

Etude *in situ* de la migration post-reproductive des femelles de tortues vertes (*Chelonia mydas*) dans l'océan Indien Occidental

Post nesting migration of green turtle (*Chelonia mydas*) in the western Indian Ocean

Jérôme Bourjea¹, Stéphane Ciccione², Simon Behamou³, Mayeul Dalleau^{1,2,3,4}

1 Ifremer, 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

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

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

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

Abstract

Marine turtles do not recognize political boundaries, nor do they have regard for Exclusive Economic Zones (EEZ s), cooperative agreements, international conventions, or memoranda of understanding between countries. So is it in the Southwest Indian Ocean (SWIO), a region that hosts some of the most important green turtle nesting sites in the world, most of which are isolated on remote islands (*e.g.* Europa and Glorieuses, Aldabra and Cosmoledo, Moheli and Mayotte). This region of the world is known to have year round nesting of green turtles but all sites display a marked nesting season. However, very little is known about migratory pathways that sea turtles ply between their nesting and feeding grounds in this region where

this species faces numerous threats such as fisheries interaction at both open sea and coastal waters.

From 2009 to 2011, we deployed 81 satellite transmitters on nesting green turtle females during (d) and opposite (o) to the nesting peak in 5 important rookeries of the South West Indian Ocean (SWIO): Europa (Nd=10; No=10), Glorieuses (Nd= 10; No=10), Tromelin (Nd= 10; No=10), Mayotte (Nd=10; No=10) and Mohéli (Nd=7; No=3) and collected previous 24 old tracks in the area for a total of 105 tracks. First results showed that 39.7% of the tracked turtles used Madagascar costal foraging ground while more than 50% used the east African ones (Mozambique (32,0%), Kenya (3.8%), Tanzania (15,4%) and Somalia (2,5%)). It is worthwhile noting that the North Mozambique and South Tanzania remain the most important foraging ground for the tracked turtle (45% of the tracked turtles), but that they are mainly used by turtles tagged during the nesting season. On the other hand, we highlight here that green turtles also use a large range of foraging ground in the area (55% of the tagged turtles), some of them being hot spots (*e.g.* south of Maputo – Mozambique, Tulear lagoon – Madagascar).

Spatial distribution estimation allowed identifying important year round coastal and oceanic migrating corridors: 2 oceanic corridors, (1) in the north of the Mozambique Channel (11°S - 14°S) and (2) the south of the Mozambique Chanel (17°S - 23°S), more particularly from the north of Europa to the north of Mozambique (38°E - 41°E); and 2 coastal corridors (1) The east African coast, between 16°S (Mozambique) and 7°S (Tanzania), and (2) all the west coast of Madagascar. The extreme north of Madagascar is also an important coastal migratory corridor

The 105 tracked green turtles also crossed as many as nine different EEZs in the region before reaching their foraging grounds, which themselves are shared by six countries.

Such spatial migrating pattern of adult green turtle, the temporal corridors and the regional feeding hot spots identified are of high importance to implement targeted mitigating measures for artisanal and industrial fisheries and encourage conservation on key foraging grounds.

1. Introduction

Observée au sein d'une diversité de taxons, la migration est un phénomène qui se manifeste sous de nombreuses de 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, 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 cétacés (Mate *et al.* 2007) ou encore les tortues marines (Luschi *et al.* 2003; 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 1988), Aldabra (Mortimer *et al.* 2011), Mayotte (Bourjea *et al.* 2007a), Tromelin (Le Gall 1988), Grande Glorieuse (Lauret-Stepler *et al.* 2007) ou encore Mohéli (Bourjea *et al.* In prep.). 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.* 2010). 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.* 2011; Bourjea *et al.* In prep.). 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.* 2008). 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.

2. Matériels et Méthodes

2.1. 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 1) : Europa (EUR), Tromelin (TRO), Mayotte (MAY), Mohéli (MOH), 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 1. 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 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 1).

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.), 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.

2.2. 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. 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 2). 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 2), les comparaisons entre les sites deux à deux n'ont pas montré de différences significatives (Table 2). 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.

2.3.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 ponte 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 1). 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).

2.4. 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.* <http://www.argos-system.org>). Pour les balises Argos/GPS (MK10), seules les localisations GPS 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.

2.5. 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 ; <http://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.

2.6. 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.

2.7. 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 sériellement 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 1). 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 & Riotte-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 1. 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).

2.8. 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).

2.8.1. 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.

2.8.2. 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 : $p < 0,001$).

2.8.3. 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.

3. Résultats

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

3.1.1. 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 3). Durant ces migrations, les individus ont traversé un minimum de deux ZEE différentes mais ce nombre a pu monter jusqu'à sept pour certains individus (ID57798, ID81785 et ID49539).

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 3).

3.1.2. 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 3) effectuée en $21,4 \pm 16,2$ jours (médiane : 20,0 jours ; N = 77 ; Table 3). 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).

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 4) ainsi qu'entre durées moyennes de migration (Kruskal-Wallis, $df = 3$; $H = 10.62$, $p = 0.014$). Les tortues venant d'EUR, TRO et GLO ont parcouru des distances importantes et similaires (plus de 1500 km en moyenne ; Table 3). 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 4a) que pour la durée de migration (Table 4b). 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 3).

3.1.1. 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 5) ou la durée de migration. 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 5). 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 6).

3.1.2. 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 7). 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 7) : 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.

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.

3.2. Distribution spatiale des sites d'alimentation

3.2.1. 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 8a). 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 5) : 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 3).

35% des tortues suivies ont eu un site d'alimentation localisé dans des zones sous statut de protection (Table 3). 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 3).

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 8a) : (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 8a). Cependant, on constate qu'un nombre

important de femelles se sont alimentées à proximité mais en dehors de ces zones protégées (Figure 8a).

3.2.2. 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 5 ; Figure 9). 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 9) tandis que celui de celles venant de TRO est le plus oriental (Figure 9). Les sites d'alimentation identifiés au sud-est du Mozambique (Figure 8a) 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 8a). Les individus venant de GLO sont ceux dont les sites d'alimentation ont présenté la dispersion latitudinale la plus importante (Figure 9). 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 9).

3.3. 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 8b). 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 10). 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 11 ; tests de permutation exact : Table 6). 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 8b).

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 12) et la durée de migration ($p < 0,001$). 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.

4. Discussion

4.1. 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.* 2003; 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 3). 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 3) 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 3). 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 3). 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.* 2002) 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 3) 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.* 2002).

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 XX 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 7). 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 7). 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.* 2002) 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.

4.2. 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 5) 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 8a). Ces zones représentent plus de 1 500 km de côte. L'absence de tortue en phase d'alimentation dans ces zones est très probablement liée à l'absence d'herbiers de phanérogame (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 5). 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.) 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.* 2011), 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 (<http://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; http://www.seaturtle.org/tracking/?project_id=307) ou en Tanzanie (N=7 ; SeaSense ; http://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 faibles 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 un à Madagascar (Table 5). 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 7). 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.

4.3. 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 4 ; Figure 4). 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 (Amarocho *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 8a), 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 11). 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.

4.4. 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 8a). 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 8a), 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 8a). (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 de Glorieuses, sous administration française, mais également celle de Mohéli dans l'union des Comores.

5. Remerciements

La réalisation de cette étude n'aurait pas pu se faire sans la participation des personnes suivantes : Laurence Maurel pour son aide lors des réalisations cartographiques, l'ensemble des éco-volontaires et des stagiaires de Kélonia qui ont participé aux expérimentations de terrain et qu'il serait trop long de tous citer.

6. Figures

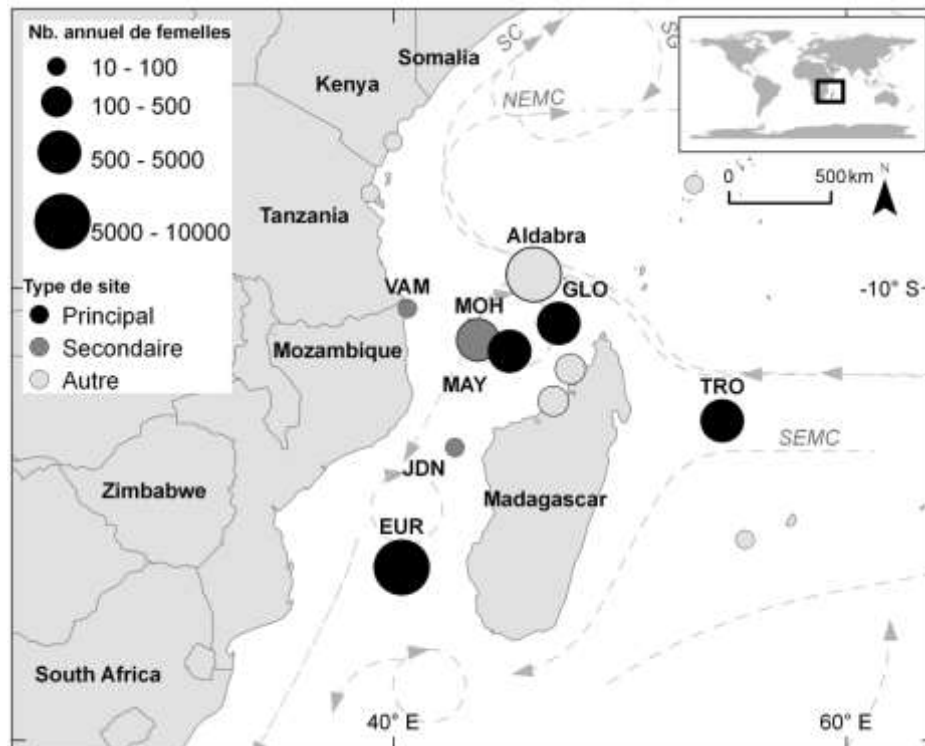


Figure 1 Sites de pontes de tortues vertes du Sud-ouest de l'océan Indien. La taille des cercles est proportionnelle au nombre annuel de femelles nidifiantes (EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi). Les sites en noir sont les sites principaux de l'étude et les sites en gris foncé sont les sites secondaires (Table 1). Les sites en blanc ne sont pas inclus dans notre étude.

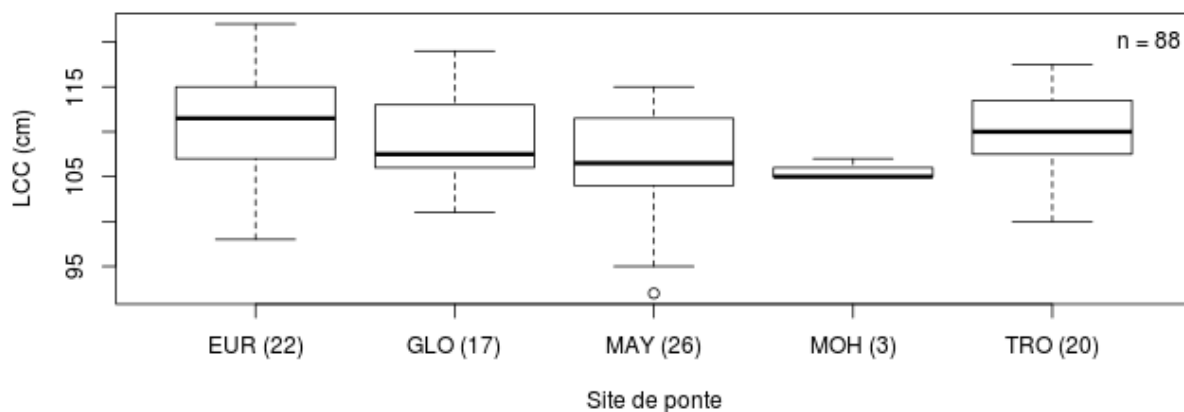


Figure 2 Distribution de la taille (Longueur courbe de la carapace en cm) de tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI en fonction du site de ponte d'origine (EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, MOH : Mohéli, TRO : Tromelin ; entre parenthèses : nombre d'individus suivis).

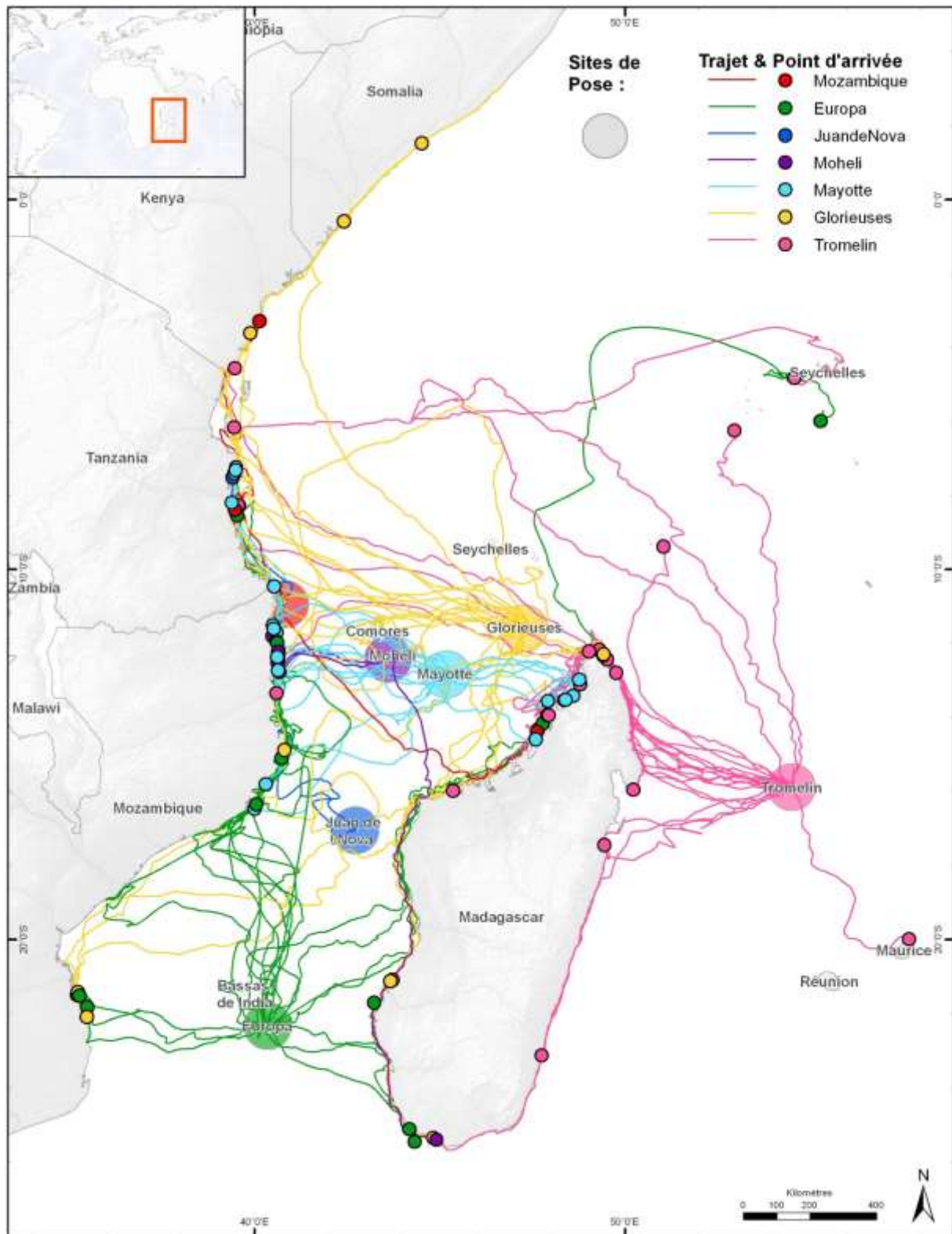


Figure 3 Trajets de migration post-reproductive et sites d'alimentation de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI (source : Ifremer, Kélonia, Natural Earth, GADM, Marine Region).

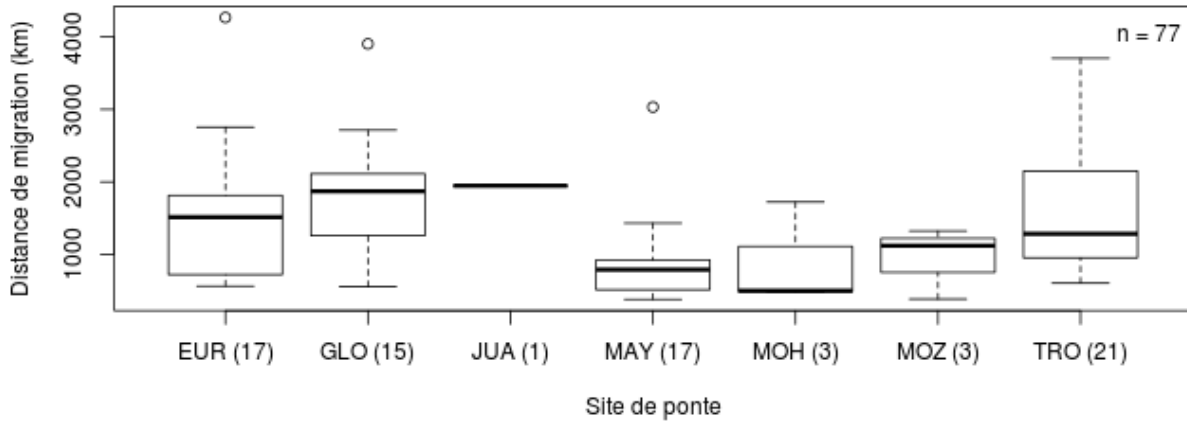


Figure 4 Distance curvilinéaire (en km) des migrations post-reproductives de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir de site de ponte du SOOI (EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi ; entre parenthèses : nombre d'individus suivis).

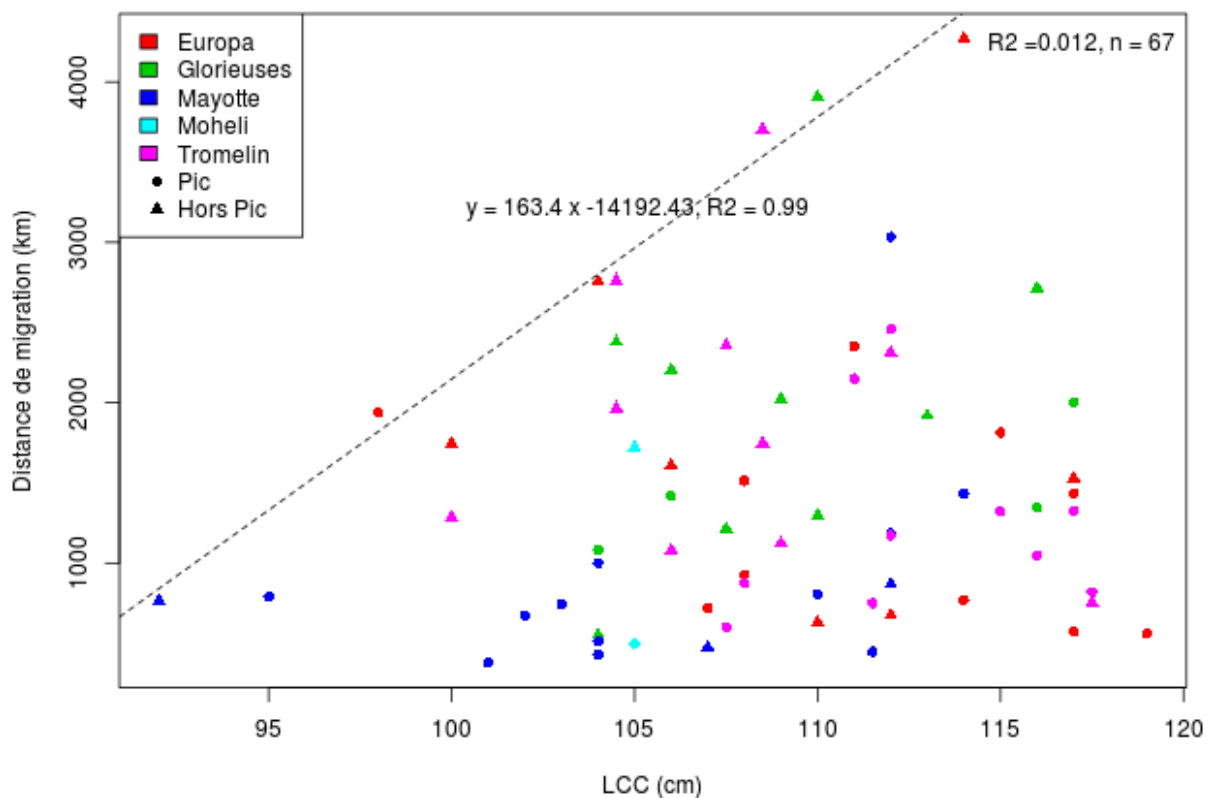


Figure 5 Corrélation entre la distance de migration (en km ; ordonnées) et la taille (LCC en cm; abscisses) de tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI. L'équation de la régression et le coefficient de corrélation R^2 sont fournis sur le graphe.

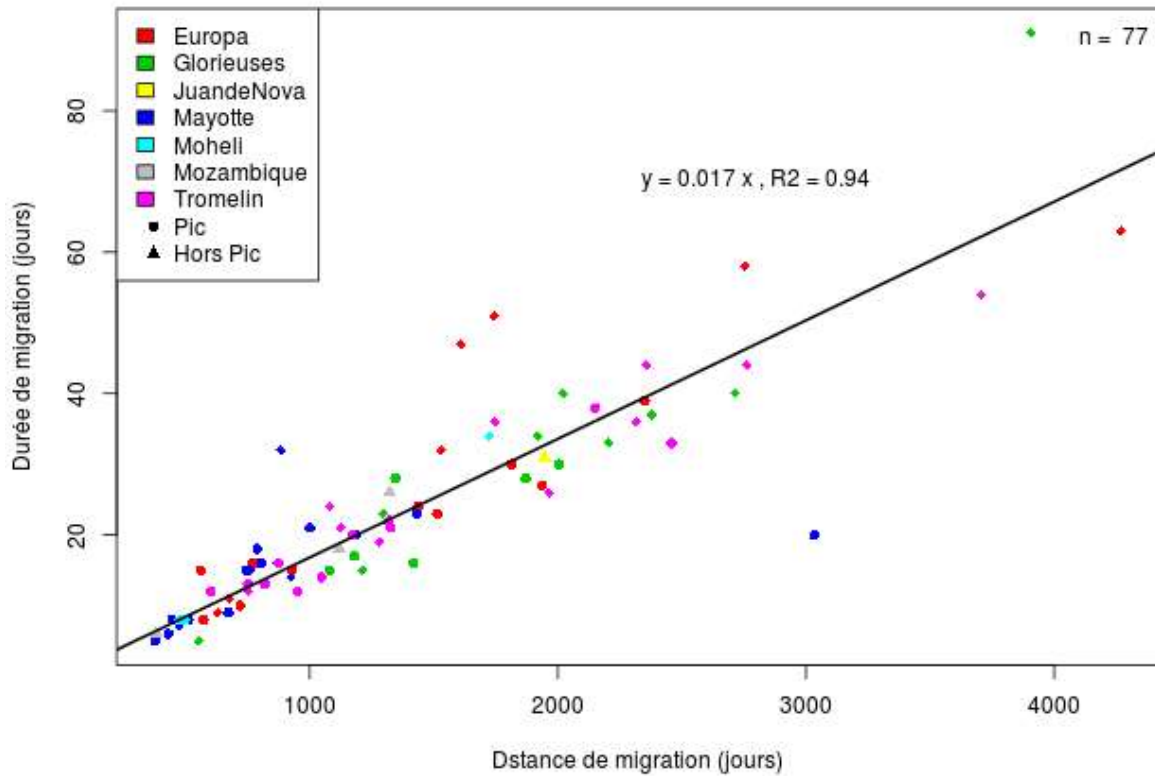


Figure 6 **Corrélation entre la durée de migration (ordonnées ; en jours) et la distance (curvilinéaire) de migration (abscisses ; en km). L'équation de la régression et le coefficient de corrélation R^2 sont fournis sur le graphe. Il faut compter en moyenne 17 jours pour une migration longue de 1000 km.**

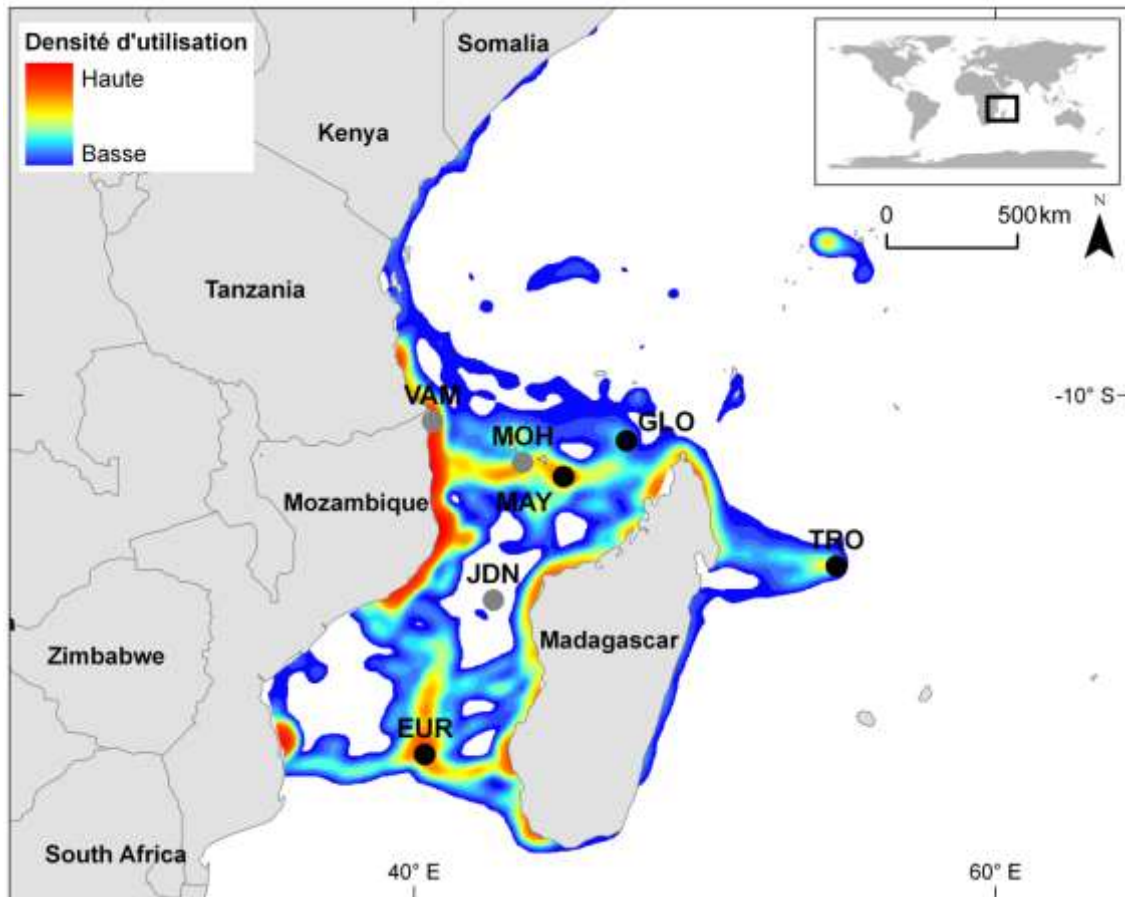


Figure 7 Densité d'utilisation de l'espace par les tortues vertes femelles en migration post-reproductive. Le calcul de ces densités a été réalisé par la méthode MKDE exploitant 77 trajets issus des principaux sites de reproduction de la région SOOI (Voir Table 1 ; EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin, MOH : Mohéli, JDN : Juan de Nova, VAM : Vamizi).

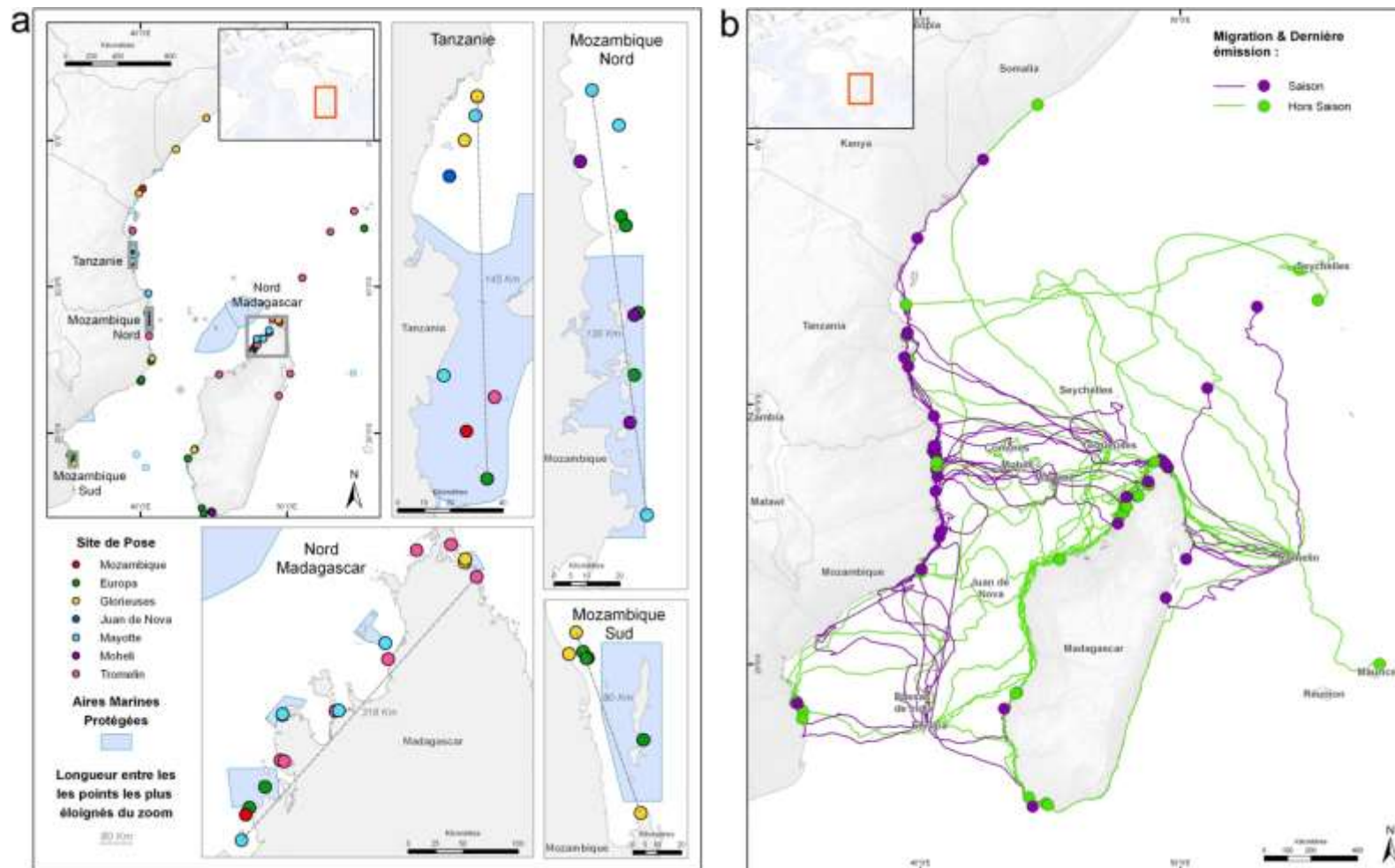


Figure 8 (a) Sites d'alimentation et (b) trajets de migration post-reproductives selon la saison de ponte (pic ou hors-pic) de 77 tortues vertes femelles suivies par satellite dans le SOOI en fonction de leur site de ponte d'origine (source : Ifremer, Kélonia, Natural Earth, GADM, Marine Region).

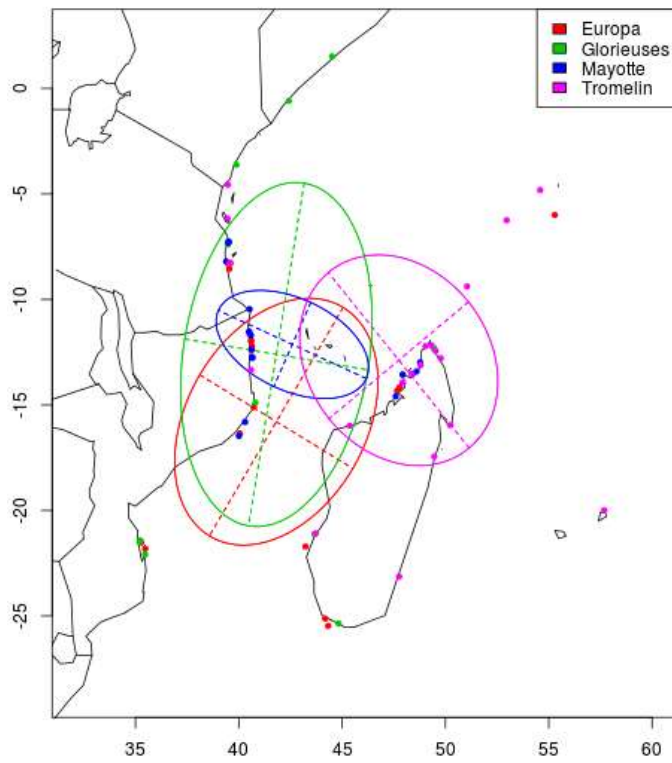


Figure 9 Ellipses de dispersion des sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites du SOOI.

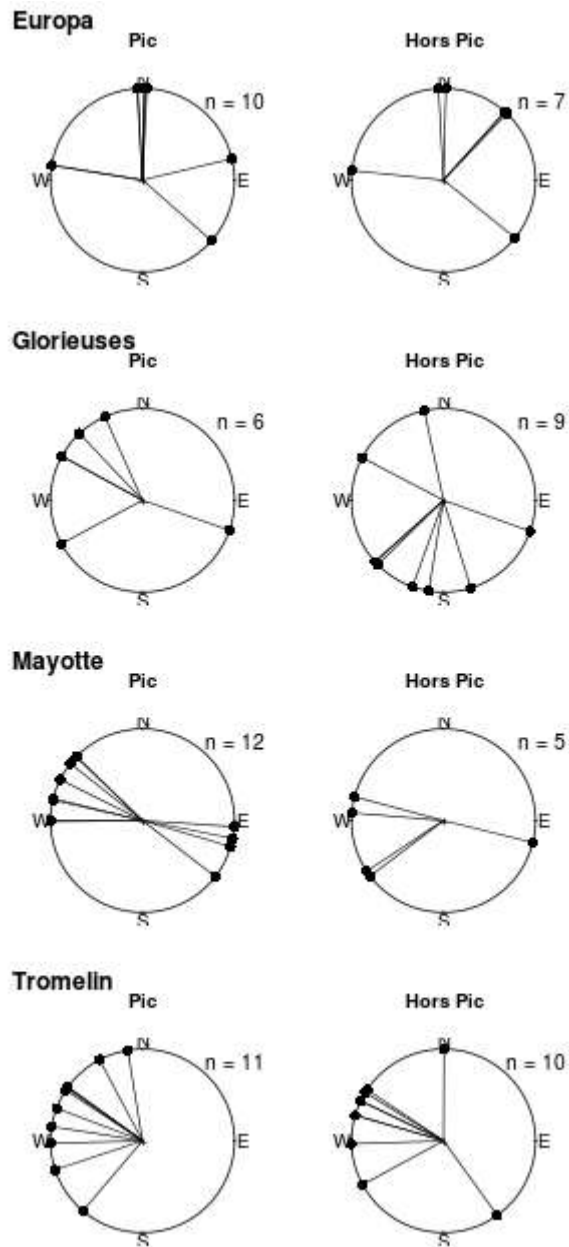


Figure 10 Direction des sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites de ponte du SOOI en fonction de leur saison de ponte (pic ou hors-pic).

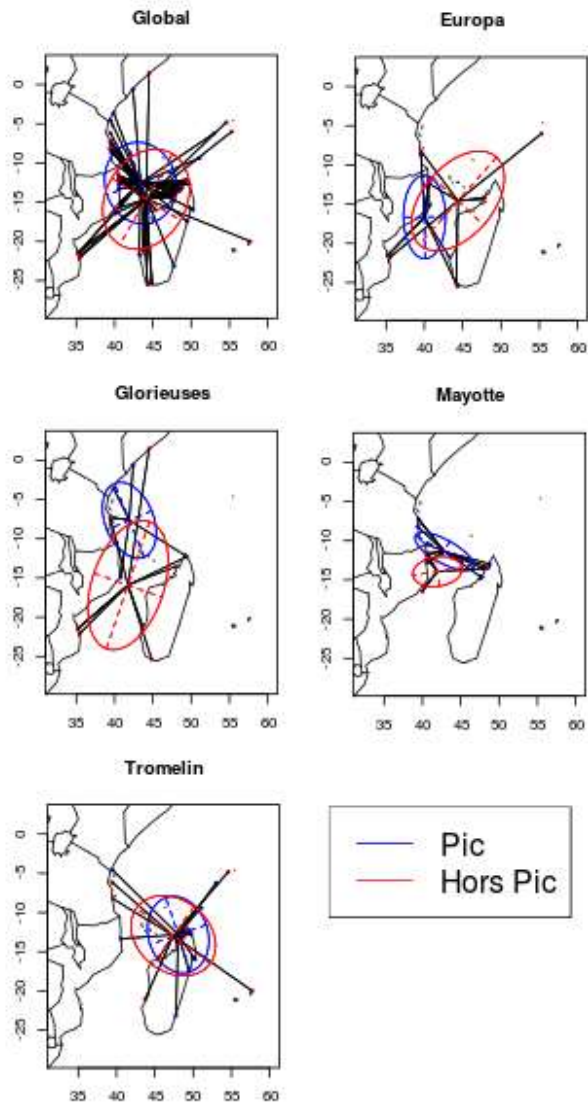


Figure 11 Comparaison des ellipses de dispersion de sites d'alimentation de tortues vertes femelles originaires de quatre sites du SOOI en fonction de leur saison de ponte .

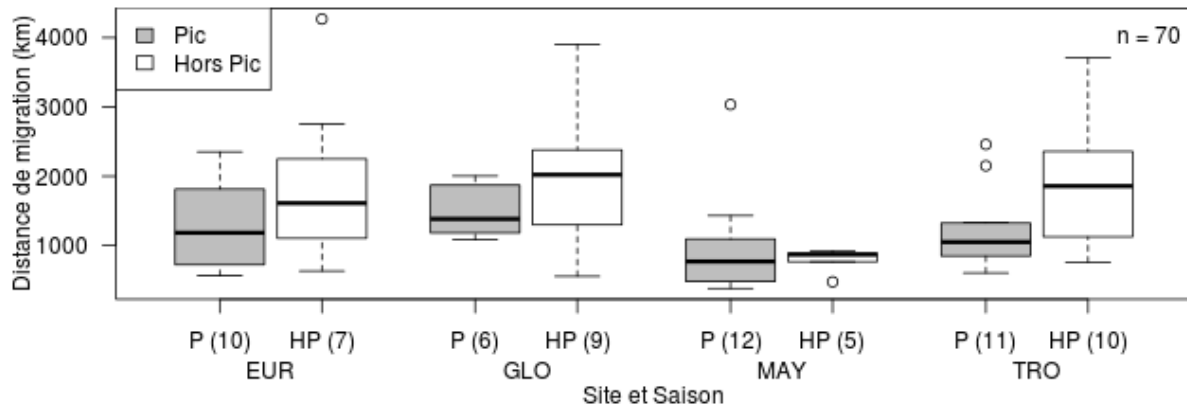


Figure 12 Distance curvilinéaire (en km) des migrations selon la saison de ponte (P : pic ou HP : hors-pic) de 70 tortues vertes femelles suivies par satellite à partir des sites de ponte du SOOI (EUR : Europa, GLO : Glorieuses, MAY : Mayotte, TRO : Tromelin).

7. Tables

Table 1 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	Acronyme	Emplacement	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 2 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

Table 3 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 4 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 (test de Tukey) en fonction du site de ponte (* : $p < 0.05$)

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 5 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

Table 6 Comparaison de la distance au centre de gravité des sites d'alimentation de tortues vertes femelles en fonction de leur saison de ponte, pour l'ensemble des sites de ponte et pour chacun d'entre eux (tests de permutation exact).

Site de ponte p-valeur

Tous	0.16
Europa	0.62
Glorieuses	0.38
Mayotte	0.68
Tromelin	0.89

8. Références

- Amorocho 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.
- 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., 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.
- Bates D.M. & Maechler M. (2009). lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. In: *R package*.
- 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.
- 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.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.
- 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.
- 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.). Seasonality and increase in green turtle (*Chelonia mydas*) nesting activity at Mohéli island, Comoro archipelago, 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. & Karl S.A. (2007). Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology*, 16, 4886-4907.
- 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.
- 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.
- Brothers R. & Putman N.F. (2013). Natal Homing and Imprinting in Sea Turtles. *The Biology of Sea Turtles*, 3, 59.
- Casale P. (2011). Sea turtle by-catch in the Mediterranean. *Fish and Fisheries*, 12, 299-316.
- Chaloupka M., Kamezaki N. & Limpus C. (2008). Is climate change affecting the population dynamics of the endangered Pacific loggerhead sea turtle? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 356, 136-143.
- Cheng I.J. (2000). Post-nesting migrations of green turtles (*Chelonia mydas*) at Wan-An Island, Penghu Archipelago, Taiwan. *Mar. Biol.*, 137, 747-754.
- 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.
- 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.
- 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.
- Dingle H. & Drake V.A. (2007). What is migration? *Bioscience*, 57, 113-121.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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., 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. & 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.
- 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.
- Hammerschlag N., Gallagher A.J. & Lazarre D.M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 398, 1-8.
- 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., Broderick A.C., Godley B.J., Lovell P., Martin C., McConnell B.J. & Richardson S. (2002). Biphasal long-distance migration in green turtles. *Animal Behaviour*, 64, 895-898.
- 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.
- 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.
- 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.
- IUCN (1994). Guidelines for Protected Area Management Categories. In: IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- 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.
- 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.
- Krosby M., Tewksbury J., Haddad N.M. & Hoekstra J. (2010). Ecological Connectivity for a Changing Climate. *Conservation Biology*, 24, 1686-1689.
- 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.
- Le Gall J.-Y. (1988). 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.

- 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.
- 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. (2003). A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos*, 103, 293-302.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Mortimer J.A. & Carr A. (1987). Reproduction and migrations of the Ascension Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia*, 103-113.
- Mortimer J.A., von Brandis R.G., Liljevik A., Chapman R. & Collie 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.
- Muir C. (2005). The Status of Marine Turtles in the United Republic of Tanzania, East Africa. In: *Sea Sense*, 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.
- Papi F. (1986). Pigeon navigation solved problems and open questions. *Monitore zoologico italiano*, 20, 471-517.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- R Core Team (2012). R: A Language and Environment for Statistical Computing. In: R Foundation for Statistical Computing.
- 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.
- 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.
- Schott F.A. & McCreary Jr J.P. (2001). The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography*, 51, 1-123.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Sibly R.M. & Calow P. (1986). *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications Oxford.
- 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.

- 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.
- 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.
- UNEP-WCMC & UICN (2010). Data standards for the world database on protected Areas. In: UNEP-WCMC, p. 9p.
- 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. (2010). Regional Management Units for Marine Turtles: A Novel Framework for Prioritizing Conservation and Research across Multiple Scales. *Plos One*, 5, e15465.
- 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.
- Wilcove D.S. & Wikelski M. (2008). Going, going, gone: Is animal migration disappearing? *Plos Biology*, 6, 1361-1364.
- 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.