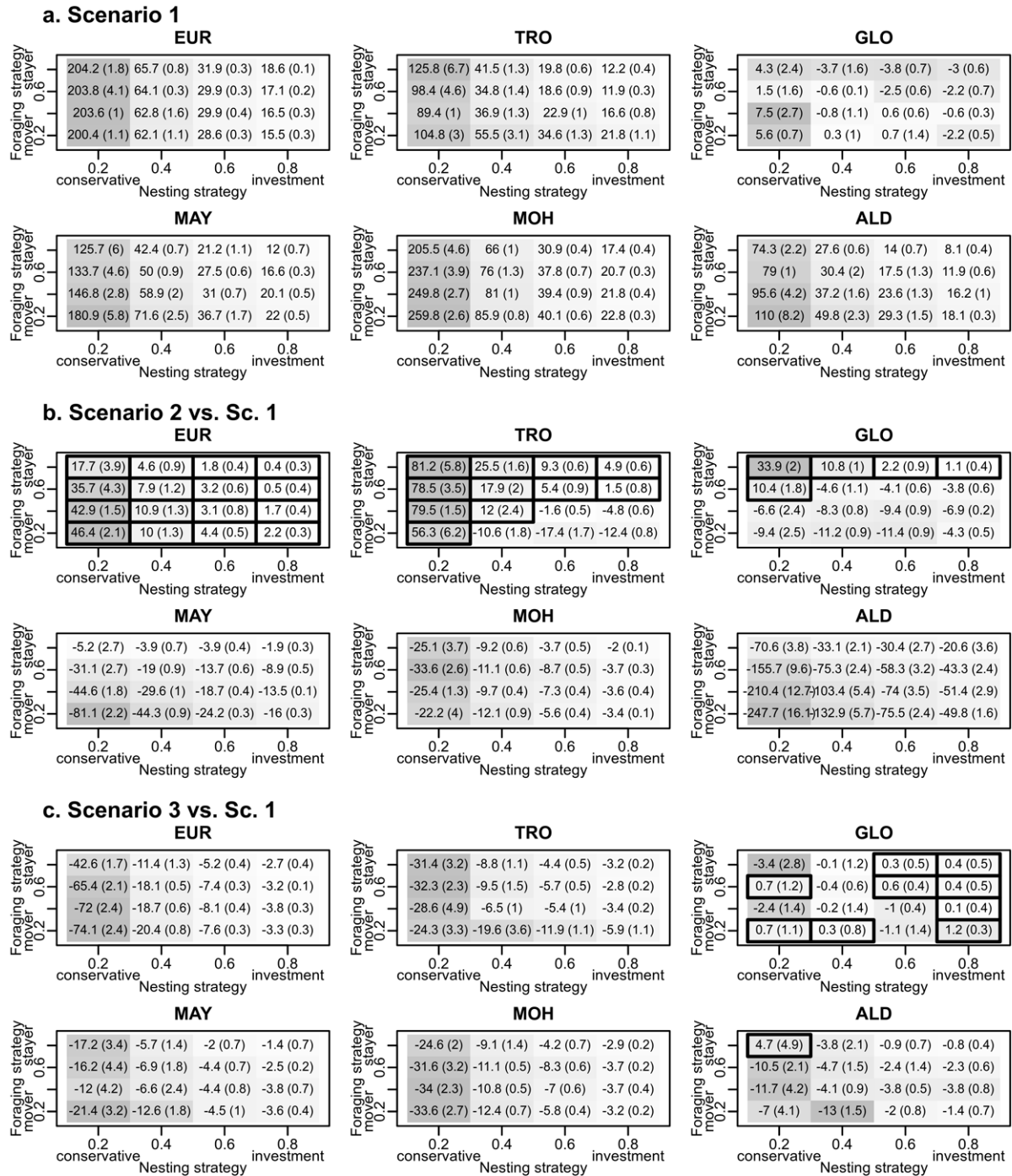


Figure 54 Reproductive output values for the 6 main nesting sites. (EUR: Europa, TRO: Tromelin, GLO: Glorieuses, MAY: Mayotte, MOH: Mohéli, ALD: Aldabra) as a function of nesting allocation strategy (x-axis) and foraging fidelity strategy (y-axis ; see Figure 50). Boxed values are positive. (a) Reproductive outputs for Scenario 1, (b) reproductive outputs for Scenario 2 relative to Scenario 1 and (c) reproductive outputs for Scenario 3 relative to Scenario 1.

6. Discussion

6.1. Sea turtles spatial dynamics

Our model constitutes a first comprehensive approach to qualitatively study the role of adult green turtle spatial cycle and dynamics at population level. We integrated in a spatially realistic context the three main processes of the adult biology of sea turtles: reproduction, migration, and foraging. While it remains at this stage a conceptual and explorative approach, the interest of this model is to explicitly study the influence of foraging areas configuration, environmental landscape and individual's decision strategies on population spatial structure and dynamics at regional scale.

We highlighted the importance of spatial configuration and heterogeneity into the ecology of this emblematic migratory species. Migratory corridors and foraging patterns appeared to be governed by the intrinsic spatial configuration and location of foraging and nesting areas. Environment, such as oceanic currents, modifies the connectivity between foraging sites and hence the spatial dynamics of the species. We were able to reproduce the main spatial patterns (migratory corridors, foraging areas usage, foraging areas composition) of the species by implementing simple movement and decision rules (Bourjea *et al.* In Prep.-a). This strengthens the confidence in the interpretation of the results but also points out that adult spatial dynamics is mostly constrained by the intrinsic spatial configuration of the nesting and foraging areas.

The model also showed that green turtle's nesting population reproductive potential is also constrained by the locations of nesting sites, as similar behaviors lead to various reproductive outputs among spatially separated rookeries. Oceanic currents introduce environmental heterogeneity and uncertainty along migration pathways. In these conditions, the model predicts that a 'stayer' foraging behavior leads to better reproductive output at population level. Likewise, the model predicts that more 'investment' in reproduction is preferable when human or human induced perturbation takes place. Sea turtles have been observed to exhibit high fidelity to their foraging grounds (Broderick *et al.* 2007; Godley *et al.* 2008). Indeed, according to the model, in a low productive environment, spatial cost of foraging search might be a risky behavior leading to overall lower reproductive output. As suggested here, fidelity to foraging grounds may be a favorable behavior in the case of low productive and spread foraging patches. Factors believed to influence remigration intervals are quality of food, environmental conditions or distance to foraging grounds (Troeng & Chaloupka 2007;

Heithaus 2013). Here we showed that the remigration interval also seems strongly and mostly affected by nesting behavior as more investment in reproduction requires energy reserves and thus more foraging time.

6.2. Implication for green turtle regional conservation in the SWIO

The model essentially highlights and characterizes the importance of the Mozambique Channel one in the spatial dynamics of adult green turtles in the WIO. Using satellite tracking, this area was identified as a major migratory corridor and important coastal foraging ground (Bourjea *et al.* In Prep.-a). The model showed that this area is made of two parts, each one with its own particularities. While numerous rookeries contribute to the composition of the northern part (5°S to 15°S), the high level of frequentation of the southern part (18°S to 25°S) relies on a single rookery, Europa. Additionally, these two parts face contrasted ocean dynamics. These differences have major implications in term of conservation discussed below.

6.2.1. Northern Mozambique Channel

In the northern part of the Mozambique, according to the model, the westward current (North-Eastern Madagascar Current) would tend to narrow this northern migratory corridor along its East-West axis. The presence of numerous nesting sites (Bourjea *et al.* 2006; Ciccione & Bourjea 2006; Bourjea *et al.* 2007a; Lauret-Stepler *et al.* 2007; Lauret-Stepler *et al.* 2010; Mortimer *et al.* 2011a; Mortimer *et al.* 2011b; Garnier *et al.* 2012) and their locations relative to the regional foraging patches explain the high densities of migrating turtles in this area. According to the model, the coastal areas bordering this sub-region would be the most frequented and this is consistent with the foraging grounds identified in the region (Okemwa *et al.* 2004; Muir 2005; Fulanda *et al.* 2007). In all cases, the model predicts that turtles from almost all rookeries should contribute to the composition of foraging in this area, both in the east-African coast and in the north coast of Madagascar. The model highlighted this area as the major regional hotspot for adult green turtle dynamics. Conservation efforts should therefore focus on this area as it is of high importance for all regional rookeries.

The northern part of Madagascar is known to host important foraging populations threatened by poaching and artisanal fisheries bycatch (Rakotonirina 2011). The model showed a low connectivity between this area and the rest of the region. As a consequence of this spatial isolation, protection of foraging individuals in this area is consequently of high concern since it may act as a trap zone where foraging individuals may fail to find more productive patches.

Contrastingly, the latitudinal continuum of sea grasses along the East African coast facilitates foraging movements among the patches which should buffer the impact of the existing human induced threats in this region.

6.2.2. Southern Mozambique Channel

In the Southern part of the Channel, we identified major migratory corridors with an overall high level of frequentation, due to the high number of females nesting in Europa. The importance of the northward corridor is supported by numerous foraging areas located in this direction (Mozambique, Tanzania, ...). Turtles occupying the foraging areas of the southern Mozambique Channel also mostly originate from Europa as confirmed by (Bourjea *et al.* 2007b) who highlighted the genetic singularity of this area. The model confirmed this region as another hotspot for adult green turtles but therefore with the contribution of essentially one rookery. Conservation efforts in this area would consequently directly benefit Europa's green turtle nesting population. The model, under perturbations scenario, also pointed out that affecting foraging grounds of the southern Mozambique Channel may raise the pressure on northern foraging grounds and indirectly have consequences at regional scale.

6.3.Outlook: future research priorities

Building of the model made us aware of the areas for which biological information is available and on the contrary the areas for which there is critical gaps at this stage.

Sea turtles spatial ecology benefits the recent progress in biotelemetry and more particularly in satellite tracking. There is now a better knowledge on the spatial aspects of sea turtles in the major oceans (Hays 2008). In the western Indian Ocean, recent results in genetics (Bourjea *et al.* 2007b), satellite tracking (Bourjea *et al.* In Prep.-a) and spatial statistics (Dalleau *et al.* 2012) have provided a better understanding of the spatial dynamics of green turtle in the region. This knowledge was fundamental to conceptually design the model. Here we were able to go one step further in the characterization of green turtle spatial dynamics by showing that it emerges by simple behavioral rules constrained by regional spatial landscape.

Contrastingly, we were confronted with a big gap regarding physiological and energetics knowledge. This would be a key for future improvement of our understanding of the interaction between sea turtles ecological processes. There is increasing knowledge about real energetic cost of nesting (e.g. Hays *et al.* 2002a) or migration (Enstipp *et al.* 2011; Halsey *et al.* 2011) as well as foraging intake (e.g. Ballorain *et al.* 2010). Nevertheless, to date, no physiological model exists that encompasses and unifies the three processes together.

Additionally, the physiological factors that trigger nesting migration at individual level are still poorly understood.

Population dynamics and trends in the major nesting sites has been extensively studied worldwide (Bowen & Karl 2007). Nevertheless, regionally, these trends are in most cases estimated from nesting crawls (Bourjea *et al.* 2007a; Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.* 2011a; Mortimer *et al.* 2011b; Mortimer 2012) and individual's reproductive parameters are rarely monitored, as nesting sites are hardly accessible. Spatial comparison of individual reproductive parameters would be required for better assessment of population's viability as we showed that response to environmental uncertainties such as oceanic current or perturbations varies according to nesting and foraging strategies. Future implementation of the model should include demographical processes. Indeed, while reproductive potential is considered, survival and fecundity were in fact not explicitly implemented in our model. Foraging and nesting strategy were fixed for a given simulation. This is unlikely to be the case in reality since various strategies probably coexist. Ideally, decision strategies should emerge from the model. This would require adaptation and survival to be implemented.

Finally, implementing perturbation enabled us to show the potential of IBMs to predict spatial, temporal and survival consequences of modifications of the foraging environment. There is still little literature about poaching and artisanal fisheries bycatch in the region (Humber *et al.* 2010). Including human threats in the model would make it a perfect tool for managers and decision makers.

7. Acknowledgements

The authors of this article want to thank all the institutions that made this study possible: Kélonia (France), Ifremer – Délégation de l'Océan Indien (France), LIM-IREMIA – Université de la Réunion (France), IZW Berlin (Germany) and Helmholtz Centre for Environmental Research – UFZ Leipzig (Germany). The authors of this article want to thank the following person for their implication in the project and their constructive comments: Daniel David (LIM-IREMIA), Denis Payet (LIM-IREMIA), Nicolas Sébastien (LIM-IREMIA), Joël Sudre (LEGOS, France), Serge Andréfouët (IRD, New Caledonia). Research exchange travels for MD and SKS have been funded by the RUN Sea Science Program. Computations have been performed on the supercomputer facilities of the University of La Réunion. MD wants to thank personally “Région Réunion” that is funding his PhD studentship.

8. Rappel des principaux résultats

1. La dynamique spatiale des tortues vertes adultes est essentiellement contrainte par le paysage régional.
2. La fidélité aux sites d'alimentation est une stratégie favorable dans un environnement incertain.
3. L'investissement reproductif est une stratégie favorable face aux perturbations du milieu.
4. Il existe deux « hotspots » régionaux importants à la fois en termes de couloirs migratoires et de zones d'alimentation : le Nord du Canal du Mozambique (5°S to 15°S) et le Sud du Canal du Mozambique (15°S to 25°S). Ces deux zones sont contrastées concernant la composition des populations nidifiantes qui les côtoient.
5. Le Nord du Canal du Mozambique regroupe des habitats d'alimentation majeurs pour la quasi-totalité des populations nidifiantes de la région. Le couloir migratoire principal s'étend de la pointe Nord de Madagascar à la frontière du Mozambique et de la Tanzanie.
6. Le Sud du Canal du Mozambique est fréquenté essentiellement par la population nidifiante d'Europa. Le couloir migratoire principal s'étend entre Europa et les côtes du Nord du Mozambique. Deux couloirs secondaires existent, l'un vers Madagascar, l'autre vers le Mozambique.
7. Les sites d'alimentation de Madagascar, plus particulièrement au Nord, sont peu connectés avec les autres sites d'alimentation de la région, du fait de l'isolement géographique de l'île de Madagascar.
8. Les sites d'alimentation de la côte Est africaine sont répartis le long d'un continuum. Les perturbations des zones d'alimentation de cette région permettent le déplacement, de proche en proche, de la dynamique vers les sites voisins.

CHAPITRE 5. IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION A L'ECHELLE LOCALE ET REGIONALE

Cette partie intègre l'ensemble des connaissances acquises lors des chapitres lors des chapitres précédents, les replace dans un contexte général, et dégage des recommandations en termes de conservation à l'échelle locale et régionale.

1. L'importance de l'écologie spatiale pour la conservation des tortues marines

1.1. L'espace et la conservation des espèces migratrices

Les espèces migratrices sont influencées par des événements se produisant dans des régions éloignées parfois de plusieurs milliers de kilomètres et gérées souvent de manières très différentes (Martin *et al.* 2007). Mettre en place des plans de conservation efficaces pour les espèces migratrices est donc un véritable défi. Chaque année, le montant total des fonds alloués au niveau mondial pour la conservation des espèces migratrices dépasse plusieurs milliards de dollars (Martin *et al.* 2007; Sheehy *et al.* 2010). Leur conservation requiert la prise en compte des facteurs limitant l'abondance des populations de ces espèces tout au long du cycle migratoire (Sheehy *et al.* 2010) ainsi que des événements particuliers pouvant se propager d'un cycle à l'autre ('carry-over' ; Sheehy *et al.* 2010). L'enjeu pour mettre en place des stratégies optimales de conservation d'espèces migratrices est donc de déterminer les phases clés qu'il importe de protéger en priorité (Sheehy *et al.* 2010). En effet, la protection d'une espèce sur son site d'alimentation ou de reproduction est limitée si sa survie n'est pas assurée durant la phase de migration entre ces sites (Costa *et al.* 2012). Pour être efficaces, les plans de conservation des espèces migratrices doivent donc tenir compte, entre autres, des problèmes de connectivité migratoire (Martin *et al.* 2007). Il est nécessaire de comprendre les mécanismes qui dirigent la migration entre les différents habitats ainsi que les processus qui déterminent et favorisent la présence et la qualité de ces habitats en un lieu et un temps spécifique (Block *et al.* 2011). La compréhension de ces processus permet une vision dynamique de la biologie de l'espèce dans le temps et dans l'espace qui dépasse celle d'un simple instantané susceptible d'être modifié à tout moment (Costa *et al.* 2012). La réponse des espèces migratrices aux changements climatiques en est une parfaite illustration. Ces derniers sont susceptibles de modifier les conditions environnementales lors de la migration, la phénologie de la reproduction ou encore les liens spatio-temporels entre les habitats visités. Seule une compréhension de la dynamique spatiale migratoire peut permettre de prédire et d'anticiper la réponse face à ces changements (Robinson *et al.* 2009) et de manière générale, à toute perturbation majeure affectant le processus de migration. Finalement, les problématiques de l'écologie spatiale qui étudie les relations entre l'environnement, les déplacements et la dynamique des populations (Chapitre 1) sont au cœur de celles de la conservation des espèces migratrices (Wilcove & Wikelski 2008).

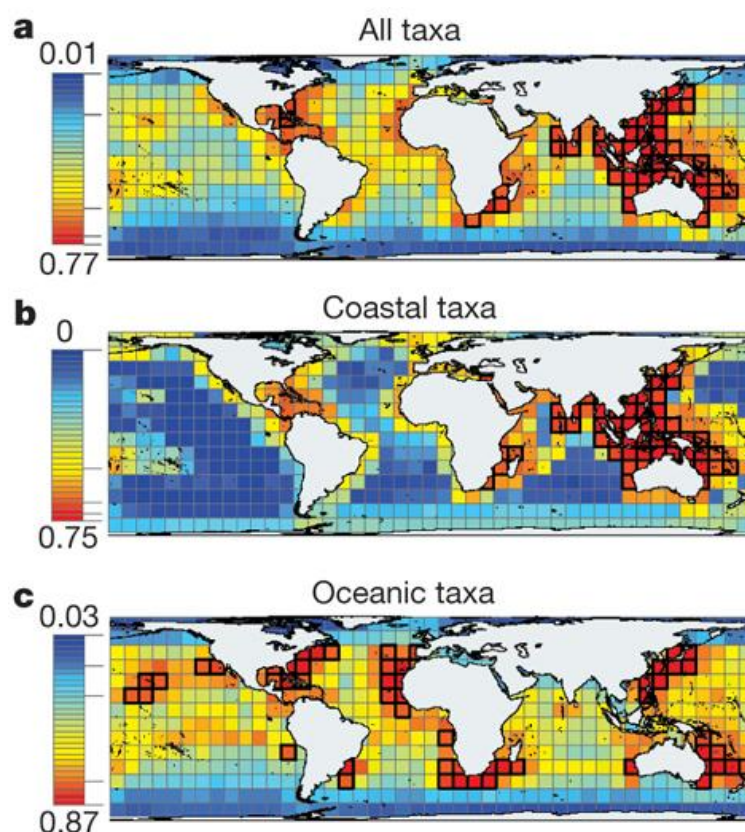


Figure 55 Estimation de la distribution mondiale de la richesse spécifique marine. Estimation pour (a) l'ensemble des taxons, (b) les taxons essentiellement côtiers et (c) les taxons essentiellement océaniques. Les carrés en gras sont des point-chauds (10% des carrés statistiques pour lesquels on observe la plus forte valeur de richesse spécifique ; d'après Tittensor *et al.* 2010).

1.2.L'espace et la conservation des espèces marines

Pour les espèces marines, l'enjeu est d'autant plus grand que le milieu océanique occupe en surface 71% de la planète (Costanza 1999) et qu'un grand nombre de ces espèces sont aujourd'hui en danger et exposées à de nombreuses menaces telles que l'exploitation directe, la prise accessoire par des engins de pêches ou la segmentation et la dégradation des habitats (Pauly *et al.* 2002; Myers & Worm 2003; Halpern *et al.* 2008). Face à ces menaces, comme dans le cas des ressources halieutiques exploitées, il est nécessaire de mettre en œuvre des mesures de protection (Pauly *et al.* 2002) qui doivent remplir leurs objectifs de conservation mais aussi être compatibles avec les exigences du secteur de la pêche (Gaines *et al.* 2010b). Les aires marines protégées (AMP) représentent un outil efficace bien que leur mise en place et leur gestion amènent certaines contraintes écologiques et logistiques (Gaines *et al.* 2010a). Leur efficacité dépend en effet de la connaissance de la distribution des espèces marines (Figure 55) qui font généralement preuve d'une forte mobilité et d'une faible fidélité spatiale au sein d'un paysage océanique dynamique (Kaplan *et al.* 2010). L'emplacement et la taille

des AMP ne peuvent donc être déterminés qu'en caractérisant de manière précise les processus à l'origine de cette distribution (Costello *et al.* 2010) qui est intrinsèquement liée aux déplacements des individus en relation avec l'environnement océanique (Block *et al.* 2011). L'efficacité de la conservation des espèces marines repose donc en grande partie sur la connaissance de leur écologie spatiale (Costello *et al.* 2010; Tittensor *et al.* 2010). Par ailleurs, cette efficacité dépend de multiples échelles spatiales et requiert souvent la mise en place de réseaux d'AMP connectées (Gaines *et al.* 2010b). Idéalement, ces réseaux doivent inclure des AMP côtières et pélagiques (Guidetti *et al.* 2013) qui tiennent compte d'une majorité de taxons et de processus océanographiques (Grantham *et al.* 2011). La faisabilité et l'utilité écologique d'AMP pélagiques ne fait cependant pas l'unanimité au sein de la communauté scientifique (Game *et al.* 2009; Game *et al.* 2010; Kaplan *et al.* 2010). La prise en compte de cette dynamique spatiale dépendante d'un environnement changeant dans l'espace et dans le temps est un véritable défi auquel doit répondre l'écologie de la conservation. A ces contraintes écologiques s'ajoutent des contraintes logistiques. Le coût de la mise en place et de la gestion des AMP en particulier côtières est souvent important (Smith *et al.* 2010). On estime ainsi entre 5 et 19 milliards de dollars la somme nécessaire pour la protection de 20 à 30% des océans (Balmford *et al.* 2004). L'application et le contrôle du respect des règles mises en place au sein des AMP est une autre difficulté qu'il est indispensable de résoudre pour qu'elles soient d'une réelle efficacité. Enfin, les déplacements des individus appartenant à une espèce marine, leurs zones de reproduction et leurs zones d'alimentation s'étendent souvent à l'échelle régionale dans un milieu où les frontières géopolitiques ne sont pas matérialisées, et impliquent plusieurs pays dont les législations diffèrent (Blumenthal *et al.* 2007; Costa *et al.* 2012).

1.3.L'espace et la conservation des tortues marines

La conservation des tortues marines combine à la fois les enjeux spatiaux de la conservation des espèces migratrices et ceux de la conservation des espèces marines. De nombreuses menaces pèsent sur les différents habitats que les tortues marines exploitent : changements climatiques, prises accessoires et accidentelles des pêcheries, prises intentionnelles, destruction des habitats, pollution ou propagation de pathogènes (Hamann *et al.* 2010; Wallace *et al.* 2011). A titre d'exemple, la majorité des conséquences induites par les changements climatiques affectent les tortues marines à différentes phases de leur cycle de vie (voir Table 24) : modification de la température de l'air et des océans, augmentation de l'occurrence de phénomènes climatiques exceptionnels (pluies, tempêtes, ...), augmentation

Table 24 Impact des changements induits par le changement climatique selon les phases du cycle de vie des tortues marines (d'après Poloczanska *et al.* 2009).

Phase	Réchauffement	Phénomènes climatiques exceptionnels	Augmentation du niveau de la mer	Modification des vents et courants	Modifications des phénomènes de couplage océan/atmosphère	Acidification
Incubation et émergence	Air	x	x		x	
Reproduction et ponte	Océan	x	x		x	
Phase océanique	Océan			x	x	x
Phase néritique	Océan	x	x		x	x
Migration	Océan			x	x	

du niveau de la mer, modification des vents et des courants marins, modification des systèmes de couplage océan-atmosphère, acidification des océans. Face à ces menaces, on peut considérer plusieurs indicateurs du risque de déclin d'une population de tortues marines et donc de l'urgence de la mise en place d'actions de conservation : la taille de la population, la tendance de l'effectif, le nombre et la distribution des lieux de ponte ainsi que la diversité génétique (Wallace *et al.* 2011). En fonction de ces facteurs de risque, il importe de mettre en place des mesures de conservation adaptées aux différentes phases du cycle de vie (Godley *et al.* 2008).

Les habitats de ponte, bien que très exposés, sont généralement bien identifiés et suivis. De nombreux exemples de succès de protection de tortues marines sur leur site de ponte existent à travers le monde comme aux Etats-Unis, en Australie ou encore au Japon (Broderick *et al.* 2006; Chaloupka *et al.* 2008a). Le site d'Aldabra aux Seychelles (Mortimer *et al.* 2011b) est un exemple emblématique du succès de cette protection dans le SOOI. Durant cette phase terrestre du cycle de vie des tortues marines, les menaces qui pèsent sur les femelles, les œufs ou les nouveau-nés, sont dans l'ensemble plus facilement identifiables et contrôlables qu'en pleine mer (Godley *et al.* 2008).

Les menaces sont également importantes lors de la phase inter-pontes d'une même saison de reproduction individuelle : les tortues peuvent être agrégées en mer dans un espace limité et il s'agit exclusivement d'adultes dont la valeur reproductive est très importante chez les espèces longévives (Sæther & Bakke 2000). Les habitats durant la phase inter-pontes sont le plus souvent localisés à proximité des sites de ponte et il est possible de les caractériser afin de mettre en place des mesures de gestion adaptées. Les connaissances sur le déplacement des

femelles pendant la phase de reproduction ont, par exemple, été utilisées pour améliorer la protection de la tortue caouanne en Grèce (Zbinden *et al.* 2007) ou encore de la tortue olivâtre en Afrique centrale (Maxwell *et al.* 2011).

Sur les sites d'alimentation néritiques, la protection des tortues marines passe essentiellement par la mise en place d'AMP côtières. En basse Californie, les limites d'une AMP ont été déterminées suite aux résultats d'une étude de suivi par satellite menée sur des caouannes juvéniles néritiques (Peckham *et al.* 2007). A l'échelle mondiale, il a aussi été montré que les AMP sont particulièrement bien adaptées pour la protection des tortues vertes, que l'on retrouve en larges proportions dans ces zones lors des phases d'alimentation néritiques (35% au niveau mondial ; Scott *et al.* 2012). Dans le SOOI, le nombre d'individus qui se nourrissent dans une AMP est également élevé (35% ; Chapitre 4, Section 1). Ce constat témoigne de l'importance d'une gestion rigoureuse et contrôlée de ces aires protégées. Pendant les phases d'alimentation océaniques, la mise en place de mesures de protection est plus fastidieuse. Dans l'archipel d'Hawaï, la connaissance des déplacements de tortues caouannes en milieu océanique en relation avec la température de surface de la mer a permis de développer un outil opérationnel de prédiction de la distribution des tortues qui est utilisé pour diminuer le taux de captures accidentelles par les palangriers (Howell *et al.* 2008).

Lors des phases de migration le risque d'interactions avec les pêches côtières et hauturières augmente (Polovina *et al.* 2000; Lewison *et al.* 2004a; James *et al.* 2005). En effet, durant la migration, la protection des tortues marines repose essentiellement sur des mesures d'adaptation des techniques de pêches comme le type d'hameçon utilisé (Read 2007), la profondeur de pêche (Gilman *et al.* 2006) ou l'utilisation de dispositifs d'exclusion de tortues (Brewer *et al.* 2006). Les données sur les voies migratoires, la durée et la période de migration ainsi que les besoins énergétiques nécessaires sont alors indispensables pour mettre en place des plans de conservation ciblés qui facilitent la connectivité entre les habitats d'importance et minimisent l'impact des activités humaines (Southwood & Avers 2010). Dans le Pacifique Sud, une coopération internationale a été mise en place pour la protection de la tortue luth adulte suite à la caractérisation spatiale de couloirs migratoires persistants pour la tortue luth adulte (Shillinger *et al.* 2008).

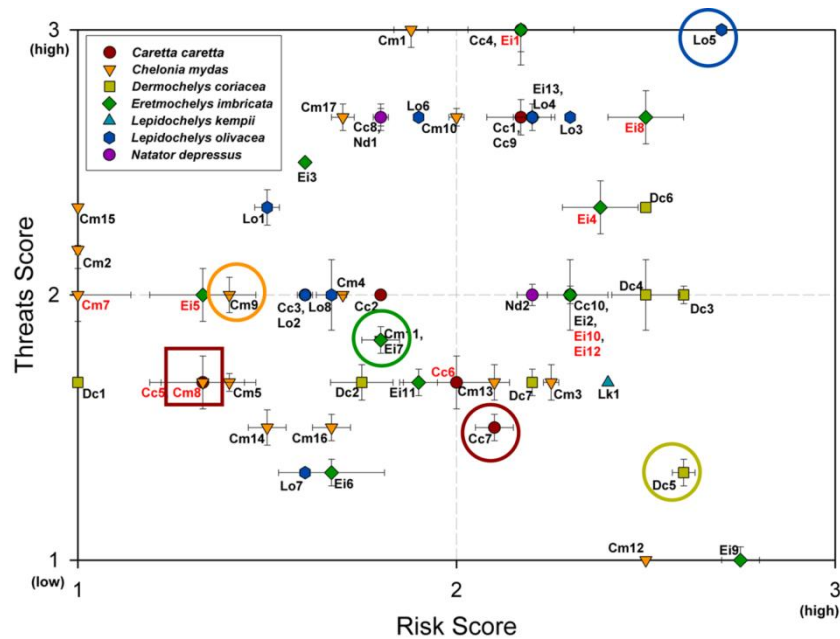


Figure 56 Niveaux de risque et de menaces des populations des cinq espèces de tortues marines du SOOI (SOOI : cercles ; 1 : faible, 2 : modéré, 3 : fort) et des populations de tortues caouannes du Nord-ouest de l’Océan Indien (rectangle) en comparaison aux autres populations mondiales (d’après Wallace *et al.* 2011). Le détail de chaque critère d’évaluation est résumé dans la Table 25a pour le risque et la Table 25b pour les menaces.

2. Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’Océan Indien : les avancées en matière de conservation

Du Kenya à l’Afrique du Sud, en passant par les Seychelles et Madagascar, les sites de ponte des cinq espèces de tortues marines présentes dans le SOOI se répartissent essentiellement le long du gradient latitudinal d’un extrême à l’autre de la région (Chapitre 1). L’archipel des Seychelles est l’un des pays qui compte le plus de tortues imbriquées nidifiantes au monde (Mortimer & Donnelly 2008). Les sites de ponte de tortues vertes (îles éparses, Comores, Aldabra) sont aussi parmi les plus importants du monde (Bourjea *et al.* 2007a; Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.* 2011b). Le nombre de femelles de tortues luths qui viennent pondre chaque année en Afrique du Sud, bien que faible, est le plus important de tout l’océan Indien (Nel *et al.* 2013). Les sites de ponte des tortues luths sont partagés dans ce pays avec ceux des caouannes (Nel *et al.* 2013) qui pondent également dans le Sud-ouest malgache (Martel 2003). De plus, nous avons montré qu’une partie des caouannes immatures présentes dans la région sont vraisemblablement issues des sites de ponte du Nord-ouest de l’océan, parmi lesquels l’île de Masirah, l’un des sites de ponte majeur au niveau mondial (Chapitre 3, Section 2). Finalement, parmi les espèces présentes dans le SOOI, seules les pontes de tortue

olivâtres sont rares (elles sont en revanche très fréquentes en Inde où elles se manifestent sous le phénomène d' « arribada » qui regroupe simultanément plusieurs milliers de femelles en ponte ; Shanker *et al.* 2004). D'après une évaluation globale (Wallace *et al.* 2011), à l'exception de la tortue olivâtre, les populations de tortues marines du SOOI sont de manière générale assez peu concernées par le risque d'extinction et sont exposées à un niveau de menaces modéré (Figure 56 ; Table 25). Malgré cette situation régionale encourageante, toutes les populations nidifiantes de la région ne sont pas pour autant égales face au risque d'extinction et ne subissent pas les mêmes menaces. Il existe de fortes variations spatiales dans la taille des populations nidifiantes selon les espèces et selon les sites de ponte. De plus, les menaces ne sont pas les mêmes à travers la région. Certaines peuvent être localisées, comme le braconnage qui concerne essentiellement le Sud-ouest de Madagascar (Humber *et al.* 2010). Les connaissances acquises sur l'écologie spatiale des tortues vertes dans la région montrent effectivement des spécificités propres aux différentes populations nidifiantes en fonction des sites de ponte considérés (Chapitres 2 à 4) qui ne les exposent pas aux mêmes dangers.

2.1. Le Nord du Canal du Mozambique

Pour la tortue verte, la partie Nord du Canal du Mozambique joue un rôle majeur en matière de reproduction (Chapitre 2), de développement (Chapitre 3, Section 1), de migration (Chapitre 4, Section 1) et d'alimentation (Chapitre 4, Section 2).

La majorité des sites de ponte importants s'y trouvent : Aldabra, les Glorieuses, Mohéli et Mayotte (Bourjea *et al.* 2007a; Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.* 2011b; Bourjea *et al.* In prep.-b; Chapitre 2). De plus, l'emplacement de ces sites de reproduction est stratégique puisque la zone est bordée par d'importants sites d'alimentation à l'ouest, le long des côtes est-africaine, et à l'est, le long de la côte nord de Madagascar. Ces sites d'alimentation sont les plus fréquentés de la région, essentiellement par les individus issus des sites de ponte du Nord du Canal du Mozambique, mais aussi par ceux de Tromelin et dans une moindre mesure d'Europa (Chapitre 4). Enfin, cette même zone fortement fréquentée par les tortues vertes lors de leur migration reproductive est essentielle à la connectivité migratoire régionale. En effet, la zone océanique située entre la pointe Nord de Madagascar et la frontière du Mozambique et de la Tanzanie est le siège de la plus forte densité d'individus en migration issus d'une grande diversité de sites de ponte de la région SOOI. Les contraintes spatiales et l'hydrodynamisme régional renforcent l'importance du Nord du Canal du Mozambique en tant que couloir migratoire (Chapitre 4, Section 2). Le suivi par satellite souligne enfin l'importance des zones

Table 25 Evaluation du (a) risque et (b) des menaces pour les populations des cinq espèces du SOOI (Sud-ouest (SOOI), Nord-ouest (NOOI) et Ouest (OOI) de l’océan Indien ; 1 : Faible, 2 : Moyen, 3 : Elevé, DI : Données Insuffisantes) (d’après Wallace *et al.* 2011).

a. Risque

Espèces	Région	Taille de population	Tendance récente	Tendance à long terme	Vulnérabilité du site de ponte	Diversité	Moyenne
Verte	SOOI	1	1	3	1	1	1.40
Caouanne	SOOI	2.5	1	1	3	3	2.10
Luth	SOOI	3	2	2	3	3	2.60
Imbriquée	SOOI	2	2	3	1	1	1.80
<i>Olivâtre</i>	OOI	2.5	3	3	2	3	2.70
<i>Caouanne</i>	NOOI	1.5	DI	DI	1.5	1	1.33
V, C, L, I	SOOI	2.13	1.5	2.25	2	2	1.98
V, C, L, I, O	Monde	1.96	1.8	2.5	1.71	1.88	1.97

b. Menaces

Espèces	Région	Prises accessoires	Prises directe	Développement côtier	Pollution	Changement climatique	Moyenne	Moyenne ajustée
Verte	SOOI	2.5	2	1.5	1	2	1.8	2.33
Caouanne	SOOI	2	1.5	1	1	1	1.3	1.50
Luth	SOOI	2	1	1	1	1	1.2	1.33
Imbriquée	SOOI	1	2.5	2	1	3	1.9	1.83
<i>Olivâtre</i>	OOI	3	3	3	2	DI	2.75	3.00
<i>Caouanne</i>	NOOI	3	1	1	1	DI	1.5	1.67
V, C, L, I	SOOI	1.88	1.75	1.38	1	1.75	1.55	1.75
V, C, L, I, O	Monde	2.21	2.05	1.93	1.76	2.33	2.06	2.07

côtières du nord-ouest de Madagascar, du nord-est du Mozambique et du sud-est de la Tanzanie comme zones de migration côtières (Chapitre 4, Section 1).

Cette forte abondance de tortues marines sur des habitats de reproduction, d’alimentation ou de migration dans le Nord du Canal du Mozambique est vraisemblablement propice à la résilience de ces populations nidifiantes. Effectivement, deux sites de cette zone ont été recolonisés très rapidement après que l’effectif ait connu une baisse importante : les Glorieuses et Aldabra (Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.* 2011b). Pour comprendre cette recolonisation, on peut émettre deux hypothèses concernant les individus qui recolonisent un site de ponte. Ceux-ci peuvent être originaires soit de ce même site soit de sites voisins. Dans le premier cas, l’augmentation rapide des effectifs peut s’expliquer en partie par des conditions de reproduction favorables sur le site de ponte. Les Glorieuses et Aldabra sont des îles protégées qui ne subissent que très peu de pressions anthropiques directes depuis des décennies. Cette protection a été avancée comme l’une des raisons du succès de la recolonisation de ces deux sites (Lauret-Stepler *et al.* 2007; Mortimer *et al.*

2011b). Dans le second cas, la proximité d'autres sites de ponte importants peut permettre la recolonisation par des individus originaires des sites voisins, d'autant plus que ces deux îles sont situées sur une voie migratoire majeure de la région (Chapitre 4, Section 1). En effet, bien que les tortues marines fassent preuve de philopatrie, il n'existe que très peu de variabilité génétique entre des sites distants de moins de 150 km (Bowen & Karl 2007). Cela justifie l'échange d'individus à ces échelles. L'étude de la dispersion entre sites de ponte d'individus reproducteurs est l'un des grands enjeux de la compréhension de la biologie des tortues marines (Hamann *et al.* 2010). Pour les Glorieuses et Aldabra, la proximité de sites majeurs comme Mayotte (Bourjea *et al.* 2007a) et Mohéli (Bourjea *et al.* In prep.-b) pourrait également être avancée comme l'une des raisons de cette recolonisation rapide. De plus, les sites du Nord du Canal du Mozambique partagent à la fois un patrimoine génétique commun (Bourjea *et al.* 2007b) et une phénologie de la reproduction similaire avec un pic de ponte en hiver austral (Chapitre 2 ; Dalleau *et al.* 2012). Les conditions d'échanges d'individus reproducteurs entre les sites de ponte géographiquement proches sont donc probablement favorables. Les exemples de recolonisation d'Aldabra et des Glorieuses témoignent de la résilience des populations nidifiantes du Nord du Canal du Mozambique face à un environnement changeant et face aux pressions anthropiques, ce qui contraste avec d'autres sites du SOOI tels que La Réunion et Juan de Nova. Du point de vue de la conservation les populations de cette zone semblent donc moins vulnérables.

2.2. Tromelin

La situation géographique de Tromelin est atypique puisqu'il s'agit du seul site de ponte majeur de tortues vertes qui soit éloigné du Canal du Mozambique. L'étude de la dynamique spatiale des juvéniles (Chapitre 3, Section 1) et des adultes (Chapitre 4, Section 1) issus de Tromelin a cependant mis en évidence qu'elle diffère peu de celle des individus issus des sites du Nord du Canal du Mozambique. La principale raison est l'influence permanente du courant Sud-Equatorial. Dans un premier temps, il contraint la dynamique spatiale des nouveaux nés vers l'ouest, la pointe Nord de Madagascar puis le Canal du Mozambique (Chapitre 3, Section 1). Les schémas de dispersion rejoignent alors ceux des nouveau-nés issus des sites du Nord du Canal. Ainsi, d'après la modélisation, les juvéniles issus de Tromelin devraient rencontrer des conditions favorables en termes de température contrairement par exemple à ceux des juvéniles issus du site de La Réunion, moins influencés par le courant sud-équatorial (Chapitre 3, Section 1). La dynamique spatiale des femelles nidifiant à Tromelin est globalement semblable à celle des femelles qui se reproduisent dans le Nord du Canal du

Mozambique, même si des différences existent au niveau des sites d'alimentation côtoyés. La côte Nord de Madagascar est plus fréquentée par les individus de Tromelin (Chapitre 4).

Cependant, bien que protégée administrativement au même titre que les autres îles éparses, Tromelin est le seul site de ponte majeur de tortues vertes du SOOI pour lequel il n'est pas possible de mettre en évidence de croissance du nombre de traces, celui-ci serait même légèrement décroissant (Lauret-Stepler *et al.* 2007). En considérant que la diminution du nombre de traces reflète une diminution du nombre de femelles en ponte, on peut émettre plusieurs hypothèses pouvant expliquer ce constat. Tout d'abord, l'île étant la plus petite parmi les sites étudiés, et seule une moitié de sa surface étant propice à la ponte, on peut supposer que cette faible surface de plages soit un facteur limitant. On observe également sur l'île une forte densité de pagures *Coenobita perlatus* qui sont des prédateurs importants des nouveau-nés sur les plages (Bourjea *Pers. Com*). Une autre hypothèse est que les individus issus de Tromelin sont fortement impactés par le niveau important de captures observées à Madagascar (Rakotonirina & Cooke 1994; Bourjea *et al.* 2008; Humber *et al.* 2010) où plus de 60% des femelles suivies depuis Tromelin se sont nourries (Chapitre 4, Section 1). De plus, seulement 28% des femelles issues de Tromelin se sont établies dans une AMP, ce qui correspond au niveau le plus bas observé pour les femelles de l'ensemble des sites de ponte étudiés (Chapitre 4, Section 1). Enfin, malgré une dynamique spatiale (Chapitre 3, Section 1 ; Chapitre 4, Section 1) et une structure génétique proches de celles des populations des sites du Nord du Canal du Mozambique (Bourjea *et al.* 2007b) qui pourraient favoriser un niveau de résilience élevé, Tromelin n'en est pas moins géographiquement éloignée des autres sites de pontes majeurs (900 km des Glorieuses). Elle est d'autant plus isolée que son emplacement à l'est la place sous l'influence du courant Sud-équatorial qui pourrait ralentir la découverte et la recolonisation par des individus provenant des autres sites de ponte de la région, tous situés dans son ouest.

2.3. Europa

La situation de l'île d'Europa dans la région est atypique à plus d'un titre. Elle est non seulement l'unique site de ponte de tortues vertes situé au sud du Canal du Mozambique mais elle héberge aussi la population nidifiante la plus abondante. L'effectif de cette population est en augmentation (Lauret-Stepler *et al.* 2007) et contrairement aux sites plus au Nord dans le Canal du Mozambique, le pic de ponte a lieu en été austral (Chapitre 2). Les caractéristiques génétiques de cette population diffèrent également de celles de l'ensemble des autres sites de

pontes majeurs du SOOI et témoignent d'une connectivité génétique avec les populations de l'océan Atlantique (Bourjea *et al.* 2007b).

Les tortues vertes d'Europa montrent également une écologie spatiale particulière. Dès les premiers stades, les patrons de dérive des juvéniles issus de ce site de ponte se distinguent fortement de ceux des autres sites (Chapitre 3, Section 1). Majoritairement entraînés vers le Sud par les tourbillons du canal du Mozambique puis par le courant des aiguilles, les juvéniles fréquentent des eaux froides ce qui conduirait potentiellement à un taux de mortalité élevé lié à la température. Paradoxalement, c'est aussi dans cette zone, à la jonction entre le plateau et la rétroflexion des aiguilles, que les eaux sont les plus productives de la région (Probyn *et al.* 1994; Griffiths *et al.* 2010). Par rapport aux juvéniles des autres sites de ponte plus au Nord, les conditions de développement des juvéniles issus d'Europa sont donc plutôt favorables concernant l'accès aux ressources alimentaires mais défavorables en ce qui concerne la température. De plus, le recrutement des juvéniles semble plus difficile puisque la majorité des trajectoires de dérive s'éloigne des littoraux malgaches et est-africains (Chapitre 3, Section 1). Cela est cohérent avec le fait que les sites d'alimentation des adultes d'Europa sont également plus australs (Sud-est du Mozambique et Sud-ouest de Madagascar ; Chapitre 4, Section 1) que les sites d'alimentation des adultes des autres sites (Chapitre 4, Section 1). La modélisation de la dynamique spatiale des tortues vertes femelles montre également que la population nidifiante d'Europa supporte l'essentiel de la dynamique spatiale adulte dans le Sud du Canal du Mozambique et que la réponse de cette population face à l'hétérogénéité spatiale du milieu ou face à des perturbations diffère de celles des autres sites (Chapitre 4, Section 2). De par son isolement, Europa est donc un site pour lequel la dynamique spatiale des tortues vertes est unique. La conservation de la population nidifiante d'Europa demande donc une attention particulière et des mesures de gestion spécifiques.

2.4. Juan de Nova

Le nombre de tortues marines se reproduisant sur Juan de Nova ne dépasse pas la centaine, alors qu'il est supérieur au millier pour les autres îles éparses (Lauret-Stepler *et al.* 2010). Ce faible effectif et son évolution depuis la mise en place des mesures de conservation pose question. Concernant les tortues imbriquées, la situation géographique de l'île la plaçant en bordure australe de la zone de répartition pour cette espèce peut être l'une des raisons. En revanche, concernant la tortue verte, Juan de Nova se situe à mi-chemin entre deux zones de reproduction majeures du Canal du Mozambique : au Sud (Europa) et au Nord (les Comores, les Glorieuses,...). D'ailleurs, les études génétiques montrent que la structure génétique des

femelles de Juan de Nova est à l'intermédiaire de celle des sites plus au Sud et au Nord (Bourjea *et al.* 2007b). Il n'existe pas, à notre connaissance, de témoignages qui attesteraient de la présence massive de pontes de tortues marines sur ce site par le passé bien qu'il ait toutefois subi la plus forte pression anthropique de toutes les îles éparses (Hoareau 1993). Au 19^{ème} siècle, les pêcheurs malgaches y exploitent les ressources marines dont les tortues marines. Puis, pendant la première moitié du 20^{ème} siècle, l'île est utilisée pour l'exploitation du guano (DIREN 2003). Cette présence humaine a potentiellement contribué à limiter, voir diminuer, le nombre de femelles nidifiantes. Un autre facteur qui peut expliquer le faible effectif de tortues vertes sur Juan de Nova est son éloignement des autres sites de pontes majeurs (à plus de 600 km d'Europa et de 500 km des Comores) mais surtout la faible fréquentation de la zone par les tortues adultes. Contrairement aux Glorieuses et à Aldabra qui ont été recolonisées rapidement, Juan de Nova n'est pas située sur un couloir migratoire important pour les adultes (Chapitre 4, Section 1) et sa probabilité de colonisation est donc potentiellement inférieure à celle de ces deux sites. Malgré les faibles effectifs de femelles nidifiantes, Juan de Nova reste cependant un site d'intérêt : (1) il héberge la population reproductrice de tortues imbriquées la plus australe de la région, (2) du point de vue scientifique, l'étude des populations de tortues vertes et imbriquées permettrait de suivre et de mieux comprendre les processus de colonisation éventuelle d'un site par les tortues marines, (3) et du point de vue de la conservation, sa situation géographique peut jouer un rôle important sur la connectivité entre les sites de reproduction du Nord du Canal du Mozambique et Europa.

2.5. La Réunion

Sur l'île de La Réunion, il faut différencier la population nidifiante (faible effectif et faible croissance ; Ciccione & Bourjea 2010b) et les populations de juvéniles immatures (croissance importante ; Jean *et al.* 2010).

Le statut de la population reproductrice de tortues vertes sur l'île de La Réunion est particulièrement précaire avec moins d'une femelle en ponte par an (Ciccione & Bourjea 2006; Ciccione *et al.* 2011). Pourtant, d'après les témoignages des navigateurs, l'île de La Réunion était un site de ponte important pour les tortues marines avant sa colonisation par l'homme (Loungnon 1992). L'exploitation directe de cette ressource, puis l'introduction de prédateurs et la destruction des habitats ont considérablement réduit l'effectif de la population des tortues marines de La Réunion entraînant la quasi-disparition des pontes sur les plages de l'île. Cependant, malgré la très forte anthropisation du littoral et la forte fréquentation des

plages, les mesures de protection et d'aménagement du littoral semblent porter leurs fruits comme en attestent également de nombreux programmes de suivi (Ciccione & Bourjea 2010b; Ciccione & Bourjea 2010a; Jean *et al.* 2010; Chassagneux *et al.* 2013). La recolonisation de l'île par les femelles en ponte reste toutefois assez lente et risque de nécessiter encore beaucoup de temps du fait de la très forte réduction de la population. De plus la divergence apparente entre la composition haplotypique des tortues réunionnaises et celles des autres sites de la région, suggérerait un faible niveau de mélange avec les autres stocks génétiques (Taquet 2007). Les connaissances acquises sur la dynamique spatiale des tortues marines dans la région soulignent les particularités de La Réunion et une situation plutôt défavorable à la résilience des populations reproductrices de tortues marines de l'île.

Tout d'abord, les simulations de dérives depuis le site de La Réunion (Chapitre 3, Section 1) suggèrent qu'il s'agit de l'unique site pour lequel existe une dérive importante des nouveau-nés vers l'est. Au cours de cette dérive, les eaux rencontrées sont peu productives et la température faible, ce qui peut potentiellement engendrer des taux de croissance lents voire une mortalité importante qui serait toutefois plus faible que pour les juvéniles du site d'Europa (Chapitre 3, Section 1). Ensuite, l'île de La Réunion comme Tromelin est géographiquement isolée à l'est des sites de ponte majeurs (plus de 600 km de Tromelin et 1600 km d'Europa). Les schémas de dérive principaux n'entraînent qu'une minorité de juvéniles des autres sites de ponte vers cette île (Chapitre 3, Section 1) et elle ne se trouve pas sur une voie migratoire importante de femelles (Chapitre 4, Section 1), ce qui diminue la probabilité d'une recolonisation naturelle.

Cependant, l'augmentation du nombre de juvéniles néritiques le long des côtes réunionnaises témoigne de son importance comme habitat de développement (Jean *et al.* 2010). Son emplacement en fait, avec les îles voisines du plateau des Masacareignes, l'un des rares lieux possibles pour le recrutement des juvéniles de tortues vertes qui auraient dérivé jusqu'à cette zone. La même remarque est aussi valable pour les tortues imbriquées mais dans une moindre mesure du fait de l'éloignement des sites de ponte majoritairement situés sur les îles granitiques des Seychelles pour cette espèce.

En conclusion, de par le faible niveau de résilience de sa population nidifiante, de par le possible isolement génétique et de par son importance en tant qu'habitat néritique de développement pour les tortues vertes et imbriquées immatures, La Réunion comme les îles

du plateau des Mascareignes est un site d'importance qui nécessite la mise en place d'efforts de conservation majeurs, a fortiori au regard de sa forte urbanisation.

3. Ecologie spatiale et menaces dans le Sud-ouest de l'Océan Indien

3.1. Une réponse régionale face aux changements de température liés aux changements climatiques

La modification de la température de la mer est le principal facteur environnemental susceptible de modifier la distribution de la biodiversité marine dans son ensemble (Tittensor *et al.* 2010). La distribution et le déplacement des tortues marines est fortement dépendant de la température de la mer et de la disponibilité des ressources (Saba *et al.* 2007; Hawkes *et al.* 2009). La température affecte à la fois le sex-ratio et le succès d'émergence (Bjorndal 1997). Les réponses possibles des femelles à des variations de températures sont soit la modification du lieu de ponte, soit la modification de la période de ponte. Le choix et les caractéristiques du site de ponte comme la végétation par exemple, peuvent aussi affecter la température d'incubation mais il n'y a pas à l'heure actuelle de preuves qui démontreraient que les femelles puissent adapter leur comportement de ponte à petite échelle (Mortimer 1990). Dans le SOOI, les sites de ponte principaux pour les tortues vertes étant des îles, le changement de lieu de ponte, de proche en proche, est difficilement envisageable en particulier pour les sites les plus isolés tels qu'Europa, Tromelin ou La Réunion. Les variations de la phénologie sont plus probables. Ces variations ont déjà été observées pour certaines populations de tortues marines en Méditerranée (Mazaris *et al.* 2008) et en Floride (Weishampel *et al.* 2004; Pike *et al.* 2006) avec une avancée de la date moyenne de ponte en réponse à une augmentation de la température de surface de la mer (TSM). Dans le SOOI, aucune évolution significative des saisons de ponte n'a été détectée sur les 20 dernières années. Cependant, à l'échelle régionale il existe une corrélation entre la TSM et la période du pic de ponte (Dalleau *et al.* 2012 ; Chapitre 2). Dans le cas des sites du Nord du Canal du Mozambique, exposés aux niveaux de TSM les plus élevés, le pic de ponte est proche de l'hiver austral, lorsque les températures sont les plus faibles (Lauret-Stepler *et al.* 2007). Pour ces sites de pontes, la capacité à s'adapter à une augmentation de température en décalant la date de ponte vers des mois plus froids sera donc limitée. Pour Europa et Tromelin dont le pic de ponte est en été austral, l'adaptation pourrait en revanche se faire en décalant le pic de ponte vers une période de l'année où les températures sont plus faibles. La question reste de savoir si la capacité de réponse au changement pourrait être assez rapide. L'un des facteurs clés étant la part de

plasticité phénotypique et celle de la réponse adaptative dans la modification de la période de ponte. Le fait que nous n'ayons pas observé de variations significatives sur les 20 dernières années ne suggérerait pas une réponse rapide face à ce changement (Chapitre 2).

Les variations de températures peuvent aussi affecter la disponibilité des ressources et par conséquent la dynamique des populations de tortues marines (Broderick *et al.* 2001; Chaloupka 2001; Chaloupka *et al.* 2008b). Dans le cas du SOOI, les sites d'alimentation de tortues vertes étant répartis en majorité le long d'un continuum au niveau des côtes est-africaines, on peut supposer une dispersion de proche en proche en fonction de la disponibilité des habitats adéquats (Chapitre 4, Section 2). L'étude de la fidélité des tortues marines aux sites d'alimentation et des facteurs qui l'influencent doit permettre de comprendre comment les tortues marines peuvent faire face à un changement de la distribution des ressources (Broderick *et al.* 2007).

Lors des phases océaniques, la température joue également un rôle important (Davenport 1997). Dans le cas des juvéniles qui dérivent vers des zones aux températures les plus faibles, tels que ceux d'Europa ou de La Réunion, le réchauffement climatique pourrait diminuer les taux de mortalité (Chapitre 3, Section 1). Les modifications des courants auront également un impact certain vu le rôle important qu'ils jouent dans le cycle de vie des tortues marines (Musick & Limpus 1997), et notamment dans la dispersion des nouveaux nés et la structuration des zones favorables à leur déplacement (Chapitre 3, Section1).

3.2. Les autres impacts régionaux des changements climatiques

D'autres conséquences prédites des changements climatiques sont la variation de la pluviométrie et l'augmentation des phénomènes climatiques exceptionnels, notamment dans l'océan Indien (IPCC. 2007). Or, l'humidité du nid joue un rôle important sur le succès d'émergence et sur le sex-ratio (Houghton *et al.* 2007). Dans le SOOI, en complément de la température, la pluviométrie est probablement un facteur qui explique l'existence d'un pic de ponte unique pour les sites de ponte du Nord du Canal du Mozambique (Chapitre 2). Les nombreux cyclones dans le SOOI ne sont pas sans conséquences, notamment sur la production de nouveau-nés (Pike & Stiner 2007; Van Houtan & Halley 2011). Les populations de Tromelin ou d'Europa dont le pic de ponte est en été austral sont les plus concernées. Sur l'île de La Réunion des nids ont dû être déplacés pour éviter qu'ils ne soient détruits lors de cyclones (Ciccione *et al.* 2008). Si ce type d'intervention est envisageable sur La Réunion, il n'est pas possible sur les autres sites de la zone du fait de leur isolement et du

nombre de nids impliqués. Les îles à superficie et élévation réduites telle que Tromelin sont particulièrement exposées car les cyclones les plus importants peuvent y provoquer la destruction de la quasi-totalité des nids. Couplée avec l'augmentation de la fréquence de ces phénomènes, l'élévation du niveau de la mer constitue une menace importante pour les tortues marines en dégradant à la fois les habitats de reproduction, mais aussi les habitats d'alimentation (Broderick *et al.* 2001).

3.3. Les menaces liées à la pêche hauturière dans l'espace océanique

Les prises accidentelles des pêcheries industrielles sont une préoccupation majeure à l'échelle mondiale pour l'ensemble de la mégafaune (Soykan *et al.* 2008) et les tortues marines sont particulièrement concernées (Wallace *et al.* 2010b). Dans le SOOI, ces dernières font l'objet de captures accidentelles par la majeure partie des engins de pêche hauturière dans la zone océanique (senne tournante océanique, palangre dérivante) (Bourjea *et al.* 2008).

Concernant la pêche à la senne tournante océanique, dans l'ensemble de l'océan Indien 250 tortues marines seraient capturées accidentellement en moyenne chaque année, dont près de 80% relâchées vivantes (Clermont *et al.* 2012). L'espèce la plus représentée est la tortue olivâtre, puis viennent la tortue imbriquée et la tortue verte, ces deux dernières étant les plus fréquemment capturées dans le Canal du Mozambique (Figure 57). Cette pêcherie représente donc une menace mineure pour les tortues vertes et caouannes dans le SOOI (Clermont *et al.* 2012).

L'impact sur la mégafaune marine de la pêche palangrière est en revanche un problème identifié à l'échelle mondiale (Lewison *et al.* 2004a). La tortue caouanne et la tortue luth sont les espèces les plus concernées, comme à Hawaï (Gilman *et al.* 2007) ou aux Açores (Ferreira *et al.* 2011). Dans le SOOI, la taille des flottilles palangrières nationales et leur impact respectif sur les populations de tortues marines sont variables. Concernant les palangriers réunionnais, la flotte de pêche est de petite taille (moins de 50 navires) et les taux de captures accidentels sont faibles (0,004 captures pour 1000 hameçons ; Miossec & Bourjea 2003). De plus, les individus capturés par cette flottille sont probablement et majoritairement originaires des sites de l'hémisphère Nord : plus de 60% des tortues caouannes immatures relâchées depuis l'île de La Réunion et suivies par satellite ont rejoint l'hémisphère Nord (Chapitre 3, Section 2). Les populations de tortues caouannes du Nord-ouest de l'océan Indien étant parmi les plus importantes (Rees *et al.* 2010) et les moins à risque (Figure 56 ; Table 25), l'impact de cette activité sur cette espèce est probablement limité (Chapitre 3, Section 2). En Afrique

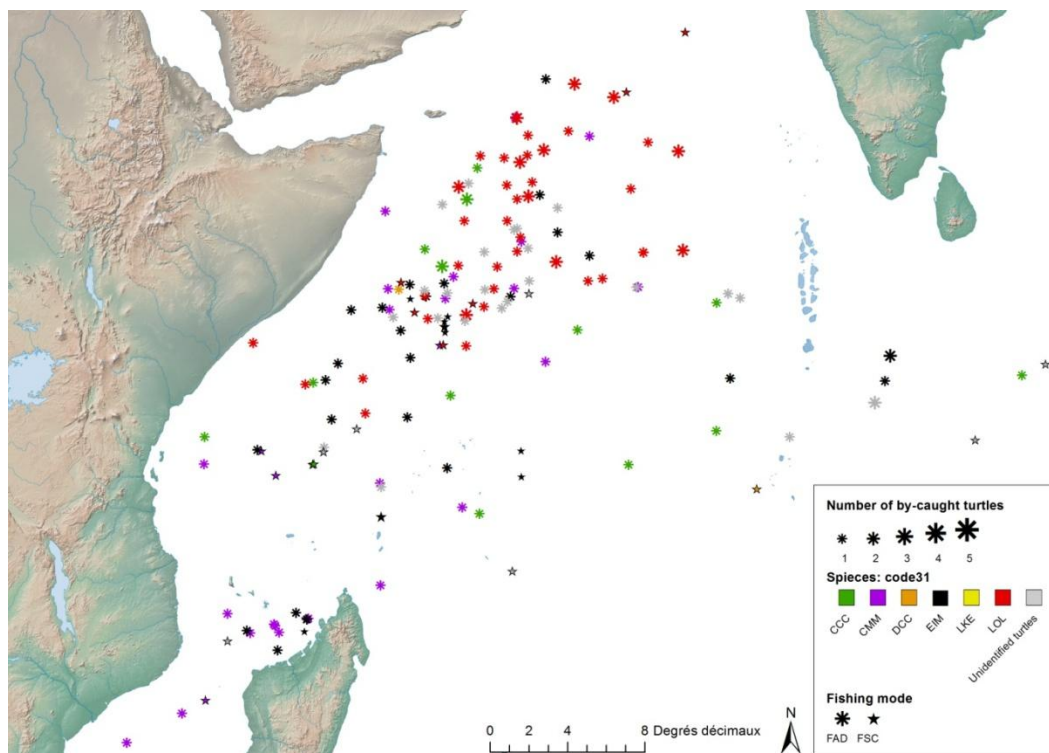


Figure 57 Emplacement des prises accessoires de tortues marines enregistrées par les observateurs des pêches sur les thoniers senneur français et espagnol pour les périodes 1995-1999 et 2003-2011(d'après Clermont *et al.* 2012).

du Sud, en revanche, les niveaux de prises accessoires par les palangriers (0,02 pour 1 000 hameçons) ont été avancés comme l'un des facteurs limitant la croissance des populations de tortues caouannes du SOOI (Petersen *et al.* 2009). Enfin, si l'on considère l'activité de pêche à la palangre dérivante à l'échelle du SOOI et plus généralement de l'océan Indien où sont déployés chaque année plusieurs centaines de millions d'hameçon (CTOI 2012), l'impact peut être considérable sur les tortues marines en milieu océanique. Par contre, peu de captures de tortues vertes adultes par palangre dérivante ont jusqu'à ce jour été répertoriées dans cette région du monde (Bourjea *et al.* 2008). La mise en évidence de couloirs migratoires océaniques pour les tortues vertes femelles dans le SOOI, notamment dans le Nord du Canal du Mozambique (Chapitre 4, Section 1), ne justifie donc pas de mesures de gestion particulières (*e.g.* fermeture spatio-temporelle de zones de pêche) de la part des organismes régionaux de gestion des pêches (ORGP) comme la Commission des thons de l'Océan Indien (CTOI) pour cette pêcherie.

3.4. Les menaces liées à la pêche côtière dans l'espace néritique

Outre les prises accidentelles des pêcheries hauturières dans la zone océanique, les prises accessoires, accidentelles et directes de tortues marines dans le SOOI par les pêcheries industrielles (chalutiers) et artisanales (filets maillants, sennes de plage, harpons,...) sont potentiellement l'une des principales causes de mortalité des immatures et des adultes dans la zone néritique. A titre d'exemple, sur 97 tortues vertes suivies par satellite en moyenne pendant 75 jours (Projets Ifremer/Kélonia), cinq individus ont été capturés ou pris dans un filet de pêche artisanal dans quatre pays différents (Kenya, Tanzanie, Les Comores et Madagascar). Ramené au nombre de tortues vertes dans la région et à leur durée de vie estimée à environ 50 ans (Seminoff 2002), l'impact de ces activités de pêche est potentiellement alarmant.

La pêche au chalut est une menace importante pour les tortues marines et surtout la tortue verte (National Research Council 1990). Or, les côtes du Mozambique, de la Tanzanie et de Madagascar (nord et ouest) réputées pour être des sites de pêche au chalut ciblant les crevettes, hébergent les principaux sites d'alimentation des tortues vertes immatures et adultes (Chapitre 4, Section 1) et servent de couloirs migratoires côtiers importants pour les tortues vertes (au moins les femelles ; Chapitre 4, Section 2). Dans le SOOI, des taux importants de captures accidentelles ont également été enregistrés par le passé le long des côtes est-africaines, (Fennessy *et al.* 2008) comme au Mozambique (1 000 individus par an ; (Gove *et al.* 2001), en Tanzanie (Muir 2005) et au Kenya (Mueni & Mwangi 2001). Cependant, un dispositif d'exclusion des tortues marines (TED ; Turtle Excluder Device) a été développé et appliqué mondialement depuis quelques années. Il réduit de manière importante les captures accidentelles (Broadhurst 2000). En 2005, à Madagascar, ce dispositif a été adopté par l'ensemble des navires de la flotte et le nombre de captures accidentelles sur la côte Ouest serait passé d'environ 150 captures à moins de deux captures par an (Hough & Marin 2009). La généralisation de l'utilisation de ce dispositif à l'ensemble des navires de la région permettrait de réduire considérablement l'impact de ce type de pêche (Bourjea *et al.* 2008), particulièrement si elle cible des navires opérant au niveau des principaux sites d'alimentation et le long des couloirs migratoires côtiers (Chapitre 4). De tels résultats doivent être exploités par des ORGP telle que le SWIOFC (South West Indian Ocean Fishery Commission) pour mettre en place des mesures de gestion efficaces dans ces zones.

Concernant les pêches artisanales et les prises directes, l'évaluation des prises et de l'impact sur les tortues marines n'est pas sans poser certaines difficultés logistiques, particulièrement

dans les pays en développement (Soykan *et al.* 2008; Moore *et al.* 2010). A Madagascar, les prises de tortues marines sont issues d'une tradition, chez les pêcheurs Vezo notamment et elles sont parfois un moyen essentiel de subsistance (Rakotonirina 2011). Les études les plus récentes estiment les prises directes de tortues marines entre 10 000 et 20 000 par an uniquement le long de la côte ouest de l'île, essentiellement dans la zone néritique (Rakotonirina & Cooke 1994; Humber *et al.* 2010). Ces prises directes, qui portent aussi bien sur des immatures que des adultes, sont constituées en grande majorité (ca. 90%) de tortues vertes et dans une moindre mesure de tortues imbriquées (Humber *et al.* 2010). La région de Tuléar au sud-ouest concentre l'essentiel des captures (Figure 58). Les juvéniles qui s'établissent dans cette zone sont potentiellement issus de l'ensemble des sites de ponte du SOOI (Chapitre 3, Section 1) mais les adultes d'Europa sont ceux qui fréquentent préférentiellement cette région (Chapitre 4, Section 1). La protection de ces sites d'alimentation est donc une préoccupation plus particulière pour les tortues nidifiant sur Europa (Chapitre 4, Section 2). La prise directe de tortues marines est également courante le long des côtes est-africaine. En Tanzanie, au voisinage de la seule île de Mafia, entre 1 000 et 2 000 individus sont capturés chaque année (Muir 2005). Au Kenya, la baisse du rendement de la pêche artisanale suite à une surexploitation des ressources, s'est faite au dépend des tortues marines qui sont ainsi de plus en plus ciblées (Okemwa *et al.* 2004). Face à cette menace majeure, l'évaluation de l'impact des pêcheries artisanales sur les populations de tortues marines, vertes en particulier, devrait devenir une priorité de gestion dans la région. Il existe encore peu de données dans le SOOI pour évaluer l'impact de ces activités au niveau régional alors que ces connaissances sont nécessaires à la mise en place de plans de conservation efficaces (Shanker & Pilcher 2003; Wallace *et al.* 2010a).

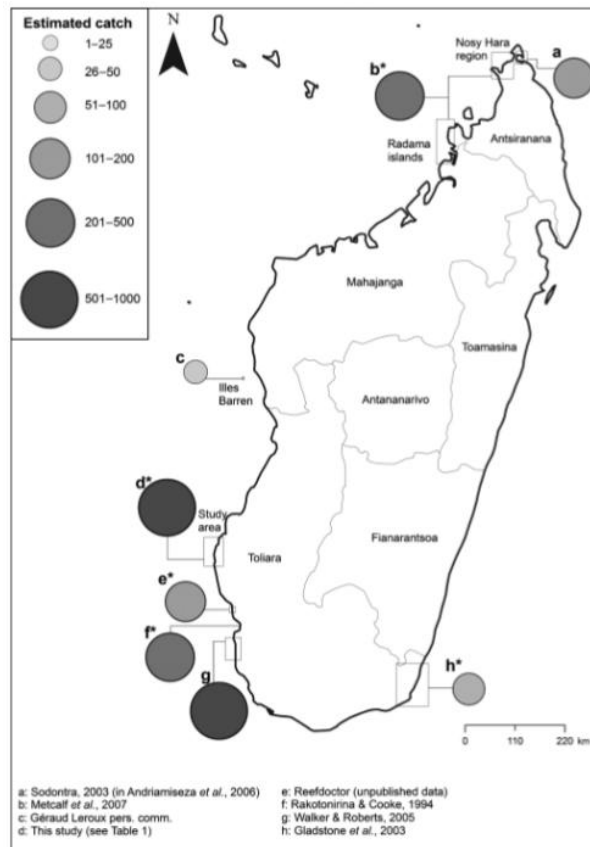


Figure 58 Report de prises directes de tortues marines par les pêches artisanales autour de Madagascar (d'après Humber *et al.* 2010).

4. Un futur idéal : un réseau de gestion régional

Ce travail de thèse a permis de contribuer à une meilleure connaissance de l'écologie spatiale des tortues marines dans le SOOI qui est essentiellement gouvernée à l'échelle régionale par un paysage dynamique dont les plus importants facteurs sont la température, l'hydrodynamisme et la distribution des ressources. La température de surface de la mer semble gouverner la phénologie de la reproduction (Chapitre 2) et le développement et la survie des juvéniles (Chapitre 3). De même, les courants océaniques engendrent des patrons régionaux de dérives des juvéniles (Chapitre 3, Section 1). La distribution des ressources détermine les conditions de recrutement des juvéniles (Chapitre 3, Section 1) et fait apparaître des couloirs migratoires régionaux dominants (Chapitre 3, Section 2 ; Chapitre 4, Section 2). Les changements ou perturbations de ce paysage sont donc susceptibles d'affecter l'ensemble des populations à l'échelle régionale (Chapitre 5).

Dans ce paysage régional existent néanmoins de nombreuses particularités locales. La région héberge à la fois des populations nidifiantes parmi les plus importantes du monde mais aussi

des populations à faible effectif (Chapitre 1). La phénologie de la reproduction varie à travers la région le long de gradients de température de surface de la mer (Chapitre 2). Les taux de mortalité des juvéniles seraient très dépendant du site de naissance (Chapitre 3, Section 1). Certaines zones d'alimentation et couloirs migratoires sont côtoyées par des adultes issus d'une forte diversité de sites de ponte (Chapitre 4). Finalement, toutes les populations ne sont pas égales face au risque et ne sont pas exposées aux mêmes menaces de la même manière (Chapitre 5).

Particularités locales et patrons régionaux forment un seul et même système qu'il importe d'étudier, de gérer et de conserver dans son ensemble. Les solutions de gestion efficaces doivent considérer ces particularités locales tout en les intégrant dans une approche régionale. Si les exemples d'actions locales de protection comme sur les îles Eparses (Lauret-Stepler *et al.* 2007), aux Seychelles (Mortimer *et al.* 2011b) ou en Afrique du Sud (Nel *et al.* 2013) portent leurs fruits et doivent être pérennisées, une gestion régionale intégrée des populations de tortues marines tout au long du cycle de vie est nécessaire pour consolider ces mesures et préserver ces espèces. Les connaissances sur l'écologie spatiale de la tortue verte dans le SOOI acquises grâce à ce travail de thèse constituent un outil d'aide à la décision à la disposition des décideurs et gestionnaires. Les résultats des études menées soulignent que les actions locales de préservation doivent être consolidées par des mesures régionales. Il convient de s'affranchir des barrières géopolitiques pour mettre en place une réelle stratégie de conservation régionale s'appuyant notamment sur le mémorandum d'accord sur la conservation et la gestion des tortues marines et de leurs habitats de l'océan Indien et de l'Asie du Sud-est (MoU 2001). Ce MoU incite les pays de la région à mettre en place des plans de conservation nationaux standardisés et concertés. Chaque acteur local doit être concerné et œuvrer, avec les moyens dont il dispose, dans le sens d'une collaboration ou mieux d'une entraide pour assurer une protection au niveau régional d'un patrimoine commun à l'ensemble des pays de la région.

La conservation de ce patrimoine commun que représente les tortues marines est face à un véritable défi : créer un réseau régional opérationnel qui permette d'optimiser les chances de survie d'une tortue marine qui fréquente plusieurs zones économiques exclusives durant sa phase juvénile, partage son site de reproduction et d'alimentation entre deux pays, et traverse lors de ses migrations de multiples frontières.

ANNEXES

CHAPITRE 2. VARIABILITE SPATIALE DE LA PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE LA TORTUE VERTE

Appendix 1. Performance of interpolation methods for the nesting crawls' time series

We tested our interpolation method by comparing its predictive power with three additional methods: (1) sampling randomly in the range of the time series, (2) sampling randomly from the values neighbouring the missing data, (3) interpolating linearly between the values neighbouring the missing data. To assess the predictive power of the method we randomly removed 20% of the values of each time series and we compared the predicted values of each method to the known values. As a comparison measurement, we used the mean absolute deviation indices (MAD), *i.e.* the mean of the absolute difference between the predicted and the exact values. To allow comparison between time series the MAD was scaled by the overall mean value of the time series. We studied the influence of the size of the missing data by increasing the number of consecutive missing values removed from 1 to 90 by step of 5 (19 levels). For the four interpolation methods, the 21 sites and the 19 levels of consecutive missing values, we ran 100 simulations and we computed the mean, the 0.975 and the 0.025 confidence intervals of the scaled MAD.

Simulation results are presented in Figure A - 1 and Figure A - 2. All interpolation methods performed relatively well with the exception of the method sampling randomly in the range of the time series that did not account for neighbouring values ($2.840 < \text{MAD} < 3.734$; see Figure A - 1). Linear interpolation was the method with the lowest deviation to the exact values ($0.384 < \text{MAD} < 0.601$; see Figure A - 2). Linear interpolation with Poisson sampling performance was intermediate ($0.463 < \text{MAD} < 0.684$; see Figure A - 2). Method of sampling from neighbouring values had the largest deviation among the interpolation methods that takes into account the neighbouring values ($0.519 < \text{MAD} < 0.859$; see Figure A - 2). While linear interpolation was the best method in term of predictive power, this method introduces a strong artificial autocorrelation and do not reflect the stochasticity of the time series. Based on the fact that MAD range between linear with and without and Poisson sampling were both very low, we therefore chose to use linear interpolation with Poisson sampling as it appears to be the best trade-off in term of prediction power and stochasticity.

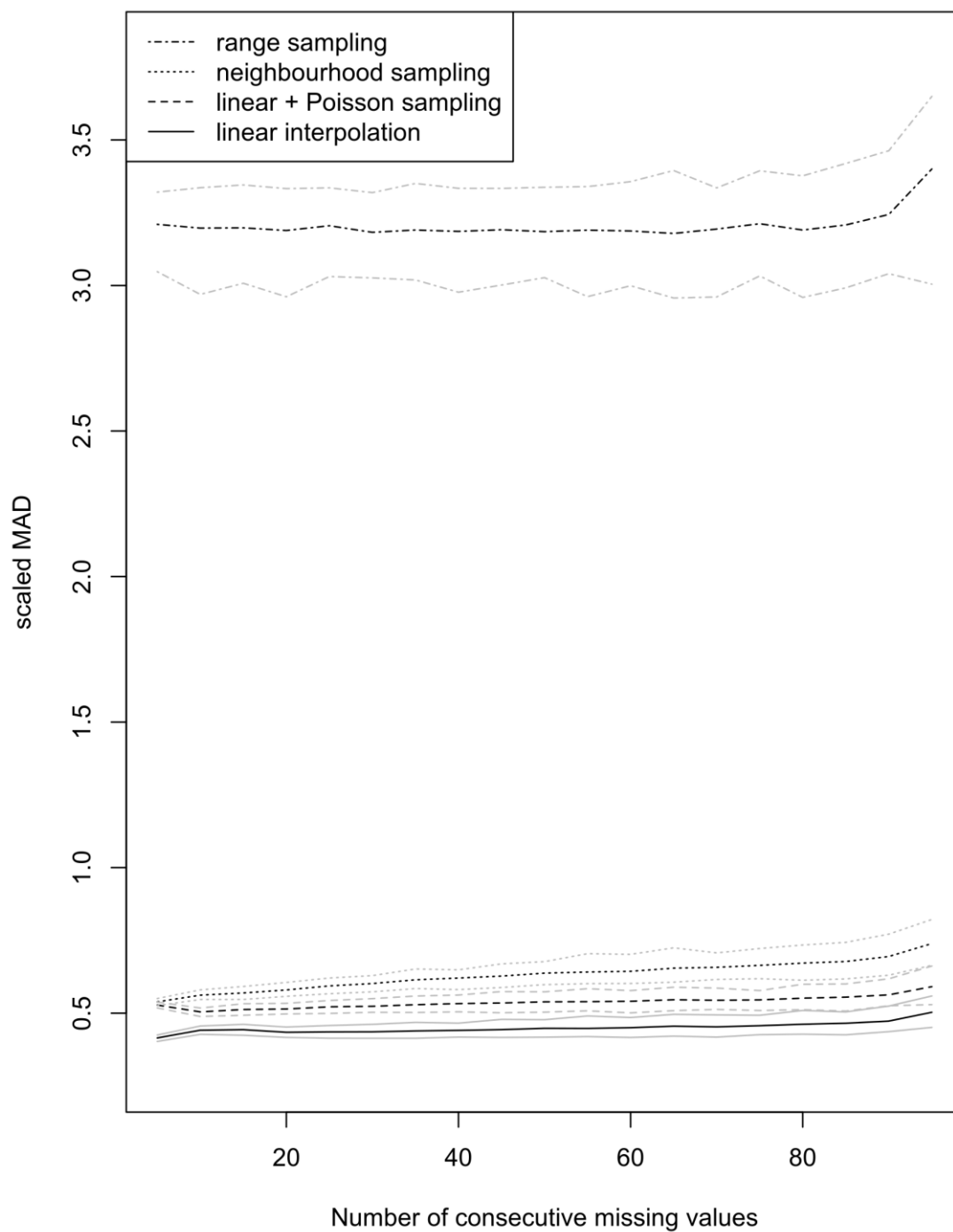


Figure A - 1 Comparison of interpolation methods.

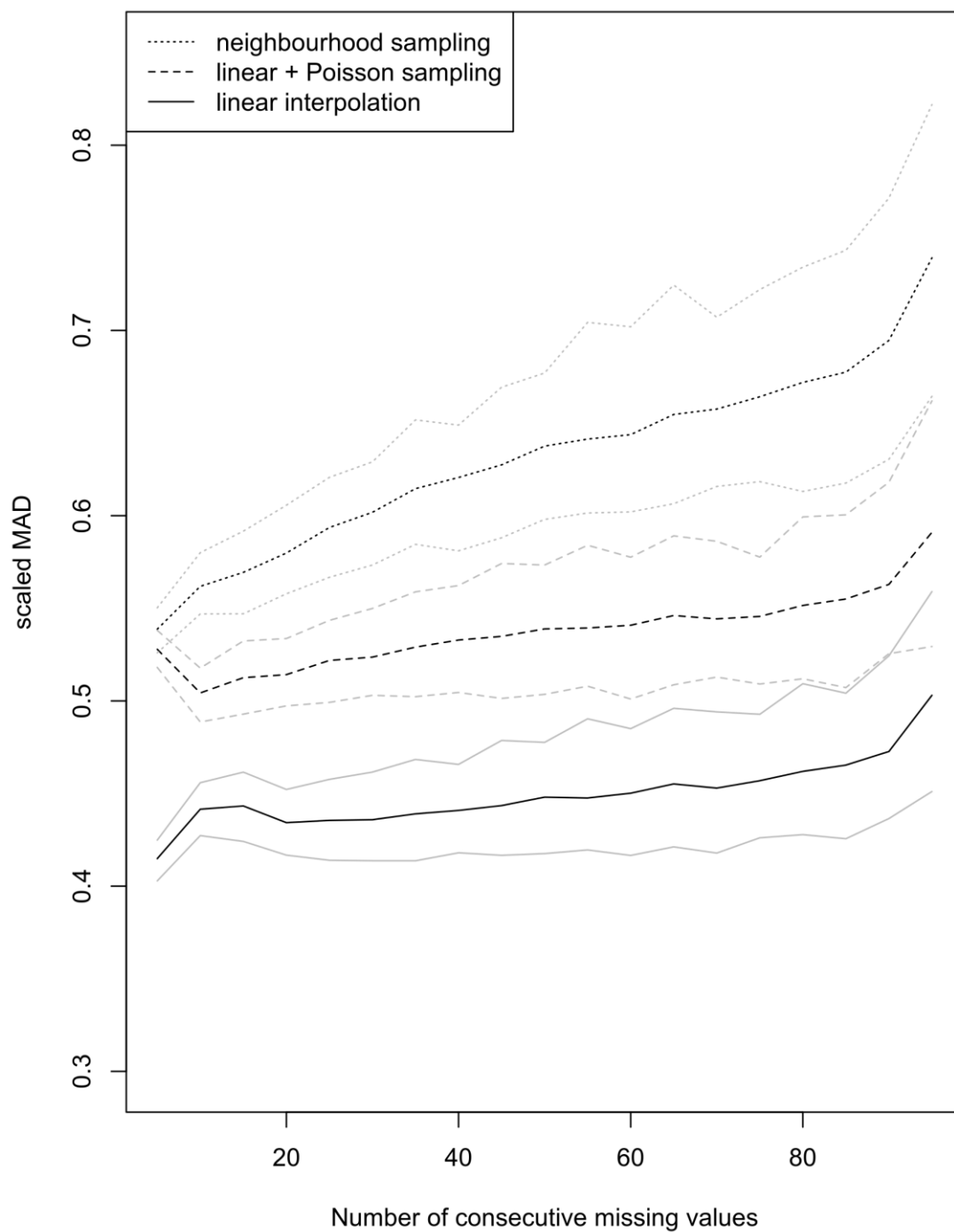


Figure A - 2 Partial view of comparison of interpolation methods.

CHAPITRE 3. DYNAMIQUE SPATIALE DES JUVENILES DE DEUX ESPECES DE TORTUES MARINES

SECTION 1. ETUDE DE LA DERIVE DES JUVENILES OCEANIQUES PAR MODELISATION

Annexe 2 : Dérive des juvéniles depuis Europa

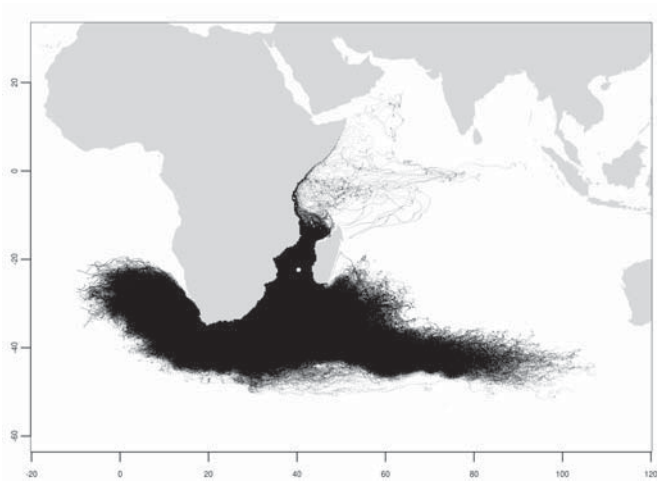


Figure B - 1: **Trajectoires.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponté “Europa”.

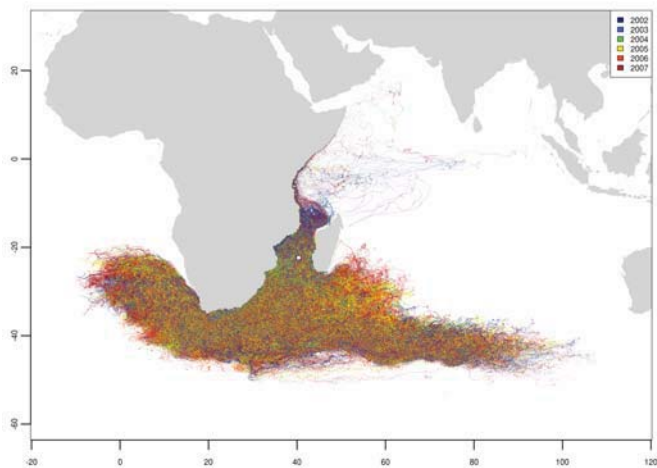


Figure B - 2: **Année de lâcher.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponté “Europa” selon l’année du lâcher.

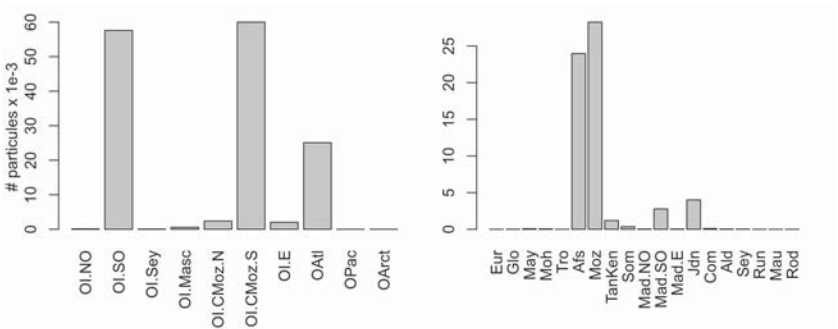


Figure B - 3: **Fréquentation spatiale.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite). Il s’agit du nombre de particules ayant visité cette zone au moins une fois au cours de la simulation de dérive.

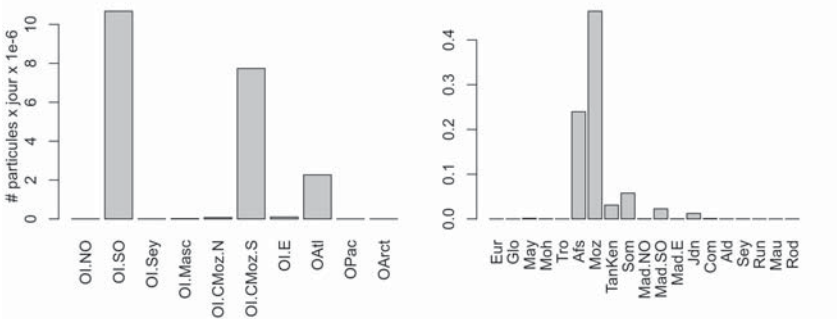


Figure B - 4: **Fréquentation spatiale.** Le temps de résidence de 60000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite). Il correspond au total du nombre de jours par particules passé dans une zone donnée sur la durée de la simulation de dérive.

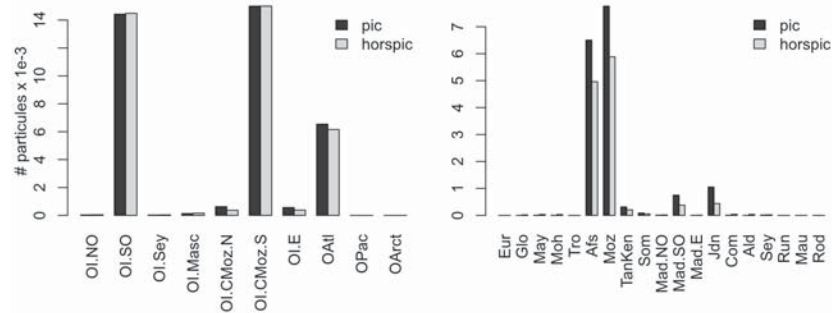


Figure B - 5: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite) de 30000 particules en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

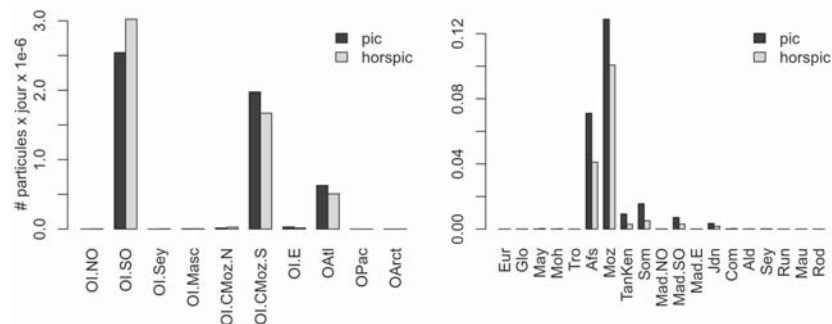


Figure B - 6: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Temps de résidence de 30000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite) en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

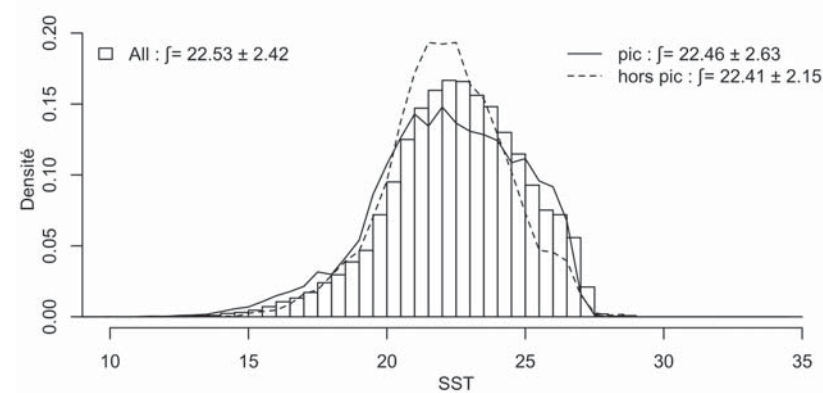


Figure B - 7: **Température de surface.** L'histogramme montre la distribution de la température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

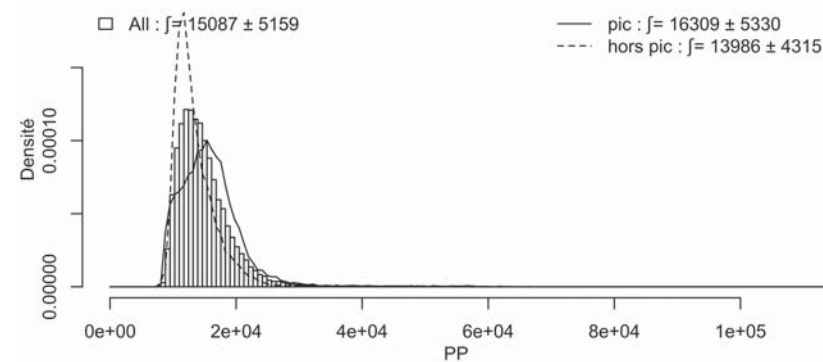


Figure B - 8: **Production primaire.** L'histogramme montre la distribution de la production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

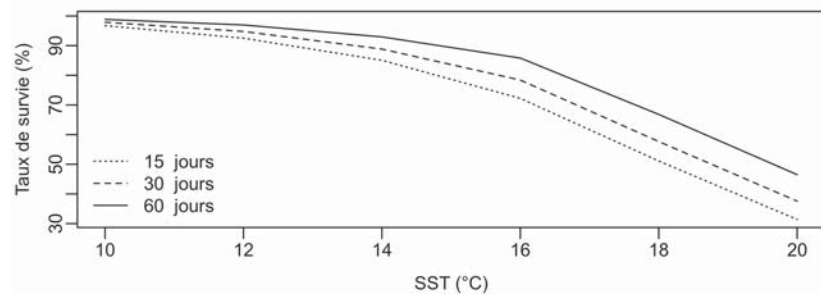


Figure B - 9: **Survie.** Taux de survie pour 60000 particules au départ du site de pont "Europa" en fonction de la durée d'exposition (15, 30 et 60 jours) en dessous d'un seuil de température de surface (10 à 20°C).

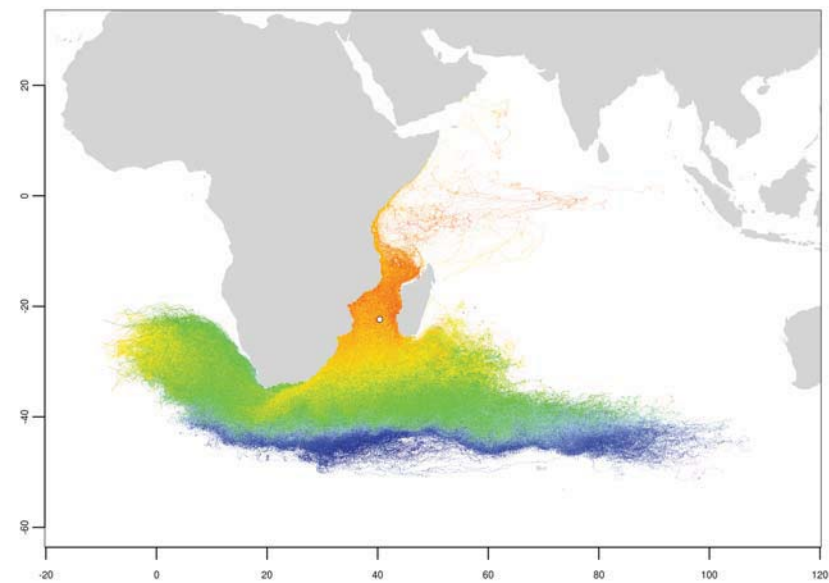


Figure B - 10: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

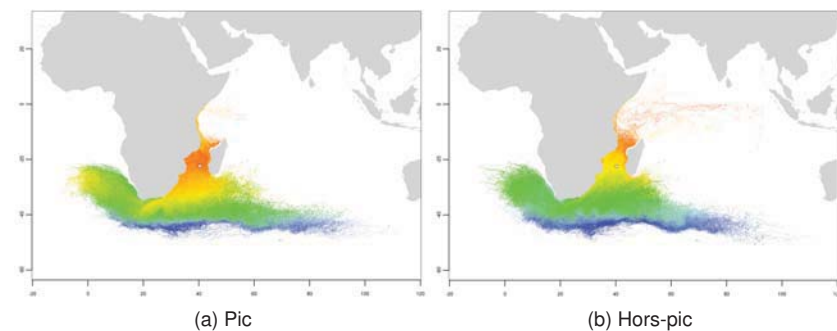


Figure B - 11: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

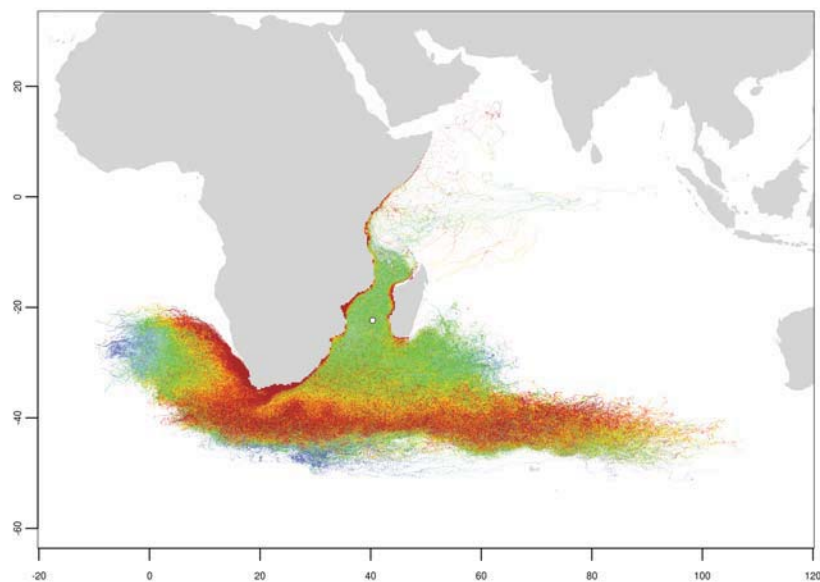


Figure B - 12: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

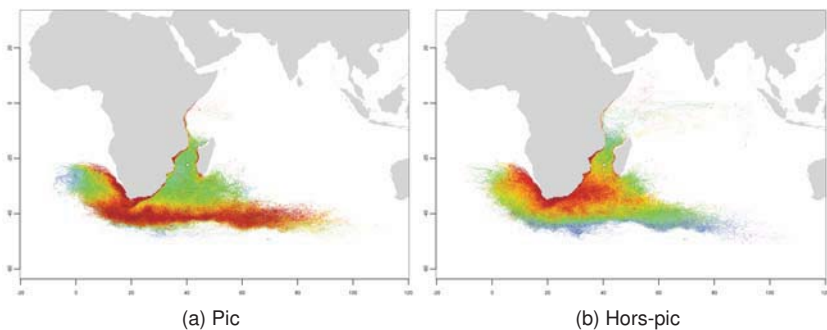


Figure B - 13: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

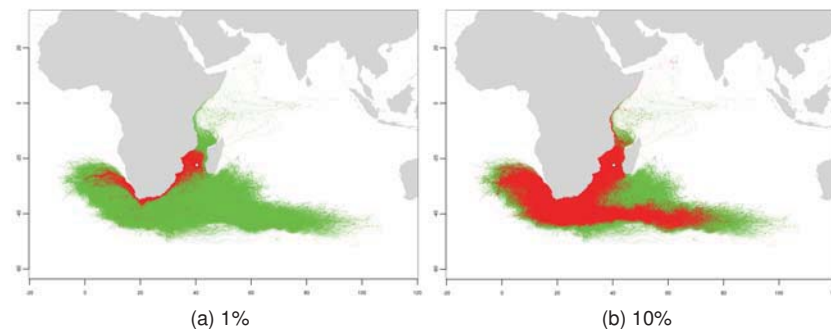


Figure B - 14: **Production Primaire maximale.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire (en rouge) est maximale pour 600 particules (1%) et 6000 particules (10%) en comparaison aux trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences (en vert).

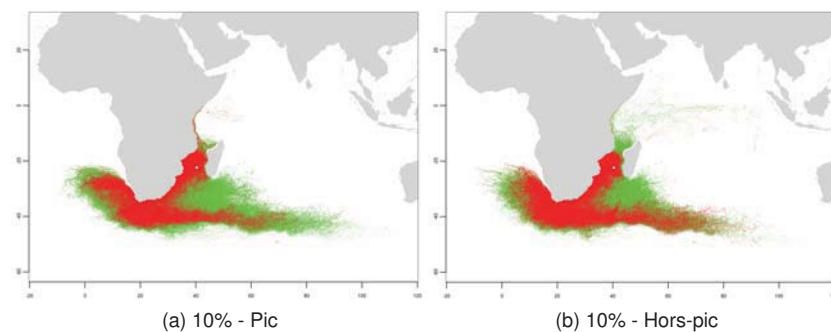


Figure B - 15: **Production Primaire maximale et saisonnalité.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire est maximale (en rouge) pour 1500 particules (10%) relâchées pendant (à gauche) et en dehors (à droite) du pic de ponte en comparaison aux trajectoires de 15000 particules relâchées de manière uniforme durant les mêmes périodes respectives (en vert).

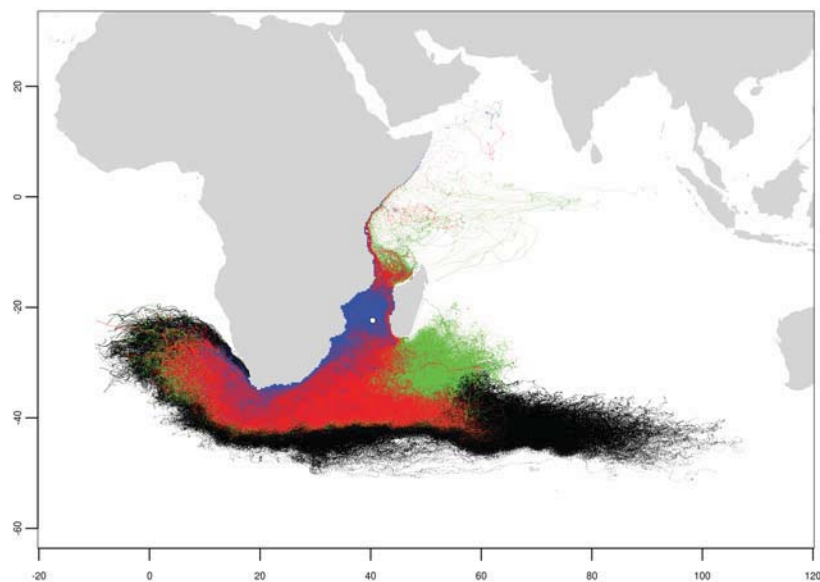


Figure B - 16: **Température de Surface et Production primaire.** Représentation des trajectoires optimales des particules au départ du site "Europa" :

- Trajectoire des 600 particules (1%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en bleu)
- Trajectoire des 6000 particules (10%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en rouge et en bleu)
- Trajectoire des particules n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en vert, en rouge et en bleu)
- Trajectoires des particules exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en noir)

Annexe 3 : Dérive des juvéniles depuis Glorieuses

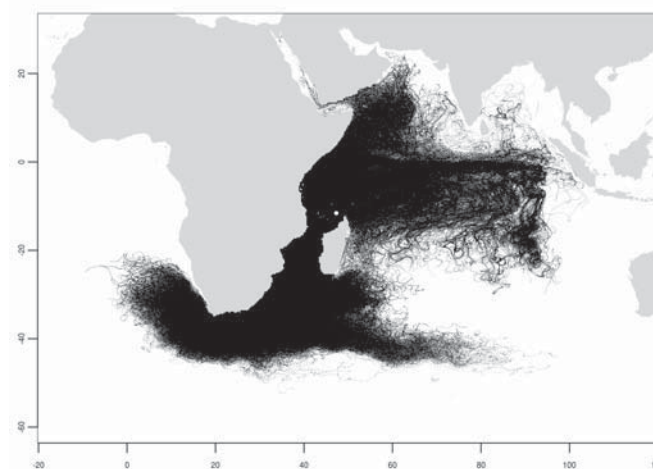


Figure B - 1: **Trajectoires.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponton "Glorieuses".

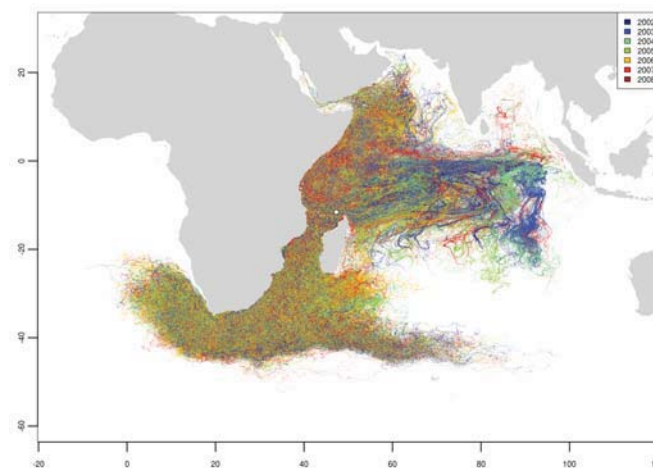


Figure B - 2: **Année de lâcher.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponton "Glorieuses" selon l'année du lâcher.

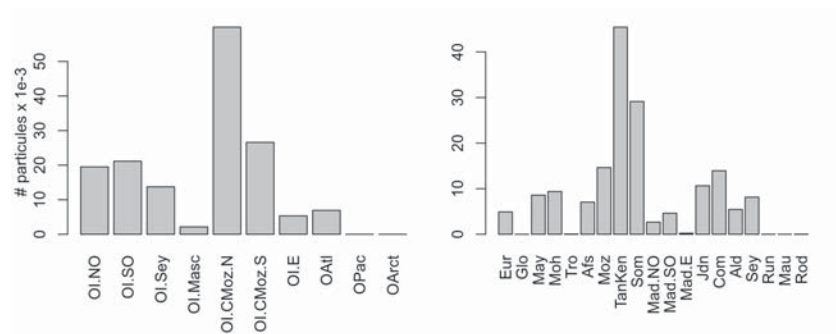


Figure B - 3: **Fréquentation spatiale.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite). Il s'agit du nombre de particules ayant visité cette zone au moins une fois au cours de la simulation de dérive.

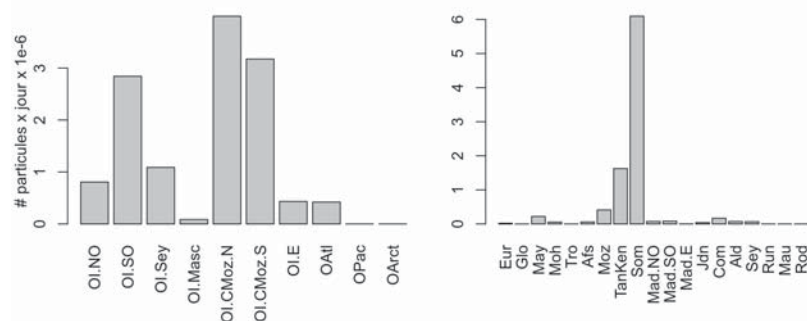


Figure B - 4: **Fréquentation spatiale.** Le temps de résidence de 60000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite). Il correspond au total du nombre de jours par particules passé dans une zone donnée sur la durée de la simulation de dérive.

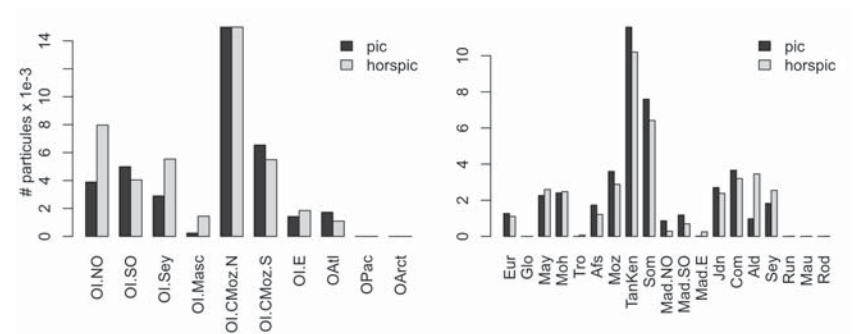


Figure B - 5: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite) de 30000 particules en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

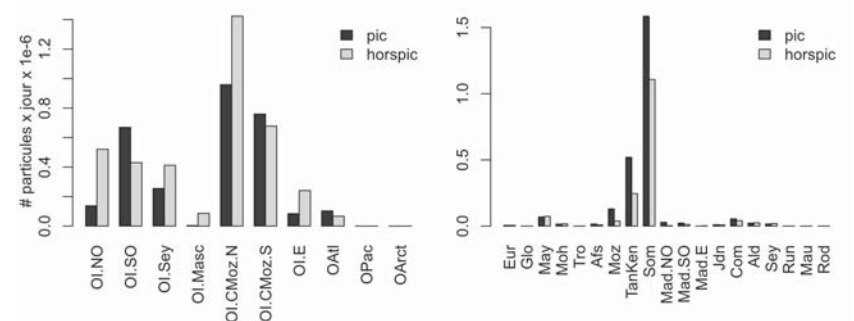


Figure B - 6: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Temps de résidence de 30000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite) en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

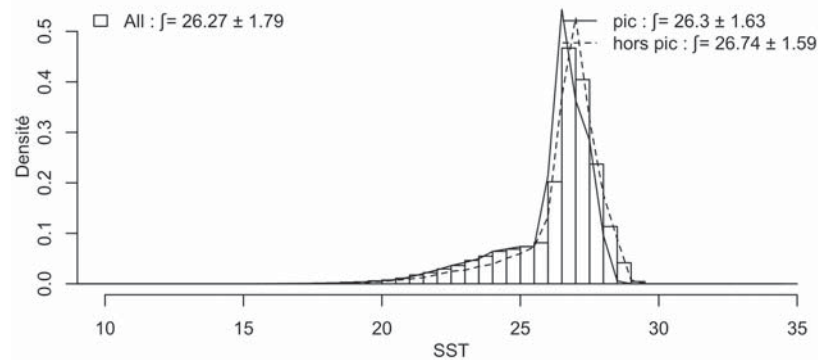


Figure B - 7: **Température de surface.** L'histogramme montre la distribution de la température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

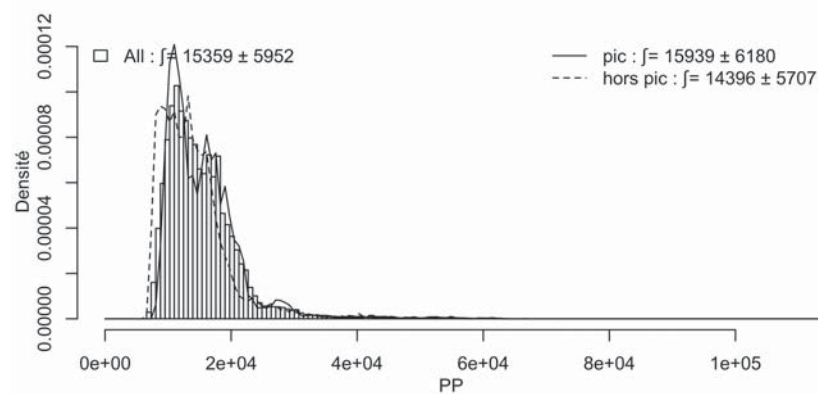


Figure B - 8: **Production primaire.** L'histogramme montre la distribution de la production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

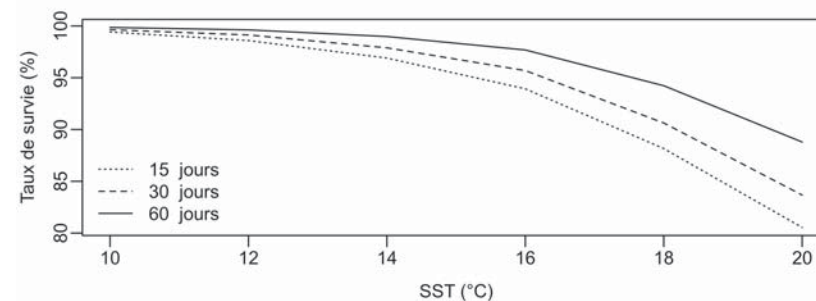


Figure B - 9: **Survie.** Taux de survie pour 60000 particules au départ du site de ponté "Glorieuses" en fonction de la durée d'exposition (15, 30 et 60 jours) en dessous d'un seuil de température de surface (10 à 20 °C).

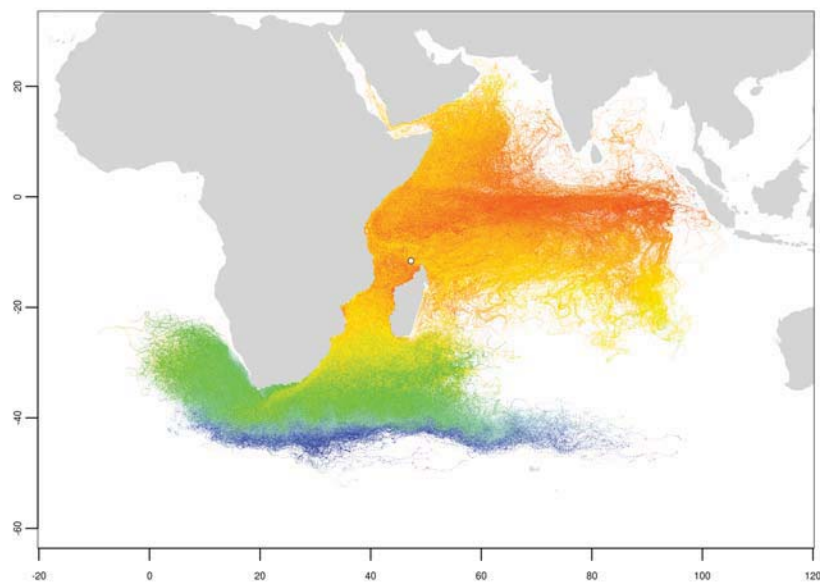


Figure B - 10: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

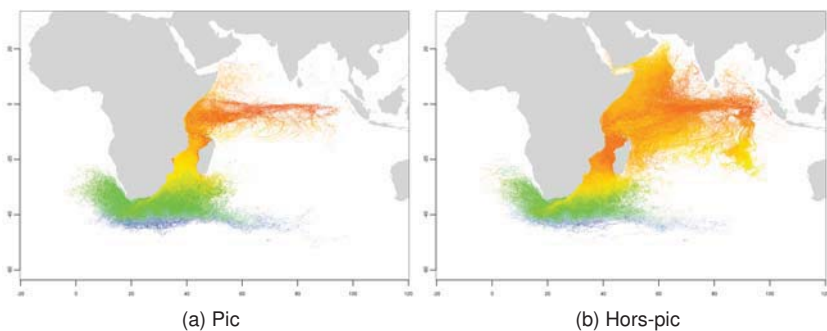


Figure B - 11: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

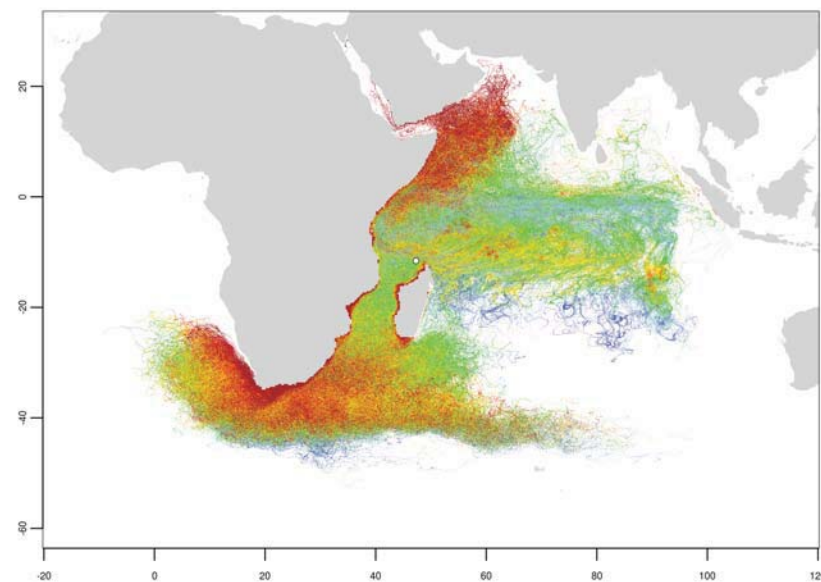


Figure B - 12: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

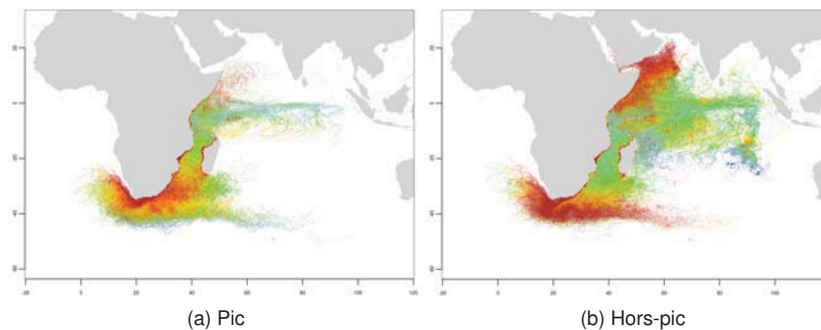


Figure B - 13: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

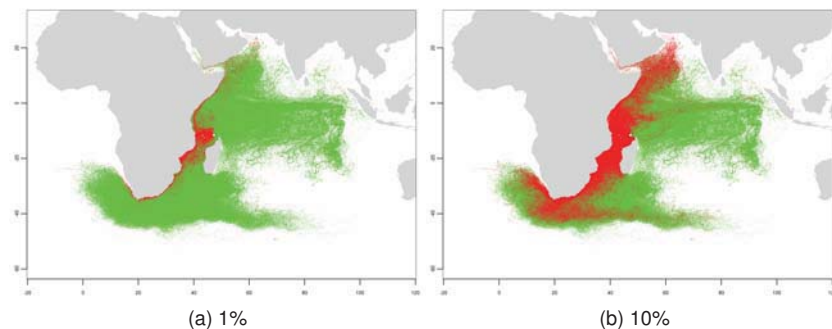


Figure B - 14: **Production Primaire maximale.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire (en rouge) est maximale pour 600 particules (1%) et 6000 particules (10%) en comparaison aux trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences (en vert).

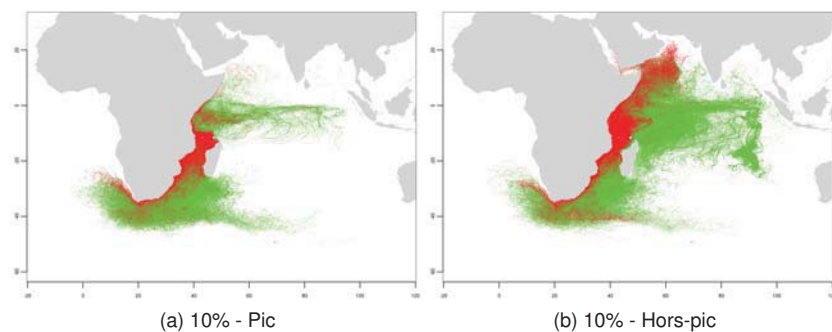


Figure B - 15: **Production Primaire maximale et saisonnalité.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire est maximale (en rouge) pour 1500 particules (10%) relâchées pendant (à gauche) et en dehors (à droite) du pic de ponte en comparaison aux trajectoires de 15000 particules relâchées de manière uniforme durant les mêmes périodes respectives (en vert).

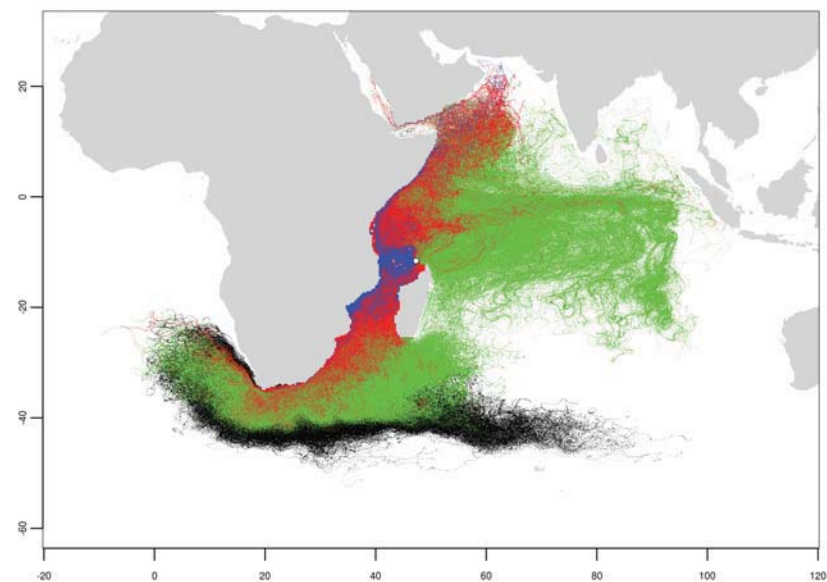


Figure B - 16: **Température de Surface et Production primaire.** Représentation des trajectoires optimales des particules au départ du site "Glorieuses" :

- Trajectoire des 600 particules (1%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en bleu)
- Trajectoire des 6000 particules (10%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en rouge et en bleu)
- Trajectoire des particules n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en vert, en rouge et en bleu)
- Trajectoires des particules exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en noir)

Annexe 4 : Dérive des juvéniles depuis Tromelin

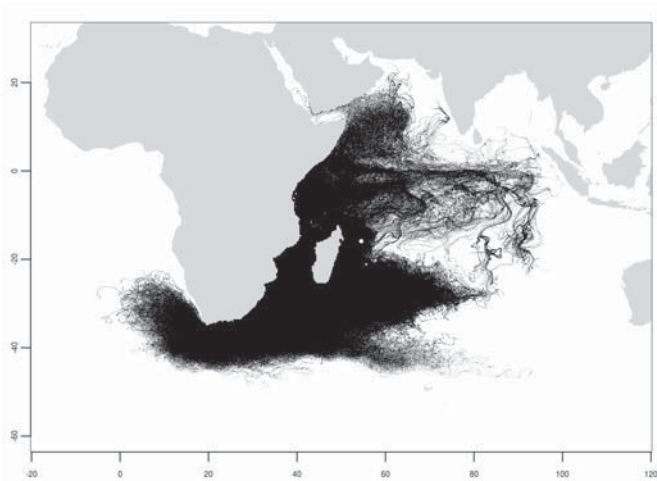


Figure B - 1: **Trajectoires.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte “Tromelin”.

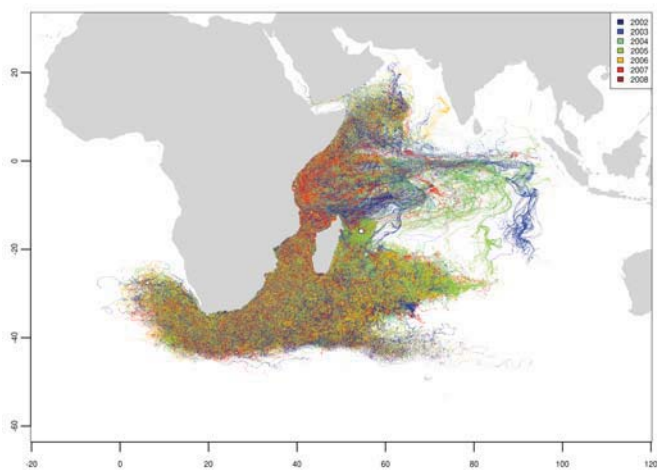


Figure B - 2: **Année de lâcher.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte “Tromelin” selon l’année du lâcher.

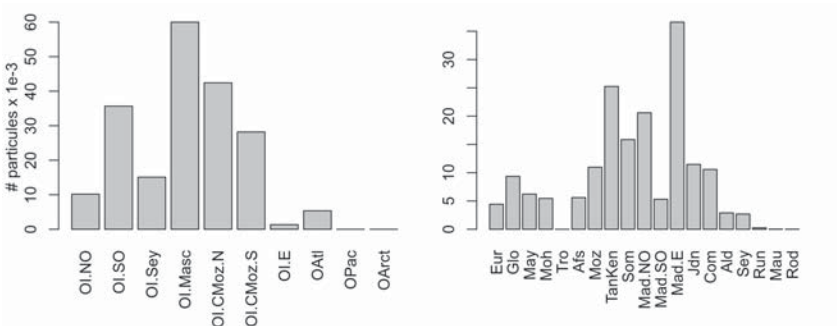


Figure B - 3: **Fréquentation spatiale.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite). Il s’agit du nombre de particules ayant visité cette zone au moins une fois au cours de la simulation de dérive.

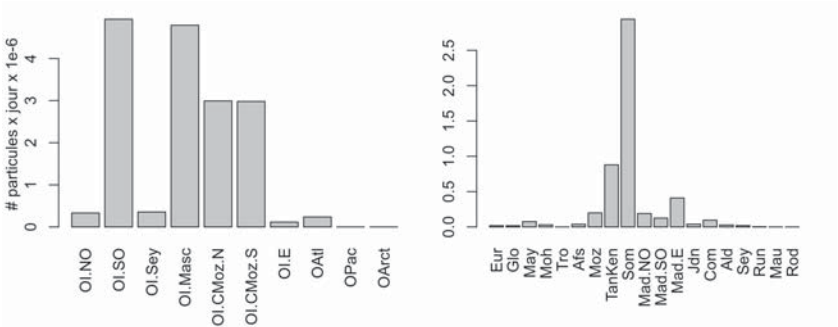


Figure B - 4: **Fréquentation spatiale.** Le temps de résidence de 60000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite). Il correspond au total du nombre de jours par particules passé dans une zone donnée sur la durée de la simulation de dérive.

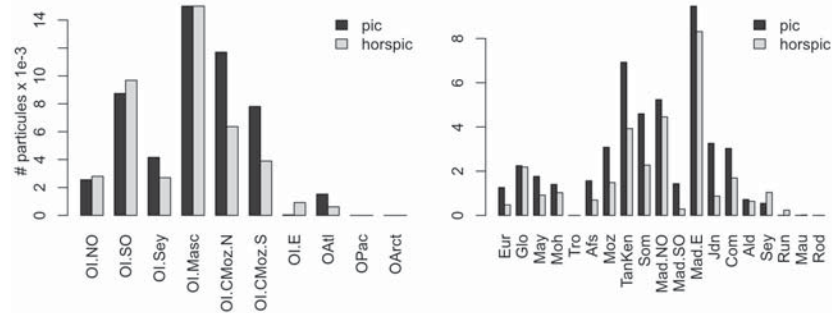


Figure B - 5: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite) de 30000 particules en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

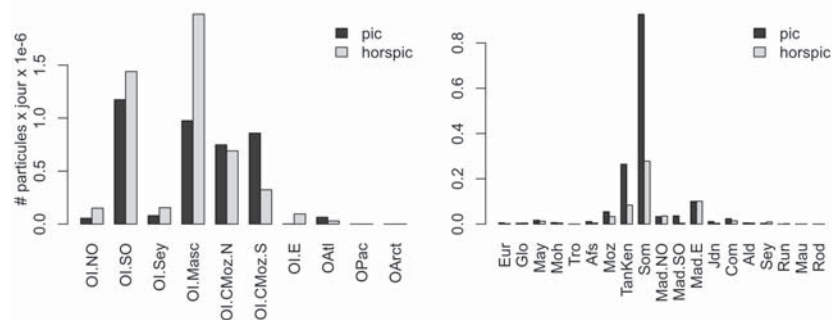


Figure B - 6: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Temps de résidence de 30000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite) en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

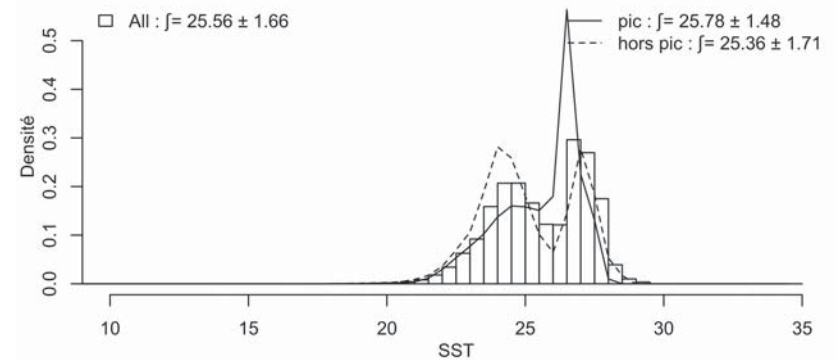


Figure B - 7: **Température de surface.** L'histogramme montre la distribution de la température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

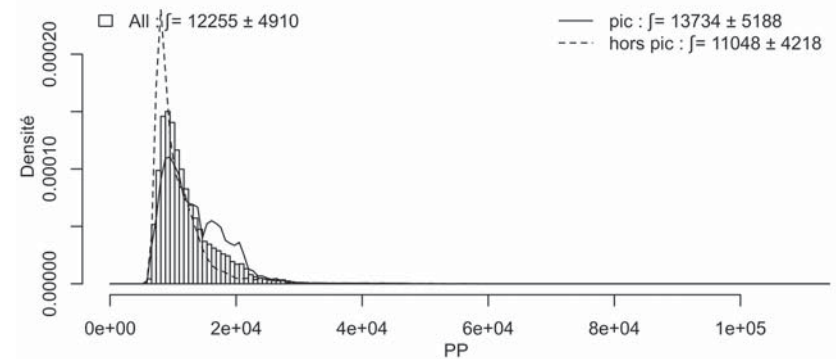


Figure B - 8: **Production primaire.** L'histogramme montre la distribution de la production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

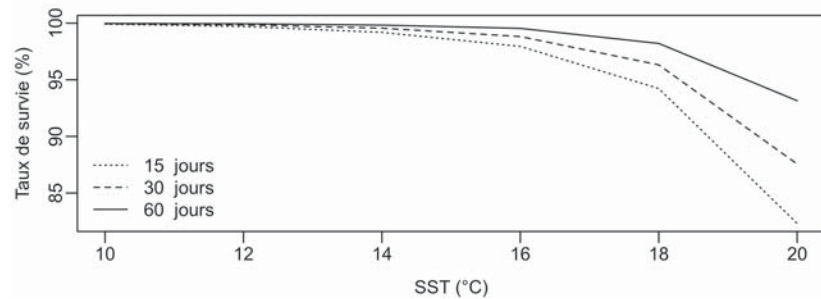


Figure B - 9: **Survie.** Taux de survie pour 60000 particules au départ du site de pont "Tromelin" en fonction de la durée d'exposition (15, 30 et 60 jours) en dessous d'un seuil de température de surface (10 à 20°C).

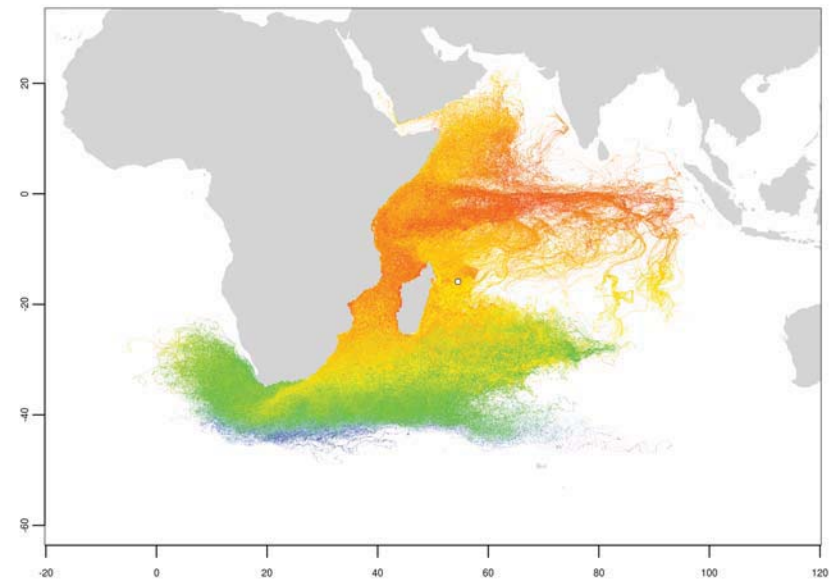


Figure B - 10: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

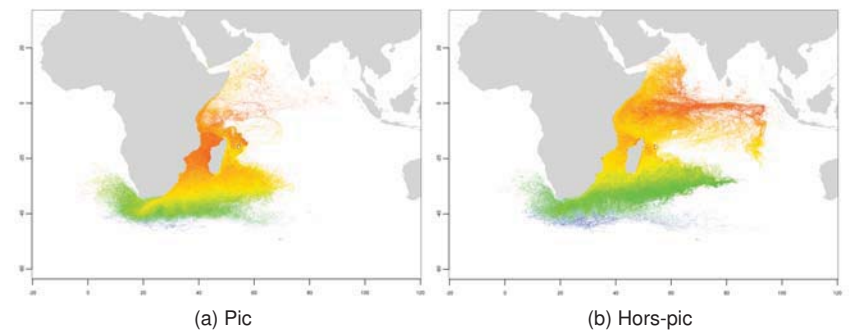


Figure B - 11: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

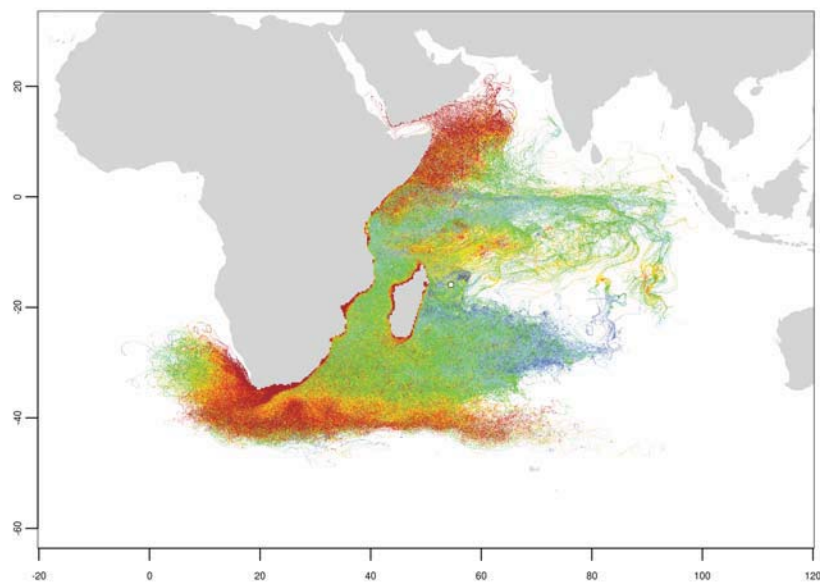


Figure B - 12: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

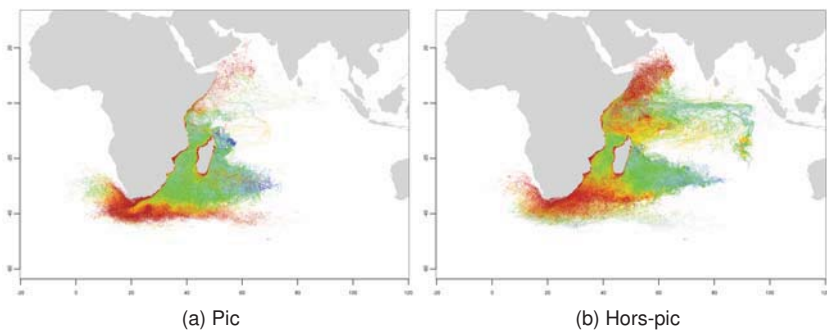


Figure B - 13: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

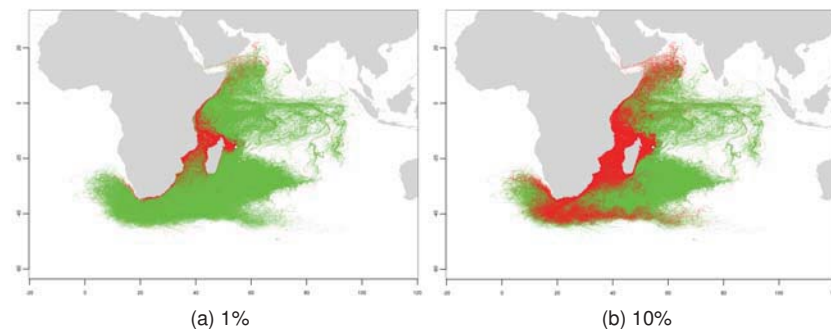


Figure B - 14: **Production Primaire maximale.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire (en rouge) est maximale pour 600 particules (1%) et 6000 particules (10%) en comparaison aux trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences (en vert).

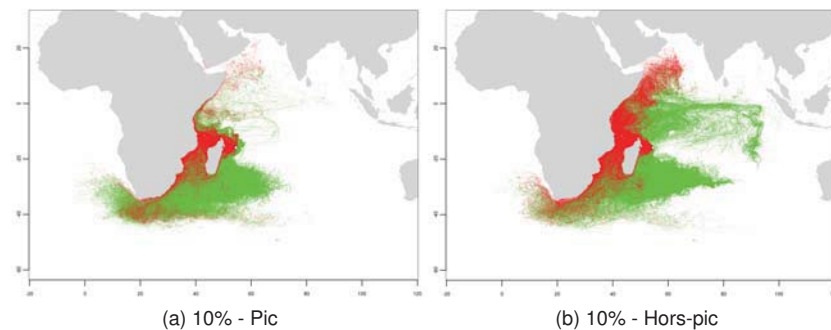


Figure B - 15: **Production Primaire maximale et saisonnalité.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire est maximale (en rouge) pour 1500 particules (10%) relâchées pendant (à gauche) et en dehors (à droite) du pic de ponte en comparaison aux trajectoires de 15000 particules relâchées de manière uniforme durant les mêmes périodes respectives (en vert).

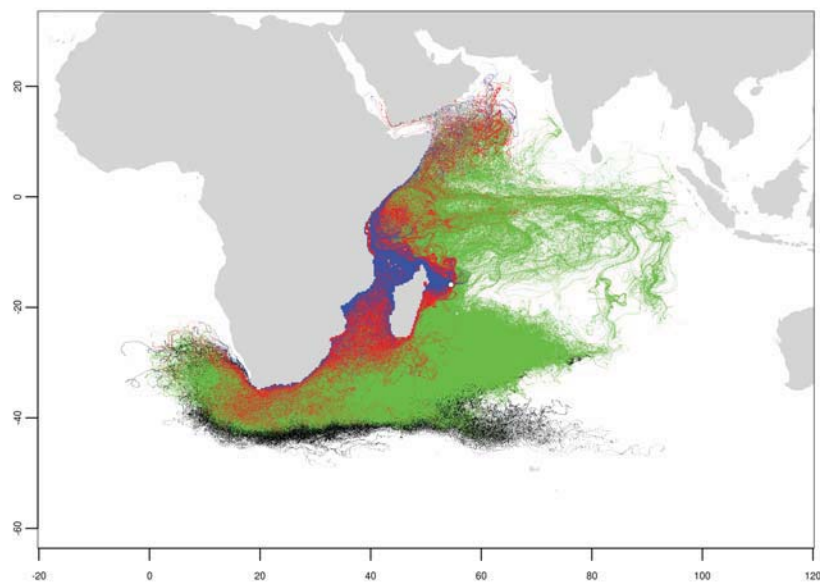


Figure B - 16: **Température de Surface et Production primaire.** Représentation des trajectoires optimales des particules au départ du site "Tromelin" :

- Trajectoire des 600 particules (1%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en bleu)
- Trajectoire des 6000 particules (10%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en rouge et en bleu)
- Trajectoire des particules n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en vert, en rouge et en bleu)
- Trajectoires des particules exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en noir)

Annexe 5 : Dérive des juvéniles depuis Moheli

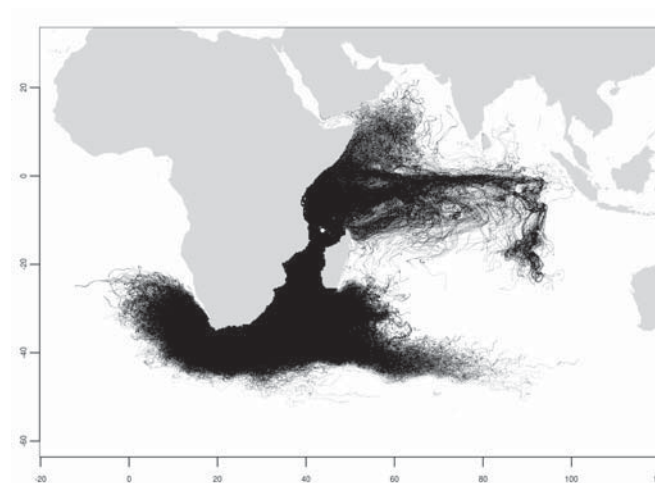


Figure B - 1: **Trajectoires.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte "Moheli".

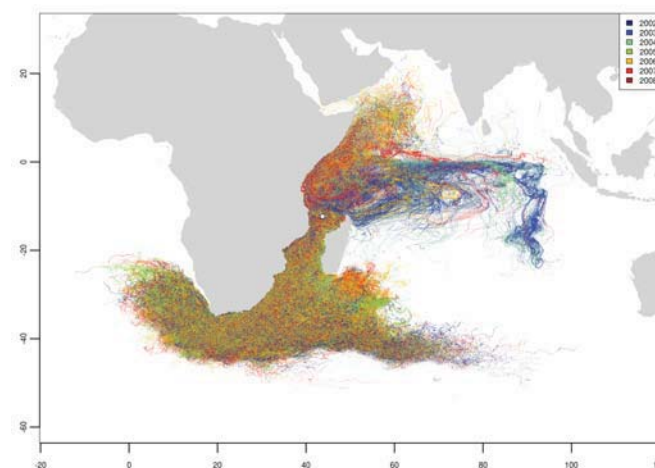


Figure B - 2: **Année de lâcher.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte "Moheli" selon l'année du lâcher.

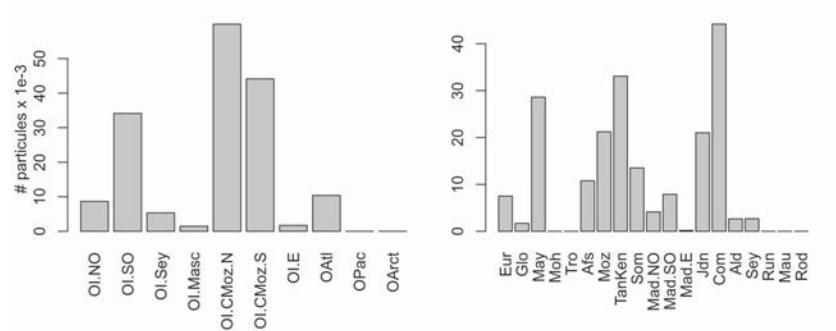


Figure B - 3: **Fréquentation spatiale.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite). Il s'agit du nombre de particules ayant visité cette zone au moins une fois au cours de la simulation de dérive.

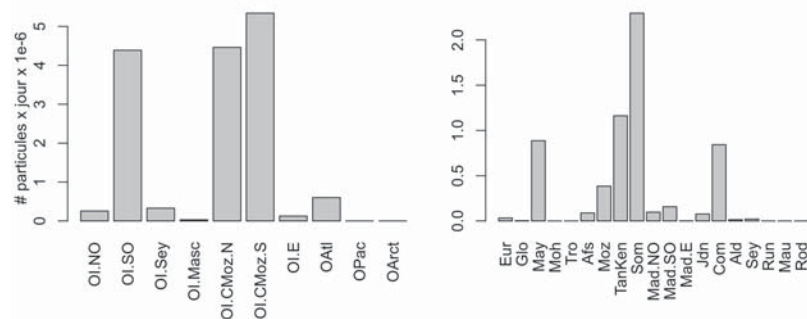


Figure B - 4: **Fréquentation spatiale.** Le temps de résidence de 60000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite). Il correspond au total du nombre de jours par particules passé dans une zone donnée sur la durée de la simulation de dérive.

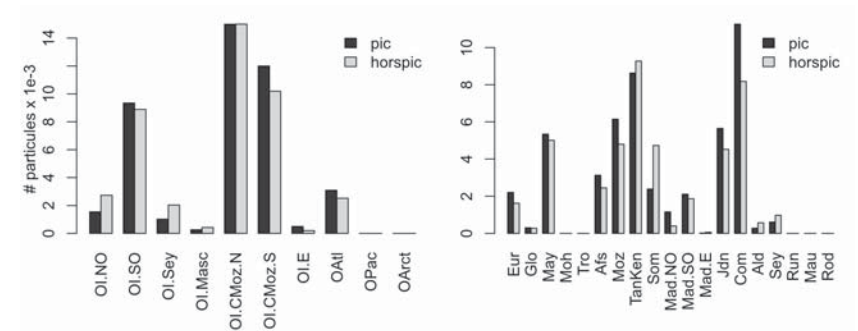


Figure B - 5: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite) de 30000 particules en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

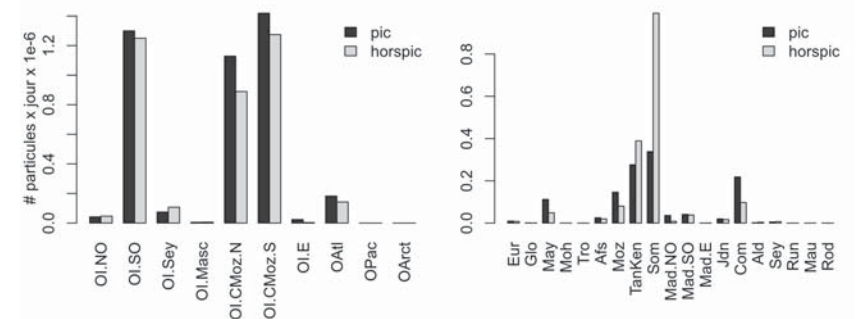


Figure B - 6: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Temps de résidence de 30000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite) en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

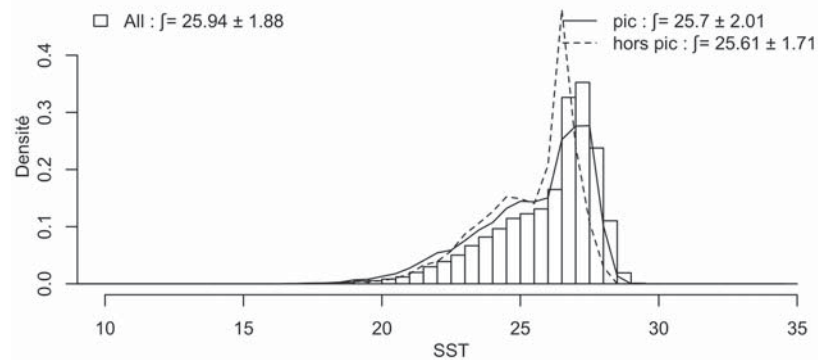


Figure B - 7: **Température de surface.** L'histogramme montre la distribution de la température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

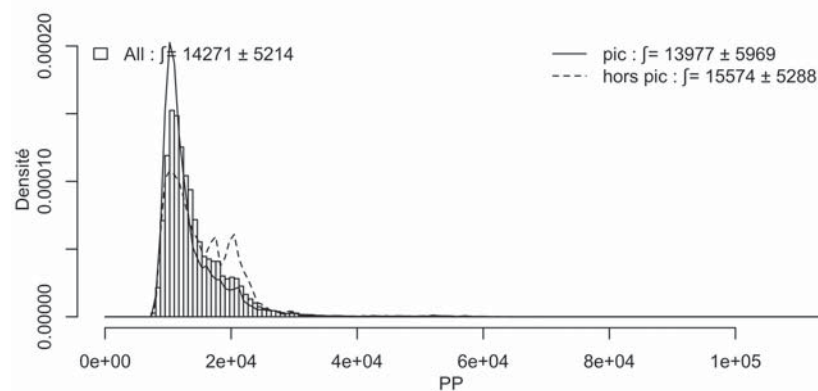


Figure B - 8: **Production primaire.** L'histogramme montre la distribution de la production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

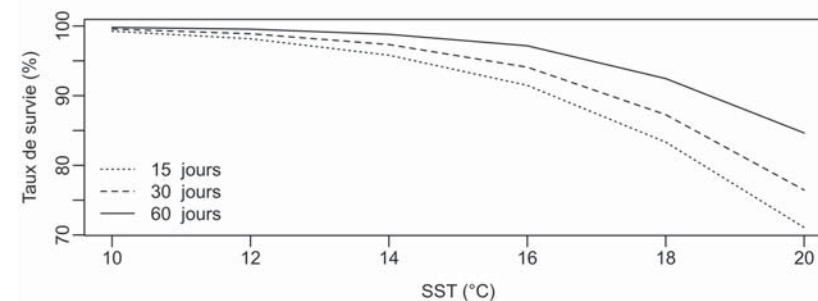


Figure B - 9: **Survie.** Taux de survie pour 60000 particules au départ du site de pontage "Moheli" en fonction de la durée d'exposition (15, 30 et 60 jours) en dessous d'un seuil de température de surface (10 à 20 °C).

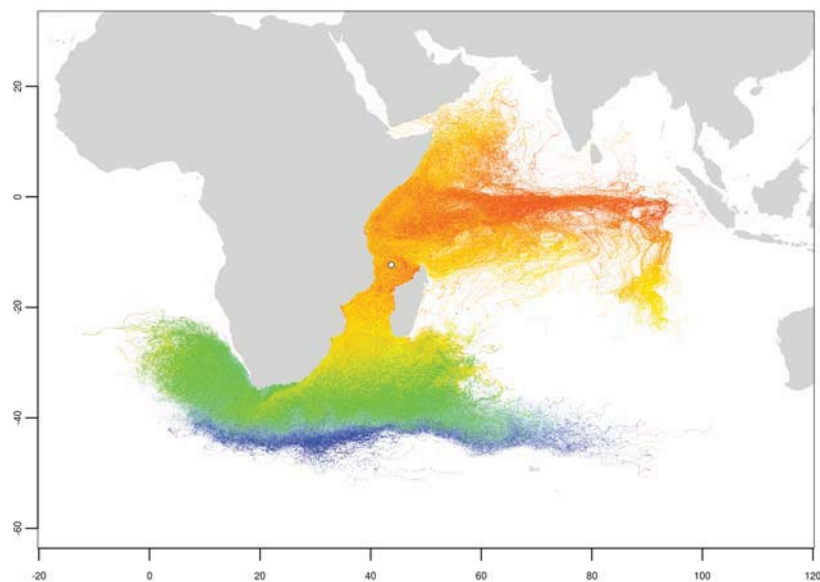


Figure B - 10: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

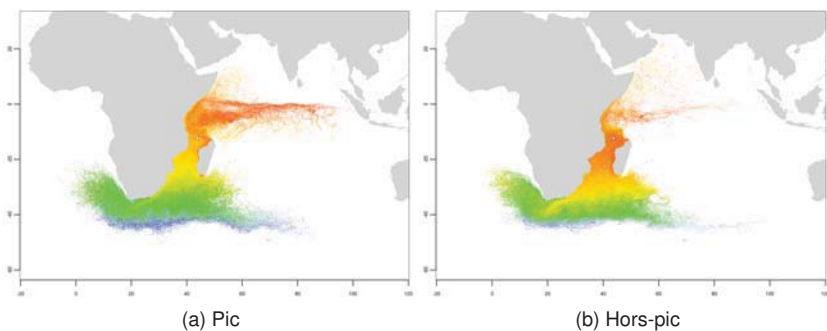


Figure B - 11: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

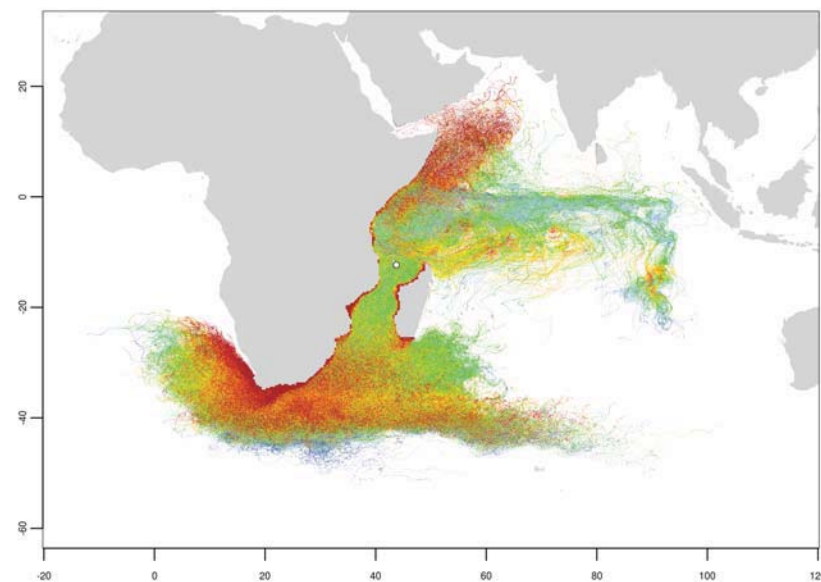


Figure B - 12: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

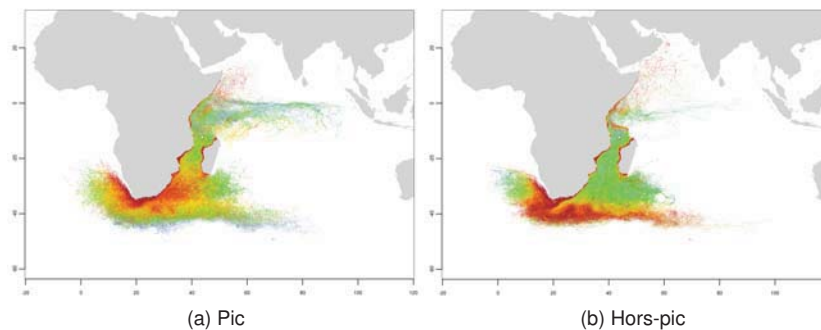


Figure B - 13: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

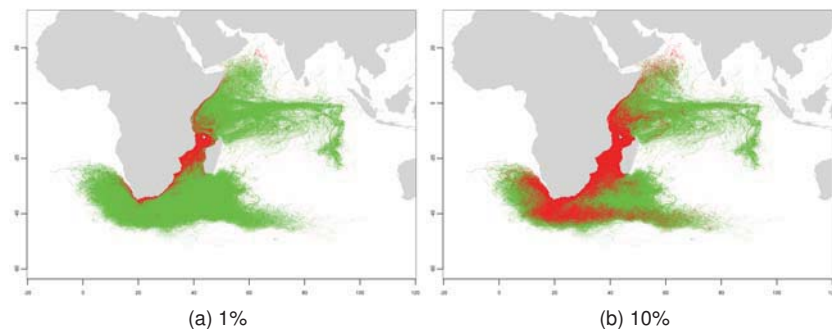


Figure B - 14: **Production Primaire maximale.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire (en rouge) est maximale pour 600 particules (1%) et 6000 particules (10%) en comparaison aux trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences (en vert).

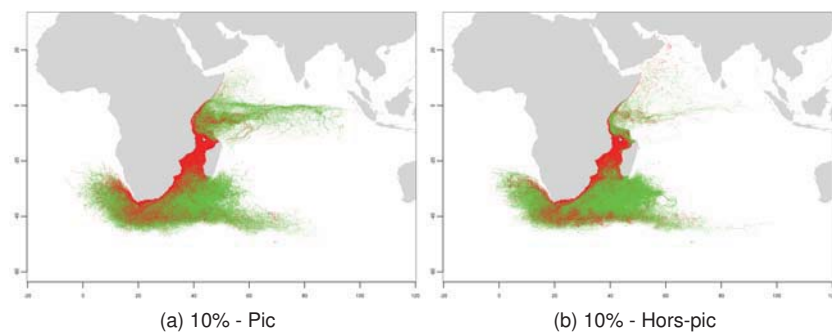


Figure B - 15: **Production Primaire maximale et saisonnalité.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire est maximale (en rouge) pour 1500 particules (10%) relâchées pendant (à gauche) et en dehors (à droite) du pic de ponte en comparaison aux trajectoires de 15000 particules relâchées de manière uniforme durant les mêmes périodes respectives (en vert).

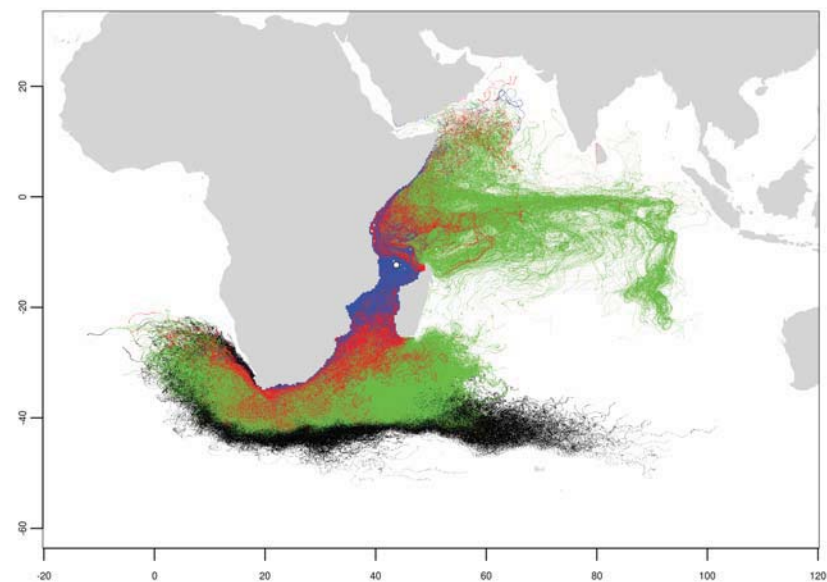


Figure B - 16: **Température de Surface et Production primaire.** Représentation des trajectoires optimales des particules au départ du site "Moheli" :

- Trajectoire des 600 particules (1%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18 °C (en bleu)
- Trajectoire des 6000 particules (10%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18 °C (en rouge et en bleu)
- Trajectoire des particules n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18 °C (en vert, en rouge et en bleu)
- Trajectoires des particules exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18 °C (en noir)

Annexe 6 : Dérive des juvéniles depuis Mayotte

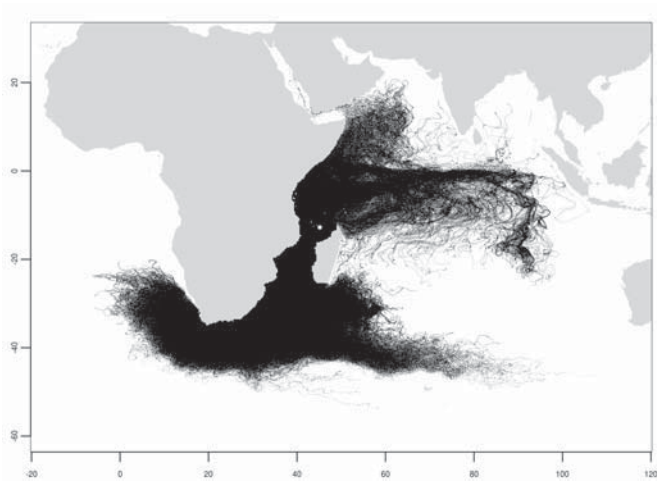


Figure B - 1: **Trajectoires.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte “Mayotte”.

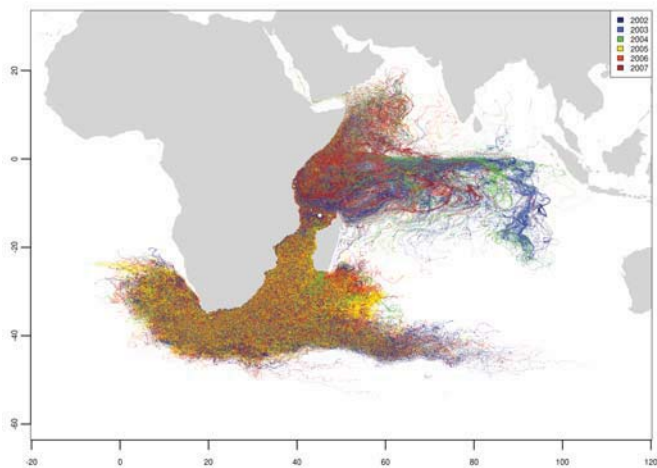


Figure B - 2: **Année de lâcher.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte “Mayotte” selon l’année du lâcher.

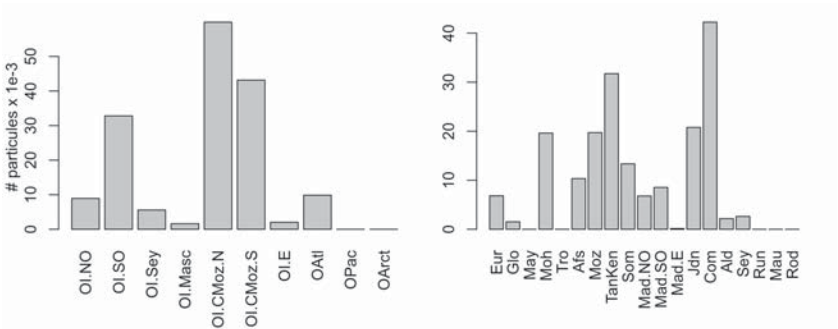


Figure B - 3: **Fréquentation spatiale.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite). Il s’agit du nombre de particules ayant visité cette zone au moins une fois au cours de la simulation de dérive.

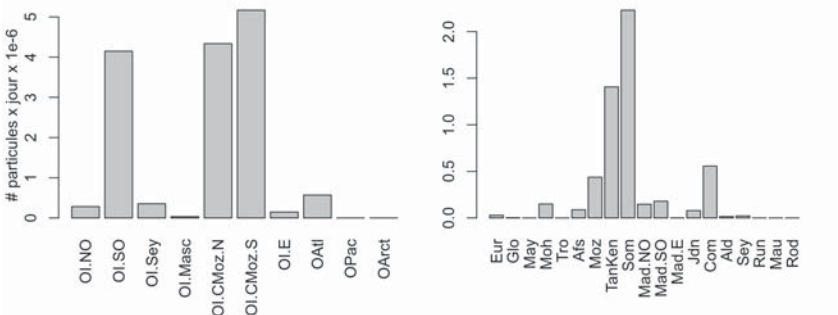


Figure B - 4: **Fréquentation spatiale.** Le temps de résidence de 60000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite). Il correspond au total du nombre de jours par particules passé dans une zone donnée sur la durée de la simulation de dérive.

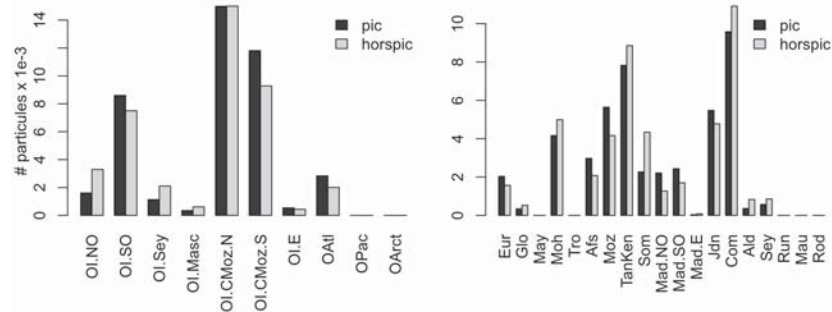


Figure B - 5: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite) de 30000 particules en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

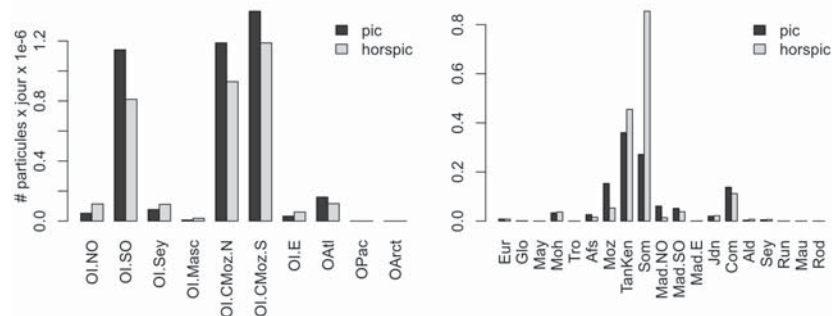


Figure B - 6: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Temps de résidence de 30000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite) en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

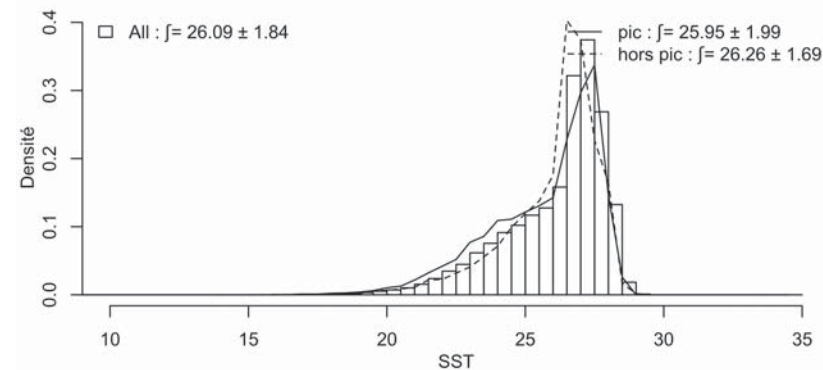


Figure B - 7: **Température de surface.** L'histogramme montre la distribution de la température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

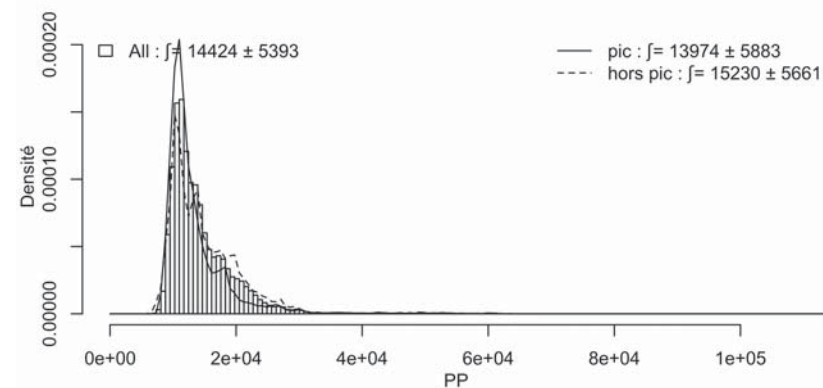


Figure B - 8: **Production primaire.** L'histogramme montre la distribution de la production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

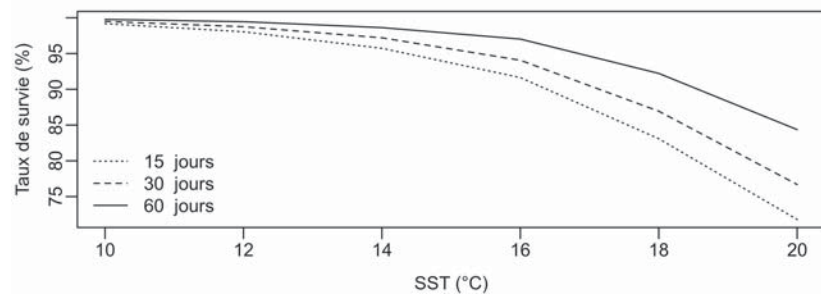


Figure B - 9: **Survie.** Taux de survie pour 60000 particules au départ du site de pont "Mayotte" en fonction de la durée d'exposition (15, 30 et 60 jours) en dessous d'un seuil de température de surface (10 à 20°C).

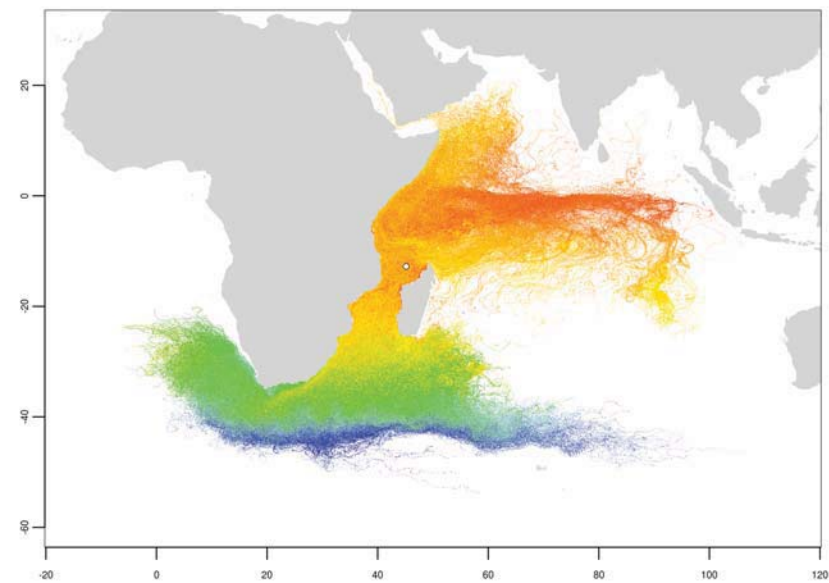


Figure B - 10: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

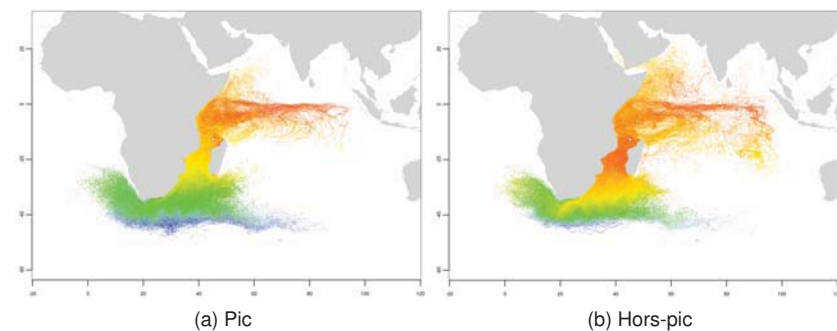


Figure B - 11: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

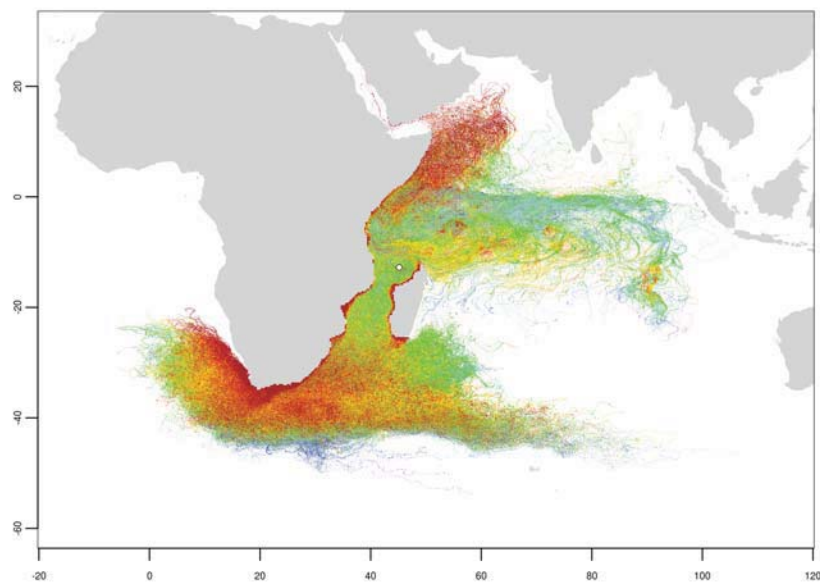


Figure B - 12: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

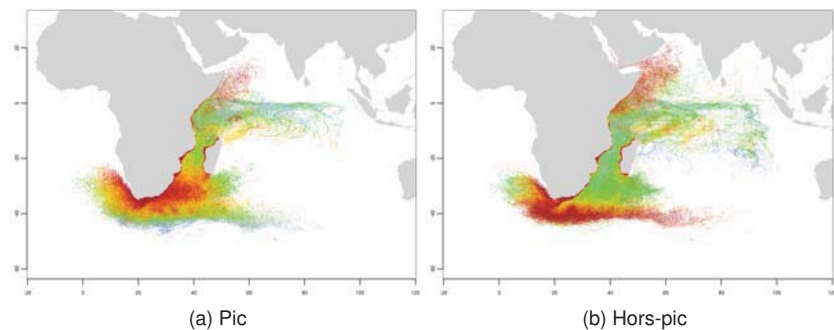


Figure B - 13: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

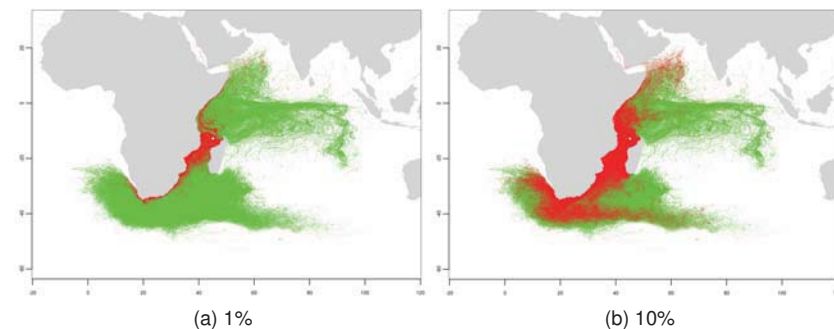


Figure B - 14: **Production Primaire maximale.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire (en rouge) est maximale pour 600 particules (1%) et 6000 particules (10%) en comparaison aux trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences (en vert).

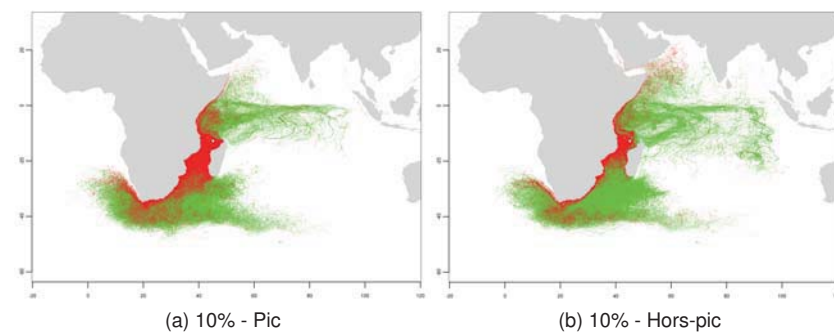


Figure B - 15: **Production Primaire maximale et saisonnalité.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire est maximale (en rouge) pour 1500 particules (10%) relâchées pendant (à gauche) et en dehors (à droite) du pic de ponte en comparaison aux trajectoires de 15000 particules relâchées de manière uniforme durant les mêmes périodes respectives (en vert).

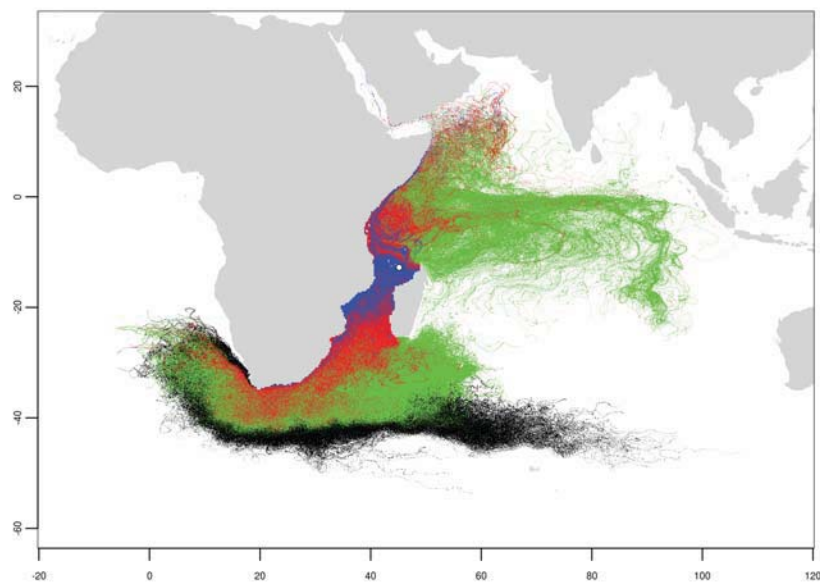


Figure B - 16: **Température de Surface et Production primaire.** Représentation des trajectoires optimales des particules au départ du site "Mayotte" :

- Trajectoire des 600 particules (1%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en bleu)
- Trajectoire des 6000 particules (10%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en rouge et en bleu)
- Trajectoire des particules n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en vert, en rouge et en bleu)
- Trajectoires des particules exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en noir)

Annexe 7 : Dérive des juvéniles depuis La Reunion

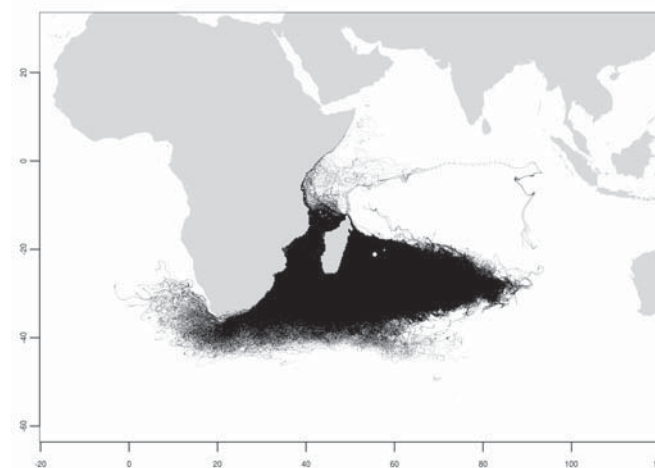


Figure B - 1: **Trajectoires.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte "La Reunion".

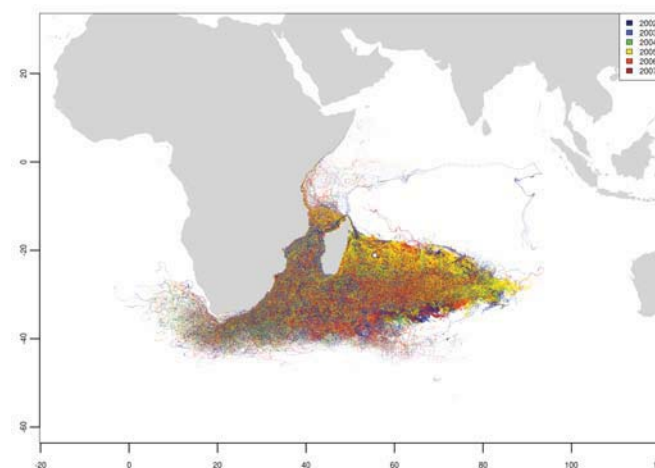


Figure B - 2: **Année de lâcher.** Trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences au départ du site de ponte "La Reunion" selon l'année du lâcher.

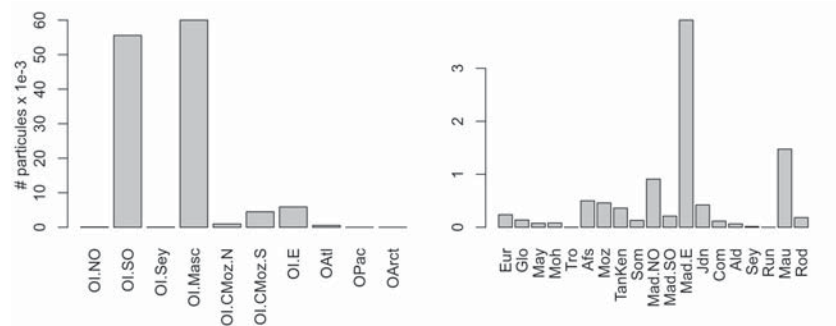


Figure B - 3: **Fréquentation spatiale.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite). Il s'agit du nombre de particules ayant visité cette zone au moins une fois au cours de la simulation de dérive.

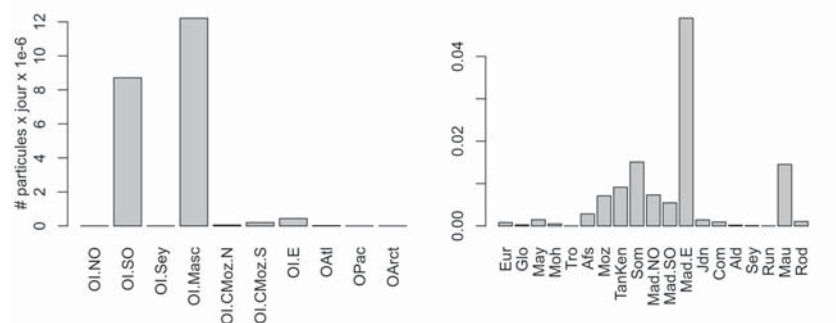


Figure B - 4: **Fréquentation spatiale.** Le temps de résidence de 60000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite). Il correspond au total du nombre de jours par particules passé dans une zone donnée sur la durée de la simulation de dérive.

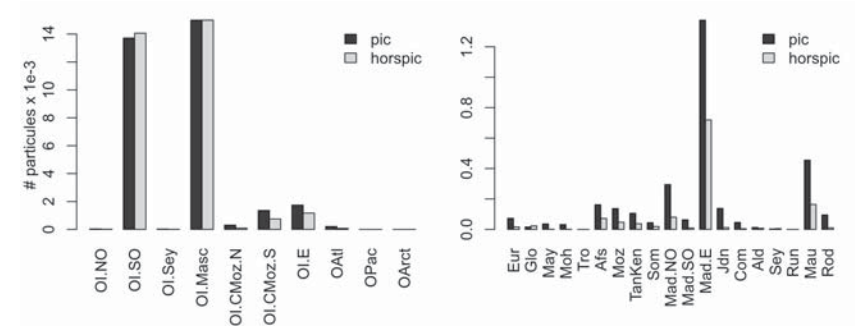


Figure B - 5: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Nombre de visite des zones océaniques (à gauche) et des zones côtières (à droite) de 30000 particules en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

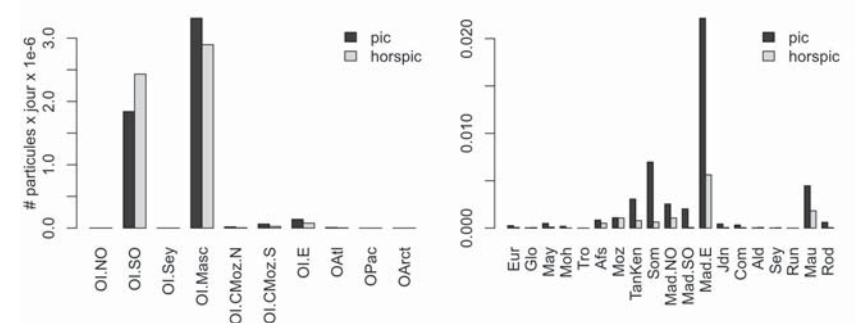


Figure B - 6: **Fréquentation spatiale et saisonnalité.** Temps de résidence de 30000 particules dans les zones océaniques (à gauche) et les zones côtières (à droite) en fonction de la date de lâcher : pendant le pic (15000 particules) et hors-pic (15000 particules).

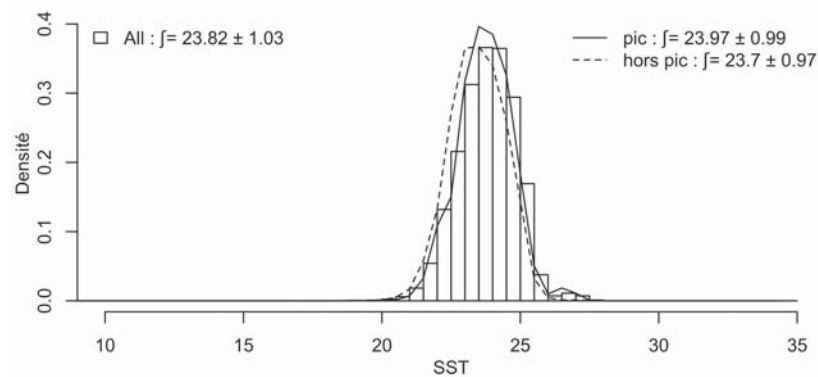


Figure B - 7: **Température de surface.** L'histogramme montre la distribution de la température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

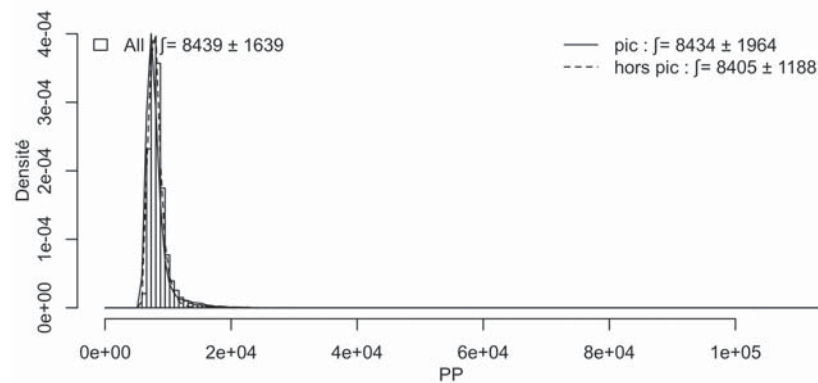


Figure B - 8: **Production primaire.** L'histogramme montre la distribution de la production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées de manière uniforme sur les six années de simulation. Les courbes reprennent la même distribution pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

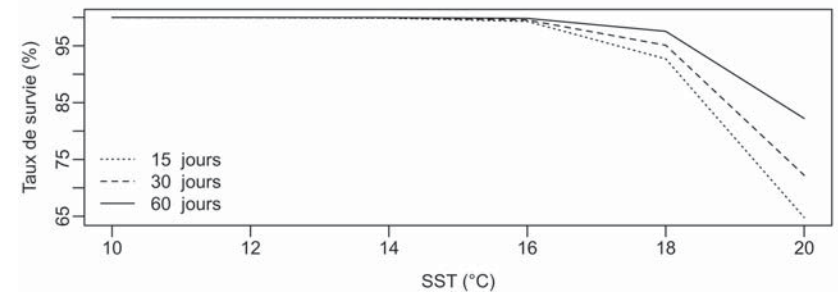


Figure B - 9: **Survie.** Taux de survie pour 60000 particules au départ du site de pont "La Reunion" en fonction de la durée d'exposition (15, 30 et 60 jours) en dessous d'un seuil de température de surface (10 à 20 °C).

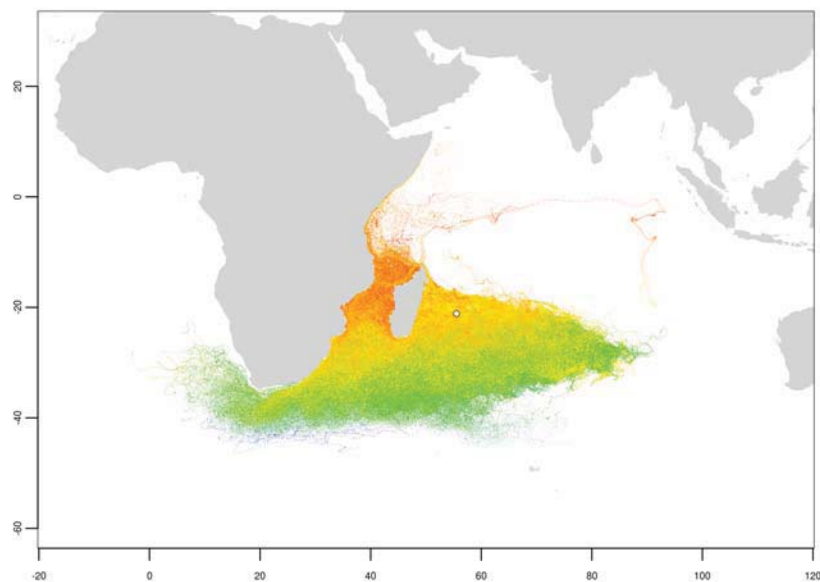


Figure B - 10: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

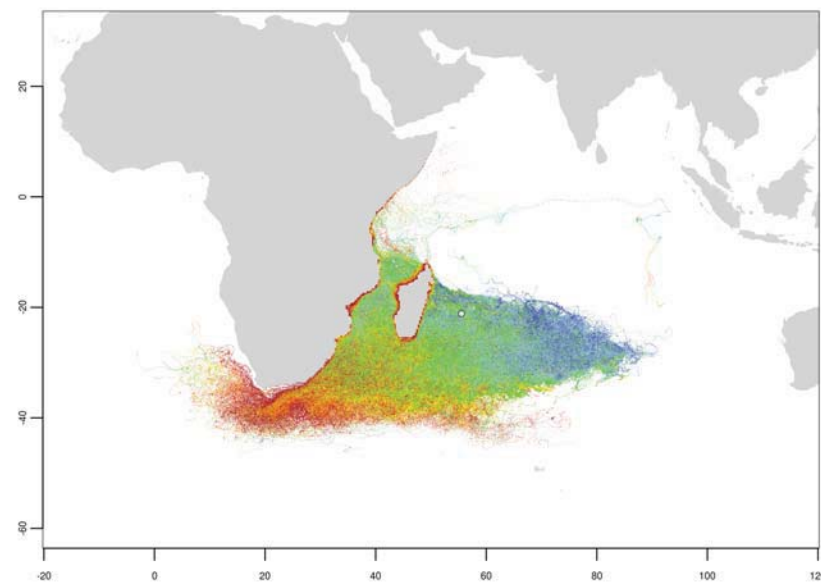


Figure B - 12: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences.

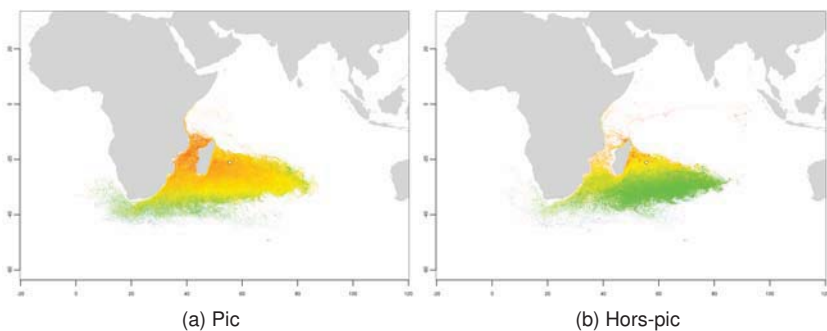


Figure B - 11: **Température de surface.** Température de surface le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

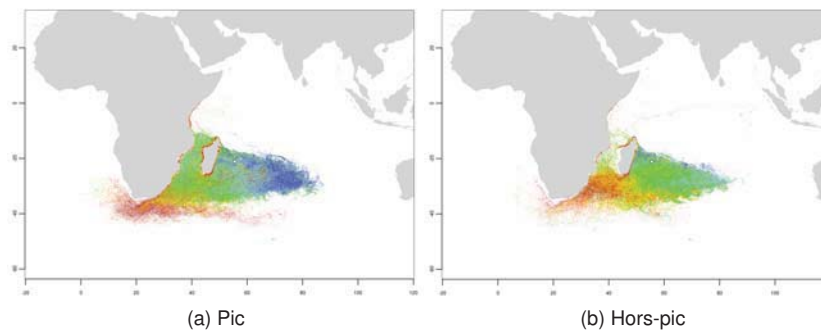


Figure B - 13: **Production primaire.** Production primaire le long des trajectoires pour 15000 particules relâchées de manière uniforme durant le pic d'émergence et pour 15000 particules relâchées de manière uniforme hors du pic d'émergence.

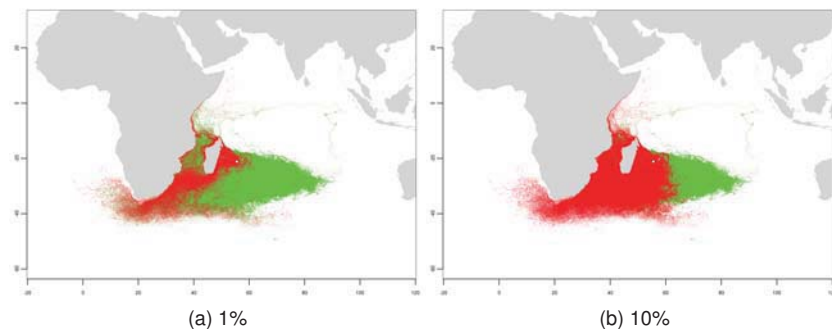


Figure B - 14: **Production Primaire maximale.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire (en rouge) est maximale pour 600 particules (1%) et 6000 particules (10%) en comparaison aux trajectoires de 60000 particules relâchées en tenant compte de la saisonnalité des émergences (en vert).

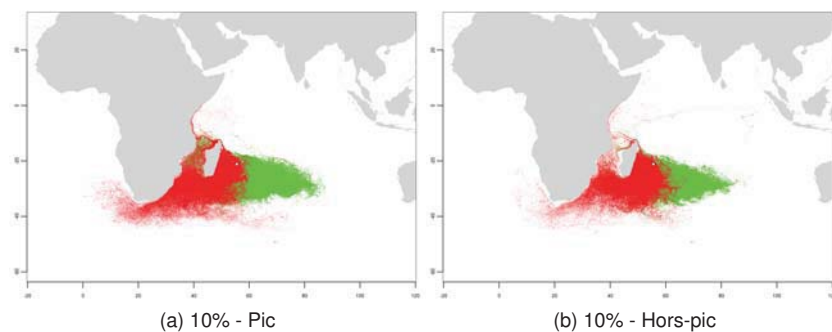


Figure B - 15: **Production Primaire maximale et saisonnalité.** Trajectoires pour lesquelles l'intégrale de la Production Primaire est maximale (en rouge) pour 1500 particules (10%) relâchées pendant (à gauche) et en dehors (à droite) du pic de ponte en comparaison aux trajectoires de 15000 particules relâchées de manière uniforme durant les mêmes périodes respectives (en vert).

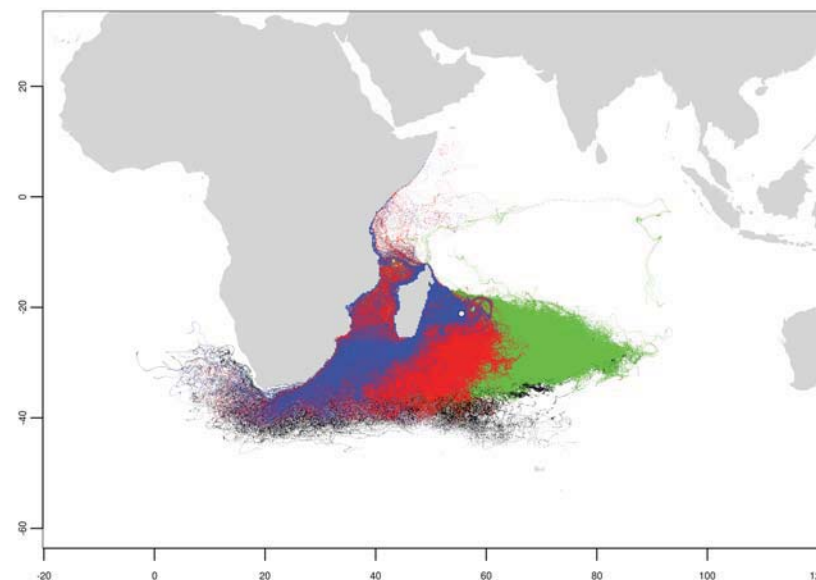


Figure B - 16: **Température de Surface et Production primaire.** Représentation des trajectoires optimales des particules au départ du site "La Reunion" :

- Trajectoire des 600 particules (1%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en bleu)
- Trajectoire des 6000 particules (10%) exposées aux plus fortes valeurs de production primaire durant la durée de la simulation et n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en rouge et en bleu)
- Trajectoire des particules n'ayant pas été exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en vert, en rouge et en bleu)
- Trajectoires des particules exposées pendant plus de 15 jours à une température inférieure à 18°C (en noir)

CHAPITRE 3. DYNAMIQUE SPATIALE DES JUVENILES DE DEUX ESPECES DE TORTUES MARINES

SECTION 2. DEPLACEMENTS ET COMPORTEMENT DE PLONGEE DE LA TORTUE CAOUANNE IMMATURE

Appendix 8 Capture positions, time-at-depth and movement behavior of late juvenile loggerheads

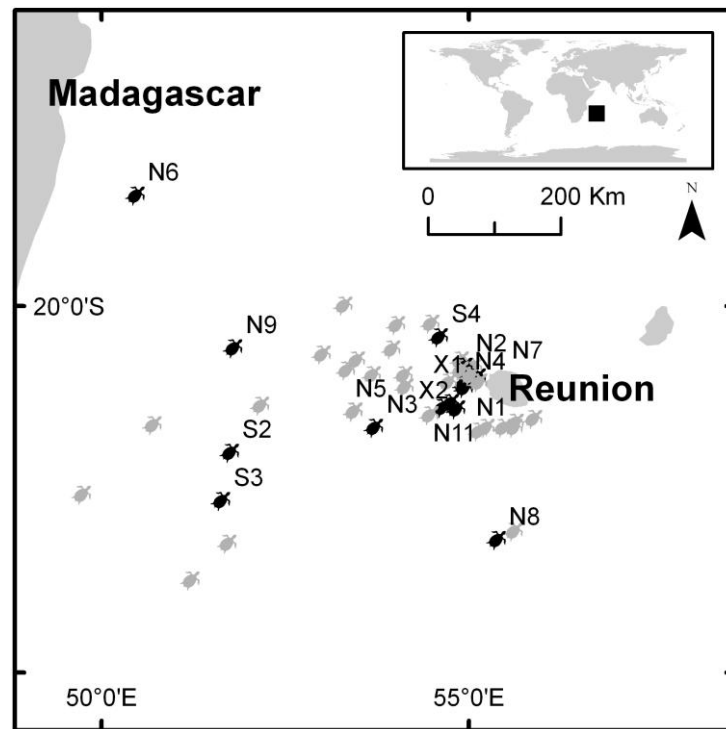


Figure A - 3 Capture positions of loggerhead sea turtles by long-liners fisheries from Reunion Island between 2007 and 2011 (N = 46). Black symbol show capture positions for individuals released with a satellite tag.

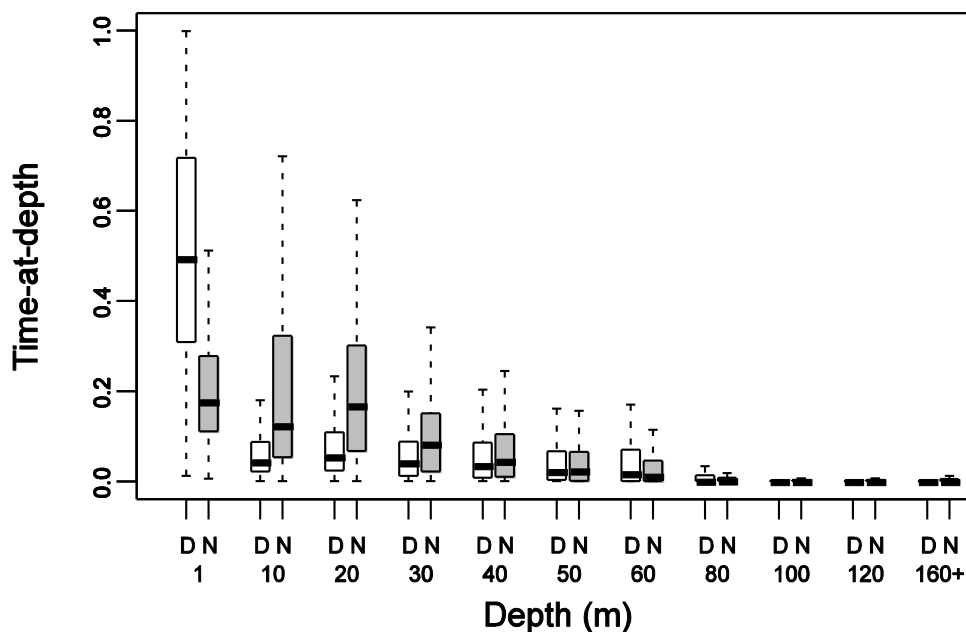


Figure A - 4 Time at depth histograms of 10 late juvenile loggerhead sea turtles (Day (D) vs Night (N)). The subsurface layer (<10m) is the most frequented during the day while turtles make more usage of layers between 11 and 40m.

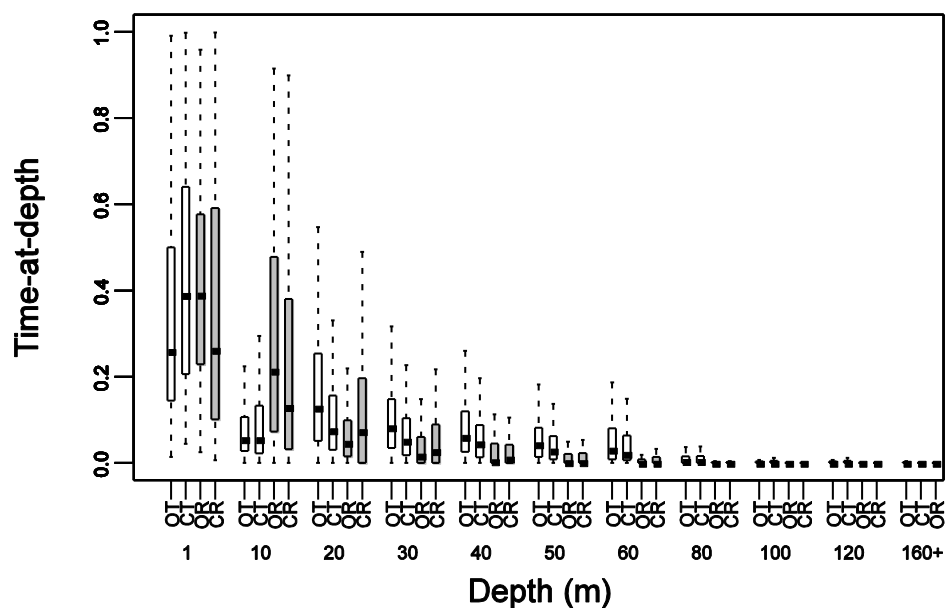


Figure A - 5 Time at depth histograms according to behavioral mode of 10 late juvenile loggerhead sea turtles (OT: Oceanic Transit; OR: Oceanic Residency; CT: Coastal Transit; CR: Coastal Residency). Turtles exhibit similar usage of the subsurface layer (<10 m) for all behavioral modes. They made more usage of the 11-20 m layer during resident phases (OR and CR) but more usage of the deepest layer (>40 m) during the transit phases (OT and CT).

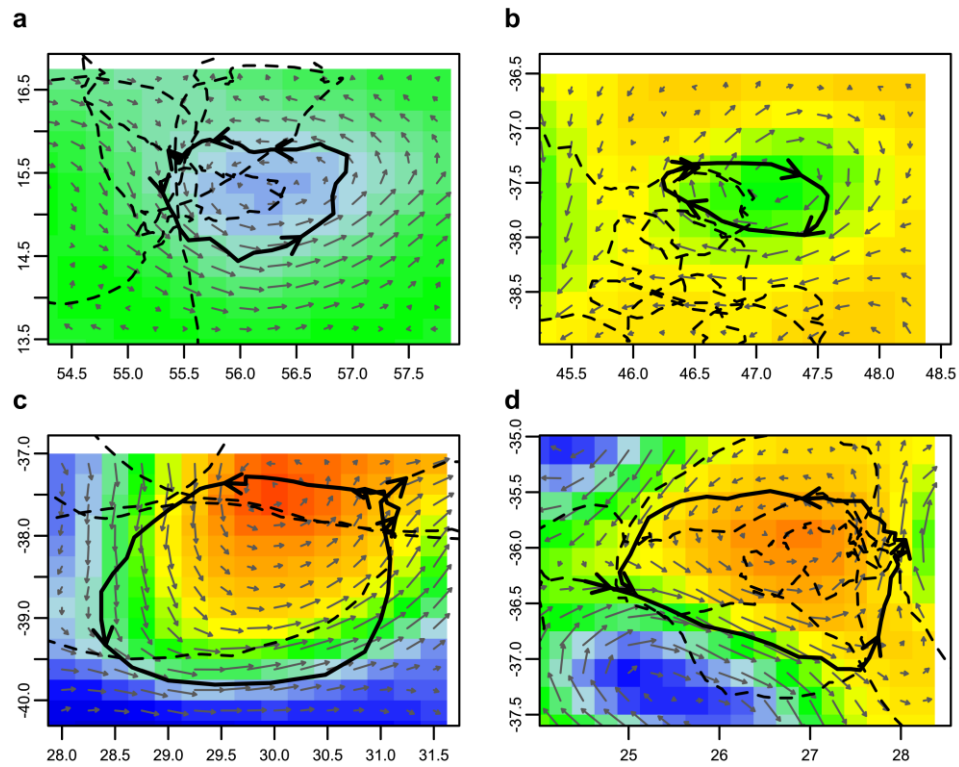


Figure A - 6 Examples of tracks associated with oceanic eddies in the northern hemisphere for N5 (a) and in the southern hemisphere for S2 (c) and S3 (c and d). (c) and (d) During a oceanic and resident phase lasting 288 days, S3 clearly associated repeatedly with eddies in the Agulhas retroflection region at large of the South-African coast. This constitutes the most striking example of association with eddies observed in the Western Indian Ocean.

Appendix 9. Individual tracks and behavior of late juvenile loggheads

Individual N1

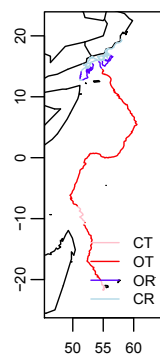


Figure C - 1: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N1 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

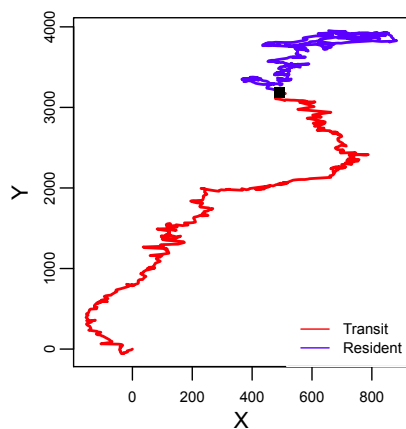


Figure C - 2: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

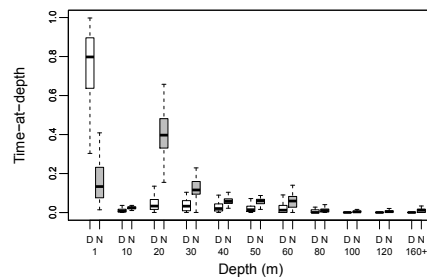


Figure C - 3: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N1.

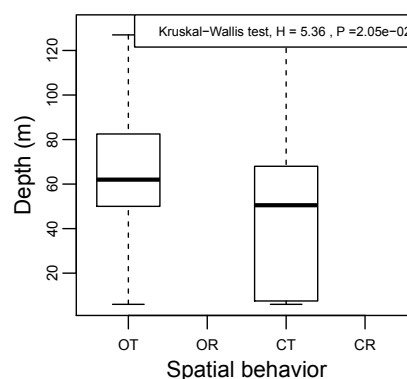


Figure C - 4: **Depth vs. Status** Dive depth distribution for individual N1 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual N2

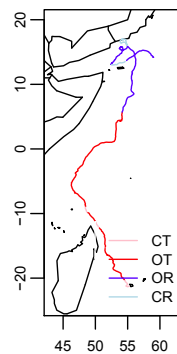


Figure C - 5: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N2 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

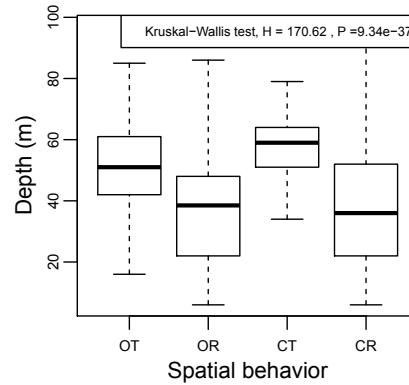


Figure C - 8: **Depth vs. Status** Dive depth distribution for individual N2 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

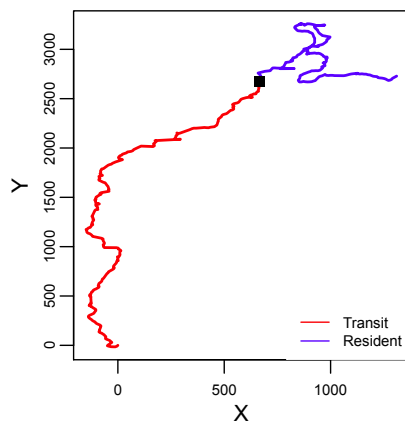


Figure C - 6: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

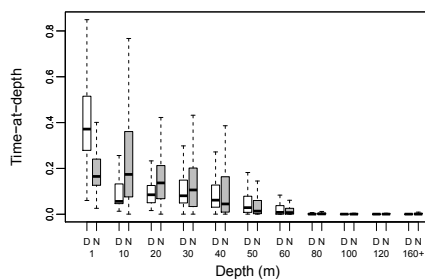


Figure C - 7: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N2.

Individual N3

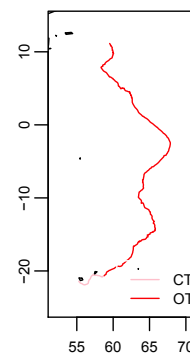


Figure C - 9: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N3 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual N4

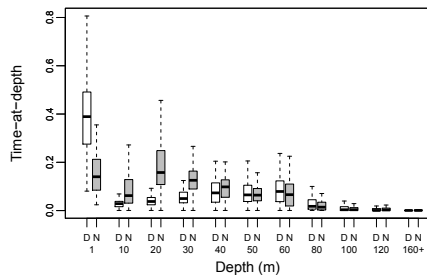


Figure C - 10: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N3.

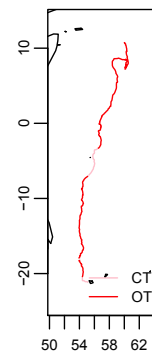


Figure C - 12: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N4 along track. OT : Oceanic Transit ; OR : Oceanic Residency ; CT : Coastal Transit ; CR : Coastal Residency.

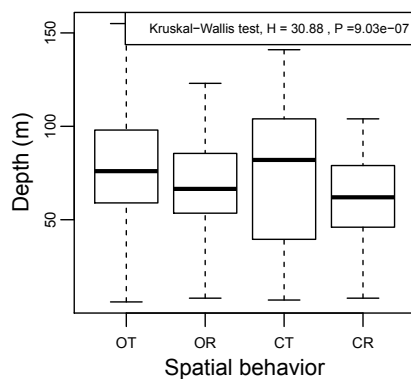


Figure C - 11: **Depth vs. Status** Dive depth distribution for individual N3 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit ; OR : Oceanic Residency ; CT : Coastal Transit ; CR : Coastal Residency.

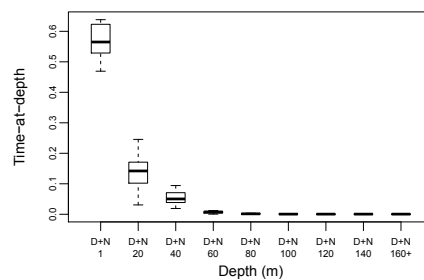


Figure C - 13: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N4.

Individual N5

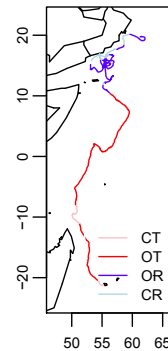


Figure C - 14: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N5 along track. OT : Oceanic Transit ; OR : Oceanic Residency ; CT : Coastal Transit ; CR : Coastal Residency.

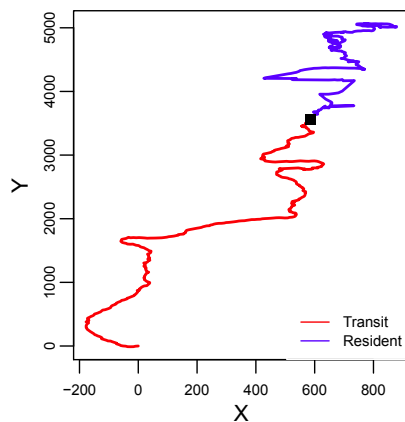


Figure C - 15: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

Individual N6

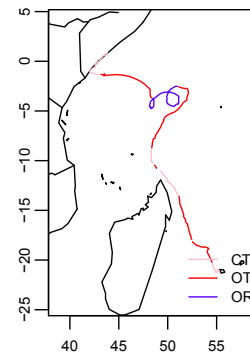


Figure C - 16: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N6 along track. OT : Oceanic Transit ; OR : Oceanic Residency ; CT : Coastal Transit ; CR : Coastal Residency.

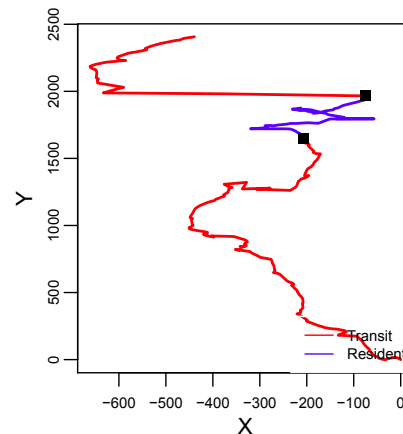


Figure C - 17: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

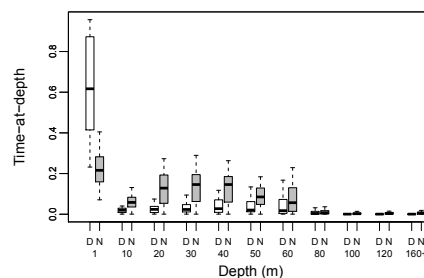


Figure C - 18: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N6.

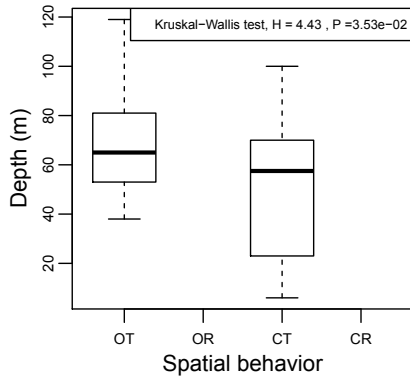


Figure C - 19: **Depth vs. Status**
Dive depth distribution for individual N6 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

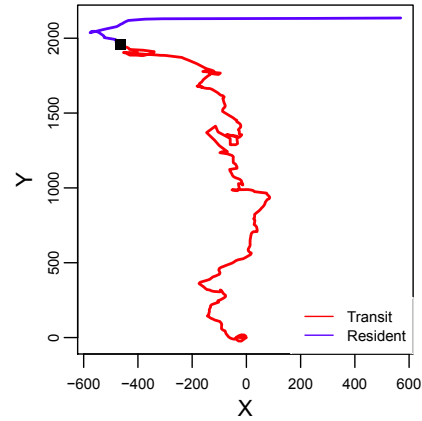


Figure C - 21: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

Individual N8

Individual N7

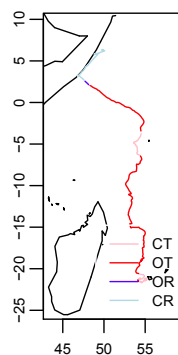


Figure C - 20: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N7 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

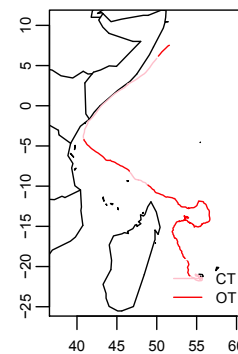


Figure C - 22: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N8 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

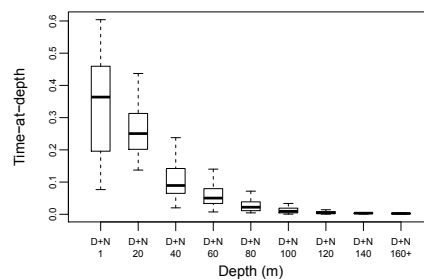


Figure C - 23: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N8.

Individual N9

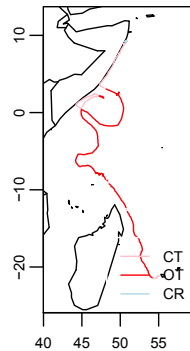


Figure C - 24: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N9 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual N10

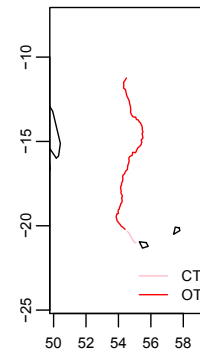


Figure C - 27: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N10 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

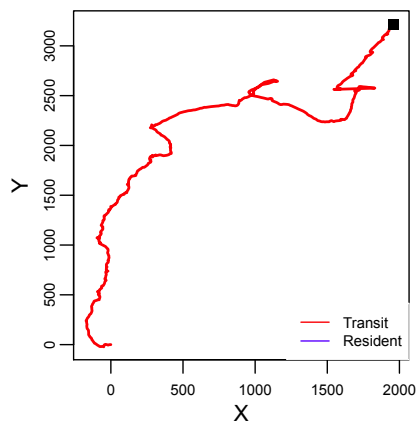


Figure C - 25: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

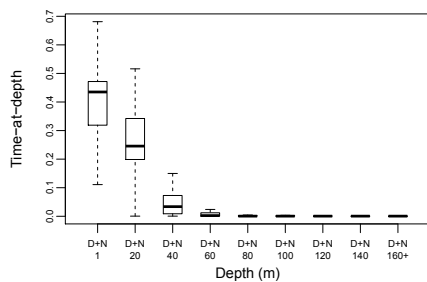


Figure C - 26: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N9.

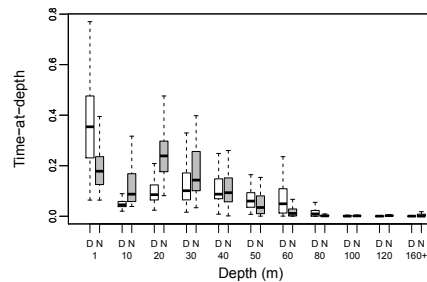


Figure C - 28: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N10.

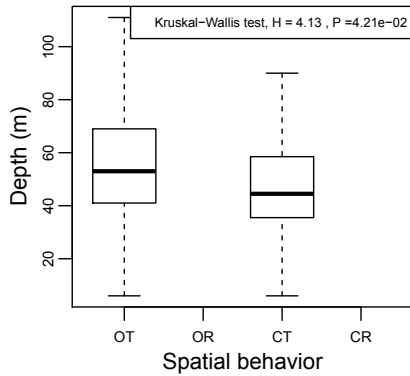


Figure C - 29: **Depth vs. Status**
Dive depth distribution for individual N10 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

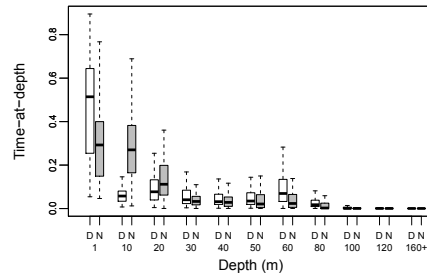


Figure C - 31: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual N11.

Individual N11

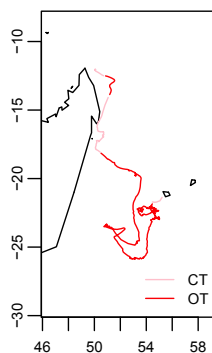


Figure C - 30: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual N11 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

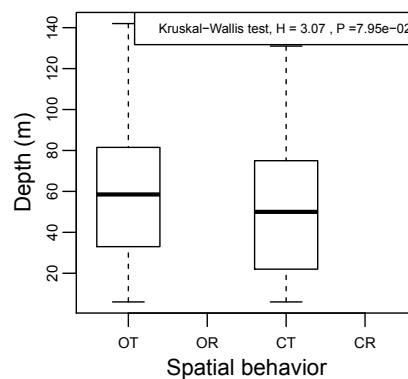


Figure C - 32: **Depth vs. Status**
Dive depth distribution for individual N11 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual S1

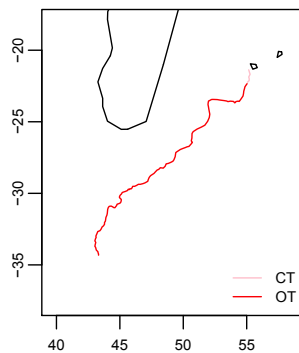


Figure C - 33: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual S1 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

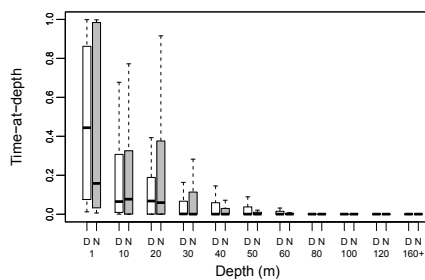


Figure C - 34: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual S1.

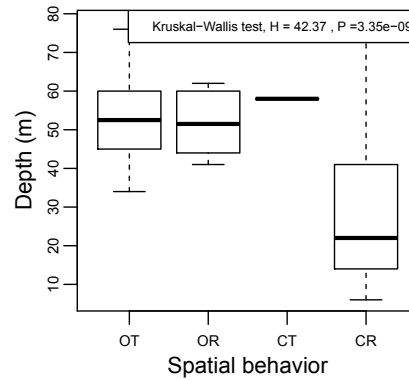


Figure C - 35: **Depth vs. Status** Dive depth distribution for individual S1 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual S2

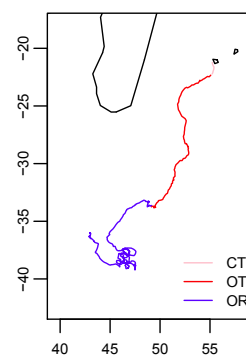


Figure C - 36: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual S2 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual S3

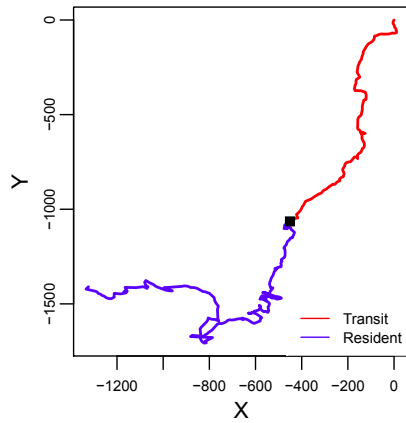


Figure C - 37: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

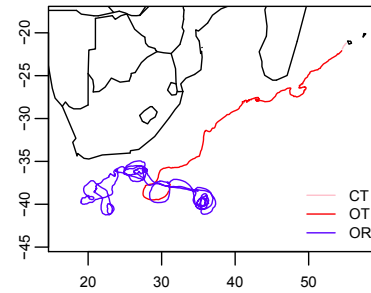


Figure C - 40: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual S3 along track. OT : Oceanic Transit ; OR : Oceanic Residency ; CT : Coastal Transit ; CR : Coastal Residency.

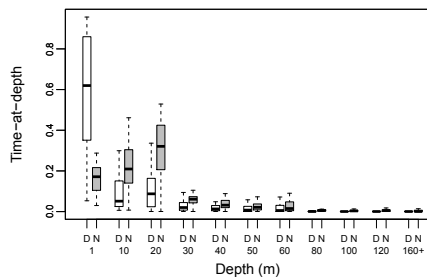


Figure C - 38: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual S2.

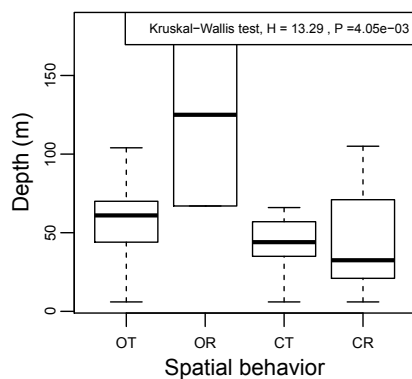


Figure C - 39: **Depth vs. Status**
Dive depth distribution for individual S2 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit ; OR : Oceanic Residency ; CT : Coastal Transit ; CR : Coastal Residency.

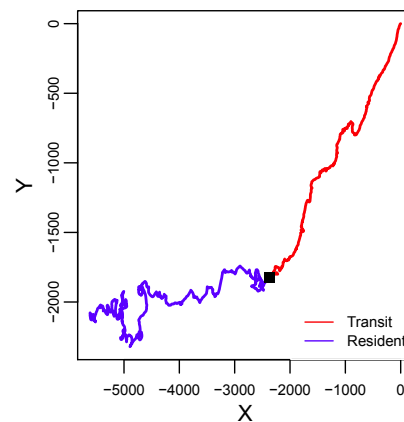


Figure C - 41: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

Individual S4

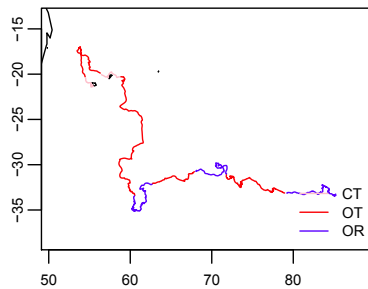


Figure C - 42: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual S4 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual X1

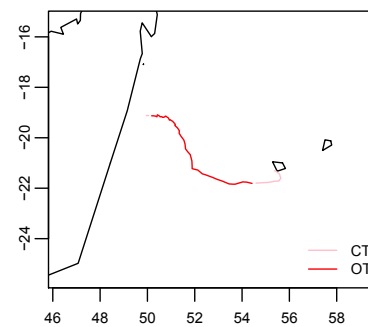


Figure C - 44: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual X1 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

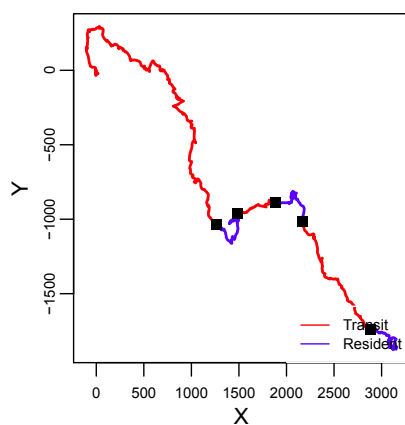


Figure C - 43: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

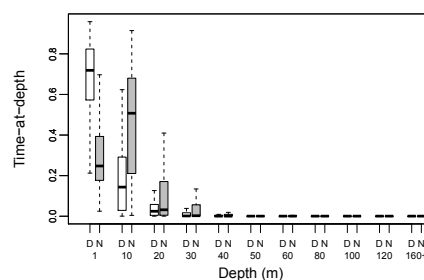


Figure C - 45: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual X1.

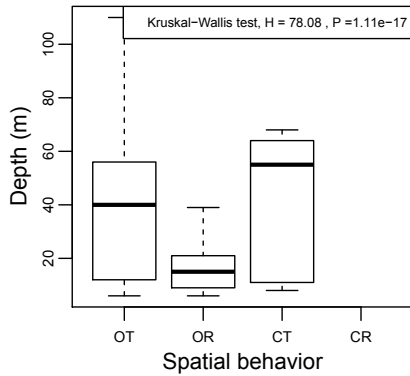


Figure C - 46: **Depth vs. Status**
Dive depth distribution for individual X1 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

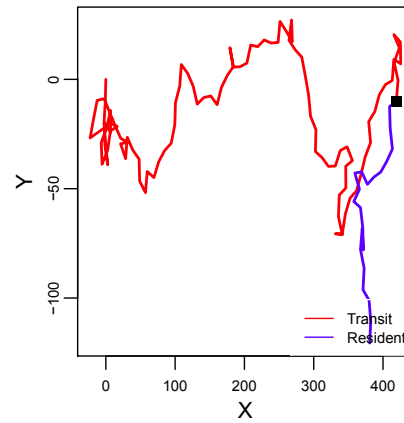


Figure C - 48: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

Individual X2

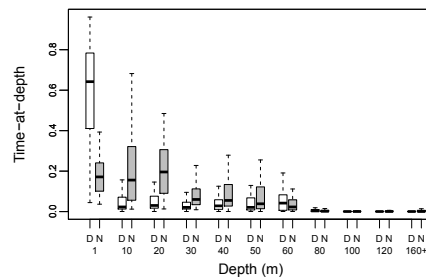


Figure C - 49: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual X2.

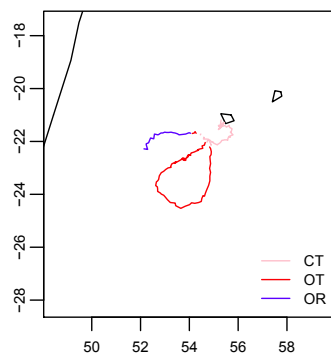


Figure C - 47: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual X2 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

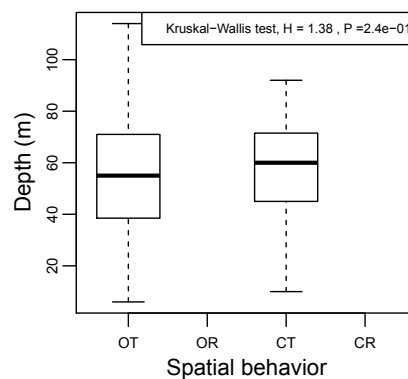


Figure C - 50: **Depth vs. Status**
Dive depth distribution for individual X2 according to spatial behavior. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

Individual X3

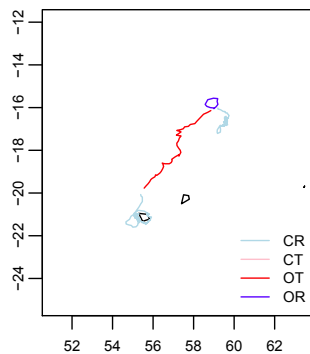


Figure C - 51: **Spatial behavior.** Spatial behavior of individual X3 along track. OT : Oceanic Transit; OR : Oceanic Residency; CT : Coastal Transit; CR : Coastal Residency.

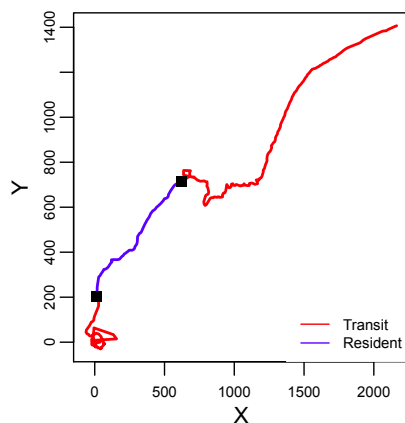


Figure C - 52: **Transit and Resident phases.** Transit and Resident phases on currents corrected tracks.

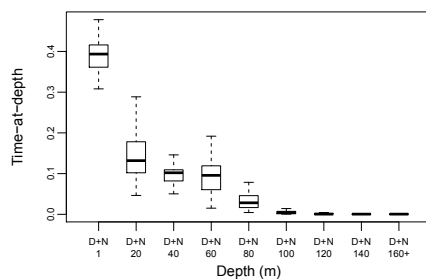


Figure C - 53: **Time-at-depth.** Time-at-depth histogram for individual X3.

CHAPITRE 4. DYNAMIQUE SPATIALE DES TORTUES VERTES ADULTES

SECTION 1. ETUDE *IN SITU* DE LA MIGRATION POST- REPRODUCTIVE DES FEMELLES

Annexe 10. Durée de migration des tortues vertes femelles

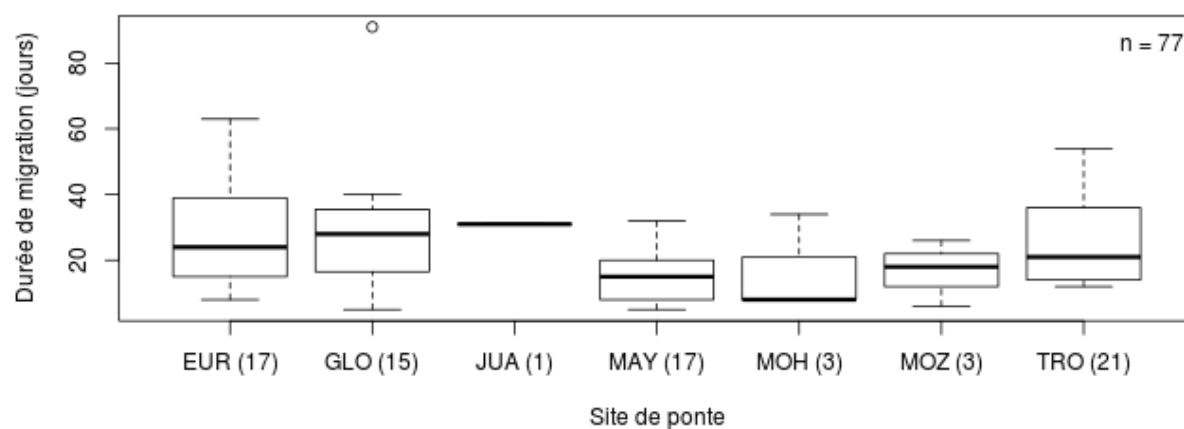


Figure A - 7 Durée des migrations de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir de sites de pont du SOOI (Durée en jours ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi ; entre parenthèses : nombre d'individus suivis).

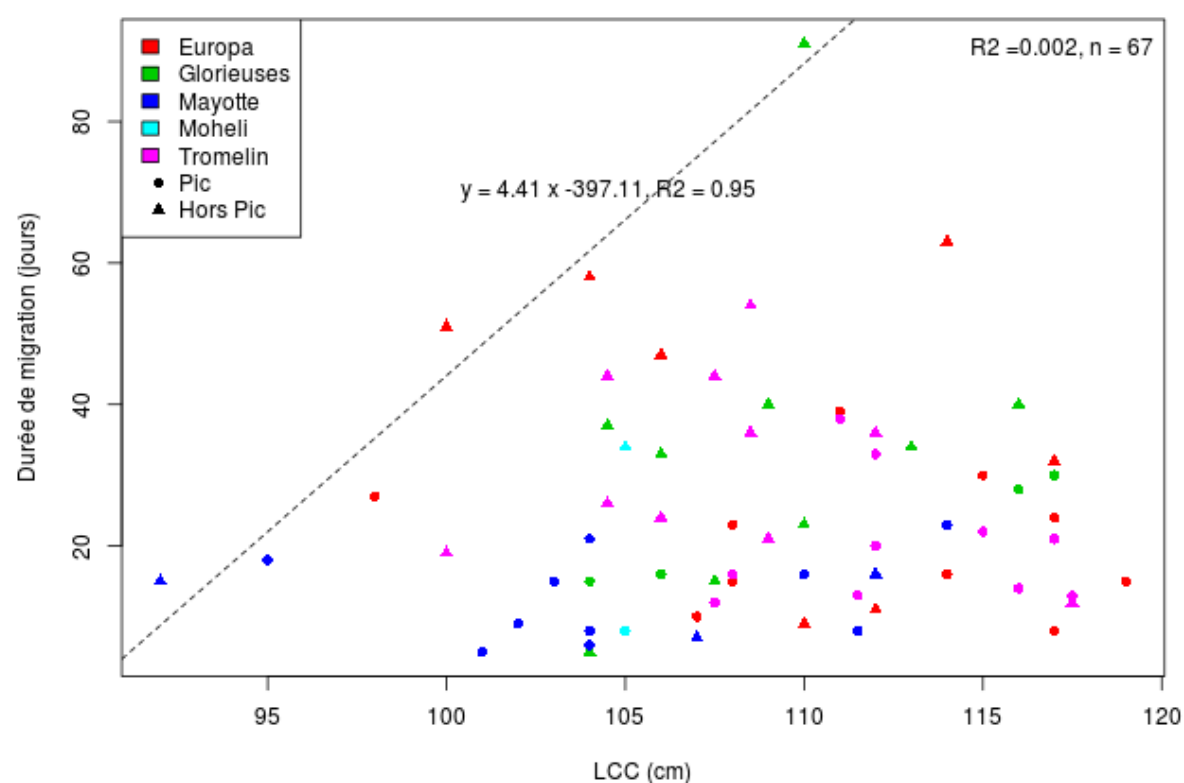


Figure A - 8 Corrélation entre la durée de migration (en jours ; ordonnées) et la taille (LCC en cm; abscisses) de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de pont du SOOI. L'équation de la régression et le coefficient de corrélation R^2 sont fournis sur le graphe.

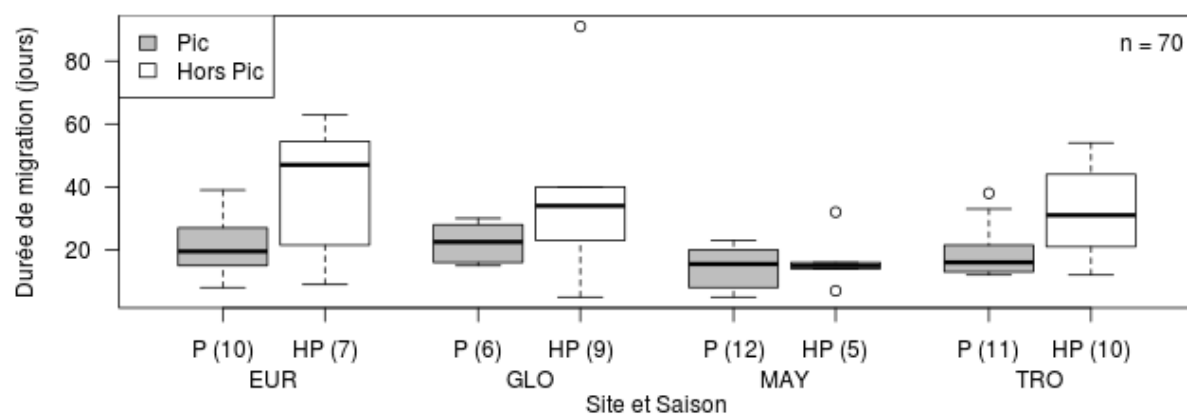


Figure A - 9 Durée des migrations selon la saison de ponte de 70 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI (Durée en jours ; P : pic ou HP : hors-pic ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin).

Annexe 11. Caractéristiques individuelles des tortues vertes femelles suivies

Table A - 1 Données recueillies pour 105 tortues suivies par satellites au départ de sites de ponte du Sud-Ouest de l'Océan Indien (ID : identifiant Argos ; LCC : Longueur Courbe Curviligne ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi).

Site	ID	LCC (cm)	Saison de ponte	Date de déploiement	Date de fin d'émission	Durée d'émission (jours)	# de localisations	Migration complète	Durée migration (jours)	Durée alimentation (jours)	Distance (Km)	# ZEE	# AMP	Pays d'alimentation
EUR	4249	NA	Hors-pic	18/06/1998	29/06/1998	11	45	NON						
EUR	44783	114	Pic	22/12/2003	16/02/2004	56	229	NON				4		
EUR	44785	107	Pic	27/01/2004	06/02/2004	10	130	NON			677	3		
EUR	49574	114	Hors-pic	08/09/2010	10/01/2011	124	996	NON	7	42				
EUR	49577	114	Hors-pic	08/09/2010	23/02/2011	168	1106	OUI	63	24	4269	4	NON	Seychelles
EUR	49578	122	Hors-pic	10/09/2010	29/12/2010	110	878	NON				2		
EUR	49579	104	Hors-pic	10/09/2010	12/12/2010	93	655	OUI	58	4	2755	4	OUI	Tanzanie
EUR	49584	106	Hors-pic	11/09/2010	08/01/2011	119	1303	OUI	47	55	1610	3	OUI	Mozambique
EUR	49585	117	Hors-pic	11/09/2010	22/01/2011	133	1062	OUI	32	58	1529	3	NON	Madagascar
EUR	49593	110	Hors-pic	11/09/2010	22/11/2010	72	796	OUI	9	24	630	3	OUI	Mozambique
EUR	49626	100	Hors-pic	12/09/2010	23/02/2011	164	917	OUI	51	65	1743	2	NON	Madagascar
EUR	57680	102	Hors-pic	14/09/2010	28/10/2010	44	453	NON						
EUR	57681	112	Hors-pic	15/09/2010	23/02/2011	161	1710	OUI	11	58	675	2	OUI	Madagascar
EUR	57810	115	Pic	02/03/2011	16/06/2011	106	650	OUI	30	63	1813	5	NON	Mozambique
EUR	57812	111	Pic	02/03/2011	24/07/2011	144	934	OUI	39	69	2351	5	OUI	Tanzanie
EUR	57813	98	Pic	03/03/2011	22/07/2011	141	521	OUI	27	99	1937	3	OUI	Mozambique
EUR	57814	114	Pic	04/03/2011	19/05/2011	76	687	OUI	16	47	770	3	NON	Mozambique
EUR	57891	117	Pic	04/03/2011	27/04/2011	54	421	OUI	8	45	573	2	NON	Madagascar
EUR	57893	108	Pic	05/03/2011	10/08/2011	158	1240	OUI	23	63	1513	4	OUI	Mozambique
EUR	57899	108	Pic	05/03/2011	22/05/2011	78	735	OUI	15	45	928	3	NON	Mozambique
EUR	57909	107	Pic	05/03/2011	17/06/2011	104	824	OUI	10	46	720	3	NON	Mozambique
EUR	57947	117	Pic	06/03/2011	27/05/2011	82	532	OUI	24	57	1436	3	NON	Mozambique
EUR	57950	119	Pic	07/03/2011	02/06/2011	87	802	OUI	15	67	562	2	NON	Madagascar
GLO	49587	104	Hors-pic	23/11/2010	28/02/2011	97	1112	OUI	5	50	553	3	OUI	Madagascar
GLO	57798	110	Hors-pic	14/11/2010	16/04/2011	153	2001	OUI	91	51	3905	7	OUI	Madagascar
GLO	57800	116	Hors-pic	15/11/2010	20/01/2011	66	521	OUI	40	14	2714	5	NON	Mozambique
GLO	57802	105	Hors-pic	16/11/2010	03/01/2011	48	513	OUI	37	11	2379	6	NON	Mozambique
GLO	57803	110	Hors-pic	18/11/2010	23/02/2011	97	853	OUI	23	74	1297	3	OUI	Madagascar
GLO	57804	113	Hors-pic	20/11/2010	18/02/2011	90	998	OUI	34	43	1919	5	NON	Somalie
GLO	57805	108	Hors-pic	21/11/2010	23/02/2011	94	323	OUI	15	78	1214	4	NON	Tanzanie
GLO	57806	109	Hors-pic	21/11/2010	08/04/2011	138	1947	OUI	40	50	2021	3	NON	Madagascar

Site	ID	LCC (cm)	Saison de ponte	Date de déploiement	Date de fin d'émission	Durée d'émission (jours)	# de localisations	Migration complète	Durée migration (jours)	Durée alimentation (jours)	Distance (Km)	# ZEE	# AMP	Pays d'alimentation
GLO	57807	106	Hors-pic	22/11/2010	23/02/2011	93	1093	OUI	33	23	2204	6	NON	Mozambique
GLO	57808	101	Hors-pic	22/11/2010	09/12/2010	17	188	NON						
GLO	81780	117	Pic	25/05/2008	24/09/2008	122	538	OUI	30	87	2004	6	NON	Somalie
GLO	81783	NA	Pic	13/05/2008	25/09/2008	135	740	OUI	28	73	1871	6	NON	Kenya
GLO	81784	106	Pic	14/06/2008	15/09/2008	93	454	NON			985	4		
GLO	81785	106	Pic	28/05/2008	18/09/2008	113	819	NON			2861	7		
GLO	81786	NA	Pic	14/05/2008	22/09/2008	131	375	OUI	17	75	1180	4	NON	Mozambique
GLO	81789	116	Pic	04/06/2008	25/09/2008	113	315	OUI	28	80	1345	3	OUI	Madagascar
GLO	81790	106	Pic	27/05/2008	23/09/2008	119	425	OUI	16	101	1418	5	NON	Tanzanie
GLO	93796	NA	Pic	07/06/2009	10/07/2009	33	168	NON			1416	4		
GLO	93798	NA	Pic	05/06/2009	21/06/2009	16	192	NON			1118	5		
GLO	93799	119	Pic	13/06/2009	23/06/2009	10	90	NON			917	4		
GLO	93801	104	Pic	12/06/2009	12/07/2009	30	78	OUI	15	15	1080	4	NON	Tanzanie
GLO	94856	NA	Pic	28/05/2009	21/06/2009	24	47	NON			1640	5		
JDN	4246	NA	OTHER	01/12/1998	08/12/1998	7	22	NON			280	2		
JDN	53200	NA	OTHER	28/09/2011	29/11/2011	62	453	OUI	31	29	1946	3	NON	Tanzanie
MAY	10416	NA	Hors-pic	06/12/1998	17/01/1999	42	53	OUI	32	7	886	3	NON	Mozambique
MAY	10427	NA	Hors-pic	06/12/1998	27/02/1999	83	146	OUI	14	13	923	4	OUI	Mozambique
MAY	40658	110	Pic	03/07/2005	13/08/2005	41	132	OUI	16	25	805	3	NON	Mozambique
MAY	41232	95	Pic	20/06/2005	28/06/2005	69	150	OUI	18	51	789	3	OUI	Mozambique
MAY	41236	105	Pic	30/06/2005	09/07/2005	9	31	NON			940	4		
MAY	49163	111	Pic	08/08/2004	18/09/2004	41	68	NON			1122	4		
MAY	49168	103	Pic	18/06/2004	19/07/2004	31	62	OUI	15	16	745	3	NON	Mozambique
MAY	58867	102	Pic	27/07/2005	15/08/2005	19	66	OUI	9	8	673	3	OUI	Mozambique
MAY	105694	104	Pic	20/07/2011	05/08/2011	16	281	OUI	8	5	512	3	NON	Madagascar
MAY	105695	112	Pic	19/07/2011	08/09/2011	51	458	OUI	20	12	1184	4	OUI	Tanzanie
MAY	105696	97	Pic	19/07/2011	20/08/2011	32	237	NON	0					
MAY	105697	104	Pic	20/07/2011	04/09/2011	46	599	OUI	21	24	1001	3	NON	Mozambique
MAY	105698	101	Pic	20/07/2011	19/09/2011	61	650	OUI	5	22	379	2	OUI	Madagascar
MAY	105699	115	Pic	19/07/2011	30/07/2011	11	110	NON	0					
MAY	105700	114	Pic	19/07/2011	27/09/2011	70	470	OUI	23	16	1431	4	NON	Tanzanie
MAY	105701	104	Pic	20/07/2011	22/09/2011	64	503	OUI	6	24	431	3	NON	Madagascar
MAY	105702	109	Pic	19/07/2011	01/08/2011	13	123	NON	0		447			
MAY	105703	112	Pic	20/07/2011	14/09/2011	56	360	OUI	8	34	447	2	NON	Madagascar
MAY	114245	107	Hors-pic	11/02/2012	23/04/2012	72	301	NON	0					
MAY	114246	106	Hors-pic	10/02/2012	23/02/2012	13	224	NON	0					
MAY	114247	NA	Hors-pic	19/02/2012	13/03/2012	23	298	NON	0					
MAY	114248	92	Hors-pic	21/02/2012	10/04/2012	49	556	OUI	15	9	764	3	OUI	Mozambique

Site	ID	LCC (cm)	Saison de ponte	Date de déploiement	Date de fin d'émission	Durée d'émission (jours)	# de localisations	Migration complète	Durée migration (jours)	Durée alimentation (jours)	Distance (Km)	# ZEE	# AMP	Pays d'alimentation
MAY	114249	112	Hors-pic	18/02/2012	02/03/2012	13	124	NON	0					
MAY	114250	107	Hors-pic	12/02/2012	03/03/2012	20	297	OUI	7	12	475	3	NON	Madagascar
MAY	114251	112	Hors-pic	13/02/2012	18/03/2012	34	429	OUI	16	5	868	3	NON	Mozambique
MAY	114252	108	Hors-pic	11/02/2012	04/03/2012	22	275	NON	0					
MAY	114253	106	Hors-pic	15/02/2012	06/04/2012	51	231	NON			633	3		
MAY	114254	105	Hors-pic	15/02/2012	02/03/2012	16	214	NON			331	3		
MAY	44783b	112	Pic	16/07/2005	28/08/2005	43	177	OUI	20	23	3034	3	NON	Tanzanie
MOH	20405	NA	Pic	10/05/2001	01/09/2001	114	84	NON	18	33		2		
MOH	32895	105	Pic	26/07/2010	03/09/2010	39	448	OUI	8	26	497	2	OUI	Mozambique
MOH	112006	105	Hors-pic	12/10/2011	29/11/2011	48	685	OUI	34	14	1722	3	NON	Madagascar
MOH	112007	NA	Hors-pic	11/10/2011	15/11/2011	35	248	OUI	8	27	474	2	OUI	Mozambique
MOH	112008	107	Hors-pic	10/10/2011	07/11/2011	28	343	NON	0					
VAM	72127	NA	OTHER	07/04/2007	25/10/2007	201	269	OUI	26	173	1322	3	OUI	Kenya
VAM	75966	NA	OTHER	24/05/2008	12/01/2009	233	2064	OUI	6	162	382	2	OUI	Tanzanie
VAM	75967	NA	OTHER	18/07/2008	30/11/2008	135	1104	OUI	18	84	1119	3	NON	Madagascar
TRO	4248	NA	Pic	07/04/1998	06/05/1998	29	91	OUI	12	15	952	2	NON	Madagascar
TRO	49440	112	Pic	29/12/2009	23/01/2010	25	355	OUI	13	3	750	2	NON	Madagascar
TRO	49441	116	Pic	29/12/2009	25/04/2010	117	1770	OUI	14	85	1048	3	NON	Seychelles
TRO	49442	118	Pic	11/01/2010	17/04/2010	96	1577	OUI	13	83	819	2	OUI	Madagascar
TRO	49443	111	Pic	13/01/2010	31/05/2010	138	1508	OUI	38	73	2151	6	NON	Mozambique
TRO	49479	117	Pic	18/01/2010	21/04/2010	93	463	OUI	21	70	1326	3	NON	Seychelles
TRO	49512	108	Pic	19/01/2010	23/04/2010	94	1028	OUI	16	72	875	2	NON	Madagascar
TRO	49514	112	Pic	21/01/2010	22/04/2010	91	1102	OUI	20	71	1174	2	NON	Madagascar
TRO	49539	112	Pic	22/01/2010	02/03/2010	39	576	OUI	33	5	2458	7	NON	Kenya
TRO	49555	108	Pic	23/01/2010	12/03/2010	48	629	OUI	12	36	602	2	OUI	Madagascar
TRO	49566	115	Pic	26/01/2010	04/03/2010	37	685	OUI	22	9	1320	2	NON	Madagascar
TRO	53166	105	Hors-pic	14/08/2011	14/11/2011	92	640	OUI	26	29	1965	2	NON	Madagascar
TRO	53184	109	Hors-pic	14/08/2011	29/11/2011	107	1198	OUI	21	33	1124	2	NON	Madagascar
TRO	53191	100	Hors-pic	24/08/2011	30/09/2011	37	349	OUI	19	18	1283	2	NON	Madagascar
TRO	57682	108	Hors-pic	26/08/2011	14/11/2011	80	807	OUI	44	36	2357	2	OUI	Madagascar
TRO	57683	105	Hors-pic	25/08/2011	31/01/2012	159	1602	OUI	44	35	2761	3	NON	Tanzanie
TRO	57685	109	Hors-pic	26/08/2011	22/11/2011	88	539	OUI	36	27	1748	2	OUI	Madagascar
TRO	57686	112	Hors-pic	28/08/2011	31/12/2011	125	1395	OUI	36	52	2314	6	OUI	Tanzanie
TRO	57687	118	Hors-pic	03/09/2011	25/11/2011	83	782	OUI	12	32	754	3	NON	Mauritius
TRO	57688	106	Hors-pic	05/09/2011	31/01/2012	148	1367	OUI	24	30	1080	2	OUI	Madagascar
TRO	57713	109	Hors-pic	08/09/2011	25/02/2012	170	1596	OUI	54	55	3706	3	NON	Seychelles

CHAPITRE 4. DYNAMIQUE SPATIALE DES TORTUES VERTES ADULTES

SECTION 2. MODELISATION INDIVIDU-CENTREE

Appendix 12. IBM : design concept and model details

1. Design concept

1.1. Emergence

Foraging (stayer or mover) or nesting (investment or conservative) strategies directly affected rookery reproductive output via individual behavior. Intuitively, the best individual strategy would be to feed on foraging patches close to the rookery, thus reducing the cost of migration. However, with conspecifics depleting the close patches, different strategies might be beneficial. The rookery reproductive outputs consequently emerged from individual behavior while searching for patches and deciding on nesting energy allocation. Furthermore, the time interval between every breeding event emerged from energetic constraints, as well as the distribution of the spatial foraging site usage that we could compare with tracking data from field surveys.

1.2. Adaptation and learning

We did not include adaptation within the course of a simulation, i.e. decision strategies were fixed for a given simulation. Nor did we include any learning behavior except from learning on which side to avoid the coast the first time that a turtle was facing the coastline (see Model details).

1.3. Fitness

Individual reproductive output in the model could be considered as individual fitness. Nevertheless, in the absence of adaptation and/or learning, individuals did not adjust behavior in order to optimize their individual fitness. Reproductive output at the rookery level was compared between simulations since decision strategies do not evolve in the course of a simulation.

1.4. Sensing

At any time step, a migrating turtle could assess the direction of the migration target (the preferred foraging patch or the preferred nesting site) and has the ability to head towards it. In addition, a turtle could sense and avoid any coastal area located within 100km of its actual location. Turtles did not have the ability to sense or anticipate the oceanic currents (see Model details).

An individual perceived the resource level of the patch in which it was currently foraging. The decision to leave the patch was taken in response to this level.

1.5. Interaction

There was no direct interaction between female individuals in the model. However, indirect interaction between individuals was included indirectly via resource competition at foraging patches. Foraging patch resources was directly affected by the number of turtles actually foraging on this patch.

2. Model details

2.1. Initialization

The landscape, i.e. the number and location of nesting sites and foraging patches remains identical within and between simulations. Initial foraging patch resource level is set up for each patch to a random positive value sampled from a uniform distribution and inferior to maximum possible foraging patch resource level Φ_{max} .

At the beginning of each simulation, nesting sites are allocated randomly for each turtle with the constraint of ensuring that a realistic proportion is distributed over the nesting site (see Input section and Table A - 2). The initial foraging site is also assigned randomly for each turtle. The probability of a foraging patch to be assigned to a turtle is inversely proportional to the distance separating this patch from the turtle's preferred nesting site. This probability is set arbitrarily to a decreasing exponential of coefficient $\lambda=20$ such that:

$$P_{allocation} = (1-d_{relative})^{1000 \cdot \lambda}$$

$$d_{relative} = d - d_{min} / d_{max} - d_{min}$$

d: distance between foraging patch and actual nesting site

d_{min} : minimum distance between a foraging patch and a nesting site

d_{max} : maximum distance between a foraging patch and a nesting site

At initialization, all turtles are released with the foraging status at the location of the initial preferred foraging patch. For a turtle i , the initial internal energy level $\varepsilon_{i,0}$ is randomly attributed by sampling from a positive uniform distribution inferior to the total energy estimated for a whole nesting cycle (see Submodels section).

Each simulation is first run for a burn-in period of more than 2 years (1500 time steps) for which all output observations are discarded. This burn-in period is meant to avoid artifacts due to initialization phase.

2.2.Input

Main inputs for the model are the functional habitat map (rookeries maps and seagrasses) and the oceanic currents climatology map.

2.2.1. Rookeries

Rookeries locations are mapped from local knowledge and using the latest available estimates of the number of annual nesting females (respective studies used are cited in Table A - 2). We are using the upper limit field estimation of nesting female's number to compute the proportion of individuals associated to each rookery in the model. The proportion of individuals assigned to each rookery is shown in Table A - 2. For the smallest rookeries a minimum rate of 0.005 is applied. Exact location of nesting sites is reported in Table A - 2.

2.2.2. Foraging patches

No homogeneous seagrasses maps are available at regional scale. Foraging patches locations are then set up by combining maps from two distinct sources: the World Atlas of Seagrasses (Green & Short 2003) and the Agulhas and Somali Current Large Marine Ecosystem project (ASCLME ; www.asclme.org). Mapped sea grass beds were transformed into punctual patches at locations corresponding to the location of the main mapped sea grasses beds. Additional foraging patches are added along the coast of Somalia as this place is known to host vast areas of sea grass bed that are not mapped in the cited datasets (Andréfouët, S. *Pers. Com.*).

2.2.3. Oceanic currents

To model oceanic currents we are using an annual climatology map that reflects the mean current velocities in the region. This map was computed by combining GEKCO surface current daily datasets (Sudre *et al.* 2013). We do not consider any seasonal effect at this stage. The 2D currents vector maps are transformed in a bi-color map where red and blue color levels respectively reflect the eastward components and the northward components of the sea surface currents.

2.3. Submodels

2.3.1. Movement and coast avoidance algorithm

At each time step t , a turtle i attempts to move one step in the direction of the target, possibly the preferred nesting site N_0 in the case of pre-nesting migration or alternatively the preferred foraging patch F_0 in the case of post-nesting or foraging migration. Turtle intrinsic migration speed c is fixed.

For avoidance of coastal grounds, we implemented a simple wall following algorithm (Figure A - 11). When an individual encounters coastal ground while attempting to reach the target, it follows the coast until it can freely move in the direction of the target once again. Choice of avoidance direction (to the left or to the right) for pre-nesting or foraging migration is based on the least turning angle necessary to avoid the coast at first encounter. Direction of coast avoidance for post-nesting migration is symmetrical to the avoidance direction determined during pre-nesting migration.

2.3.2. Movement and oceanic currents

In the model, oceanic currents directly impact individual trajectories. During migration, at each time step, turtles attempt to travel in the direction of the target site or patch. Effective migration direction is then corrected according to the oceanic current velocity at actual turtle position in such a way that the final velocity vector is resulting from the turtle's velocity vector towards the target plus the oceanic current velocity vector at turtle location.

2.3.3. Foraging

When at time t , turtle i feeds on patch p , its internal energy level $\varepsilon_{i,t}$ is increased. We do not explicitly consider metabolic costs for maintenance and reproduction.

$$\varepsilon_{i,t+1} = \varepsilon_{i,t} + \Delta\varepsilon_{i,p,t}$$

with $\Delta\varepsilon_{i,p,t}$ being the net gain from patch p at time t

The net gain per time step $\Delta\varepsilon_{i,p,t}$ is directly dependent on the resource level of the foraging patch $\Phi_{p,t}$.

$$\Delta\varepsilon_{i,p,t} = \alpha \cdot \Phi_{p,t}$$

$\Phi_{p,t}$: resource level of patch p at time t

α : depletion coefficient

2.3.4. Foraging patch growth and depletion

At each time step t , the foraging patch p resource level $\Phi_{p,t}$ is updated.

$$\Phi_{p,t+1} = \Phi_{p,t} + \Delta\Phi_{p,t}$$

$\Delta\Phi_{p,t}$: net growth of patch p at time t

Resource level of patch p is depleted depending on the number $N_{p,t}$ of turtles foraging on this patch at time t . Foraging patch resources regrow after each time step based on a logistic growth model:

$$\Delta\Phi_{p,t} = \beta \cdot \Phi_{p,t} \cdot (1 - \Phi_{p,t} / \Phi_{max}) - \alpha \cdot N_{p,t} \cdot \Phi_{p,t}$$

β is a coefficient adjusted to maintain relatively constant the amount of resources across the simulation (i) equal to the half of the maximum patch resource level (ii), under the hypothesis that all turtles are regularly distributed over the foraging sites (iii). Mathematically, this means that for all patches p :

- (i) $\Delta\Phi_{p,t} = 0$
- (ii) $\Phi_{max} = \Phi_{max}/2$
- (iii) $N_{p,t} = N_T / N_F$

which gives:

$$\beta = \alpha \cdot N_T / N_F \cdot \Phi_{max} / (\Phi_{max} - \Phi_{max}/2) = 2 \cdot \alpha \cdot N_T / N_F$$

The temporal evolution of foraging patch resource level $\Phi_{p,t}$ depending on the number of foraging turtles $N_{p,t}$ is illustrated on Figure A - 12

2.3.5. Foraging fidelity strategy

The probability $P_{leave,i}$ for turtle i to leave the actual foraging patch for another one depends on the amount of resources of the actual patch $\Phi_{p,t}$ and on its own foraging fidelity strategy S_F . The functional relationship was modeled with a logistic curve:

$$P_{leave,i} = (1 - 1 / (1 + \exp((\Phi_{p,t} + b) / a))) / 1000 \cdot (1 - S_F)$$

a : modulating the steepness of the reaction

b : leaving threshold

A foraging fidelity strategy S_F close to 1 leads to a ‘stayer strategy’. A foraging fidelity strategy S_F close to 0 leads to a ‘mover strategy’.

Values for parameters a and b are given in Table 1. Probability of leaving a foraging patch depending on foraging strategy S_F and foraging patch resource level $\Phi_{p,t}$ is illustrated in Figure A - 13.

2.3.6. Foraging patch selection

New foraging patch selection was distance-dependent with selection probability $P_{selection}$ determined by an exponential decay function:

$$P_{selection} = (1 - d_{relative})^{1000 \cdot \lambda}$$

$$d_{relative} = d - d_{min} / d_{max} - d_{min}$$

d : distance between foraging patch and actual nesting site

d_{min} : minimum distance between two foraging patches

d_{max} : maximum distance between two foraging patches

This knowledge based strategy minimizes the searching costs for foraging patches by moving to nearby foraging patches with a higher probability.

2.3.7. Migration

Islands and continental areas are insurmountable barriers. During pre-nesting, post-nesting or foraging migration, at each time step t a turtle i moves towards a selected patch p , it loses a fixed amount of energy $\Delta \varepsilon_{i,m}$ (Table 1):

$$\varepsilon_{i,t+1} = \varepsilon_{i,t} + \Delta \varepsilon_{i,m}$$

2.3.8. Nesting

A turtle starts the nesting migration (from foraging patch to nesting site) when its energy level reaches approximately the total energy level needed to complete the cycle $\varepsilon_{i,t} \geq \varepsilon_{cycle}$:

$$\varepsilon_{cycle} = 2 \cdot \varepsilon_{migration} + \varepsilon_{nesting} = 2 \cdot \Delta \varepsilon_{i,m} \cdot d_{i,n} / c + S_N \cdot T_{n,max} \cdot \Delta \varepsilon_{i,n}$$

The number of time steps spent at nesting sites depends on nesting strategy S_N :

$$T_{n,i} = S_N \cdot T_{n,max}$$

During nesting, at each time step t spent at a nesting site i , an individual loses $\Delta \varepsilon_{i,n}$:

$$\varepsilon_{i,t+1} = \varepsilon_{i,t} + \Delta \varepsilon_{i,n}$$

A nesting strategy S_N close to 1 leads to an ‘investment strategy’. A nesting strategy S_N close to 0 leads to a ‘conservative strategy’.

After nesting event, a turtle goes back to its last preferred foraging patch.

2.3.9. Perturbation

Perturbation is defined by a latitude position σ_y , an intensity level σ_i and a maximum range of action $d_{\sigma,max}$. The impact of perturbation on a given foraging patch depends on its relative latitude p_y to perturbation latitude σ_y . Perturbation effect on foraging patch resource level is inversely proportional to the latitudinal distance $d_{p,\sigma}$ from the perturbation latitude position σ_y and is also dependent on the regrowth rate of a foraging patch. At each time step, the patch resource level is perturbed as follow:

$$\text{if } d_{p,\sigma} < d_{\sigma,max}: \Phi_{p,t+1} = \Phi_{p,t} - \Delta \Phi_{p,t}$$

$$\text{with: } \Delta \Phi_{p,t} = \sigma_i \cdot \beta \cdot d_{\sigma,max} / d_{p,\sigma} \cdot \Phi_{p,t} \text{ and } d_{p,\sigma} = p_y - \sigma_y$$

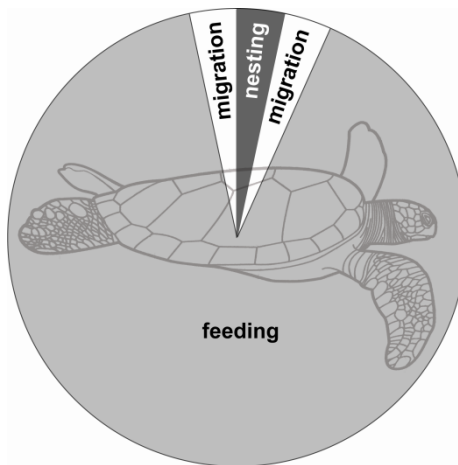


Figure A - 10 Schematic nesting cycle of adult sea turtles as considered in the model. Between two nesting periods of 3-4 years, turtles spend approximately 90% of the time on foraging, 6% on migration and 4% on nesting.

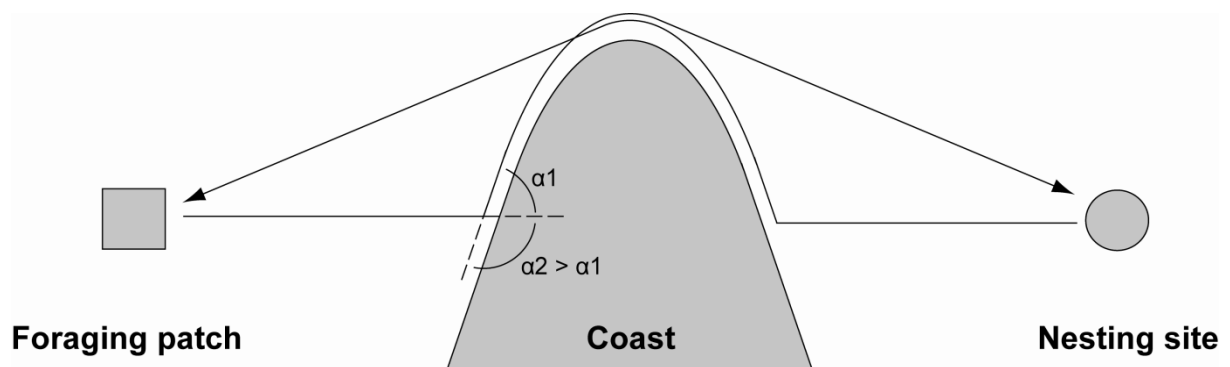


Figure A - 11 Schematic representation of coast avoidance trajectories. Direction of coast avoidance is determined during first pre-nesting migration (alternatively foraging migration) by prioritising the least turning angle (to the left following α_1 in this example). During post-nesting migration individual will avoid the coast by turning in the opposite direction compared to pre-nesting migration (to the right in this example). An individual stops following the coast when it is able to move without obstacle in the direction of the target. This may possibly lead to different trajectories during pre-nesting and post-nesting migration.

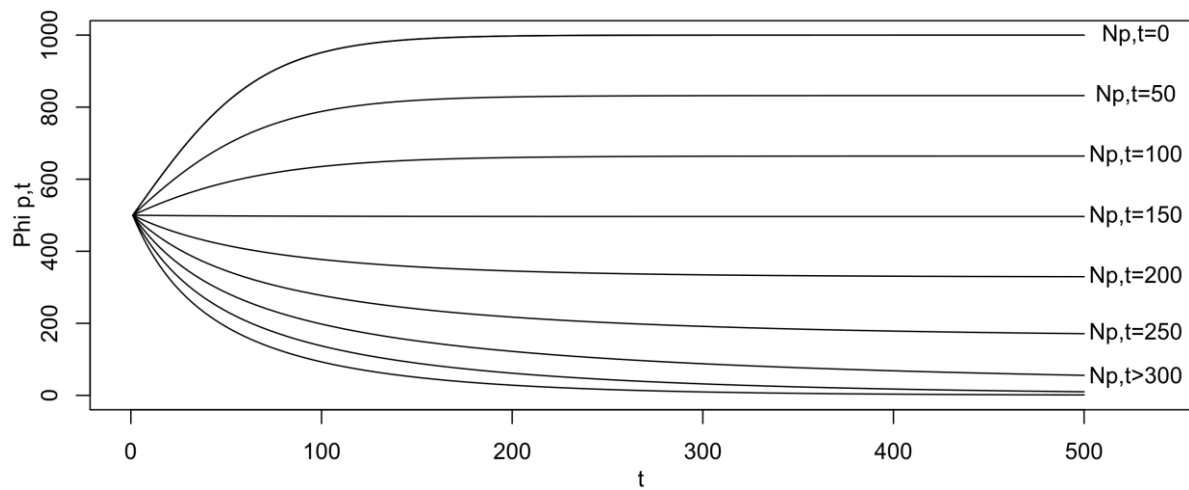


Figure A - 12 Temporal development of patch resource level $\Phi_{p,t}$ as a function of time t and number of sea turtle foraging on patch N_p . The y-axis represents the resource level $\Phi_{p,t}$ of the patch p . The x-axis represents the time t . Each curve describe how the resource level $\Phi_{p,t}$ evolves depending on the number of turtles N_p . During simulations, the resource level of a patch is not likely to evolve smoothly as suggested by these curves as the number of turtles foraging on the patch may change between time steps.

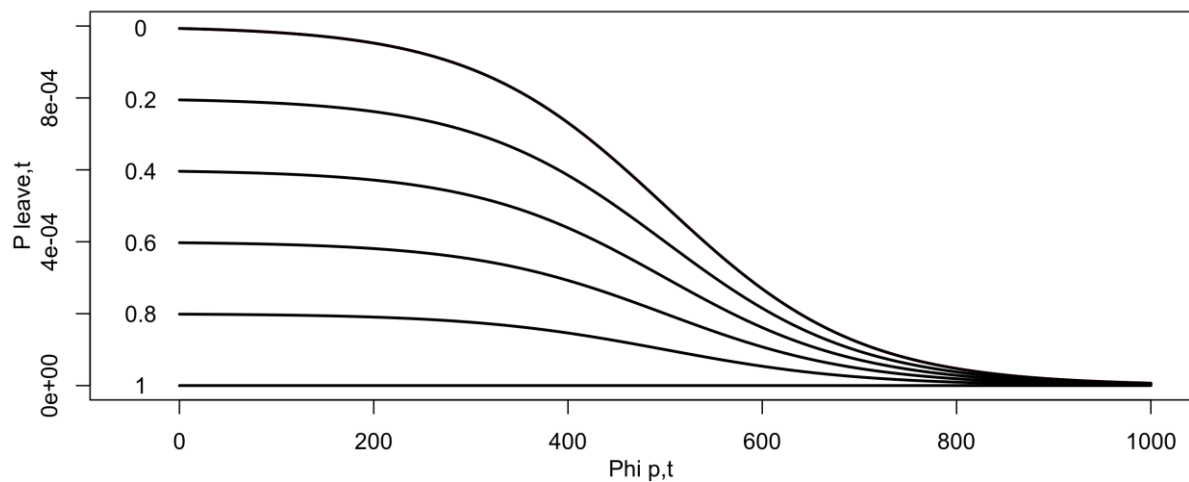


Figure A - 13 Foraging fidelity strategies and their functional relationships. This figure illustrates the probability $P_{leave,t}$ for a turtle i to leave a patch p depending on its foraging fidelity strategy $SF_{i,t}$ and patch resource level $\Phi_{p,t}$. The x-axis represents the resource level $\Phi_{p,t}$ of the patch p . The y-axis is the level of probability $P_{leave,t}$ of leaving the patch at time t . Each curve depicts the probability $P_{leave,t}$ of leaving the patch depending on actual level of patch resource. Turtle foraging fidelity strategy $SF_{i,t}$ is fixed across a single simulation. A foraging fidelity strategy closed to 0 (higher curves) leads to an overall higher probability to leave the patch (mover strategy). A strategy closed to 1 (lower curves) leads to an overall smaller probability of leaving the patch (stayer strategy).

Table A - 2 Estimated number of nesting females for each nesting sites as available in the literature and relative proportion of nesting females assigned to each nesting site in the model. Absolute number of females actually assigned to each nesting site in the model was calculated, in respect of the relative proportion indicated here, ensuring that the total number of individuals in the model equals NT (7000 individuals). This data need to be taken with caution and need to be justified by the papers cited. Comparisons need to be done with caution because estimation methods vary for all sites. (* : major nesting sites)

Site	Trigram	Area of estimation	Estimated number of females per year	Sources	Adjusted number of females per year	Relative proportion of females assigned in the model
Europa*	EUR	All	6,000-11,000	Le Gall <i>et al.</i> (1986)	11,000	10000
Aldabra*	ALD	All	3,000-5,000	Mortimer <i>et al.</i> (2011b)	5000	5000
Mayotte*	MAY	All	3,000-5,000	Bourjea <i>et al.</i> (2007a)	5000	5000
Mohéli*	MOH	6 beaches	4,410	Bourjea <i>et al.</i> (In prep.-b)	5000	5000
Tromelin*	TRO	All	1,430	Lauret-Stepler <i>et al.</i> (2007)	2000	2000
Glorieuses*	GLO	60%	1,480	Lauret-Stepler <i>et al.</i> (2007)	2000	2000
Tanzania	TAN	All	120-150	Muir (2005)	150	200
Iranja	IRA	All	100-150	Bourjea <i>et al.</i> (2006)	150	200
Juan de Nova	JUA	All	<80	Lauret-Stepler <i>et al.</i> (2010)	70	200
Seychelles (Except Aldabra)	SEY	-	13-24	Mortimer <i>et al.</i> (2011a)	150	200
Mozambique (Vamizi Island)	VAM	85%	50	Garnier <i>et al.</i> (2012)	60	200
La Réunion	RUN	All	<5	Ciccione and Bourjea (2006)	5	200
Kenya	KEN	-	unknown	Okemwa <i>et al.</i> (2004)	unknown	200
Mauritius (Chagos Archipelago)	CHA	-	-	-	-	200

Appendix 13. IBM : complementary results

1. Energy at nesting

In the absence of oceanic currents (Scen. 1), energy level at nesting was not significantly influenced by either nesting allocation or foraging fidelity strategy (Figure A - 14a).

When considering oceanic currents (Scen. 2; Figure A - 14b) independently from nesting and foraging strategies, the energy level at nesting was drastically lower than in the absence of currents (Scen. 1). Oceanic currents introduce environmental uncertainties and increased migration duration, leading to lower energy levels at nesting. Nevertheless, the decrease in energy levels was strongly limited for ‘stayer’ foraging tendencies and more important for ‘mover’ foraging tendencies. In addition, we observe higher levels of variations in the energy levels for ‘mover’ tendencies. Regarding nesting strategies, the decrease was also slightly smaller for ‘conservative’ nesting strategies than ‘investment’ nesting tendencies.

In the third scenario (Scen. 3), introducing human perturbations in the southern foraging patches did not affect the overall energy levels at nesting (Figure A - 14c). ‘Investor’ nesting tendencies nevertheless lead to higher variability in nesting energy levels in comparison to Scenario 1.

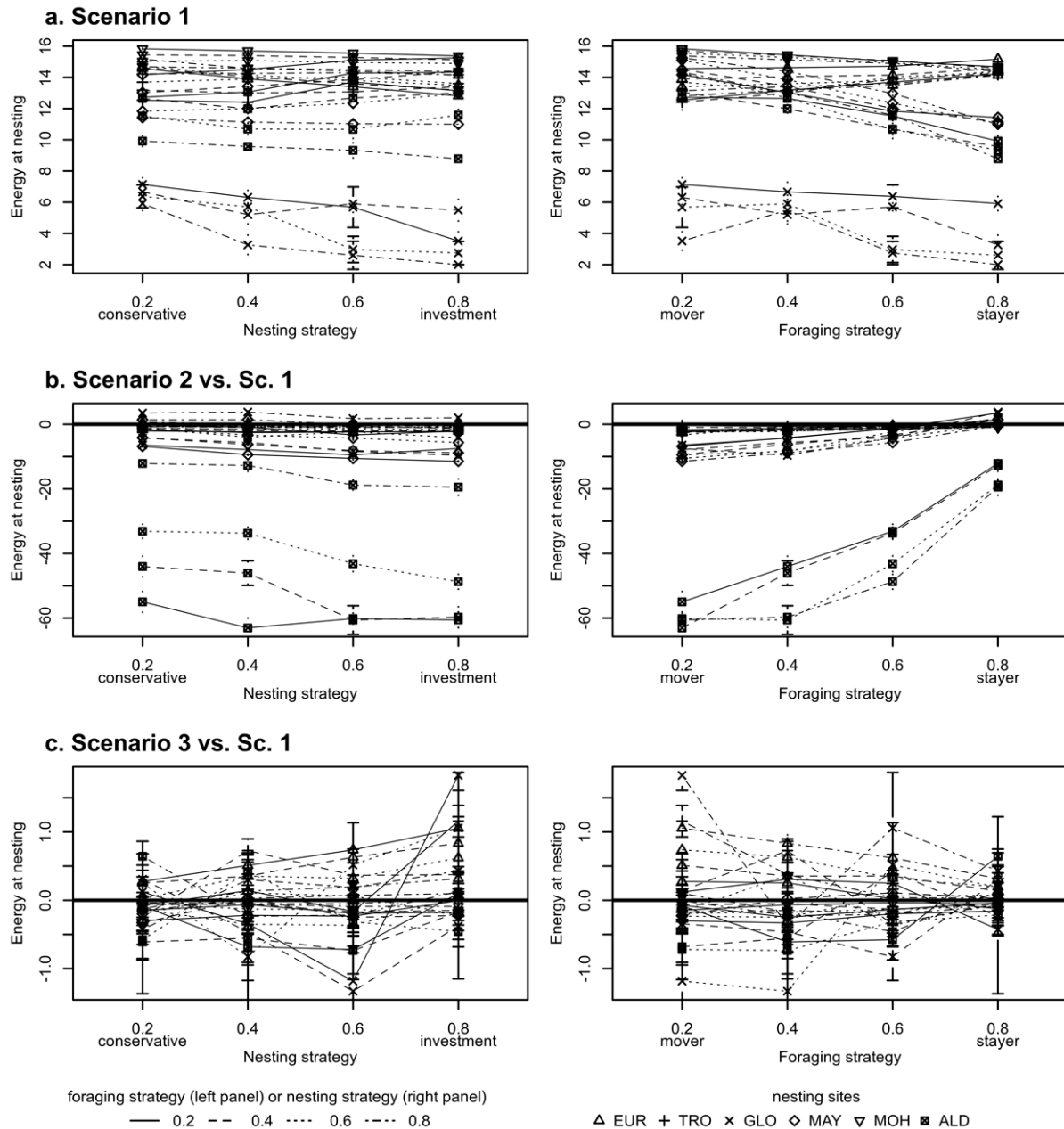


Figure A - 14 Mean individual energy level after nesting: (a) energy levels for Scenario 1, (b) energy levels for Scenario 2 relative to Scenario 1 and (c) energy levels for Scenario 3 relative to Scenario 1. Error bars respectively correspond to standard errors of energy levels respectively for (a) Scenario 1, (b) Scenario 2 and (c) Scenario 3. Line type represents foraging strategy (left panel) or nesting strategy (right panel) taken in (0.2; 0.4; 0.6; 0.8). Point types represents the 6 main nesting sites (EUR: Europa, TRO: Tromelin, GLO: Glorieuses, MAY: Mayotte, MOH: Mohéli, ALD: Aldabra).

2. Remigration interval

Mean individual remigration intervals (duration between two successive nesting cycles) over the entire set of simulations ranged from 1.9 to 7.1 years. While there is no estimation of remigration intervals in the population of the South West Indian Ocean, these values fall within the range observed worldwide which varies between 2 to 7 years (see review in Troeng and Chaloupka 2007). Under Scenario 1, mean remigration intervals ranged from 4.46 ± 0.17 years (Mean $\pm$ SE). When considering ocean currents (Scen. 2) it dropped down to 4.13 ± 0.16 years. Perturbations (Scen. 3) did not have a significant impact on the mean remigration interval (4.41 ± 0.16 years). Not surprisingly, remigration interval was directly impacted by nesting strategy (Figure A - 15). More energy being required for ‘investment’ tendencies, foraging lasted longer for these strategies. Higher foraging durations also implies higher variability in remigration intervals. Under Scenario 1 (Figure A - 15a, left panel), higher investment tendencies (0.8) lead to remigration intervals comprised between 6.48 and 7.20 years while remigration intervals for more conservative tendencies (0.2) was only comprised between 2.31 and 2.55 years. Foraging strategy, on the other hand, had little impact on mean remigration interval (Figure A - 15a, right panel). Trends in remigration intervals under Scenario 2 and Scenario 3 along nesting or foraging strategy did not differ much from Scenario 1 (Figure A - 15b and c). In summary, while oceanic currents lower and perturbations raise the mean remigration interval, decision strategies did not have major consequences on these variations.

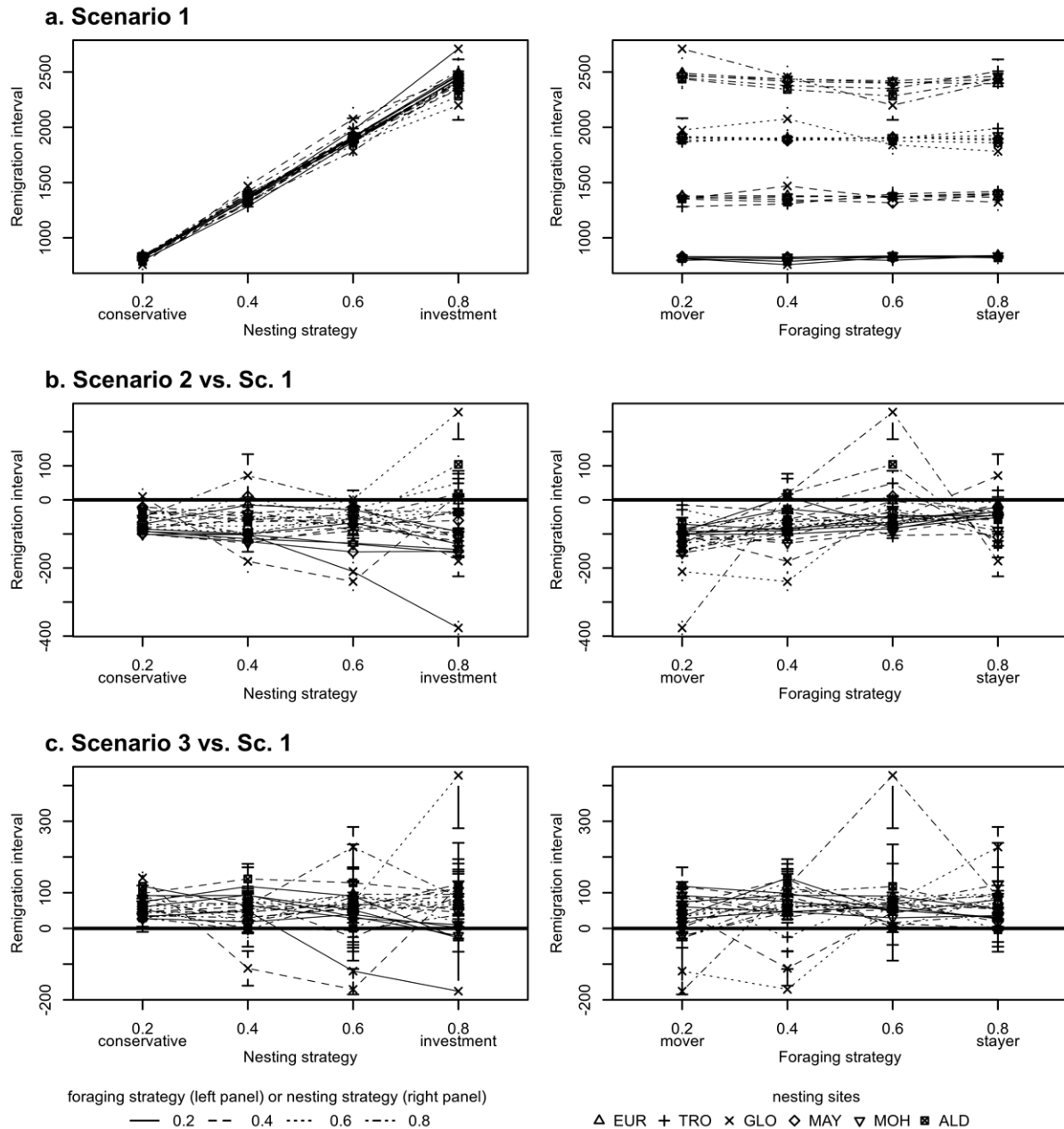


Figure A - 15 Mean individual remigration interval, time difference between two nesting phases. (a) Remigration intervals for Scenario 1, (b) remigration intervals for Scenario 2 relative to Scenario 1 and (c) remigration intervals for Scenario 3 relative to Scenario 1. Error bars respectively correspond to standard errors of remigration intervals respectively for (a) Scenario 1, (b) Scenario 2 and (c) Scenario 3. Line type represents foraging strategy (left panel) or nesting strategy (right panel) taken in (0.2; 0.4; 0.6; 0.8). Point types represents the 6 main nesting sites (EUR: Europa, TRO: Tromelin, GLO: Glorieuses, MAY: Mayotte, MOH: Mohéli, ALD: Aldabra).

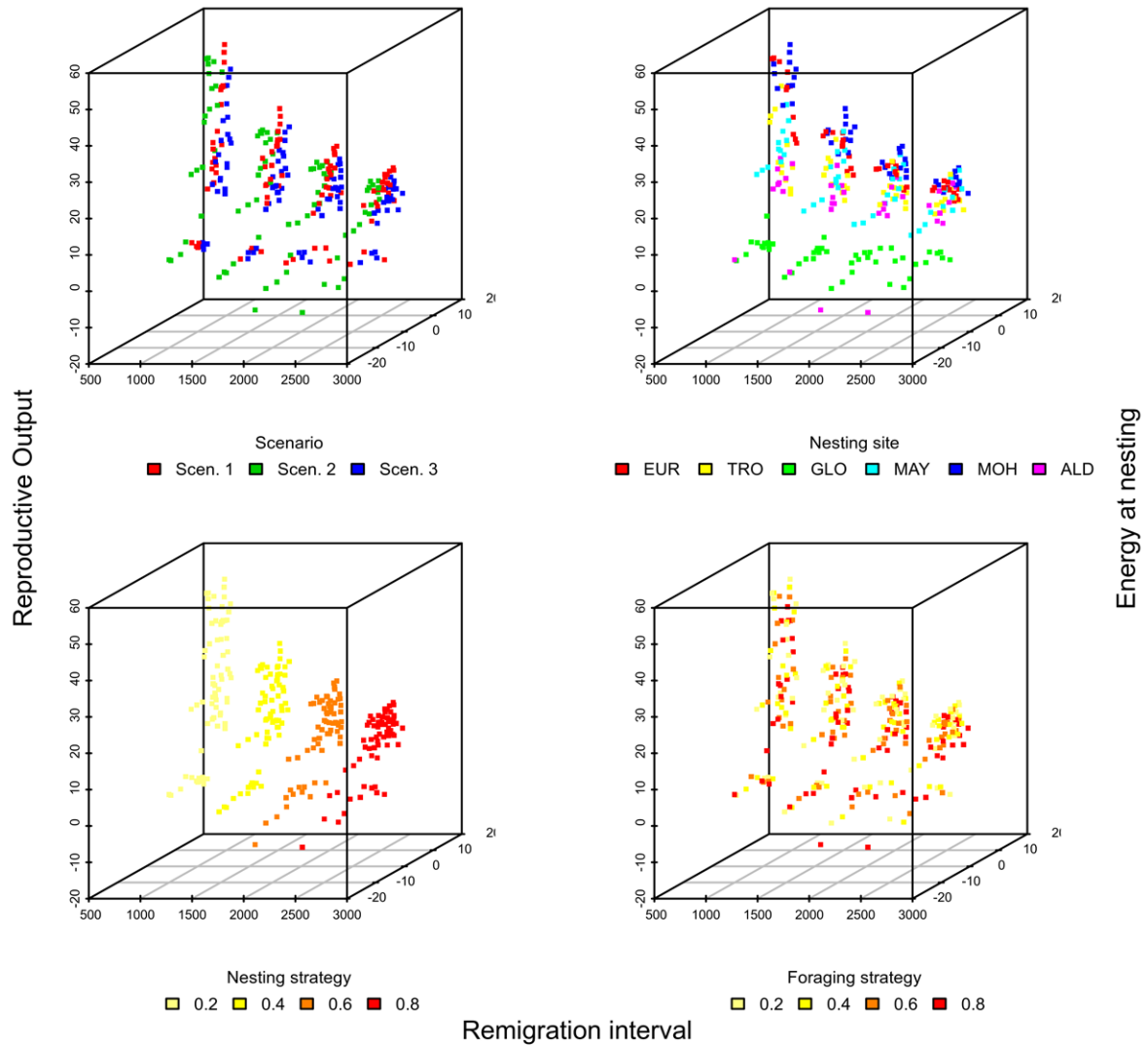


Figure A - 16 Three-dimensional representation of simulation results regarding reproductive parameters. Remigration intervals (x), energy at nesting (y) and reproductive output (z) of nesting turtles (N = 240 simulations) depending on: (a) Scenario (Scen. 1: without oceanic currents, Scen. 2: with oceanic currents, Scen. 3: with perturbations.) (b) Nesting sites, (c) nesting allocation strategy and (d) foraging fidelity strategy. A nesting strategy close to 1 leads to an ‘investment strategy’. A nesting strategy close to 0 leads to a ‘conservative strategy’. A foraging fidelity close to 1 leads to a ‘stayer strategy’. A foraging fidelity close to 0 leads to a ‘mover strategy’.



REFERENCES

Références bibliographiques

Cette bibliographie totalise 366 références.

- Alerstam T., Hedenström A. & Åkesson S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103, 247-260.
- Allen Z.C., Shah N.J., Grant A., Derand G.-D. & Bell D. (2010). Hawksbill turtle monitoring in Cousin Island Special Reserve, Seychelles: an eight-fold increase in annual nesting numbers. *Endangered Species Research*, 11, 195-200.
- Amorochio D.F., Abreu-Grobois F.A., Dutton P.H. & Reina R.D. (2012). Multiple Distant Origins for Green Sea Turtles Aggregating off Gorgona Island in the Colombian Eastern Pacific. *Plos One*, 7, e31486.
- Aragones L.V., Lawler I.R., Foley W.J. & Marsh H. (2006). Dugong grazing and turtle cropping: grazing optimization in tropical seagrass systems? *Oecologia*, 149, 635-647.
- Arendt M.D., Segars A.L., Byrd J.I., Boynton J., Whitaker J.D., Parker L., Owens D.W., Blanvillain G., Quattro J.M. & Roberts M.A. (2012). Seasonal distribution patterns of juvenile loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) following capture from a shipping channel in the Northwest Atlantic Ocean. *Mar. Biol.*, 159, 127-139.
- Avens L. & Snover M. (2013). Age and Age Estimation in Sea Turtles. In: *The Biology of Sea Turtles, Volume III*. CRC Press, pp. 97-134.
- Baldwin R.M., Hughes G.R. & Prince R.I.T. (2003). Loggerhead turtles in the Indian Ocean. In: *Loggerhead sea turtles*. Smithsonian Books Washington, DC, pp. 218-232.
- Ballorain K. (2010). Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien. In. University of La Réunion, p. 288.
- Ballorain K., Bourjea J., Ciccione S., Kato A., Hanuise N., Enstipp M.R., Fossette S. & Georges J.Y. (2013). Seasonal diving behaviour and feeding rhythms of green turtles at Mayotte Island. *Marine Ecology Progress Series*, 483, 289-302.
- Ballorain K., Ciccione S., Bourjea J., Grizel H., Enstipp M. & Georges J.-Y. (2010). Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. *Mar. Biol.*, 157, 2581-2590.
- Balmford A., Gravestock P., Hockley N., McClean C.J. & Roberts C.M. (2004). The worldwide costs of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 9694-9697.
- Barraquand F. & Benhamou S. (2008). Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89, 3336-3348.
- Bates D.M. & Maechler M. (2009). lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. In: *R package*.
- Behrenfeld M.J. & Falkowski P.G. (1997). *Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration*. American Society of Limnology and Oceanography, Waco, Texas, USA.
- Benhamou S. (2011). Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *Plos One*, 6, e14592.
- Benhamou S. & Cornélis D. (2010). Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *The Journal of Wildlife Management*, 74, 1353-1360.
- Benhamou S. & Riotte-Lambert L. (2012). Beyond the Utilization Distribution: Identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecol. Model.*, 227, 112-116.

- Benhamou S., Sudre J., Bourjea J., Ciccione S., De Santis A. & Luschi P. (2011). The Role of Geomagnetic Cues in Green Turtle Open Sea Navigation. *Plos One*, 6.
- Benson S.R., Eguchi T., Foley D.G., Forney K.A., Bailey H., Hitipeuw C., Samber B.P., Tapilatu R.F., Rei V. & Ramohia P. (2011). Large-scale movements and high-use areas of western Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Ecosphere*, 2, art84.
- Berger J. (2004). The last mile: How to sustain long-distance migration in mammals. *Conservation Biology*, 18, 320-331.
- Beverly S., Curran D., Musyl M. & Molony B. (2009). Effects of eliminating shallow hooks from tuna longline sets on target and non-target species in the Hawaii-based pelagic tuna fishery. *Fisheries Research*, 96, 281-288.
- Bjorge A., Bekkby T., Bakkestuen V. & Framstad E. (2002). Interactions between harbour seals, *Phoca vitulina*, and fisheries in complex coastal waters explored by combined Geographic Information System (GIS) and energetics modelling. *Ices Journal of Marine Science*, 59, 29-42.
- Bjorndal K. (1980). Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.*, 56, 147-154.
- Bjorndal K., Schroeder B., Foley A., Witherington B., Bresette M., Clark D., Herren R., Arendt M., Schmid J., Meylan A., Meylan P., Provancha J., Hart K., Lamont M., Carthy R. & Bolten A. (2013). Temporal, spatial, and body size effects on growth rates of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the Northwest Atlantic. *Mar. Biol.*, 1-11.
- Bjorndal K.A. (1997). Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL & Musick A). CRC Press Boca Raton, FL, pp. p199-231.
- Bjorndal K.A., Bolten A.B. & Chaloupka M.Y. (2000a). Green turtle somatic growth model: Evidence for density dependence. *Ecol. Appl.*, 10, 269-282.
- Bjorndal K.A., Bolten A.B. & Martins H.R. (2000b). Somatic growth model of juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*: duration of pelagic stage. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 202, 265-272.
- Blanke B. & Raynaud S. (1997). Kinematics of the Pacific equatorial undercurrent: An Eulerian and Lagrangian approach from GCM results. *Journal of Physical Oceanography*, 27, 1038-1053.
- Block B.A., Jonsen I.D., Jorgensen S.J., Winship A.J., Shaffer S.A., Bograd S.J., Hazen E.L., Foley D.G., Breed G.A., Harrison A.L., Ganong J.E., Swithenbank A., Castleton M., Dewar H., Mate B.R., Shillinger G.L., Schaefer K.M., Benson S.R., Weise M.J., Henry R.W. & Costa D.P. (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475, 86-90.
- Block B.A., Teo S.L.H., Walli A., Boustany A., Stokesbury M.J.W., Farwell C.J., Weng K.C., Dewar H. & Williams T.D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature*, 434, 1121-1127.
- Blumenthal J.M., Abreu-Grobois F.A., Austin T.J., Broderick A.C., Bruford M.W., Coyne M.S., Ebanks-Petrie G., Formia A., Meylan P.A., Meylan A.B. & Godley B.J. (2009). Turtle groups or turtle soup: dispersal patterns of hawksbill turtles in the Caribbean. *Molecular Ecology*, 18, 4841-4853.
- Blumenthal J.M., Solomon J.L., Bell C.D., Austin T.J., Ebanks-Petrie G., Coyne, Broderick A.C. & Godley B.J. (2007). Satellite tracking highlights the need for international cooperation in marine turtle management. *Endangered Species Research*, 3, 51-61.
- Bolten A.B. (2003). Variation in Sea Turtle Life History Patterns: Neritic vs. Oceanic Developmental Stages. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL, Musick A & Wyneken J). CRC Press Boca Raton, Florida, pp. 243-258.

- Bolten A.B., Bjorndal K.A., Martins H.R., Dellinger T., Biscoito M.J., Encalada S.E. & Bowen B.W. (1998). Transatlantic developmental migrations of loggerhead sea turtles demonstrated by mtDNA sequence analysis. *Ecol. Appl.*, 8, 1-7.
- Bourjea J., Ciccione S. & Ratsimbazafy R. (2006). Marine Turtles Surveys in Nosy Iranja Kely, North-Western Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 5, 209-212.
- Bourjea J., Dalleau M. & Ciccione S. (In Prep.-a). Post-nesting migration of green turtles in the Indian Ocean.
- Bourjea J., Frappier J., Quillard M., Ciccione S., Roos D., Hughes G. & Grizel H. (2007a). Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endangered Species Research*, 3, 273-282.
- Bourjea J., Lapègue S., Gagnevin L., Broderick D., Mortimer J.A., Ciccione S., Roos D., Taquet C. & Grizel H. (2007b). Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean. *Molecular Ecology*, 16, 175-186.
- Bourjea J., Marmoerx C., A. M.S., Beudard F., Frazier J., Roos D., Leport G. & Ciccione S. (In prep.-b). Seasonality and increase in green turtle (*Chelonia mydas*) nesting activity at Mohéli island, Comoro archipelago, Indian Ocean.
- Bourjea J., Muths D., Garnier J., Mortimer J.A., Okemwa G.M., Godley B., Hughes G.R. & Ciccione S. (In Prep.-c). New Genetic Evidence Can Enhance Perspectives on Regional Management: the Case of the Green Turtle in the South West Indian Ocean.
- Bourjea J., Nel R., Jiddawi N., Koonjul M. & Bianchi G. (2008). Sea turtle bycatch in the West Indian Ocean: review, recommendations and research priorities. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 7, 137-150.
- Bowen B.W., Abreu-Grobois F.A., Balazs G.H., Kamezaki N., Limpus C.J. & Ferl R.J. (1995). Trans-Pacific migrations of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92, 3731-3734.
- Bowen B.W. & Karl S.A. (2000). Meeting report: taxonomic status of the East Pacific green turtle (*Chelonia agassizii*). *Marine Turtle Newsletter*, 89, 20-22.
- Bowen B.W. & Karl S.A. (2007). Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology*, 16, 4886-4907.
- Bowlin M.S., Bisson I.-A., Shamoun-Baranes J., Reichard J.D., Sapir N., Marra P.P., Kunz T.H., Wilcove D.S., Hedenström A., Guglielmo C.G., Åkesson S., Ramenofsky M. & Wikelski M. (2010). Grand Challenges in Migration Biology. *Integrative and Comparative Biology*.
- Boyle M.C., FitzSimmons N.N., Limpus C.J., Kelez S., Velez-Zuazo X. & Waycott M. (2009). Evidence for transoceanic migrations by loggerhead sea turtles in the southern Pacific Ocean. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, 1993-1999.
- Braun-McNeill J., Epperly S.P., Avens L., Snover M.L. & Taylor J.C. (2008). Growth rates of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) from the western North Atlantic. *Herpetol Conserv Biol*, 3, 273-281.
- Breed G.A., Jonsen I.D., Myers R.A., Bowen W.D. & Leonard M.L. (2009). Sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state-space analysis. *Ecology*, 90, 3209-3221.
- Brewer D., Heales D., Milton D., Dell Q., Fry G., Venables B. & Jones P. (2006). The impact of turtle excluder devices and bycatch reduction devices on diverse tropical marine communities in Australia's northern prawn trawl fishery. *Fisheries Research*, 81, 176-188.

- Broadhurst M.K. (2000). Modifications to reduce bycatch in prawn trawls: A review and framework for development. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10, 27-60.
- Broderick A.C., Coyne M.S., Fuller W.J., Glen F. & Godley B.J. (2007). Fidelity and overwintering of sea turtles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 1533-1538.
- Broderick A.C., Frauenstein R., Glen F., Hays G.C., Jackson A.L., Pelembe T., Ruxton G.D. & Godley B.J. (2006). Are green turtles globally endangered? *Global Ecology and Biogeography*, 15, 21-26.
- Broderick A.C., Godley B.J. & Hays G.C. (2001). Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 1481-1487.
- Brothers R. & Putman N.F. (2013). Natal Homing and Imprinting in Sea Turtles. *The Biology of Sea Turtles*, 3, 59.
- Cantrell R.S., Cosner C. & Ruan S. (2010). *Spatial ecology / edited by Stephen Cantrell, Chris Cosner, Shigui Ruan*. CRC Press.
- Carr A. & Stanczyk S. (1975). Observations on the ecology and survival outlook of the hawksbill turtle. *Biological Conservation*, 8, 161-172.
- Carr A.F. (1952). Handbook of turtles : the turtles of the United States, Canada, and Baja California. In. Comstock Pub. Associates, p. 542 pages.
- Carr A.F. (1986). *The sea turtle: so excellent a fishe*. University of Texas Press.
- Casale P. (2011). Sea turtle by-catch in the Mediterranean. *Fish and Fisheries*, 12, 299-316.
- Chaloupka M. (2001). Historical trends, seasonality and spatial synchrony in green sea turtle egg production. *Biological Conservation*, 101, 263-279.
- Chaloupka M. & Balazs G. (2007). Using Bayesian state-space modelling to assess the recovery and harvest potential of the Hawaiian green sea turtle stock. *Ecol. Model.*, 205, 93-109.
- Chaloupka M., Bjørndal K.A., Balazs G.H., Bolten A.B., Ehrhart L.M., Limpus C.J., Suganuma H., Tröeng S. & Yamaguchi M. (2008a). Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 297-304.
- Chaloupka M., Kamezaki N. & Limpus C. (2008b). Is climate change affecting the population dynamics of the endangered Pacific loggerhead sea turtle? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356, 136-143.
- Chaloupka M., Limpus C. & Miller J. (2004). Green turtle somatic growth dynamics in a spatially disjunct Great Barrier Reef metapopulation. *Coral Reefs*, 23, 325-335.
- Charnov E. (1976). Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.
- Chassagneux A., Jean C., Bourjea J. & Ciccione S. (2013). Unraveling behavioral patterns of foraging hawksbill and green turtles using photo-Identification. *Marine Turtle Newsletter*, 1-5.
- Cheng I.J. (2000). Post-nesting migrations of green turtles (*Chelonia mydas*) at Wan-An Island, Penghu Archipelago, Taiwan. *Mar. Biol.*, 137, 747-754.
- Chung F.C., Pilcher N.J., Salmon M. & Wyneken J. (2009). Offshore Migratory Activity of Hawksbill Turtle (*Eretmochelys imbricata*) Hatchlings, I. Quantitative Analysis of Activity, with Comparisons to Green Turtles (*Chelonia mydas*). *Chelonian Conservation and Biology*, 8, 28-34.
- Ciccione S. (2001). Autopsie de tortues marines *Chelonia mydas*, retrouvées mortes à la Réunion. *Bulletin Phaethon*, 13, 14-15.
- Ciccione S. & Bourjea J. (2006). Nesting of Green Turtles in Saint Leu, Réunion Island. *Marine Turtle Newsletter*, 112, 1-3.

- Ciccione S. & Bourjea J. (2010a). Discovering behaviour of open sea stages of sea turtles: working flipper on hand with fishermen in Réunion. *Indian Ocean turtle newsletter*, p50-52.
- Ciccione S. & Bourjea J. (2010b). Nesting beach revegetation and its influence on green turtle (*Chelonia mydas*) conservation in Réunion Island. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, 11, 50-52.
- Ciccione S., Bourjea J., Jean C. & Dalleau M. (2011). Bilan et perspectives des programmes de recherche et de conservation des tortues marines et de leurs habitats à La Réunion. *Bulletin de la Société herpétologique de France*, 85-93.
- Ciccione S., Lauret-Stepler M. & Bourjea J. (2008). Marine turtle nest translocation due to hurricane threat on Reunion Island. *Marine Turtle Newsletter*, 119, 6-8.
- Claro F., Bedel S. & Forin-Wiart M.A. (2010). Interactions entre pêcheries et tortues marines en France métropolitaine et d’Outre-mer. . In: *Rapport SPN 2010/13*. MNHN-SPN Paris, p. 124p.
- Clermont S., Chavance P., Delgado A., Murua H., Ruiz J., Ciccione S. & Bourjea J. (2012). Eu purse seine fishery interaction with marine turtles in the Atlantic and Indian Oceans: a 15 year analyses. In. IOTC, p. 74p.
- Collinge S.K. (2010). Spatial Ecology and Conservation. In: *Nature Education Knowledge*.
- Cooke S.J., Hinch S.G., Wikelski M., Andrews R.D., Kuchel L.J., Wolcott T.G. & Butler P.J. (2004). Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 19, 334-343.
- Costa D.P., Breed G.A. & Robinson P.W. (2012). New Insights into Pelagic Migrations: Implications for Ecology and Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 73-96.
- Costanza R. (1999). The ecological, economic, and social importance of the oceans. *Ecological Economics*, 31, 199-213.
- Costello C., Rassweiler A., Siegel D., De Leo G., Micheli F. & Rosenberg A. (2010). The value of spatial information in MPA network design. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 18294-18299.
- 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.
- Croxall J.P., Silk J.R.D., Phillips R.A., Afanasyev V. & Briggs D.R. (2005). Global Circumnavigations: Tracking Year-Round Ranges of Nonbreeding Albatrosses. *Science*, 307, 249-250.
- CTOI (2012). Rapport de la quinzième session du comité scientifique de la CTOI. In. Commission des Thons de l’Océan Indien Mahé, Seychelles, p. 306p.
- Dalleau M., Ciccione S., Mortimer J.A., Garnier J., Benhamou S. & Bourjea J. (2012). Nesting Phenology of Marine Turtles: Insights from a Regional Comparative Analysis on Green Turtle (*Chelonia mydas*). *Plos One*, 7, e46920.
- Davenport J. (1997). Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology*, 22, 479-488.
- Davenport J., deVerteuil N. & Magill S.H. (1997). The effects of current velocity and temperature upon swimming in juvenile green turtles *Chelonia mydas* L. *Herpetolog. J.*, 7, 143-147.
- Davenport J., Munks S.A. & Oxford P. (1984). A comparison of the swimming of marine and freshwater turtles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 447-475.
- DeAngelis D.L. & Mooij W.M. (2005). Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 147-168.

- Dingle H. & Drake V.A. (2007). What is migration? *Bioscience*, 57, 113-121.
- DIREN (2003). Document de prise en considération pour le classement des îles Éparses en réserve naturelle nationale. In. Direction Régionale de l'Environnement de la Réunion. Ministère de l'Écologie et du Développement Durable. Saint-Denis, La Réunion.
- Duron-Dufrenne M. (1987). Premier suivi par satellite en Atlantique d'une tortue Luth *Dermochelys coriacea*. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 304, 399-402.
- Egevang C., Stenhouse I.J., Phillips R.A., Petersen A., Fox J.W. & Silk J.R.D. (2010). Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 2078-2081.
- Eliassen S., Jorgensen C., Mangel M. & Giske J. (2009). *Quantifying the Adaptive Value of Learning in Foraging Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, IL, ETATS-UNIS.
- Enstipp M.R., Ciccione S., Gineste B., Milbergue M., Ballorain K., Ropert-Coudert Y., Kato A., Plot V. & Georges J. (2011). Energy expenditure of freely swimming adult green turtles (*Chelonia mydas*) and its link with body acceleration. *J Exp Biol*, 214, 4010-20.
- Evano H. & Bourjea J. (2012). Atlas de la pêche palangrière réunionnaise de l'océan Indien. In, p. 245pp.
- Fancy S.G., Pank L.F., Douglas D.C., Curby C.H. & Garner G.W. (1988). Satellite telemetry: a new tool for wildlife research and management. In. DTIC Document.
- FAO (2006). Report of the workshop on assessing the relative importance of sea turtle mortality due to fisheries. In: Zanzibar, United Republic of Tanzania, p. 17p.
- Fennessy S.T., Mwatha G.K. & Thiele W. (2004). Report of the regional workshop on approaches to reducing shrimp trawl bycatch in the Western Indian Ocean. In: *FAO Fisheries Report*. Food and Agriculture Organization of the United Nations Mombasa, Kenya, p. 49p.
- Fennessy S.T., Vincent X., Budeba Y., Mueni E.M. & Gove D.Z. (2008). An Update on Initiatives to Reduce Prawn Trawl Bycatch in the Western Indian Ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 7, 217-222.
- Ferreira R., Martins H., Bolten A., Santos M. & Erzini K. (2011). Influence of environmental and fishery parameters on loggerhead sea turtle by-catch in the longline fishery in the Azores archipelago and implications for conservation. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 91, 1697-1705.
- Ferry N., Parent L., Garric G., Barnier B., Jourdain N. & Team M.O. (2010). Mercator global eddy permitting ocean reanalysis GLORYS1V1: Description and results. In: *Mercator Quarterly Newsletter*, pp. 15-27.
- Fiksen O. & Jorgensen C. (2011). Model of optimal behaviour in fish larvae predicts that food availability determines survival, but not growth. *Marine Ecology Progress Series*, 432, 207-219.
- Fischer A.S., Weller R.A., Rudnick D.L., Eriksen C.C., Lee C.M., Brink K.H., Fox C.A. & Leben R.R. (2002). Mesoscale eddies, coastal upwelling, and the upper-ocean heat budget in the Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49, 2231-2264.
- Fisher R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, London, UK.
- Foley A.M., Singel K.E., Dutton P.H., Summers T.M., Redlow A.E. & Lessman J. (2007). Characteristics of a green turtle (*Chelonia mydas*) assemblage in northwestern Florida determined during a hypothermic stunning event. *Gulf of Mexico Science*, 2, 131-143.

- Fonteneau A., Lucas V., Tewkai E., Delgado A. & Demarcq H. (2008). Mesoscale exploitation of a major tuna concentration in the Indian Ocean. *Aquatic Living Resources*, 21, 109-121.
- Fossette S., Girard C., Lopez-Mendilaharsu M., Miller P., Domingo A., Evans D., Kelle L., Plot V., Prosdocimi L., Verhage S., Gaspar P. & Georges J.Y. (2010). Atlantic Leatherback Migratory Paths and Temporary Residence Areas. *Plos One*, 5.
- Frazier J. (1975). Marine turtles of the western Indian Ocean. *Oryx*, 13, 164-175.
- Fretwell S.D. & Lucas H.L. (1970). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor*, 19, 16-36.
- Frick J. (1976). Orientation and behaviour of hatchling green turtles (< i> Chelonia mydas</i>) in the sea. *Animal Behaviour*, 24, 849-857.
- Fulanda B., Ohtomi J., Mueni E.M., Nzuki S., Muasa J., Muthama C. & Hossain Y. (2007). A preliminary assessment of the green sea turtle Chelonia mydas population and its foraging grounds in Kilifi Creek, Kenya. *South Pacific Studies*, 28, 31-41.
- Fuxjager M.J., Eastwood B.S. & Lohmann K.J. (2011). Orientation of hatchling loggerhead sea turtles to regional magnetic fields along a transoceanic migratory pathway. *The Journal of experimental biology*, 214, 2504-2508.
- Gaines S.D., Lester S.E., Grorud-Colvert K., Costello C. & Pollnac R. (2010a). Evolving science of marine reserves: New developments and emerging research frontiers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 18251-18255.
- Gaines S.D., White C., Carr M.H. & Palumbi S.R. (2010b). Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Game E.T., Grantham H.S., Hobday A.J., Pressey R.L., Lombard A.T., Beckley L.E., Gjerde K., Bustamante R., Possingham H.P. & Richardson A.J. (2009). Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 360-369.
- Game E.T., Grantham H.S., Hobday A.J., Pressey R.L., Lombard A.T., Beckley L.E., Gjerde K., Bustamante R., Possingham H.P. & Richardson A.J. (2010). Pelagic MPAs: The devil you know Response. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 63-64.
- Garcia S.M. & Cochrane K.L. (2005). Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62, 311-318.
- Garnier J., Hill N., Guissamulo A., Silva I., Witt M. & Godley B. (2012). Status and community-based conservation of marine turtles in the northern Querimbas Islands (Mozambique). *Oryx*, 46, 359-367.
- Gaspar P., Benson S.R., Dutton P.H., Reveillere A., Jacob G., Meetoo C., Dehecq A. & Fossette S. (2012). Oceanic dispersal of juvenile leatherback turtles: going beyond passive drift modeling. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 457, 265-284.
- Gilman E., Kobayashi D., Swenarton T., Brothers N., Dalzell P. & Kinan-Kelly I. (2007). Reducing sea turtle interactions in the Hawaii-based longline swordfish fishery. *Biological Conservation*, 139, 19-28.
- Gilman E., Zollett E., Beverly S., Nakano H., Davis K., Shiode D., Dalzell P. & Kinan I. (2006). Reducing sea turtle by-catch in pelagic longline fisheries. *Fish and Fisheries*, 7, 2-23.
- Girard C., Sudre J., Benhamou S., Roos D. & Luschi P. (2006). Homing in green turtles Chelonia mydas: oceanic currents act as a constraint rather than as an information source. *Marine Ecology Progress Series*, 322, 281-289.

- Godley B.J., Barbosa C., Bruford M., Broderick A.C., Catry P., Coyne M.S., Formia A., Hays G.C. & Witt M.J. (2010). Unravelling migratory connectivity in marine turtles using multiple methods. *J. Appl. Ecol.*, 47, 769-778.
- Godley B.J., Blumenthal J.M., Broderick A.C., Coyne M.S., Godfrey M.H., Hawkes L.A. & Witt M.J. (2008). Satellite tracking of sea turtles: where have we been and where do we go next? *Endangered Species Research*, 4, 3-22.
- Godley B.J., Broderick A.C., Glen F. & Hays G.C. (2003). Post-nesting movements and submergence patterns of loggerhead marine turtles in the Mediterranean assessed by satellite tracking. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 287, 119-134.
- Godley B.J., Broderick A.C. & Hays G.C. (2001). Nesting of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic. *Biological Conservation*, 97, 151-158.
- González-Solís J., Croxall J.P., Oro D. & Ruiz X. (2007). Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. *Front. Ecol. Environ.*, 5, 297-301.
- Gove D., Pacules H. & Gonçalves M. (2001). The impact of Sofala Bank (Central Mozambique) shallow water shrimp fishery on marine turtles and the effects of introducing TED (Turtle Excluder Device) on shrimp fishery. In: WWF, p. 24pp.
- Graf R.F., Kramer-Schadt S., Fernandez N. & Grimm V. (2007). What you see is where you go? Modeling dispersal in mountainous landscapes. *Landscape Ecology*, 22, 853-866.
- Grantham H.S., Game E.T., Lombard A.T., Hobday A.J., Richardson A.J., Beckley L.E., Pressey R.L., Huggett J.A., Coetzee J.C., van der Lingen C.D., Petersen S.L., Merkle D. & Possingham H.P. (2011). Accommodating Dynamic Oceanographic Processes and Pelagic Biodiversity in Marine Conservation Planning. *Plos One*, 6.
- Green E.P. & Short F.T. (2003). World Atlas of Seagrasses. In: (ed. Center UWCM). University of California Press Berkeley, USA.
- Griffiths C.L., Robinson T.B., Lange L. & Mead A. (2010). Marine Biodiversity in South Africa: An Evaluation of Current States of Knowledge. *Plos One*, 5, e12008.
- Grimm V., Berger U., Bastiansen F., Eliassen S., Ginot V., Giske J., Goss-Custard J., Grand T., Heinz S.K., Huse G., Huth A., Jepsen J.U., Jorgensen C., Mooij W.M., Muller B., Pe'er G., Piou C., Railsback S.F., Robbins A.M., Robbins M.M., Rossmanith E., Ruger N., Strand E., Souissi S., Stillman R.A., Vabo R., Visser U. & DeAngelis D.L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Model.*, 198, 115-126.
- Grimm V., Berger U., DeAngelis D.L., Polhill J.G., Giske J. & Railsback S.F. (2010). The ODD protocol: A review and first update. *Ecol. Model.*, 221, 2760-2768.
- Grimm V. & Railsback S. (2005). *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press.
- Grimm V., Revilla E., Berger U., Jeltsch F., Mooij W.M., Railsback S.F., Thulke H.H., Weiner J., Wiegand T. & DeAngelis D.L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology. *Science*, 310, 987-991.
- Guidetti P., Notarbartolo-Di-Sciara G. & Agardy T. (2013). Integrating pelagic and coastal MPAs into large-scale ecosystem-wide management. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 23, 179-182.
- Gullström M., de la Torre Castro M., Bandeira S.O., Björk M., Dahlberg M., Kautsky N., Rönnbäck P. & Öhman M.C. (2002). Seagrass ecosystems in the western Indian Ocean. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31, 588-596.
- Haig S.M., Gratto-Trevor C.L., Mullins T.D. & Colwell M.A. (1997). Population identification of western hemisphere shorebirds throughout the annual cycle. *Molecular Ecology*, 6, 413-427.
- Halpern B.S. (2003). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecol. Appl.*, 13, 117-137.

- Halpern B.S., Walbridge S., Selkoe K.A., Kappel C.V., Micheli F., D'Agrosa C., Bruno J.F., Casey K.S., Ebert C., Fox H.E., Fujita R., Heinemann D., Lenihan H.S., Madin E.M.P., Perry M.T., Selig E.R., Spalding M., Steneck R. & Watson R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319, 948-952.
- Halpin P.N., Read A.J., Fujioka E., Best B.D., Donnelly B., Hazen L.J., Kot C., Urian K., LaBrecque E., Dimatteo A., Cleary J., Good C., Crowder L.B. & Hyrenbach K.D. (2009). OBIS-SEAMAP: The World Data Center for Marine Mammal, Sea Bird, and Sea Turtle Distributions. *Oceanography*, 22, 104-115.
- Halsey L.G., Jones T.T., Jones D.R., Liebsch N. & Booth D.T. (2011). Measuring Energy Expenditure in Sub-Adult and Hatchling Sea Turtles via Accelerometry. *Plos One*, 6.
- Hamann M., Godfrey M., Seminoff J., Arthur K., Barata P., Bjorndal K., Bolten A., Broderick A., Campbell L. & Carreras C. (2010). Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endangered Species Research*, 11, 245-269.
- Hammerschlag N., Gallagher A.J. & Lazarre D.M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 398, 1-8.
- Hanski I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396, 41-49.
- Hanski I. (2001). Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften*, 88, 372-381.
- Hanski I. (2010). Incorporating the spatial configuration of the habitat into ecology and evolutionary biology. In: *Spatial Ecology*. Chapman and Hall/CRC, pp. 167-188.
- Hassell M.P., Comins H.N. & May R.M. (1994). Species coexistence and self-organizing spatial dynamics.
- Hawkes C. (2009). Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *J. Anim. Ecol.*, 78, 894-906.
- Hawkes L., Broderick A., Godfrey M. & Godley B. (2009). Climate change and marine turtles. *Endangered Species Research*, 7, 137-154.
- Hays G.C. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503, 163-170.
- Hays G.C. (2008). Sea turtles: A review of some key recent discoveries and remaining questions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356, 1-7.
- Hays G.C., Broderick A.C., Glen F. & Godley B.J. (2002a). Change in body mass associated with long-term fasting in a marine reptile: the case of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.*, 80, 1299-1302.
- Hays G.C., Broderick A.C., Godley B.J., Lovell P., Martin C., McConnell B.J. & Richardson S. (2002b). Biphasal long-distance migration in green turtles. *Animal Behaviour*, 64, 895-898.
- Hays G.C., Fossette S., Katselidis K.A., Mariani P. & Schofield G. (2010). Ontogenetic development of migration: Lagrangian drift trajectories suggest a new paradigm for sea turtles. *Journal of the Royal Society Interface*, 7, 1319-1327.
- Hazen E.L., Maxwell S.M., Bailey H., Bograd S.J., Hamann M., Gaspar P., Godley B.J. & Shillinger G.L. (2012). Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. *Marine Ecology Progress Series*, 457, 221-240.
- Heileman S., Eghtesadi-Araghi P. & Mistafa N. (2009). Arabian Sea : LME. In: *The Unep large marine ecosystems report, a perspective on changing conditions in MLEs of the world's regional seas* (eds. Sherman K & Hempel G) Nairobi, Kenya.
- Heinz S.K., Wissel C., Conradt L. & Frank K. (2007). Integrating individual movement behaviour into dispersal functions. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 601-609.
- Heithaus M.R. (2013). Predators, prey, and ecological roles of sea turtles. In: *Biology of sea turtles* (eds. Wyneken J & Musick JA). CRC Press, p. 475p.

- Heppell S.S., Snover M.L. & Crowder L.B. (2003). Sea turtle population dynamics. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL, Musick A & Wyneken J). CRC Press Boca Raton, Florida.
- Hoareau A. (1993). *Les îles Éparses, histoire et découverte.*, Saint-André, La Réunion.
- Hobson K.A. & Norris R.D. (2008). Animal migration: a context for using new techniques and approaches. *Terrestrial Ecology*, 2, 1-19.
- Hoenner X., Whiting S.D., Hindell M.A. & McMahon C.R. (2012). Enhancing the Use of Argos Satellite Data for Home Range and Long Distance Migration Studies of Marine Animals. *Plos One*, 7.
- Holdo R.M., Holt R.D. & Fryxell J.M. (2009). Opposing Rainfall and Plant Nutritional Gradients Best Explain the Wildebeest Migration in the Serengeti. *American Naturalist*, 173, 431-445.
- Holmes E., Lewis M., Banks J. & Veit R. (1994). Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology*, 17-29.
- Holyoak M., Casagrandi R., Nathan R., Revilla E. & Spiegel O. (2008). Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19060-19065.
- Hough A. & Marin J. (2009). Rapport de pré-évaluation pour la pêche au chalut de crevettes côtières de la côte ouest de Madagascar. In. Moody Marine Ltd, p. 85.
- Houghton J.D.R., Broderick A.C., Godley B.J., Metcalfe J.D. & Hays G.C. (2002). Diving behaviour during the internesting interval for loggerhead turtles *Caretta caretta* nesting in Cyprus. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 227, 63-70.
- Houghton J.D.R., Myers A.E., Lloyd C., King R.S., Isaacs C. & Hays G.C. (2007). Protracted rainfall decreases temperature within leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) clutches in Grenada, West Indies: Ecological implications for a species displaying temperature dependent sex determination. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 345, 71-77.
- Howell E., Dutton P., Polovina J., Bailey H., Parker D. & Balazs G. (2010). Oceanographic influences on the dive behavior of juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 157, 1011-1026.
- Howell E., Kobayashi D., Parker D., Balazs G. & Polovina J. (2008). TurtleWatch: a tool to aid in the bycatch reduction of loggerhead turtles *Caretta caretta* in the Hawaii-based pelagic longline fishery. *Endangered Species Research*, 5, 267-278.
- Hughes G. (1996). Nesting of the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*) in Tongaland, KwaZulu-Natal, South Africa, 1963-1995. *Chelonian Conservation and Biology*, 2, 153-158.
- Hughes G.R. (1973). The sea turtles of south east Africa. . In. University of Natal Durban.
- Hughes G.R. (2010). Loggerheads and leatherbacks in the Western Indian Ocean. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, 11, 24-31.
- Humber F., Godley B.J., Ramahery V. & Broderick A.C. (2010). Using community members to assess artisanal fisheries: the marine turtle fishery in Madagascar. *Animal Conservation*, no-no.
- IPCC. (2007). Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. In. Cambridge Univ. Press Cambridge, UK, p. 976pp.
- IUCN (1994). Guidelines for Protected Area Management Categories. In. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2012). The IUCN Red List of Threatened Species. URL <http://www.iucnredlist.org/>
- Jackson J.B., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K.A., Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R., Erlandson J. & Estes J.A. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629-637.

- James M.C., Andrea Ottensmeyer C. & Myers R.A. (2005). Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters: new directions for conservation. *Ecology Letters*, 8, 195-201.
- Jean C., Ciccione S., Ballorain K., Georges J.-Y. & Bourjea J. (2010). Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. *Oryx*, 44, 223-229.
- Jonsson B., Jonsson N. & Hansen L. (1990). Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 225-230.
- Jorgensen C., Dunlop E.S., Opdal A.F. & Fiksen O. (2008). The evolution of spawning migrations: state dependence and fishing-induced changes. *Ecology*, 89, 3436-3448.
- Kaplan D.M., Chassot E., Gruss A. & Fonteneau A. (2010). Pelagic MPAs: The devil is in the details. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 62-63.
- Kendall B.E. & Fox G.A. (1998). Spatial Structure, Environmental Heterogeneity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map. *Theoretical Population Biology*, 54, 11-37.
- Kobayashi D.R., Polovina J.J., Parker D.M., Kamezaki N., Cheng I.J., Uchida I., Dutton P.H. & Balazs G.H. (2008). Pelagic habitat characterization of loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, in the North Pacific Ocean (1997-2006): Insights from satellite tag tracking and remotely sensed data. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356, 96-114.
- Kramer-Schadt S., Revilla E., Wiegand T. & Breitenmoser U. (2004). Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *J. Appl. Ecol.*, 41, 711-723.
- Krosby M., Tewksbury J., Haddad N.M. & Hoekstra J. (2010). Ecological Connectivity for a Changing Climate. *Conservation Biology*, 24, 1686-1689.
- Kubis S., Chaloupka M., Ehrhart L. & Bresette M. (2009). Growth rates of juvenile green turtles *Chelonia mydas* from three ecologically distinct foraging habitats along the east central coast of Florida, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 389, 257-269.
- Lauret-Stepler M., Bourjea J., Roos D., Pelletier D., Ryan P., Ciccione S. & Grizel H. (2007). Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: a 20 yr study based on track counts. *Endangered Species Research*, 3, 217-227.
- Lauret-Stepler M., Ciccione S. & Bourjea J. (2010). Monitoring of marine turtles reproductive activities in Juan de Nova, Eparses Islands, South Western Indian Ocean, based on tracks count and width. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, 11, 18-24.
- Lavielle M. (2005). Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing*, 85, 1501-1510.
- Le Gall J.-Y. (1988a). Biologie et évaluation des populations de tortues vertes *Chelonia mydas* des atolls Tromelin et Europa (Océan Indien S.O.) *Mésogée*, 48, 33-42.
- Le Gall J.-Y. (1988b). Caractéristiques topographiques et thermiques d'un site de ponte majeur de la tortue verte *Chelonia mydas* dans l'océan indien Sud-ouest: Europa. *Mésogée*, 48, 43-49.
- Le Gall J.-Y. & Hughes G.R. (1987). Migrations de la tortue verte *Chelonia mydas* dans l'Océan Indien Sud-Ouest observées à partir des marquages sur les sites de ponte Europa et Tromelin (1970-1985). *Amphibia-Reptilia*, 8, 277-282.
- Le Gall J., Bosc P., Château D. & Taquet M. (1986). Estimation du nombre de tortues vertes femelles adultes *Chelonia mydas* par saison de ponte a Tromelin et Europa (Océan Indien) (1973-1985). *Océanographie Tropicale*, 21, 3-22.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J., Hoopes M., Holt R., Shurin J., Law R. & Tilman D. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, 7, 601-613.

- Levins R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the ESA*, 15, 237-240.
- Lévy M., Shankar D., André J.M., Shenoï S.S.C., Durand F. & de Boyer Montégut C. (2007). Basin-wide seasonal evolution of the Indian Ocean's phytoplankton blooms. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112, C12014.
- Lewison R.L., Crowder L.B., Read A.J. & Freeman S.A. (2004a). Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 598-604.
- Lewison R.L., Freeman S.A. & Crowder L.B. (2004b). Quantifying the effects of fisheries on threatened species: the impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecology Letters*, 7, 221-231.
- Li C., Wu X.-C., Rieppel O., Wang L.-T. & Zhao L.-J. (2008). An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature*, 456, 497-501.
- Limpus C.J., Miller J.D., Parmenter C.J., Reimer D., McLachlan N. & Webb R. (1992). Migration of green (*Chelonia mydas*) and Loggerhead (*Caretta caretta*) Turtles to and from Eastern Australian Rookeries. *Wildlife Research*, 19, 347-358.
- Limpus C.J. & Walter D.G. (1980). THE GROWTH OF IMMATURE GREEN TURTLES (*CHELONIA-MYDAS*) UNDER NATURAL CONDITIONS. *Herpetologica*, 36, 162-165.
- Lohmann K.J., Cain S.D., Dodge S.A. & Lohmann C.M.F. (2001). Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 294, 364-366.
- Lohmann K.J., Luschi P. & Hays G.C. (2008). Goal navigation and island-finding in sea turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356, 83-95.
- Longhurst A.R. (1998). *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, San Diego.
- Loungnon A. (1992). *Sous le signe de la tortue. Voyages anciens à l'île Bourbon (1611-1725)*. Lib. Gérard Saint Denis, La Réunion.
- Louro C.M.M., Pereira M.A.M. & Costa A. (2006). The Conservation Status of Marine Turtles in Mozambique. Report submitted to MICOA, Maputo. In, p. 45p.
- Lunn D.J., Thomas A., Best N. & Spiegelhalter D. (2000). WinBUGS-a Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Statistics and computing*, 10, 325-337.
- Luschi P. (2013). Long-distance animal migrations in the oceanic environment: orientation and navigation correlates. *ISRN Zoology*, 2013.
- Luschi P., Benhamou S., Girard C., Ciccione S., Roos D., Sudre J. & Benvenuti S. (2007). Marine turtles use geomagnetic cues during open-sea homing. *Current Biology*, 17, 126-133.
- Luschi P., Hays G.C., Del Seppia C., Marsh R. & Papi F. (1998). The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265, 2279-2284.
- Luschi P., Hays G.C. & Papi F. (2003a). A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos*, 103, 293-302.
- Luschi P., Hughes G., Mencacci R., De Bernardi E., Sale A., Broker R., Bouwer M. & Papi F. (2003b). Satellite tracking of migrating loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) displaced in the open sea. *Mar. Biol.*, 143, 793-801.
- Luschi P., Lutjeharm J.R.E., Lambardi R., Mencacci R., Hughes G.R. & Hays G.C. (2006). A review of migratory behaviour of sea turtles off Southeastern Africa. *South African Journal of Science*, 102, 51-58.
- Lyson T.R., Sperling E.A., Heimberg A.M., Gauthier J.A., King B.L. & Peterson K.J. (2012). MicroRNAs support a turtle+ lizard clade. *Biology Letters*, 8, 104-107.
- MacArthur R.H. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

- Mansfield K., Saba V., Keinath J. & Musick J. (2009). Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic. *Mar. Biol.*, 156, 2555-2570.
- Mansfield K.L., Wyneken J., Rittschof D., Walsh M., Lim C.W. & Richards P.M. (2012). Satellite tag attachment methods for tracking neonate sea turtles. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 457, 181-192.
- Marcovaldi M.A., Lopez G.G., Soares L.S. & López-Mendilaharsu M. (2012). Satellite tracking of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* nesting in northern Bahia, Brazil: turtle movements and foraging destinations. *Endangered Species Research*, 17, 123-132.
- Marra P.P., Studds C.E. & Webster M.S. (2010). Migratory connectivity. In: *Encyclopedia of Animal Behavior* (eds. Breed MD & Moore JE). Academic Press Oxford, United Kingdom, pp. 455-461.
- Martel B. (2003). *Les facteurs intervenant dans la selection des sites de ponte de la caouanne (Caretta caretta) sur les côtes malgaches*. Société de biogéographie, Paris, France.
- Martin T.G., Chadès I., Arcese P., Marra P.P., Possingham H.P. & Norris D.R. (2007). Optimal Conservation of Migratory Species. *Plos One*, 2, e751.
- Mate B., Mesecar R. & Lagerquist B. (2007). The evolution of satellite-monitored radio tags for large whales: One laboratory's experience. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 54, 224-247.
- Maxwell S.M., Breed G.A., Nickel B.A., Makanga-Bahouna J., Pemo-Makaya E., Parnell R.J., Formia A., Ngouesso S., Godley B.J. & Costa D.P. (2011). Using satellite tracking to optimize protection of long-lived marine species: olive ridley sea turtle conservation in central Africa. *Plos One*, 6, e19905.
- Mazaris A.D., Fiksen O. & Matsinos Y.G. (2005). Using an individual-based model for assessment of sea turtle population viability. *Popul. Ecol.*, 47, 179-191.
- Mazaris A.D., Kallimanis A.S., Pantis J.D. & Hays G.C. (2013). Phenological response of sea turtles to environmental variation across a species' northern range. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 280.
- Mazaris A.D., Kallimanis A.S., Sgardelis S.P. & Pantis J.D. (2008). Do long-term changes in sea surface temperature at the breeding areas affect the breeding dates and reproduction performance of Mediterranean loggerhead turtles? Implications for climate change. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 367, 219-226.
- McClellan C.M., Braun-McNeill J., Avens L., Wallace B.P. & Read A.J. (2010). Stable isotopes confirm a foraging dichotomy in juvenile loggerhead sea turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 387, 44-51.
- McClellan C.M. & Read A.J. (2007). Complexity and variation in loggerhead sea turtle life history. *Biology Letters*, 3, 592-594.
- McMahon C.R. & Hays G.C. (2006). Thermal niche, large-scale movements and implications of climate change for a critically endangered marine vertebrate. *Global Change Biology*, 12, 1330-1338.
- Mencacci R., De Bernardi E., Sale A., Lutjeharms J.R.E. & Luschi P. (2010). Influence of oceanic factors on long-distance movements of loggerhead sea turtles displaced in the southwest Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 157, 339-349.
- Miller J.D. (1997). Reproduction in Sea Turtles. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL & Musick JA). CRC Press Boca Raton, FL, pp. p51-81.
- Milner-Gulland E.J., Fryxell J.M. & Sinclair A.R.E. (2011). *Animal Migration: A Synthesis*. OUP Oxford.

- Miossec D. & Bourjea J. (2003). Longline fishery evolution in La Réunion. Focus on the exploitation level of swordfish (*Xiphias gladius*). In: *3rd Session of the IOTC Working Party on Billfish* Perth, Australia, p. 14 p.
- Moore J.E., Cox T.M., Lewison R.L., Read A.J., Bjorkland R., McDonald S.L., Crowder L.B., Aruna E., Ayissi I., Espeut P., Joynson-Hicks C., Pilcher N., Poonian C.N.S., Solarin B. & Kiszka J. (2010). An interview-based approach to assess marine mammal and sea turtle captures in artisanal fisheries. *Biological Conservation*, 143, 795-805.
- Morales J.M., Moorcroft P.R., Matthiopoulos J., Frair J.L., Kie J.G., Powell R.A., Merrill E.H. & Haydon D.T. (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2289-2301.
- Mortimer J.A. (1984). Marine Turtles in the Republic of the Seychelles: Status and Management. In: *Report on Project* (ed. Services IP). International Union for Conservation of Nature and Natural Ressources (IUCN).
- Mortimer J.A. (1990). The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 802-817.
- Mortimer J.A. (2000). Conservation of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Republic of Seychelles. In: *Sea Turtles of the Indo-Pacific: Research, Management and Conservation*. (eds. Pilcher NJ & Ismail G). ASEAN Academic Press Ltd London, pp. 176-185.
- Mortimer J.A. (2012). Seasonality of Green Turtle (*Chelonia mydas*) Reproduction at Aldabra Atoll, Seychelles (1980–2011) in the Regional Context of the Western Indian Ocean. *Chelonian Conservation and Biology*, 11, 170-181.
- Mortimer J.A. & Bresson R. (1999). Temporal distribution and periodicity in hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) nesting at Cousin island, Republic of Seychelles, 1971-1997. *Chelonian Conservation and Biology*, 3, 1971-1997.
- Mortimer J.A., Camille J.-C. & Boniface N. (2011a). Seasonality and Status of Nesting Hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) and Green Turtles (*Chelonia mydas*) at D'Arros Island, Amirantes Group, Seychelles. *Chelonian Conservation and Biology*, 10, 26-33.
- Mortimer J.A. & Carr A. (1987). Reproduction and migrations of the Ascension Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 103-113.
- Mortimer J.A. & Donnelly M. (2008). Marine Turtle Specialist Group 2007 IUCN Red List Status Assessment Hawksbill Turtle (*Eretmochelys imbricata*). In.
- Mortimer J.A., von Brandis R.G., Liljevik A., Chapman R. & Collie J. (2011b). Fall and Rise of Nesting Green Turtles (*Chelonia mydas*) at Aldabra Atoll, Seychelles: Positive Response to Four Decades of Protection (1968-2008). *Chelonian Conservation and Biology*, 10, 165-176.
- MoU (2001). Mémorandum d'accord sur la conservation et la gestion des tortues marines et de leurs habitats de l'océan Indien et de l'Asie du Sud-est. In: (ed. UNEP-WCMC).
- Mueni E. & Mwangi J. (2001). A survey on the use of Turtle Excluder Devices (TEDs) in trawlers along the Kenyan Coast. . In. KWS.
- Muir C. (2005). The Status of Marine Turtles in the United Republic of Tanzania, East Africa. In. Sea Sence, p. 40p.
- Musick J.A. & Limpus C.J. (1997). Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL & Musick JA). CRC Press Boca Raton, Florida, pp. p137-163.
- Myers R.A. & Worm B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423, 280-283.
- Nathan R. (2008). An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19050-19051.

- Nathan R., Getz W.M., Revilla E., Holyoak M., Kadmon R., Saltz D. & Smouse P.E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052-19059.
- National Research Council (1990). *The Decline of the Sea Turtles: Causes and Prevention*. National Academies Press.
- Nebel S. (2012). Animal Migration. In: *Nature Education Knowledge*, p. 77.
- Nel D., Lutjeharms J., Pakhomov E., Ansorge I., Ryan P. & Klages N. (2001). Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross *Thalassarche chrysostoma* in the southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 15-26.
- Nel R., Punt A.E. & Hughes G.R. (2013). Are Coastal Protected Areas Always Effective in Achieving Population Recovery for Nesting Sea Turtles? *Plos One*, 8, e63525.
- Okemwa G.M., Nzuki S. & Mueni E.M. (2004). The status and conservation of sea turtles in Kenya. *Marine Turtle Newsletter*, 105, 1-6.
- Okuyama J., Abe O., Nishizawa H., Kobayashi M., Yoseda K. & Arai N. (2009). Ontogeny of the dispersal migration of green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 379, 43-50.
- Olden J.D., Schooley R.L., Monroe J.B. & Poff N.L. (2004). Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *J. Anim. Ecol.*, 73, 1190-1194.
- Papi F. (1986). Pigeon navigation solved problems and open questions. *Monitore zoologico italiano*, 20, 471-517.
- Papi F., Luschi P., Crosio E. & Hughes G.R. (1997). Satellite tracking experiments on the navigational ability and migratory behaviour of the loggerhead turtle *Caretta caretta*. *Mar. Biol.*, 129, 215-220.
- Pauly D., Christensen V., Guenette S., Pitcher T.J., Sumaila U.R., Walters C.J., Watson R. & Zeller D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418, 689-695.
- Pavé A. (1994). *Modélisation en biologie et en écologie*. Aléas.
- Pe'er G. & Kramer-Schadt S. (2008). Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecol. Model.*, 213, 73-85.
- Peckham S.H., Maldonado-Diaz D., Tremblay Y., Ochoa R., Polovina J., Balazs G., Dutton P.H. & Nichols W.J. (2011). Demographic implications of alternative foraging strategies in juvenile loggerhead turtles *Caretta caretta* of the North Pacific Ocean. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 425, 269-280.
- Peckham S.H., Maldonado Diaz D., Walli A., Ruiz G., Crowder L.B. & Nichols W.J. (2007). Small-scale fisheries bycatch jeopardizes endangered Pacific loggerhead turtles. *Plos One*, 2, e1041.
- Pelletier D., Roos D. & Ciccione S. (2003). Oceanic survival and movements of wild and captive-reared immature green turtles (*Chelonia mydas*) in the Indian Ocean. *Aquatic Living Resources*, 16, 35-41.
- Petersen S.L., Honig M.B., Ryan P.G., Nel R. & Underhill L.G. (2009). Turtle bycatch in the pelagic longline fishery off southern Africa. *African Journal of Marine Science*, 31, 87-96.
- Pike D. & Stiner J. (2007). Sea turtle species vary in their susceptibility to tropical cyclones. *Oecologia*, 153, 471-478.
- Pike D.A., Antworth R.L. & Stiner J.C. (2006). Earlier nesting contributes to shorter nesting seasons for the Loggerhead Seaturtle, *Caretta caretta*. *Journal of Herpetology*, 40, 91-94.
- Pinaud D. & Weimerskirch H. (2007). At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *J. Anim. Ecol.*, 76, 9-19.

- Plotkin P. (2003). Adult migrations and habitat use. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL, Musick A & Wyneken J). CRC Press Boca Raton, FL, pp. 225-242.
- Poloczanska E.S., Limpus C.J. & Hays G.C. (2009). Chapter 2 Vulnerability of Marine Turtles to Climate Change. In: *Advances in Marine Biology* (ed. David WS). Academic Press, pp. 151-211.
- Polovina J.J., Balazs G.H., Howell E.A., Parker D.M., Seki M.P. & Dutton P.H. (2004). Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fish Oceanogr.*, 13, 36-51.
- Polovina J.J., Howell E., Parker D.M. & Balazs G.H. (2003). Dive-depth distribution of loggerhead (*Carretta carretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific: Might deep longline sets catch fewer turtles? *Fishery Bulletin*, 101, 189-193.
- Polovina J.J., Kobayashi D.R., Parker D.M., Seki M.P. & Balazs G.H. (2000). Turtles on the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts, spanning longline fishing grounds in the central North Pacific, 1997–1998. *Fish Oceanogr.*, 9, 71-82.
- Polovina J.J., Uchida I., Balazs G., Howell E.A., Parker D. & Dutton P. (2006). The Kuroshio Extension Bifurcation Region: A pelagic hotspot for juvenile loggerhead sea turtles. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53, 326-339.
- Probyn T., Mitchellinnes B., Brown P., Hutchings L. & Carter R. (1994). Review of primary production and related processes on the Agulhas-Bank.
- Proietti M., Reisser J., Kinas P., Kerr R., Monteiro D., Marins L. & Secchi E. (2012). Green turtle *Chelonia mydas* mixed stocks in the western South Atlantic, as revealed by mtDNA haplotypes and drifter trajectories. *Marine Ecology Progress Series*, 447, 195-209.
- Pulido F. (2007). The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience*, 57, 165-174.
- Putman N.F., Verley P., Shay T.J. & Lohmann K.J. (2012). Simulating transoceanic migrations of young loggerhead sea turtles: merging magnetic navigation behavior with an ocean circulation model. *The Journal of experimental biology*, 215, 1863-1870.
- Quartly G.D. & Srokosz M.A. (2004). Eddies in the southern Mozambique Channel. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51, 69-83.
- Quillard M. (2011). Les tortues marines à Mayotte : bilan des actions de protection et perspectives. *Buletin de la société herpétologique de France*, 139-140, 113-129.
- R Core Team (2012). R: A Language and Environment for Statistical Computing. In: R Foundation for Statistical Computing.
- Railsback S. & Grimm V. (2012). *Agent-based and individual-based modeling : a practical introduction*. Princeton University Press.
- Rakotonirina B. & Cooke A. (1994). Sea turtles of Madagascar – their status, exploitation and conservation. *Oryx*, 28, 51-61.
- Rakotonirina B.P. (2011). Etude éthno-biologique sur tortues marines à Madagascar (Sud-Ouest de l'océan Indien). In: Université de Toliara Toliara, p. 321p.
- Ramenofsky M. & Wingfield J.C. (2007). Regulation of migration. *Bioscience*, 57, 135-143.
- Read A.J. (2007). Do circle hooks reduce the mortality of sea turtles in pelagic longlines? A review of recent experiments. *Biological Conservation*, 135, 155-169.
- Rees A., Al Saady S., Broderick A., Coyne M., Papathanasopoulou N. & Godley B. (2010). Behavioural polymorphism in one of the world's largest populations of loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 201-212.

- Renaud M.L. & Carpenter J.A. (1994). Movements and submergence patterns of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the Gulf-of-Mexico determined through satellite telemetry. *Bulletin of Marine Science*, 55, 1-15.
- Revelles M., Isem-Fontanet J., Cardona L., Felix M.S., Carreras C. & Aguilar A. (2007). Mesoscale eddies, surface circulation and the scale of habitat selection by immature loggerhead sea turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 347, 41-57.
- Revilla E. & Wiegand T. (2008). Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19120-19125.
- Revilla E., Wiegand T., Palomares F., Ferreras P. & Delibes M. (2004). Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: From individual behavior to metapopulation-level parameters. *American Naturalist*, 164, E130-E153.
- Robinson A., Crick H.Q., Learmonth J.A., Maclean I.M., Thomas C.D., Bairlein F., Forchhammer M.C., Francis C.M., Gill J.A. & Godley B.J. (2009). Travelling through a warming world: climate change and migratory species. *Endangered Species Research*, 7.
- Roff D. (2002). Life history evolution. *Recherche*, 67, 02.
- Roff D.A. & Fairbairn D.J. (2007). The evolution and genetics of migration in insects. *Bioscience*, 57, 155-164.
- Ross J.P. (1998). Estimations of the nesting population size of loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, Masirah Island, Sultanate of Oman. In: (ed. Mem. NT). NMFS-SEFSC, pp. 90-91.
- Ross J.P. & Barwani M.A. (1995). Review of sea turtles in the Arabian area. In: *Biology and conservation of sea turtles, revised edition* (ed. Bjorndal KA). Smithsonian Institution Press Washington, DC, pp. 373-383.
- Rubenstein D.R., Chamberlain C.P., Holmes R.T., Ayres M.P., Waldbauer J.R., Graves G.R. & Tuross N.C. (2002). Linking breeding and wintering ranges of a migratory songbird using stable isotopes. *Science*, 295, 1062-1065.
- Russell A.P., Bauer A.M. & Johnson M.K. (2005). Migration in amphibians and reptiles: An overview of patterns and orientation mechanisms in relation to life history strategies. *Migration of Organisms: Climate Geography Ecology*, 151-203.
- Saba V.S., Santidrian-Tomillo P., Reina R.D., Spotila J.R., Musick J.A., Evans D.A. & Paladino F.V. (2007). The effect of the El Nino Southern Oscillation on the reproductive frequency of eastern Pacific leatherback turtles. *J. Appl. Ecol.*, 44, 395-404.
- Sæther B.-E. & Bakke Ø. (2000). Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits to the Population Growth Rate. *Ecology*, 81, 642-653.
- Salmon M. & Wyneken J. (1987). Orientation and swimming behavior of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta* L. during their offshore migration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109, 137-153.
- Savtchenko A., Ouzounov D., Ahmad S., Acker J., Leptoukh G., Koziana J. & Nickless D. (2004). Terra and Aqua MODIS products available from NASA GES DAAC. *Advances in Space Research*, 34, 710-714.
- Schmidt-Nielsen K. (1972). Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running. *Science*, 177, 222-228.
- Schoener T.W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*, 2, 369-404.
- Schofield G., Hobson V.J., Fossette S., Lilley M.K., Katselidis K.A. & Hays G.C. (2010). Biodiversity Research: fidelity to foraging sites, consistency of migration routes and

- habitat modulation of home range by sea turtles. *Diversity and Distributions*, 16, 840-853.
- Schott F.A. & McCreary Jr J.P. (2001). The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography*, 51, 1-123.
- Schott F.A., Xie S.-P. & McCreary J.P., Jr. (2009). Indian Ocean circulation and climate variability. *Rev. Geophys.*, 47, RG1002.
- Scott R., Hodgson D.J., Witt M.J., Coyne M.S., Adnyana W., Blumenthal J.M., Broderick A.C., Canbolat A.F., Catry P., Ciccione S., Delcroix E., Hitipeuw C., Luschi P., Pet-Soede L., Pendoley K., Richardson P.B., Rees A.F. & Godley B.J. (2012). Global analysis of satellite tracking data shows that adult green turtles are significantly aggregated in Marine Protected Areas. *Global Ecology and Biogeography*, no-no.
- Seminoff J. (2002). IUCN Red list global status assessment, green turtle *Chelonia mydas*. In: IUCN Marine Turtle Specialist Group Review, p. 93p.
- Seminoff J. (2013). From mini-transmitters to molecular maps: a new frontier in the study of at-sea movements by sea turtles. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, 17, 33-35.
- Seminoff J.A., Jones T.T., Resendiz A., Nichols W.J. & Chaloupka M.Y. (2003). Monitoring green turtles (*Chelonia mydas*) at a coastal foraging area in Baja California, Mexico: multiple indices to describe population status. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 83, 1355-1362.
- Seney E.E., Higgins B.M. & Landry A.M. (2010). Satellite transmitter attachment techniques for small juvenile sea turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 384, 61-67.
- Shanker K., Pandav B. & Choudhury B.C. (2004). An assessment of the olive ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*) nesting population in Orissa, India. *Biological Conservation*, 115, 149-160.
- Shanker K. & Pilcher N.J. (2003). Marine turtle conservation in South and Southeast Asia: hopeless cause or cause for hope. *Marine Turtle Newsletter*, 100, 43-51.
- Shaver D.J. & Rubio C. (2008). Post-nesting movement of wild and head-started Kemp's ridley sea turtles *Lepidochelys kempii* in the Gulf of Mexico. *Endangered Species Research*, 4, 43-55.
- Sheehy J., Taylor C.M., McCann K.S. & Norris D.R. (2010). Optimal conservation planning for migratory animals: integrating demographic information across seasons. *Conservation Letters*, 3, 192-202.
- Shillinger G.L., Bailey H., Bograd S.J., Hazen E., Hamann M., Gaspar P., Godley B.J., Wilson R.P. & Spotila J.R. (2012). Tagging through the stages: technical and ecological challenges in observing life histories through biologging. *Marine Ecology Progress Series*, 457, 165-170.
- Shillinger G.L., Palacios D.M., Bailey H., Bograd S.J., Swithenbank A.M., Gaspar P., Wallace B.P., Spotila J.R., Paladino F.V., Piedra R., Eckert S.A. & Block B.A. (2008). Persistent Leatherback Turtle Migrations Present Opportunities for Conservation. *PLoS Biol*, 6, e171.
- Sibly R.M. & Calow P. (1986). *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications Oxford.
- Smith M.D., Lynham J., Sanchirico J.N. & Wilson J.A. (2010). Political economy of marine reserves: Understanding the role of opportunity costs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 18300-18305.
- Southwood A. & Avens L. (2010). Physiological, behavioral, and ecological aspects of migration in reptiles. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 180, 1-23.

- Soykan C.U., Moore J.E., R. Z., Crowder L.B., Safina C. & Lewison R.L. (2008). Why study bycatch? An introduction to the Theme Section on fisheries bycatch. *Endangered Species Research*, 5, 91-102.
- Stoneburner D. (1982). Satellite telemetry of loggerhead sea turtle movement in the Georgia Bight. *Copeia*, 400-408.
- Stutchbury B.J.M., Tarof S.A., Done T., Gow E., Kramer P.M., Tautin J., Fox J.W. & Afanasyev V. (2009). Tracking Long-Distance Songbird Migration by Using Geolocators. *Science*, 323, 896-896.
- Sudre J., Maes C. & Garçon V. (2013). On the global estimates of geostrophic and Ekman surface currents. *Limnology & Oceanography: Fluids & Environments*, 3, 1-20.
- Suryan R.M., Saba V.S., Wallace B.P., Hatch S.A., Frederiksen M. & Wanless S. (2009). Environmental forcing on life history strategies: Evidence for multi-trophic level responses at ocean basin scales. *Progress in Oceanography*, 81, 214-222.
- Taquet C. (2007). Diversité et différenciation génétiques des populations de tortues vertes (*Chelonia mydas*) dans les sites de ponte et d'alimentation du sud-ouest de l'océan Indien : Application aux stratégies de conservation de l'espèce. In. Université de La Réunion, p. 226.
- Taylor C. & Norris D.R. (2010). Population dynamics in migratory networks. *Theor Ecol*, 3, 65-73.
- Tew-Kai E. & Marsac F. (2009). Patterns of variability of sea surface chlorophyll in the Mozambique Channel: A quantitative approach. *Journal of Marine Systems*, 77, 77-88.
- Tew Kai E. & Marsac F. (2010). Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators' communities in the Mozambique Channel. *Progress in Oceanography*, 86, 214-223.
- Tew Kai E., Rossi V., Sudre J., Weimerskirch H., Lopez C., Hernandez-Garcia E., Marsac F. & Garçon V. (2009). Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 8245-8250.
- Tilman D.E. & Kareiva P.M.E. (1997). *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Tittensor D.P., Mora C., Jetz W., Lotze H.K., Ricard D., Berghe E.V. & Worm B. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466, 1098-1101.
- Tomkiewicz S.M., Fuller M.R., Kie J.G. & Bates K.K. (2010). Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2163-2176.
- Troeng S. & Chaloupka M. (2007). Variation in adult annual survival probability and remigration intervals of sea turtles. *Mar. Biol.*, 151, 1721-1730.
- Troëng S., Evans D.R., Harrison E. & Lagueux C.J. (2005). Migration of green turtles *Chelonia mydas* from Tortuguero, Costa Rica. *Mar. Biol.*, 148, 435-447.
- Turner M.G. (2005). Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 319-344.
- UNEP-WCMC & UICN (2010). Data standards for the world database on protected Areas. In. UNEP-WCMC, p. 9p.
- Van Houtan K.S. & Halley J.M. (2011). Long-Term Climate Forcing in Loggerhead Sea Turtle Nesting. *Plos One*, 6, e19043.
- Varpe Ø., Jørgensen C., Tarling G.A. & Fiksen Ø. (2008). The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments. *Oiko*, 118, 363-370.

- Videira E.J.S., Pereira M.A.M. & Louro C.M.M. (2011). Monitoring, tagging and conservation of marine turtles in mozambique: annual report 2010/2011. In. AICM/GTT Maputo, Mozambique, p. 10 pp.
- Wallace B.P., DiMatteo A.D., Bolten A.B., Chaloupka M.Y., Hutchinson B.J., Abreu-Grobois F.A., Mortimer J.A., Seminoff J.A., Amorocho D., Bjorndal K.A., Bourjea J., Bowen B.W., Duenas R.B., Casale P., Choudhury B.C., Costa A., Dutton P.H., Fallabrino A., Finkbeiner E.M., Girard A., Girondot M., Hamann M., Hurley B.J., Lopez-Mendilaharsu M., Marcovaldi M.A., Musick J.A., Nel R., Pilcher N.J., Troeng S., Witherington B. & Mast R.B. (2011). Global Conservation Priorities for Marine Turtles. *Plos One*, 6.
- Wallace B.P., DiMatteo A.D., Hurley B.J., Finkbeiner E.M., Bolten A.B., Chaloupka M.Y., Hutchinson B.J., Abreu-Grobois F.A., Amorocho D., Bjorndal K.A., Bourjea J., Bowen B.W., Dueñas R.B., Casale P., Choudhury B.C., Costa A., Dutton P.H., Fallabrino A., Girard A., Girondot M., Godfrey M.H., Hamann M., López-Mendilaharsu M., Marcovaldi M.A., Mortimer J.A., Musick J.A., Nel R., Pilcher N.J., Seminoff J.A., Troëng S., Witherington B. & Mast R.B. (2010a). Regional Management Units for Marine Turtles: A Novel Framework for Prioritizing Conservation and Research across Multiple Scales. *Plos One*, 5, e15465.
- Wallace B.P., Lewison R.L., McDonald S.L., McDonald R.K., Kot C.Y., Kelez S., Bjorkland R.K., Finkbeiner E.M. & Crowder L.B. (2010b). Global patterns of marine turtle bycatch. *Conservation Letters*, 3, 131-142.
- Watson D.M. (2006). Growth rates of sea turtles in Watamu, Kenya.
- Waycott M., Duarte C.M., Carruthers T.J.B., Orth R.J., Dennison W.C., Olyarnik S., Calladine A., Fourqurean J.W., Heck K.L., Hughes A.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Short F.T. & Williams S.L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 12377-12381.
- Webster M.S., Marra P.P., Haig S.M., Bensch S. & Holmes R.T. (2002). Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 76-83.
- Weishampel J.F., Bagley D.A. & Ehrhart L.M. (2004). Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology*, 10, 1424-1427.
- Wiens J.A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, 3, 385-397.
- Wiggert J.D., Hood R.R., Banse K. & Kindle J.C. (2005). Monsoon-driven biogeochemical processes in the Arabian Sea. *Progress in Oceanography*, 65, 176-213.
- Wilcove D.S. & Wikelski M. (2008). Going, going, gone: Is animal migration disappearing? *Plos Biology*, 6, 1361-1364.
- Wilensky U. (1999). NetLogo In: (ed. Modeling CfCLaC-B). Northwestern University Evanston, IL, USA.
- Wiltschko W., Wiltschko R. & Keeton W. (1976). Effects of a “permanent” clock-shift on the orientation of young homing pigeons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 229-243.
- Wiltschko W., Wiltschko R. & Keeton W. (1984). The effect of a “permanent” clock-shift on the orientation of experienced homing pigeons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15, 263-272.
- Witherington B.E. & Ehrhart L.M. (1989). Hypothermic stunning and mortality of marine turtles in the Indian River Lagoon System, Florida. *Copeia*, 696-703.
- Worton B. (1995). Using Monte Carlo Simulation to Evaluate Kernel-Based Home Range Estimators. *The Journal of Wildlife Management*, 59, 794-800.

- Wyneken J. (1997). Sea turtle locomotion : mechanisms, behavior, and energetics. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz PL & Musick JA). CRC Press Boca Raton, FL, pp. p168-198.
- Wyneken J. & Salmon M. (1992). Frenzy and postfrenzy swimming activity in loggerhead, green, and leatherback hatchling sea-turtles. *Copeia*, 478-484.
- Zbinden J.A., Aebischer A., Margaritoulis D. & Arlettaz R. (2007). Insights into the management of sea turtle interesting area through satellite telemetry. *Biological Conservation*, 137, 157-162.

Table des matières détaillée

Citation	3
Résumé	4
Mots-Clés	4
Abstract	5
Keywords	5
Remerciements	8
Laboratoires et organismes d'accueil	10
Financements et soutiens logistiques	11
Terminologie	12
Sigles	14
Table des matières	15
Publications	16
<i>Articles scientifiques</i>	16
<i>Articles de vulgarisation</i>	16
<i>Communications orales</i>	16
<i>Posters</i>	17
Préambule	18
Chapitre 1. Contexte et problématique	21
1. L'écologie spatiale	23
2. Le déplacement et la migration	28
3. Les tortues marines.....	33
4. Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l'océan Indien : état des lieux	40
Chapitre 2. Variabilité spatiale de la phénologie de la reproduction de la tortue verte	47
1. Résumé.....	49
2. Rappel des objectifs	49
3. Abstract	51
4. Introduction	51
5. Material and Methods.....	52

6.	Results	55
7.	Discussion	56
8.	Acknowledgments	61
9.	Author contributions	61
10.	References	62
11.	Rappel des principaux résultats	64
Chapitre 3. Dynamique spatiale des juvéniles de deux espèces de tortues marines		65
<i>Section 1. Etude de la dérive des juvéniles océaniques par modélisation</i>		<i>67</i>
1.	Résumé	67
2.	Rappel des objectifs	68
3.	Introduction	69
4.	Matériel et Méthodes	71
5.	Résultats	80
6.	Discussion	95
7.	Remerciements	100
8.	Rappel des principaux résultats	101
<i>Section 2. Déplacements et comportement de plongée de la tortue caouanne immature</i>		<i>103</i>
1.	Résumé	103
2.	Rappel des objectifs	104
3.	Introduction	106
4.	Material and Methods	107
5.	Results	113
6.	Discussion	123
7.	Acknowledgments	129
8.	Rappel des principaux résultats	130
Chapitre 4. Dynamique spatiale des tortues vertes adultes		131
<i>Section 1. Etude in situ de la migration post-reproductive des femelles</i>		<i>133</i>
1.	Résumé	133
2.	Rappel des objectifs	134
3.	Introduction	135
4.	Matériel et Méthodes	138
5.	Résultats	147
6.	Discussion	161
7.	Remerciements	168
8.	Rappel des principaux résultats	169
<i>Section 2. Modélisation individu-centrée</i>		<i>171</i>
1.	Résumé	171
2.	Rappel des objectifs	172
3.	Introduction	175
4.	Material and Methods	177

5.	Results	187
6.	Discussion	195
7.	Acknowledgements	198
8.	Rappel des principaux résultats	199
Chapitre 5. Implications pour la conservation à l'échelle locale et régionale		201
1.	L'importance de l'écologie spatiale pour la conservation des tortues marines	203
2.	Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l'Océan Indien : les avancées en matière de conservation.....	208
3.	Ecologie spatiale et menaces dans le Sud-ouest de l'Océan Indien	216
4.	Un futur idéal : un réseau de gestion régional	222
Annexes		225
<i>Appendix 1. Performance of interpolation methods for the nesting crawls' time series</i>		228
<i>Annexe 2. Dérive des juvéniles depuis Europa</i>		232
<i>Annexe 3. Dérive des juvéniles depuis Les Glorieuses</i>		236
<i>Annexe 4. Dérive des juvéniles depuis Tromelin</i>		241
<i>Annexe 5. Dérive des juvéniles depuis Mohéli</i>		245
<i>Annexe 6. Dérive des juvéniles depuis Mayotte</i>		250
<i>Annexe 7. Dérive des juvéniles depuis La Réunion</i>		254
<i>Appendix 8 Capture positions, time-at-depth and movement behavior of late juvenile loggerheads</i>		260
<i>Appendix 9. Individual tracks and behavior of late juvenile loggerheads</i>		263
<i>Annexe 10. Durée de migration des tortues vertes femelles</i>		276
<i>Annexe 11. Caractéristiques individuelles des tortues vertes femelles suivies</i>		278
<i>Appendix 12. IBM : design concept and model details</i>		282
1.	Design concept	282
1.1.	Emergence.....	282
2.	Model details.....	283
<i>Appendix 13. IBM : complementary results</i>		291
1.	Energy at nesting.....	291
2.	Remigration interval.....	293
<i>Appendix 14. IBM interface</i>		296
Références		299
<i>Références bibliographiques</i>		300
<i>Table des matières détaillée</i>		321
<i>Liste des Figures et Tables</i>		324
1.	Liste des Figures.....	324
2.	Liste des Figures en annexe.....	327
3.	Liste des Tables.....	328
4.	Liste des Tables en annexe	329

Liste des Figures et Tables

1. Liste des Figures

Figure 1 Densité spatiale de proies dans un modèle proie-prédateur où proies et prédateurs se déplacent par diffusion dans un environnement homogène.	24
Figure 2 Représentation schématique des processus impliqués dans la dynamique de la structuration spatiale d'une population	26
Figure 3 Déplacement de six lynx (<i>Lynx lynx</i>) dans les montagnes du jura suisse	28
Figure 4 Représentation schématique simplifiée du cycle de vie des tortues marines	34
Figure 5 Localisation des sites de pontes des cinq espèces de tortues marines présentes dans le SOOI et nombre annuel de femelles estimées par ZEE	39
Figure 6 Structure génétique (fréquences haplotypiques) des populations nidifiantes de tortues vertes dans le SOOI	43
Figure 7 Connectivité migratoire régionale pour les sites de Tromelin et Europa	44
Figure 8 Suivi par satellite de tortues vertes dans le SOOI.....	44
Figure 9 Monthly time series after interpolation of missing values on daily time series.	56
Figure 10 Circular representation of angular mean peak date for the 21 sites.	57
Figure 11 Linear regression of mean peak date against mean annual SSTs.....	57
Figure 12 Mapping of mean peak dates smoothed contours according to our SST model.....	58
Figure 13 Cross-correlation analysis of median nesting date time series for GLO1 against the other sites.	58
Figure 14 Matrices of cross-correlation at lag 0. Panel A: matrix based on annual mean number of crawls.	59
Figure 15 Hierarchical cluster analysis based on cross correlation matrices at lag 0 (see Figure 7).....	60
Figure 16 Cross-correlation analysis of annual median nesting date time-series and mean annual SST....	60
Figure 17 Découpage de l'Océan Global en 29 domaines dont 10 zones océaniques et 19 zones côtières. ..	72
Figure 18 Emplacements initiaux de 10 000 juvéniles relâchés depuis six sites de pontes de tortues vertes du SOOI.....	74
Figure 19 Profils annuels de pontes moyennés (pointillés) et lissés (gris) dans cinq sites de pontes de tortues vertes du SOOI.....	75
Figure 20 Emplacement initiaux de 10 000 juvéniles relâchés depuis le site de ponte de Masirah.	79

Figure 21 Distribution de la température de surface moyenne et de la production primaire totale le long des trajectoires de 60 000 juvéniles.	83
Figure 22 Température de surface de la mer le long des trajectoires de 60000 juvéniles relâchés depuis six sites de pontes du SOOI.....	84
Figure 23 Production primaire le long des trajectoires de 60000 juvéniles relâchés depuis six sites de pontes.....	85
Figure 24 Trajectoires les plus favorables en fonction du site de lâcher.....	86
Figure 25 Survie théorique au départ de six sites de pontes de tortues vertes du SOOI.	91
Figure 26 Trajectoires de dérive passive sur 3 ans de 30 000 juvéniles relâchés depuis le site de pontes de Masirah.....	93
Figure 27 Trajectoires de dérive passive sur 3 ans de 744 juvéniles relâchés depuis le site de pontes de Masirah ayant dérivé à moins de 500km de La Réunion.	93
Figure 28 Pourcentage de juvéniles relâchés depuis le site de pontes de Masirah présents et ayant traversé la zone « Mascareignes » en fonction de la durée de dérive.....	94
Figure 29 (a) Date de lâcher et (b) profil annuel du temps de résidence de 744 juvéniles ayant dérivé à moins de 500km de l'île de La Réunion.....	94
Figure 30 Satellite tracks of 18 late juvenile loggerhead individuals released after accidental captured by long-line fishing boats in the vicinity of Reunion Island.	113
Figure 31 Dive depth vs. dive duration for pooled single dives of 10 late juvenile loggerhead sea turtles.	116
Figure 32 Pooled dives distribution of integrated parameters of late juvenile loggerhead sea turtles over 24h, 12h day time and 12h night time.....	117
Figure 33 Percentage of Dss, Dsl and Ddl dives of 10 late juvenile loggerhead sea turtles according to day hour (GMT+4).	119
Figure 34 Distributions of environmental variables along the 18 turtle's tracks.....	121
Figure 35 Distribution of environmental parameters.	122
Figure 36 Sites de pontes de tortues vertes du Sud-ouest de l'océan Indien.	139
Figure 37 Taille de tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI.	143
Figure 38 Trajets de migration post-reproductive et sites d'alimentation de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI.	148
Figure 39 Distance curvilinéaire des migrations post-reproductives de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir de site de pontes du SOOI.	149
Figure 40 Corrélation entre la distance de migration et la taille de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de pontes du SOOI.	153

Figure 41 Corrélation entre la durée de migration et la distance curvilinéaire de migration	153
Figure 42 Densité d'utilisation de l'espace par les tortues vertes femelles en migration post-reproductive.	155
Figure 43 (a) Sites d'alimentation et (b) trajets de migration post-reproductives selon la saison de ponte (pic ou hors-pic) de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI.	156
Figure 44 Ellipses de dispersion des sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites du SOOI.	157
Figure 45 Direction des sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites de ponte du SOOI en fonction de leur saison de ponte	159
Figure 46 Comparaison des ellipses de dispersion de sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites du SOOI en fonction de leur saison de ponte.	160
Figure 47 Distance curvilinéaire des migrations selon la saison de ponte de 70 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI.	160
Figure 48 Overview over the SWIO landscape	180
Figure 49 (a) Flow chart of turtle life history in the model showing the transitions between behavioral stages. (b) Flow chart from foraging patch perspective in the model.	181
Figure 50 Output diagrams reading guidelines.	182
Figure 51 Foraging patch usage according to scenario.	191
Figure 52 Kernel densities of migration pathways under the three scenarios.	192
Figure 53 Overall reproductive output at nesting sites depending on nesting and foraging strategies.	193
Figure 54 Reproductive output values for the 6 main nesting sites.	194
Figure 55 Estimation de la distribution mondiale de la richesse spécifique marine.	204
Figure 56 Niveaux de risque et de menaces des populations des cinq espèces de tortues marines du SOOI	208
Figure 57 Emplacement des prises accessoires de tortues marines enregistrées par les observateurs des pêches sur les thoniers sennet français et espagnol	219
Figure 58 Report de prises directes de tortues marines par les pêches artisanales autour de Madagascar	222

2. Liste des Figures en annexe

Figure A - 1 Comparison of interpolation methods.....	229
Figure A - 2 Partial view of comparison of interpolation methods.	230
Figure A - 3 Capture positions of loggerhead sea turtles by long-liners fisheries from Reunion Island between 2007 and 2011 (N = 46).	260
Figure A - 4 Time at depth histograms of 10 late juvenile loggerhead sea turtles	261
Figure A - 5 Time at depth histograms according to behavioral mode of 10 late juvenile loggerhead sea turtles.....	261
Figure A - 6 Examples of tracks associated with oceanic eddies in the northern hemisphere.....	262
Figure A - 7 Durée des migrations de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir de sites de ponte du SOOI.....	276
Figure A - 8 Corrélation entre la durée de migration (en jours ; ordonnées) et la taille (LCC en cm; abscisses) de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI.....	276
Figure A - 9 Durée des migrations selon la saison de ponte de 70 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI	277
Figure A - 10 Schematic nesting cycle of adult sea turtles as considered in the model.	288
Figure A - 11 Schematic representation of coast avoidance trajectories.	288
Figure A - 12 Temporal development of patch resource level $\Phi_{p,t}$ as a function of time t and number of sea turtle foraging on patch N_p	289
Figure A - 13 Foraging fidelity strategies and their functional relationships.	289
Figure A - 14 Mean individual energy level after nesting	292
Figure A - 15 Mean individual remigration interval, time difference between two nesting phases.....	294
Figure A - 16 Three-dimensional representation of simulation results regarding reproductive parameters	295
Figure A - 17 Overview of the model interface.....	296

3. Liste des Tables

Table 1 Variations dans les types de migration et leurs descriptions.....	32
Table 2 Records de migrations observés dans le règne animal	32
Table 3 Habitat des tortues marines du Sud-ouest de l’océan Indien	36
Table 4 Nombre annuel de tortues vertes femelles en ponte pour les sites identifiés du Sud-ouest de l’océan Indien.....	43
Table 5 Origin and characteristic of the nesting green turtle activity datasets used in this study.	53
Table 6 Overall mean peak date and mean peak dispersion (in days) for the 22 monitored nesting sites from 8 green turtle rookeries of the South West Indian Ocean.	54
Table 7 Terminologie et type des 29 domaines spatiaux identifiés.....	73
Table 8 Sites de pontes considérés dans l’étude des dérives de tortues vertes juvéniles dans l’océan Indien.	79
Table 9 Principaux schémas de dérive observés pour chacun des sites de pontes d’où sont relâchés les juvéniles.	81
Table 10 Température de Surface et Production Primaire (moyenne $\pm$ écart type) le long des trajectoires de 60 000 tortues vertes juvéniles relâchées depuis six sites de pontes du SOOI.....	89
Table 11 Demographic and distribution data for 18 late juvenile loggerhead sea turtles satellite-tagged after accidental capture from long-liners from Reunion Island, Indian Ocean.	108
Table 12 Migration parameters of 18 juvenile loggerhead sea turtles.	110
Table 13 Depth parameters.	110
Table 14 Distribution of diving parameters for 14 late juvenile loggerheads.	118
Table 15 Distribution of oceanic parameters.....	121
Table 16 Sites de ponte considérés dans cette étude et stratégie de déploiement.....	141
Table 17 Comparaisons deux à deux de la taille moyenne des tortues vertes femelles suivies par satellite.	142
Table 18 Caractéristiques des migrations post-reproductives et des sites d’alimentation de tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI.	150
Table 19 Comparaisons deux à deux de la distance moyenne (a) et de la durée moyenne (b) de la migration post-reproductive de tortues vertes femelles suivies par satellite. en fonction du site de ponte. ..	151

Table 20 Distribution par pays des sites d'alimentation des 77 tortues vertes suivies par satellite dans le SOOI en fonction de leur site de ponte d'origine.	151
Table 21 Comparaison de la distance au centre de gravité des sites d'alimentation de tortues vertes femelles.	159
Table 22 Model parameters and variables.	184
Table 23 Description of simulation scenarios.	186
Table 24 Impact des changements induits par le changement climatique selon les phases du cycle de vie des tortues marines.....	206
Table 25 Evaluation du (a) risque et (b) des menaces pour les populations des cinq espèces du SOOI	210

4. Liste des Tables en annexe

Table A - 1 Données recueillies pour 105 tortues suivies par satellites au départ de sites de ponte du Sud-Ouest de l'Océan Indien	278
Table A - 2 Estimated number of nesting females for each nesting sites as available in the literature and relative proportion of nesting females assigned to each nesting site in the model.	290

Ecologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l'océan Indien. Apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation

Le déplacement animal joue un rôle déterminant dans la structuration spatiale et la dynamique des populations biologiques, en particulier des espèces fortement mobiles. L'espace et l'environnement font ainsi partie intégrante du cycle de vie des tortues marines.

Ce travail de thèse propose de caractériser l'écologie spatiale des tortues marines, du stade juvénile au stade adulte, dans le Sud-ouest de l'océan Indien, principalement par l'usage de deux méthodes: la télémétrie satellitaire et la modélisation individu-centrée. Il montre en premier lieu que la phénologie de la reproduction de la tortue verte à travers la région est principalement liée à la température de surface de la mer au voisinage des sites de reproduction. Sont ensuite étudiés les patrons de dérive des nouveau-nés générés par les courants océaniques qui impacteraient inégalement leurs traits d'histoire de vie selon l'emplacement du site de naissance. Concernant le stade immature, les résultats suggèrent un cycle de développement trans-équatorial pour la tortue caouanne dans l'Océan Indien. Pour le stade adulte, cette étude caractérise les couloirs et la connectivité migratoires de la tortue verte dans la région. Enfin, l'intégration de ces résultats permet de comprendre la structuration des patrons migratoires régionaux et leur influence sur la dynamique des populations.

L'ensemble des connaissances acquises fournit un support concret d'aide à la décision pour la mise en place de plans de gestion et de conservation des tortues marines dans le Sud-ouest de l'océan Indien. Cela souligne l'importance d'une approche à grande échelle pour la protection d'un patrimoine biologique partagé par plusieurs nations.

Spatial ecology of marine turtles in the South-West Indian Ocean: conservation insights from remote sensing and modeling

Animal movement is crucial to the ecology of spatially structured population, particularly for highly mobile species. Marine turtles' life cycle is indeed closely related to spatial and environmental factors.

This work analyses the spatial ecology of marine turtles, from early juvenile to adult stages, in the Southwest Indian Ocean, primarily through the use of two methods: satellite tracking and individual-based modeling. Firstly, this analysis argues that green turtle's reproductive phenology across the region is mainly related to the sea surface temperature in the vicinity of the nesting site. Then, it shows how drifting trajectories of hatchlings in oceanic currents unevenly influence their life history traits depending on the position of the natal site. By tracking late juvenile stage, this work also suggests a trans-equatorial developmental cycle for loggerhead turtle in the Indian Ocean. At adult stage, it describes migratory corridors and connectivity for green turtle across the region. Finally, an integrative approach considering all these results allows for an understanding of the regional migratory patterns and their influence on population dynamics.

The results of this work provide a practical policy decision tool for management and conservation of marine turtles in the Southwest Indian Ocean and highlight the need for a large-scale approach in the protection of biological resources and heritage shared by multiple nations.