

Université Fédérale



Toulouse Midi-Pyrénées

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par : *Université de Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)*

Présentée et soutenue le 26/06/2017 par :

Maxime LALIRE

STAMM : un modèle individu-centré de la dispersion active des tortues marines juvéniles. Applications aux cas des tortues luths du Pacifique Ouest et de l'Atlantique Nord-Ouest et aux tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien.

Ecole doctorale et spécialité

SDU2E : Océan, Atmosphère et Surfaces continentales

Unité de recherche

CLS – Direction Océanographie Spatiale, Département écosystèmes marins

Directeurs de Thèse

Philippe Gaspar & Patrick Lehodey

Rapporteurs

Christophe Guinet, Yvon Lemaho & Christophe Lett

Examineurs

Jérôme Bourjea & Isabelle Dadou

RÉSUMÉ GENERAL

Les tortues marines, espèces emblématiques des écosystèmes marins, sont de plus en plus menacées par les effets directs (pêche, braconnage) et indirects (pollution, changement climatique) des activités humaines. Leur cycle de vie est complexe, partagé entre divers habitats, souvent très éloignés les uns des autres. Leur conservation nécessite donc d'identifier les habitats occupés à chaque stade de vie et les routes migratoires empruntées entre ces différents habitats.

Si l'écologie spatiale des tortues adultes est relativement bien connue, notamment grâce au suivi par satellite, il n'en va pas de même pour les juvéniles. En effet, dès qu'ils quittent leur plage de naissance, les nouveau-nés sortent de notre champ d'observation pour ne réapparaître que plusieurs années plus tard, soit en tant que juvéniles se nourrissant en zone côtière, soit en tant qu'adultes venant se reproduire sur les plages de ponte. Les rares observations disponibles montrent cependant que, durant ces « années perdues », la dispersion des juvéniles est essentiellement gouvernée par les courants marins. On a donc formulé l'hypothèse selon laquelle les juvéniles se comportaient comme des particules inertes dérivant passivement avec les courants. De nombreuses simulations de cette dérive passive ont alors été réalisées pour étudier la dispersion des juvéniles de diverses populations de tortues marines. Néanmoins, de plus en plus d'observations indiquent que, loin d'être passifs, les juvéniles déploient progressivement une activité de nage généralement orientée vers des habitats favorables, à savoir des habitats riches en nourriture et dans lesquels la température de l'eau leur permet de maintenir leur température corporelle dans une gamme de valeurs acceptables.

Dans ce travail de thèse nous présentons STAMM (*Sea Turtle Active Movement Model*), un nouveau modèle de dispersion dans lequel les tortues marines juvéniles se déplacent sous l'influence de la circulation océanique et d'une nage motivée par la recherche d'habitats favorables. Ce modèle est appliqué ici à l'étude de la dispersion des juvéniles de trois populations de tortues marines : les tortues luths du Pacifique Ouest et de l'Atlantique Nord-Ouest puis les tortues caouannes de l'océan Indien.

Nos résultats montrent que, même si la circulation océanique détermine, à grande échelle, les zones dans lesquelles se dispersent les juvéniles, la prise en compte des mouvements motivés par l'habitat augmente considérablement le réalisme des simulations et impacte profondément la distribution spatiale et temporelle des individus simulés à l'intérieur de leur zone de dispersion. On observe en particulier que les mouvements motivés par l'habitat induisent :

- a) Des migrations saisonnières qui réduisent la mortalité par hypothermie et concentrent les individus dans des zones favorables dont la latitude évolue au gré des saisons.
- b) Une activité de nage souvent dirigée vers les eaux chaudes et riches rencontrées aux moyennes latitudes sur les bords ouest des bassins océaniques. Cette nage s'oppose aux courants qui circulent vers l'est dans les zones frontales séparant le gyre subtropical du gyre subpolaire des différents bassins océaniques. Cette nage à contre-courant augmente les temps de résidence dans ces zones frontales fréquentées par de nombreuses espèces pêchées et augmente ainsi le risque de capture accidentelle.
- c) Une concentration des individus simulés dans des zones productives (comme les zones d'upwelling de bord Est) non accessibles en dérive passive mais qui constituent des zones de développement intéressantes pour les tortues marines juvéniles.

Ces comportements simulés et (au moins partiellement) observés questionnent la vision classique des juvéniles circulant passivement autour des gyres océaniques. Ils méritent sans doute un travail de validation approfondi mais devraient rapidement être pris en compte pour la mise en place de mesures de conservation ciblées visant les tortues marines juvéniles.

ABSTRACT

Sea turtles are increasingly threatened by the direct (fishing, poaching) and indirect (pollution, climate change) effects of human activities. Their life cycle is complex, shared between various, and often very distant, habitats. Their conservation therefore requires identifying the habitats occupied at each stage of life and the migration routes between these different habitats.

While the spatial ecology of adult turtles is relatively well known, particularly through satellite monitoring, the situation is not the same for juveniles. As soon as they leave their natal beach, hatchlings disappear from sight to reappear only several years later, either as juveniles feeding in the coastal zone or as adults laying eggs on the nesting beaches. The few observations available suggest that, during these "lost years", the juveniles disperse with oceanic currents. It has therefore been assumed that juveniles behave like inert particles passively drifting with currents. Numerous simulations of this passive drift have thus then carried out to study juveniles' dispersal in various sea turtle populations. However, evidence is growing that, far from being passive, juveniles gradually develop a swimming activity generally oriented towards favorable habitats, that is areas where food abounds and in which the water temperature allows them to maintain their body temperature within a range of acceptable values.

In this PhD thesis we present STAMM (Sea Turtle Active Movement Model), a new dispersal model in which juvenile sea turtles move under the influence of ocean currents and swimming movements motivated by the search for favorable habitats. This model is applied here to the study of the dispersal of juveniles from three sea turtle populations: the leatherback turtles of the Western Pacific and the Northwest Atlantic Oceans, and the loggerhead turtles of the Indian Ocean.

Our results show that, although ocean currents broadly shape juvenile dispersal areas, simulations including habitat-driven movements provide more realistic results than passive drift simulations. Habitat-driven movements prove to deeply structure the spatial and temporal distribution of the juveniles and induce:

- a) seasonal migrations that reduce cold-induced mortality and gather individuals in favorable zones which mean latitude varies seasonally
- b) a swimming activity often directed towards the warm and rich mid-latitude waters encountered along the western boundaries of ocean basins. This westward swimming activity is against the dominant currents that flow eastward in the frontal zones separating the subtropical gyre from the subpolar gyre of the different ocean basins. This counter-current swimming activity increases juveniles' residence times in these frontal areas frequented by many fished species. It thus increases the risk of interactions with fisheries.
- c) a concentration of simulated individuals in productive areas (such as eastern-boundary upwelling areas) that cannot be accessed through pure passive drift. These areas are clearly adequate for the development of juvenile sea turtles.

These simulated, and (at least partially) observed, behaviors challenge the classical view of juveniles circulating passively around oceanic gyres. They clearly deserve further validation work but should rapidly be taken into account for the implementation of targeted conservation measures concerning juvenile sea turtles

SOMMAIRE ET TABLES

Sommaire

REMERCIEMENTS	13
INTRODUCTION.....	19
1. Les écosystèmes marins face au changement global.....	21
2. Importance de la conservation des tortues marines	23
3. Des espèces confrontées à un contexte difficile	25
4. Le stade juvénile : un stade crucial mais encore mal connu	27
CHAPITRE I	33
1. Les tortues marines	35
2. Les années perdues	37
2.1. <i>L'hypothèse de dérive passive.....</i>	<i>38</i>
2.1.1. Origines	38
2.1.2. Succès	39
2.1.3. Les limites de l'hypothèse de dérive passive.....	40
2.2. L'étape suivante : vers une prise en compte de la nage.....	41
3. Modélisation des mouvements de nage motivés par l'habitat.....	42
3.1. <i>Caractéristiques générales de la nage motivée par l'habitat</i>	<i>42</i>
3.2. <i>Le cas des tortues juvéniles</i>	<i>43</i>
4. Le puzzle des données : manquantes ou existantes ?	44
4.1. <i>Vitesse de nage et relations allométriques.....</i>	<i>45</i>
4.1.1. Tortue luth.....	46
4.1.2. Tortue caouanne	47
4.2. <i>Habitat thermique.....</i>	<i>47</i>
4.2.1. Tortue luth.....	48
4.2.2. Tortue caouanne	49
4.3. <i>Habitat en nourriture</i>	<i>50</i>
4.3.1. Tortue luth.....	51
4.3.2. Tortue caouanne	52
4.4. <i>Disponibilité des relations nécessaires au modèle STAMM</i>	<i>53</i>
CHAPITRE II	55
Introduction	57
Article: A model for simulating the active dispersal of juvenile sea turtles with a case study on western Pacific leatherback turtles	61
CHAPITRE III	105
1. Introduction	107
2. Les tortues luths dans l'océan Atlantique.....	109
2.1. <i>Abondance et structure des populations.....</i>	<i>109</i>
2.2. <i>La population de l'Atlantique Nord-Ouest.....</i>	<i>110</i>

2.3. Les plages de Guyane : point de départ des simulations.....	111
3. Matériel et méthodes.....	113
3.1. Forçages	113
3.2. Zone et période de lâcher	114
3.3. Calibration du modèle pour la population d'Atlantique Nord-Ouest	115
3.3.1. Paramètre P_0	115
3.3.2. Paramètre α	115
3.3.3. Synthèse des paramètres utilisés	116
3.4. Simulations	116
3.5. Caractérisation des routes de dispersion : zonage de l'Atlantique Nord	117
4. Résultats et discussion.....	118
4.1. Dispersion à grande échelle.....	118
4.2. Circuits de dispersion.....	119
4.2.1. Dispersion précoce : les deux routes vers le nord	120
4.2.2. Traversée de l'Atlantique Nord jusqu'à la région des Açores	122
4.2.3. Routes suivies à partir des Açores	123
4.3. Mortalité induite par le froid	124
4.4. Production primaire et implication pour la valeur sélective (fitness) des individus	127
4.5. Temps de traversée, temps de résidence et distribution spatiale	129
4.5.1. Temps de traversée pour l'ensemble des tortues simulées	129
4.5.2. Analyse des temps de traversée	130
4.5.3. Variations zonales de la vitesse de nage	130
4.6. Eléments de validation	135
4.6.1. Comparaison entre zones exploitées par les adultes et visitées par les juvéniles simulés.....	135
4.6.2. Comparaison entre taille des juvéniles observés et simulés	139
4.6.3. Le cas de la Méditerranée	142
4.7. Comparaison de la favorabilité des dispersions simulées dans le Pacifique et dans l'Atlantique.....	145
5. Conclusion.....	148
CHAPITRE IV	153
1. Introduction	155
2. Les tortues caouannes de l'océan Indien et contexte du projet COCA LOCA	155
2.1. Principaux sites de ponte dans l'océan Indien et statut conservatoire des populations.....	155
2.2. Contexte du projet COCA LOCA et place de la modélisation	157
3. Matériel et méthodes.....	159
3.1. Forçages	159
3.2. Zones et périodes de lâcher.....	159
3.3. Simulations.....	161
3.4. Calibration du modèle pour les tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien.....	161
3.4.1. Relations allométriques.....	161
3.4.2. Habitat thermique	164
3.4.3. Habitat d'alimentation	164

3.4.4.	Modèle de mouvement, ajustement des facteurs de calibration α et v_0	168
3.4.5.	Synthèse des valeurs utilisées	169
3.5.	<i>Caractérisation des routes de dispersion : définition du zonage de l'océan Indien</i>	170
4.	Résultats et discussion	171
4.1.	<i>Circulation océanique dans l'océan Indien</i>	173
4.2.	<i>Circuits de dispersion</i>	175
4.2.1.	Au départ de Masirah	175
4.2.2.	Au départ d'Afrique Australe.....	178
4.3.	<i>Conditions de température et mortalité induite par le froid</i>	179
4.3.1.	Oman	179
4.3.2.	Afrique Australe.....	179
4.4.	<i>Vitesse de nage et distribution des tortues actives</i>	180
4.4.1.	Rétention des juvéniles actifs de Masirah dans l'océan Indien Nord	181
4.4.2.	Concentration des juvéniles dans l'ouest du front subtropical Indien	181
4.4.3.	Connectivité Indo-Atlantique	183
4.5.	<i>Temps de résidence des tortues simulées au niveau des habitats traversés</i>	184
4.6.	<i>Synthèse du cycle spatial des tortues caouannes juvéniles de l'ouest de l'océan Indien</i>	185
4.7.	<i>Eléments de validation des schémas de dispersion simulés</i>	187
4.7.1.	Développement des tortues omanaises dans l'hémisphère Nord.....	187
4.7.2.	Dispersion et développement des tortues omanaises dans le sud de l'océan Indien	187
4.7.3.	Connectivité Indo-Atlantique	190
5.	Implications pour la conservation	190
7.	Conclusion	193
7.1.	<i>Principaux résultats</i>	193
7.2.	<i>Obstacles et perspectives techniques</i>	194
SYNTHESE ET PERSPECTIVES		197
1.	Principaux résultats	199
1.1.	<i>Impact de la nage active sur la distribution spatiale et temporelle des juvéniles</i>	199
1.2.	<i>Impact de la nage active sur la mortalité</i>	201
2.	Principaux obstacles et recommandations pour les surmonter	202
2.1.	<i>Disponibilité des données de calibration</i>	202
2.2.	<i>Disponibilité des données de validation</i>	203
3.	Travaux à mener à court terme	204
4.	Perspectives à plus long terme	206
ANNEXE		209
1.	Modèle de nage fonction de l'habitat	211
2.	Le logiciel Ariane	212
3.	Calcul des vitesses au sein d'une cellule	214
4.	Calcul de la trajectoire à partir des vitesses	215

Table des figures

Introduction

FIGURE 1 : TENDANCES GLOBALES DU VOLUME DES CAPTURES ET DE L'EFFORT DE PECHE ENTRE 1950 ET 2006	21
FIGURE 2 : CAPTURES ACCIDENTELLES (PALANGRE ET FILET MAILLANT).....	26
FIGURE 3 : SUIVIS SATELLITAIRES DE TORTUES LUTHS ADULTES DANS L'OCEAN ATLANTIQUE	28
FIGURE 4 : TORTUE CAOUANNE JUVENILE EQUIPEE D'UNE BALISE SATELLITAIRE.....	30

Chapitre I

FIGURE 5 : CYCLE DE VIE DE TYPE 2, L'EXEMPLE DE LA TORTUE CAOUANNE.....	36
FIGURE 6 : CYCLE DE VIE DE TYPE 3, L'EXEMPLE DE LA TORTUE LUTH.....	37
FIGURE 7 : TORTUE LUTH ET TORTUE CAOUANNE ADULTES	45

Chapitre II

FIGURE 8 : MIGRATIONS ET PRINCIPAUX SITES D'ALIMENTATION DES TORTUES LUTHS DU PACIFIQUE OUEST	58
FIGURE 9 : SIMULATION DE DISPERSION PASSIVE AU DEPART DES PLAGES DE L'OUEST DU PACIFIQUE.....	59

Chapitre III

FIGURE 10 : CARTE DU SITE DE PONTE DE GUYANE FRANÇAISE ET DU SURINAME	113
FIGURE 11 : ZONE ET PERIODE DE LACHER DES JUVENILES SIMULES AU LARGE D'AWALA-YALIMAPO.....	114
FIGURE 12 : CARTES DE DISPERSIONS A PARTIR D'AWALA-YALIMAPO	119
FIGURE 13 : CARTE DES PRINCIPAUX COURANTS DE L'ATLANTIQUE NORD	120
FIGURE 14 : ROUTES DE DISPERSION A PARTIR D'AWALA-YALIMAPO	121
FIGURE 15 : LATITUDE ET LONGITUDE AU COURS DE LA DISPERSION DES TORTUES SIMULEES	123
FIGURE 16 : TAUX CUMULE DE MORTALITE INDUITE PAR LE FROID.....	125
FIGURE 17 : CARTES DES POSITIONS DES MORTALITES	126
FIGURE 18 : PRODUCTION PRIMAIRE NETTE MOYENNE RENCONTREE	127
FIGURE 19 : HISTOGRAMMES DES TEMPS DE TRAVERSEE DE L'ATLANTIQUE NORD	129
FIGURE 20 : EVOLUTION ZONALE DE L'INDICE DE FAVORABILITE DE L'HABITAT DANS L'ATLANTIQUE NORD.....	131
FIGURE 21 : CARTES DE PRESENCE DES TORTUES SIMULEES DANS L'ATLANTIQUE NORD	132
FIGURE 22 : EFFORT DE PECHE PALANGRIER EN ATLANTIQUE NORD ET EN MEDITERRANEE	133
FIGURE 23 : DISPERSION SIMULEE ET DENSITE DES FLOTILLES COTIERES ARTISANALES LE LONG DE LA COTE D'AFRIQUE DE L'OUEST	134
FIGURE 24 : MOUVEMENTS ET DENSITES DE DISTRIBUTION DE TORTUES LUTHS SUIVIES DANS L'ATLANTIQUE NORD.....	136
FIGURE 25 : DISTRIBUTION DES OBSERVATIONS DE TORTUES LUTHS ET DES TORTUES SIMULEES EN MEDITERRANEE	144
FIGURE 26 : COURBE DE LA TEMPERATURE DE SURFACE DANS LE PACIFIQUE NORD ET DANS L'ATLANTIQUE NORD.....	146
FIGURE 27 : MOYENNES ANNUELLES DES TEMPERATURES, LATITUDES ET PPN DES TORTUES ACTIVES.	147

Chapitre IV

FIGURE 28 : REPARTITION DES LIEUX DE PONTES DE LA TORTUE CAOUANNE DANS L'OCEAN INDIEN.....	156
FIGURE 29 : OMAN - POSITIONS ET DATES DE LACHER.....	160
FIGURE 30 : AFRIQUE AUSTRALE - POSITIONS ET DATES DE LACHER.....	160
FIGURE 31 : COURBE DE CROISSANCE DE LA TORTUE CAOUANNE UTILISE DANS STAMM	162
FIGURE 32 : RELATION TAILLE-POIDS CHEZ LES TORTUES CAOUANNES REUNIONNAISES.....	163
FIGURE 33 : RATION ENERGETIQUE JOURNALIERE D'UNE TORTUE CAOUANNE EN FONCTION DE L'AGE	167
FIGURE 34 : CARTES DE DISPERSIONS A PARTIR DE L'ILE DE MASIRAH	171
FIGURE 35 : CARTES DE DISPERSION A PARTIR D'AFRIQUE DU SUD ET DU MOZAMBIQUE.....	172
FIGURE 36 : CARTES SCHEMATIQUES SAISONNIERES DES COURANTS DE L'OCEAN INDIEN ET DE L'ATLANTIQUE SUD.....	174
FIGURE 37 : SCHEMAS SPATIAUX DE DISPERSION A PARTIR DE MASIRAH	177
FIGURE 38 : CARTES DES POSITIONS DES MORTALITES DES TORTUES PASSIVES D'AFRIQUE AUSTRALE	180
FIGURE 39 : EVOLUTION ZONALE DE L'INDICE DE FAVORABILITE DE L'HABITAT DANS LE SUD DE L'OCEAN INDIEN.....	182
FIGURE 40 : COMPOSANTE DE NAGE ZONALE DES TORTUES ACTIVES D'AFRIQUE AUSTRALE DANS LE SUD DE L'OCEAN INDIEN	183
FIGURE 41 : CARTES DE PRESENCE DES TORTUES CAOUANNES SIMULEES DEPUIS MASIRAH ET L'AFRIQUE AUSTRALE	184
FIGURE 42 : CYCLE SPATIAL DES TORTUES CAOUANNES OCEANIQUE DE L'OUEST DE L'OCEAN INDIEN	185
FIGURE 43 : TRAJECTOIRES DE TORTUES CAOUANNES JUVENILES CAPTUREES DANS LA ZEE REUNIONNAISE.....	188
FIGURE 44 : FREQUENCES HAPLOTYPIQUES DES TORTUES CAOUANNE ADULTES ET JUVENILES DANS L'OUEST DE L'OCEAN INDIEN	189
FIGURE 45 : DENSITE DES FLOTILLES ARTISANALES COTIERES EN ASIE DU SUD-EST	191
FIGURE 46 : EFFORT DE PECHE A LA PALANGRE DE SURFACE DANS L'OCEAN INDIEN	192
FIGURE 47 : DENSITE MODELISEE DES DECHETS PLASTIQUES DANS LES OCEANS.....	193

ANNEXE

FIGURE 48 : DENSITES DE PROBABILITES DE VON MISES.....	212
FIGURE 49 : SCHEMA DE LA GRILLE C.....	213
FIGURE 50 : SCHEMA DE L'ADVECTION D'UNE PARTICULE DANS UNE CELLULE.....	216

Table des tableaux

Introduction

TABLEAU 1 : RELATIONS NECESSAIRES AUX DIFFERENTS COMPARTIMENTS DU MODELE STAMM	53
--	----

Chapitre II

TABLEAU 2 : RECAPITULATIF DES RELATIONS GENERALES DE STAMM	102
TABLEAU 3 : RECAPITULATIF DES RELATIONS UTILISEES DANS STAMM POUR LA TORTUE LUTH DU PACIFIQUE OUEST.	103

Chapitre III

TABLEAU 4 : PONTES ANNUELLES AU NIVEAU DES SITES DE PONTE DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST.....	110
TABLEAU 5 : CHAMPS DE FORÇAGES UTILISES.	113
TABLEAU 6 : PARAMETRES DE STAMM POUR LA TORTUE LUTH DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST.	116
TABLEAU 7 : DEFINITION DU ZONAGE DE L'OCEAN ATLANTIQUE NORD	117
TABLEAU 8 : TRANSITS ET ACCUMULATIONS DANS LES ZONES DE L'ATLANTIQUE NORD.....	124
TABLEAU 9 : TAILLES DES JUVENILES OBSERVEES ET SIMULEES SUR LES DE DEVELOPPEMENT POTENTIELS DE L'ATLANTIQUE EST	140

Chapitre IV

TABLEAU 10 : CHAMPS DE FORÇAGES UTILISES.....	159
TABLEAU 11 : PARAMETRES DE STAMM POUR LA TORTUE CAOUANNE DE L'OUEST DE L'OCEAN INDIEN.	169
TABLEAU 12 : DEFINITION DU ZONAGE DE L'OCEAN INDIEN	170
TABLEAU 13 : TRANSITS ET ACCUMULATION DES JUVENILES SIMULES DE MASIRAH DANS LES ZONES DE L'OCEAN INDIEN	176
TABLEAU 14 : TRANSITS ET ACCUMULATION DES JUVENILES SIMULES D'AFRIQUE AUSTRALE DANS LES ZONES DE L'OCEAN INDIEN...	179

REMERCIEMENTS

Cette thèse et ce manuscrit représentent l'aboutissement du chemin entamé par un petit garçon il y a une vingtaine d'année sur une plage du Croisic. C'est jour de grande marée et l'Océan a rejeté sur le rivage des centaines de crabes de toutes sortes. Le gamin est fasciné et ne cessera plus de l'être. Aujourd'hui, l'enfant d'hier mesure la chance qu'il a d'avoir pu faire de sa passion pour la vie aquatique son métier.

Il est donc temps pour moi de remercier les personnes qui, par leur soutien au cours de cette thèse ou en amont de celle-ci, ont chacun contribué à m'offrir cette chance.

En premier lieu, je voudrais remercier chaleureusement Philippe Gaspar, mon directeur de thèse, pour m'avoir fait confiance pour conduire ce projet. Il a été un encadrant exigeant mais aussi très humain qui m'a fait énormément grandir sur le plan scientifique au cours de ces trois années et demie. Merci d'avoir été constamment disponible pour répondre à mes questions, discuter des orientations de mon travail, revoir mes présentations et relire mes écrits. Pour m'avoir embarqué sur le sujet passionnant de la vie cachée des tortues marines juvéniles. Pour m'avoir donné envie de visiter le Plat Pays, voire d'apprendre le Flamand, voire même de supporter la Belgique une fois la France éliminée des compétitions internationales. Merci enfin pour avoir été le moteur de mon embauche à CLS à l'issue de la thèse.

Je souhaite ensuite remercier Jérôme Bourjea, qui m'a donné l'opportunité de travailler sur les tortues caouannes de l'océan Indien. Merci pour ton implication dans cette thèse qui a largement débordé du cadre des tortues caouannes. Pour avoir trouvé du temps pour relire mon manuscrit et avoir participé à l'évaluation de cette thèse. Pour ton accueil chaleureux à Sète et m'avoir permis de présenter mon travail à l'IRD !

Merci à Christophe Guinet, Christophe Lett et Yvon Le Maho pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse et à Isabelle Dadou pour avoir présidé mon jury. Pour vos remarques et vos questions qui ont nourries ma réflexion sur les résultats et les perspectives de mon travail.

Merci à l'entreprise CLS pour m'avoir accueilli et plus particulièrement à Jean-François Bonnin pour la proximité qu'il entretient avec ses équipes.

Un immense merci justement à l'ensemble de l'équipe Modélisation des Ecosystèmes Marins pour m'avoir reçu de si belle manière ! Merci tout d'abord à Patrick Lehodey d'avoir co-encadré ce travail et pour m'avoir, avec Inna Senina, fréquemment éclairé concernant la modélisation du mouvement. Merci à Olivier Titaud pour son appui technique, informatique et mathématique. Merci à Beatriz Calmettes et Benoît Tranchant pour la fourniture de données océanographiques et avoir répondu à mes interrogations aussi souvent que nécessaire. Merci à Anna Conchon pour son aide quotidienne sur une telle multitude de sujets qu'il serait vain d'essayer de les citer. Merci à Rémy De Dianous pour sa grande disponibilité et sa conception du management. Merci à tous pour votre gentillesse. C'est aussi grâce à l'environnement humain que vous formez, et où je me suis si bien senti, que j'ai pu mener ce travail de thèse dans d'aussi bonnes conditions. Je suis très heureux de continuer l'aventure avec vous !

Merci à Mayeul Dalleau pour sa collaboration sur le sujet des tortues caouannes de l'Océan Indien et à Florence Dell'Amico sur celui des tortues luths de l'Atlantique. Merci à Philippine Chambault pour nos échanges sur les migrations des tortues luths mais aussi pour les chouettes moments partagés ensembles de Dalaman à Toulouse.

Un grand merci à Benjamin Rumeau, Jessica Breton et Maeva Monnier les stagiaires qui ont contribué à faire avancer ce projet avec moi. A ceux également qui y ont contribué en amont comme Amaury Dehecq, Cherina Meetoo et Hirohiti Raapoto.

J'ai aussi une pensée particulière pour les enseignant-chercheurs du Pôle Halieutique d'Agrocampus Ouest qui m'ont donné les clefs et l'envie de poursuivre dans ma voie en particulier Didier Gascuel, Etienne Rivot et Olivier Lepape.

Merci à tous les gens que j'ai eu l'occasion de côtoyer à CLS. Merci tout d'abord à Quentin pour son soutien sans faille, pour m'avoir écouté et accueilli à chaque fois que c'était nécessaire. Merci aussi à Fanny, Jérémy (the Grey), J-A, Jérémie (the White), Stéphanie, Guillaume, Florent, F-X, Mickaël, Ghita, Laura, Olivier, Florian, Louis, Romain, Myriam, Elise et Morgane (et ses poules magiques). Merci pour les soirées jeux, les bières et les déjeuners à la cafèt dignes, en fonction des jours, du Jamel Comédie Club, de l'Assemblée Nationale ou de la section « chatons » d'un forum internet ! Merci aussi à Nicolas Granier, Tony Jolibois et Jean-Michel Farenc pour les midis sportifs.

Merci à Teja, Marine et Anna pour m'avoir longtemps supporté en tant que co-bureau. Pour avoir été pendant plus d'un an l'eau, le feu et la terre.

Merci à l'ensemble des copains toulousains. Ceux qui peuplent les bassins comme Anthony (indécrottable Marseillais), Damien, Lucas, Aelis, Pierre, Sophie, Charlotte, Vincent, Vinci, Cyril, Alex, Chloé, Steph, Micka et Evie pour votre bouillonnante bonne humeur ! Ceux qui ont peuplé mon quotidien en fin de thèse et le peuplent toujours : Yoyo, Lucie, Théo, Antoine et Manu pour être les colocs les plus incroyables de tout l'univers (et au-delà). A Sam aussi, parce que les grandes histoires commencent rarement avec une salade.

Merci à Anna.

Merci à la diaspora des Rennais, cette famille choisie, disséminée aux quatre coins de la France. A Bérengère et Paul et tout le monde sait pourquoi. A Yolaine. A Victor et Julie. A Audrey et Matthieu. A Charo. A Nicolas. A Martin. A François. A Caro. A Pauline et Antoine. A eux tous pour être indispensables.

Merci à la famille, celle de sang cette fois. Merci à Tom, Sam, Alice, Mathias, Fabien, Cynthia et Elodie pour être bien plus que des cousins. Merci à Christine et François pour le pain et l'humain. Merci à Guy et Viviane Taveneau pour avoir fait pousser votre petit champignon à force de générosité, d'espièglerie et de douces attentions. Merci à Fanfan pour m'avoir un jour emmené par la main et la canne à pêche sous le bras jusqu'au bord de la Charente.

Merci enfin à Gueric et Geneviève, mes parents, pour m'avoir toujours soutenu quoi qu'il arrive. Et pour avoir contribué, par mille façons différentes, à faire naître les passions qui sont les miennes. Pour m'avoir toujours poussé à les suivre sans que je m'en aperçoive - et c'est probablement ça l'amour.

« My face above the water
And my flippers can't touch the ground
[...]
I'm slowly drifting away (drifting away)
Wave after wave, wave after wave
I'm slowly drifting (drifting away)
[...]
Pulling against the stream
Pulling against the wave »

Mr Probz - *Wave* (2013)

«When you stand on a Pacific beach and watch a swarm of newly hatched ridleys scurry down to the swash and into the big Pacific surf [...] it is strange to think they will not be seen again until they come back fully grown. »

Archie Carr - *Rips, FADS, and Little Loggerheads* (1986)

INTRODUCTION

1. Les écosystèmes marins face au changement global

Les océans renferment des **écosystèmes parmi les plus productifs** de la planète (Mann, 1973 ; Nixon et al., 1986) et constituent un **réservoir important de biodiversité** (Sala & Knowlton, 2006 ; Mora et al., 2011). De plus, les écosystèmes marins fournissent une multitude de **services** aux communautés humaines dont l'un des plus importants est d'être une **source d'alimentation** pour une grande partie de la population mondiale. On estime par exemple que le poisson couvre plus de 20% des apports protéiques d'origine animale pour 3.1 milliards de personnes, soit un être humain sur deux (FAO, 2017). Cette tendance devrait s'accroître avec l'augmentation de la population mondiale qui devrait s'élever à 9 milliards à l'horizon 2050 (Bongaarts, 2009).

Les écosystèmes marins sont cependant confrontés au **changement global**, c'est-à-dire aux effets directs (pêche, dégradation des habitats) et indirects (changement climatique) des activités humaines.

Les **pêcheries** mondiales capturent annuellement environ 100 millions de tonnes d'organismes marins. Depuis les années 90, le volume des captures stagne malgré l'augmentation continue de l'effort de pêche (Figure 1) (Watson et al., 2013) ce qui traduit l'épuisement des ressources marines. En 2016, la FAO a estimé que 31.4% des stocks de poissons étaient surexploités (i.e. exploités à des niveaux qui ne garantissent pas leur pérennité).

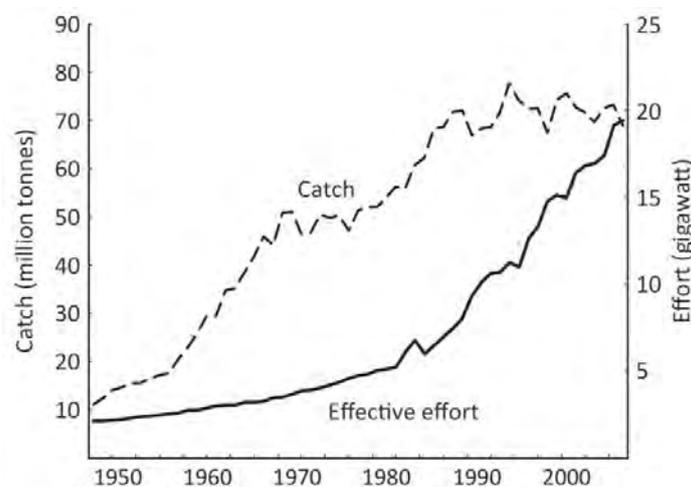


Figure 1: Tendances globales du volume des captures et de l'effort de pêche entre 1950 et 2006. *Extrait de Watson et al. (2013).*

La pêche, en altérant l'abondance de certaines espèces, bouleverse les équilibres établis au sein des écosystèmes qu'elle exploite et modifie leur structure trophique (Jennings & Kaiser, 1998 ; Pauly et al., 2000). Par exemple, la pêche cible en priorité les échelons trophiques supérieurs (c'est-à-dire des poissons prédateurs comme les thons ou les requins) (Myers & Worm, 2003) ce qui induit, par un effet en cascade, une modification des échelons trophiques inférieurs (Stevens et al., 2000 ; Scheffer et al., 2005). Ce phénomène (modification de la pyramide trophique par son sommet) est qualifié d'effet « **top-down** ». De plus, la diminution de l'abondance des prédateurs (Myers & Worm, 2003) amène les pêcheries à redéployer leur effort vers des espèces de plus bas niveau trophique et à les épuiser à leur tour, ce que Pauly et al. (1998) ont qualifié de « *Fishing down marine food web* ». A terme, la dégradation générale des écosystèmes sous l'effet de la surpêche peut mener à la prolifération de certains organismes non exploités, comme les **méduses**, qui profitent de la disparition de leurs prédateurs (Pauly et al., 2002 ; Lynam et al., 2006). En outre, au côté des espèces ciblées, les activités de pêche entraînent la **capture accidentelle** de nombreuses autres espèces, notamment des mammifères marins (Read et al., 2006 ; Read, 2008), des oiseaux marins (Lewison & Crowder, 2003 ; Anderson et al., 2011) ou des tortues marines (Lewison et al., 2004 ; Lewison & Crowder, 2007) et entraîne leur raréfaction.

Le **changement climatique**, qui résulte de l'émission de gaz à effet de serre (CO₂, CH₄) par les activités humaines (industrie, transports, élevage), entraîne des modifications physico-chimiques de l'environnement marin (e.g. **température, pH**). Il agit donc sur le biotope et impacte directement la base de la pyramide trophique (effet « **bottom-up** »). Des changements dans les températures de surface peuvent (1) modifier l'abondance des producteurs primaires et donc la quantité d'énergie disponible dans la chaîne trophique, (2) perturber la synchronisation temporelle des niveaux trophiques successifs mais aussi (3) leur coïncidence dans l'espace. Ce décalage spatial est illustré par le cas des manchots du Cap (*Spheniscus demersus*), dont la ressource en proies s'est déplacée sous l'effet du changement climatique mais qui continuent à exploiter les mêmes zones de pêche alors que celles-ci se sont considérablement appauvries (Sherley et al., 2017). De même, les manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) de l'archipel de Crozet, doivent descendre de plus en plus loin au sud pour trouver leurs proies. La distance à parcourir pour rejoindre leurs zones d'alimentation depuis Crozet devrait doubler d'ici à 2100 ce qui menace la pérennité de la colonie (Péron et al., 2012). Enfin, le changement climatique joue un rôle dans la dégradation

de certains habitats comme les récifs coralliens ou les herbiers (Pandolfi et al., 2003 ; Waycott et al., 2009).

Les effets de la pêche et du changement climatique sur les écosystèmes marins (**dégradation des habitats, érosion de la biodiversité, raréfaction des espèces**) sont accentués par l'anthropisation croissante du littoral (Valiela et al., 2001 ; Lotze et al., 2006), l'introduction d'espèces exotiques invasives (Ruiz et al., 1997 ; Occhipinti-Ambrogi, 2007) ou encore la pollution engendrée par les activités humaines (Tilman et al., 2001 ; Smith, 2003). Cela affecte leur fonctionnement et limitent donc les services qu'ils fournissent ainsi que leur **résistance** (i.e. capacité à conserver ou retrouver leur fonctionnement normal après une période d'instabilité) face à d'autres perturbations (Worm et al., 2006 ; Hoegh-Guldberg et al., 2007).

2. Importance de la conservation des tortues marines

Dans le contexte du changement global, l'évaluation et le suivi de l'état de santé des écosystèmes est un enjeu crucial (Rapport et al., 1998). Certaines espèces, de par leur rôle écologique ou leur biologie, sont des indicateurs clés (bioindicateurs) du bon fonctionnement des écosystèmes dont elles font partie (Holt & Miller, 2011). En milieu marin, les tortues marines sont considérées comme de bons **bioindicateurs** car :

- Ce sont des animaux **longévifs à maturité sexuelle tardive** qui peuvent donc renseigner sur des évolutions à long terme de leur environnement (Montevecchi, 1993 ; Burger et al., 2000 ; Einoder, 2009).
- Elles sont **sensibles aux polluants chimiques** (e.g. hydrocarbures, plastiques) et **biologiques** (bactéries, virus) (Lutcavage et al., 1997).
- Elles occupent des **niveaux trophiques différents** en fonction des espèces et des stades de vie. Elles fournissent donc des informations sur différents compartiments des écosystèmes marins. Par exemple, la tortue verte est dans un premier temps omnivore avant de devenir exclusivement herbivore tandis que la tortue caouanne est une carnivore opportuniste tout au long de sa vie et que la tortue luth est une prédatrice exclusive de zooplancton gélatineux (Bjorndal et al., 1997).

Même si leur abondance a diminué de façon drastique par rapport à un niveau « originel » (King, 1982 ; Ross & Barwani, 1982 ; Jackson et al., 2001 ; McClenachan et al., 2006), les

tortues marines restent des consommatrices importantes au sein des chaînes trophiques (Bjorndal & Jackson, 2002). Elles sont notamment responsables d'un transport de carbone depuis le milieu marin (les sites d'alimentations productifs) vers le milieu terrestre (les plages de ponte, généralement pauvres d'un point de vue biologique) (Bouchard & Bjorndal, 2000). Leur rôle en tant que consommatrices peut aussi être important pour la régulation de leurs proies (Bjorndal et al., 2000 ; Bjorndal & Jackson, 2002 ; Sommer et al., 2002). Par exemple, la tortue luth, l'un des seuls prédateurs spécialistes des méduses, pourrait réguler l'abondance de ces organismes dans le contexte de leur prolifération causé par la pêche (Sommer et al., 2002 ; Pauly et al., 2009). On peut aussi évoquer la tortue verte qui en pâturant les habitats d'herbiers, contribue à leur bonne santé (Jackson, 2001) et augmente leur productivité (Moran & Bjorndal, 2005), ou la tortue imbriquée qui favorise le développement de certains coraux en se nourrissant d'espèces d'éponges concurrentes (León & Bjorndal, 2002).

L'aire de répartition des tortues marines couvre l'ensemble des **régions équatoriales, tropicales et subtropicales** de l'océan global (Wallace et al., 2010). Espèces **migratrices** par excellence, les tortues marines se déplacent sur des centaines, voire des milliers de kilomètres entre leurs plages de ponte et leurs zones d'alimentation qui se trouvent aussi bien en **milieu pélagique que néritique** (i.e. côtier, bathymétrie <200m) (Fossette et al., 2010 ; Dalleau et al., 2014 ; Narazaki et al., 2015 ; Briscoe et al., 2016). Les tortues luths sont ainsi connues pour traverser des bassins océaniques entiers, depuis les zones tropicales où elles pondent jusque dans les eaux tempérées où elles se nourrissent (Fossette et al., 2010 ; Benson et al., 2011). D'autres espèces, comme la tortue caouanne, peuvent changer d'habitat en fonction du stade de développement (changement ontogénique d'habitat) (Bolten, 2003 ; McClellan & Read, 2007). L'étendue de leur aire de répartition, la diversité des habitats qu'elles occupent ainsi que la multiplicité des menaces anthropiques qui pèsent sur elles les placent de fait au cœur des problématiques de conservation des espèces. Ainsi, les tortues marines peuvent être qualifiées d'**espèces parapluies**, c'est à dire que leur protection pourrait favoriser la protection d'un grand nombre d'autres espèces partageant les mêmes habitats (Bourjea, 2014).

Les tortues marines sont également des **espèces porte-drapeaux** (Campbell, 2003). Emblématiques pour le grand public, leur conservation est considérée comme importante. Elles permettent donc de sensibiliser ce grand public aux menaces qui pèsent sur les écosystèmes marins (Eckert & Hemphill, 2005 ; Kinan & Dalzell, 2005). Par exemple, le cas des tortues marines a énormément contribué à faire connaître la problématique de la pollution

des océans par les déchets plastiques ce qui a abouti dans certains pays, dont la France, à l'interdiction des sacs plastiques à usage unique (Code de l'environnement, 2016). Enfin, le caractère emblématique des tortues marines leur confère une **importance économique** dans certaines régions qui ont misé sur le développement de l'écotourisme (e.g. Wilson & Tisdell, 2001 ; Wilson & Tisdell, 2003).

3. Des espèces confrontées à un contexte difficile

Parmi les sept espèces de tortues marines aujourd'hui existantes, l'IUCN (2013) considère que trois sont vulnérables (la tortue luth, *Dermochelys coriacea* Vandelli 1761 ; la tortue caouanne, *Caretta caretta* Linné 1758 ; la tortue olivâtre, *Lepidochelys olivacea* Eschscholtz 1829), qu'une est menacée d'extinction (la tortue verte, *Chelonia mydas* Linné 1758), que deux sont en danger critique d'extinction (la tortue imbriquée, *Eretmochelys imbricata* Linné 1766 et la tortue de Kemp, *Lepidochelys Kempii* Garman 1880) et que trop peu de données sont disponibles pour statuer sur le cas de la dernière (la tortue à dos plat, *Natator depressus* Garman 1880). Les tortues marines sont exposées, à tous les stades de leur vie, à de multiples menaces, notamment anthropiques et climatiques (National Research Council, 1990 ; Spotila et al., 1996 ; Saba et al., 2012).

En mer, elles sont vulnérables aux **engins de pêche**, en particulier aux palangres (Lewison et al., 2004) (Figure 2a) et aux filets (Lewison & Crowder, 2007 ; Nicolau et al., 2016) (Figure 2b). L'interaction avec les engins de pêche est considérée comme une des premières causes de mortalité des tortues marines (Lewison et al., 2004 ; Peckham et al., 2007 ; Wallace et al., 2013a). Lewison et al. (2004) estiment qu'au cours de l'année 2000, l'ensemble des flottes palangrières du Pacifique a capturé accidentellement 20 000 tortues luths sur une population totale de 160 000 individus.

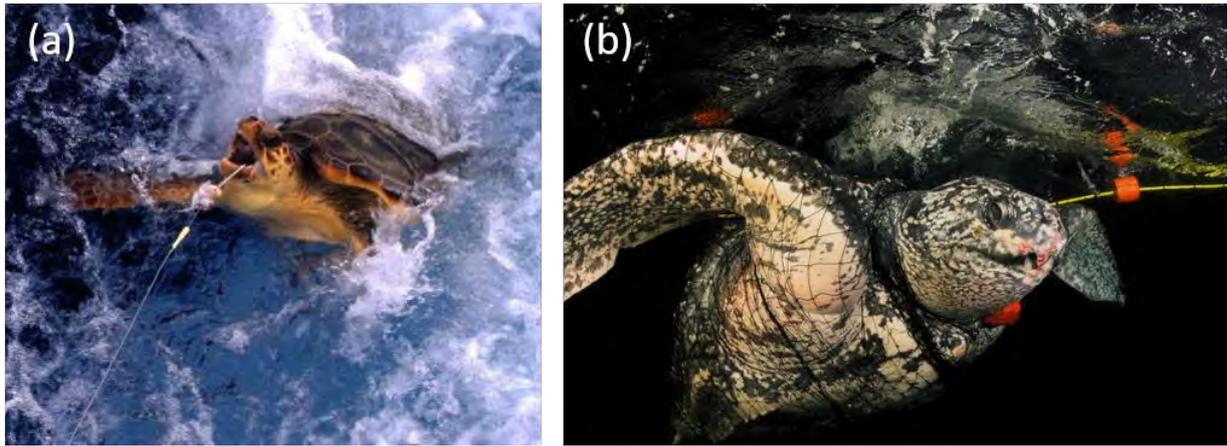


Figure 2 : Captures accidentelles. Tortue caouanne prise par une palangre **(a)** et tortue luth **(b)** emmêlée dans un filet maillant. Ces deux engins de pêche sont responsables de la plupart des captures accidentelles de tortues marines. *Crédit : B. Skerry*

La longévité et la maturité sexuelle tardive des tortues marines rendent leurs populations extrêmement vulnérables à la surmortalité engendrée par les captures accidentelles (Spotila et al., 1996 ; Kaplan, 2005). De plus, cette menace est probablement sous-évaluée du fait de la difficulté d'estimer les dommages que causent les engins perdus (dits « fantômes ») mais toujours pêchants et dont l'impact commence à peine à être considéré (e.g. Wilcox et al., 2013 ; Gilman et al., 2013 ; Gilman, 2016). La **pollution des eaux**, en particulier par les hydrocarbures (comme l'a dramatiquement illustré la fuite massive survenue en 2010 sur la plateforme Deepwater Horizon située dans le golfe du Mexique), peut entraîner l'ingestion de substances toxiques par consommation de proies contaminées, ou encore gêner la nage ou la respiration des tortues (George, 1996 ; Lutcavage et al., 1995). Enfin les **déchets plastiques**, dont la production a été multipliée par 200 entre 1950 et 2015 (de 1.5 à 299 millions de tonnes) (PlasticsEurope, 2015), sont de plus en plus présents et répandus dans les océans (Eriksen et al., 2014 ; Nelms et al., 2016) rendant les ingestions accidentelles plus fréquentes (Mrosovsky et al., 2009). Souvent confondues avec des proies (zooplancton gélatineux, céphalopodes, poissons, crustacés...), les pièces de plastique ingérées peuvent endommager l'appareil digestif des tortues marines voire engendrer chez elles des occlusions intestinales (Eckert & Luginbuhl, 1988 ; Mrosovsky et al., 2009).

A terre, les principaux risques sont liés (a) à la dégradation des plages de sable où la ponte a lieu (e.g. nouvelles constructions, créations de digues) (Schlacher et al., 2007) ; (b) aux activités humaines perturbant ces plages (lumière, bruit, pollution) (Crain et al., 1995 ; Witherington, 1992 ; Arianoutsou, 1988 ; Eriksen et al., 2014 ; Do Sul et al., 2011) ; (c) à la

collecte illégale des œufs (e.g. Santidrián-Tomillo et al., 2008) et (d) au braconnage des femelles reproductrices pour la chair et les écailles (e.g. Koch et al., 2006).

Les tortues marines sont également directement affectées par le changement climatique. La **montée du niveau moyen des océans**, qui pourrait atteindre 80 à 140 cm d'ici à la fin du siècle (Rahmstorf, 2007 ; Vermeer & Rahmstorf, 2009), menace, de façon évidente, les plages de ponte (Fish et al., 2008). La modification des **températures de l'air** peut affecter à la fois les conditions de ponte des femelles (qui peuvent souffrir d'hyperthermie) et d'incubation des œufs. Le principal risque est la surmortalité des œufs par exemple par hyperthermie (Saba et al., 2012; Santidrián-Tomillo et al., 2014). Le sexe étant déterminé chez les tortues marines par la température au cours de l'incubation il est possible que des biais dans les sex-ratios apparaissent, en faveur des femelles dans les zones où la température augmente, vers les mâles là où elle diminue (Hawkes et al., 2009). Le changement climatique est également susceptible d'induire une modification conjointe de la température et de la productivité des océans et donc des ressources en nourriture accessibles aux tortues marines (Wallace et al., 2006 ; Saba et al., 2008 ; Hawkes et al., 2009). De plus, dans certaines zones, le réchauffement couplé à l'acidification des océans a déjà des conséquences importantes sur les récifs coralliens (Wilkinson, 2006) et les herbiers (Short & Neckles, 1999 ; Waycott et al., 2009), habitats clés pour la tortue imbriquée et la tortue verte. On estime que 20% des récifs coralliens ont déjà été détruits et que 60 % sont menacés de disparition d'ici à 2030 (Wilkinson, 2006).

4. Le stade juvénile : un stade crucial mais encore mal connu

Une grande partie des efforts pour la protection des tortues marines s'est concentrée sur les plages de ponte, essentiellement pour des raisons d'accessibilité (Crouse et al., 1987). Aujourd'hui, la plupart des sites de ponte majeurs est étroitement surveillée (e.g. Reina et al., 2002 ; Balazs & Chaloupka, 2004 ; Troëng & Rankin, 2005 ; McClenachan et al., 2006 ; Girondot et al., 2007 ; Witt et al., 2009 ; Dalleau et al., 2014). Les nids, notamment, font l'objet d'une attention particulière visant à limiter leur destruction par les prédateurs et les braconniers et à augmenter les taux d'éclosion (patrouilles, déplacement des nids, incubation des œufs en nurseries artificielles) (García et al., 2003 ; Dutton et al., 2005 ; Santidrián Tomillo et al., 2007) .

Cependant, pour être efficace, la conservation des tortues marines doit englober l'intégralité de leur cycle de vie (Eckert et al., 1999). Malheureusement, celui-ci est complexe et se déroule dans divers habitats entre lesquels les tortues marines effectuent des migrations, parfois très longues (Musick & Limpus, 1997 ; Bolten, 2003) (Figure 3). En mer, il est donc nécessaire d'identifier les habitats occupés à chaque stade de vie et les routes migratoires empruntées entre eux pour pouvoir caractériser, puis prévenir, l'ensemble des risques auxquels les tortues marines sont confrontées au cours de leur existence. L'écologie spatiale occupe donc une place centrale dans les problématiques de conservation des tortues marines (Hamann et al., 2010).

L'écologie spatiale des tortues adultes est relativement bien connue aujourd'hui notamment grâce aux techniques de suivi par satellite qui ont mis en évidence les principaux schémas migratoires de nombreuses populations de tortues marines (Figure 3) et ont ainsi permis d'identifier les secteurs où doivent porter les efforts de protection, notamment vis-à-vis des activités de pêche (Ferraroli et al., 2004 ; Fossette et al., 2014).

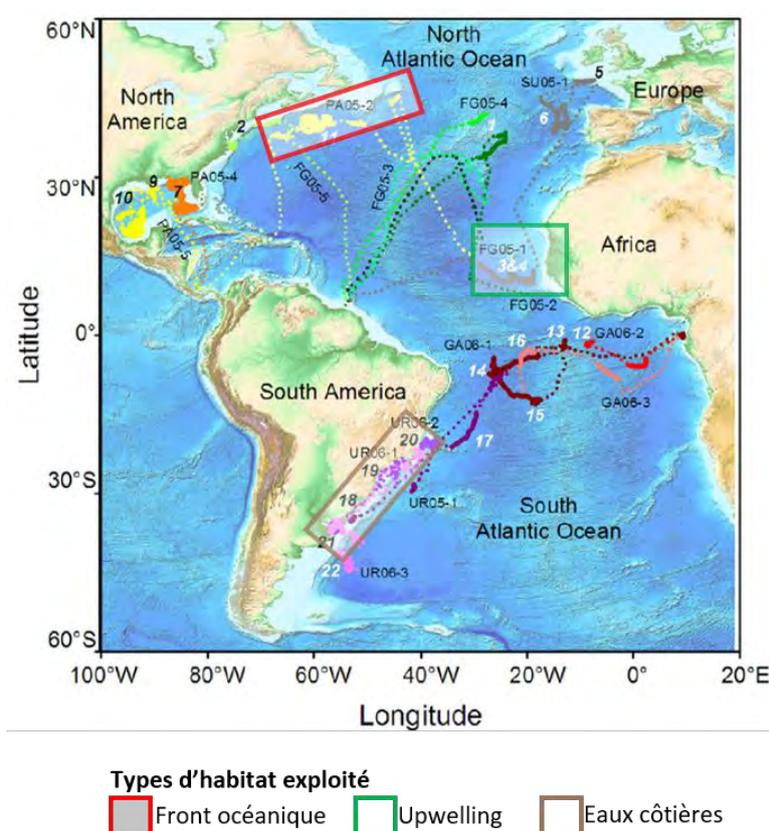


Figure 3 : Suivis satellitaires de tortues luths adultes dans l'océan Atlantique. Migrations post-reproduction de seize femelles vers trois types de sites d'alimentation différents. La couleur des rectangles indique le type d'habitat fréquenté par ces tortues : rouge = front océanique, vert = zone d'upwelling, brun = eaux côtières (milieu néritique). *Extrait et adapté de Fossette et al. (2010).*

On sait en revanche peu de chose concernant les premières années du stade juvénile des tortues marines. En effet, à peine éclos, les nouveau-nés rejoignent l'océan et sortent de notre champ d'observation pour ne réapparaître que plusieurs années plus tard, soit en tant que juvéniles se nourrissant en zone côtière, soit en tant qu'adultes venant se reproduire au niveau des plages de ponte (Musick & Limpus, 1997). Ces années non-observées (ou très peu) sont qualifiées d'**années perdues** (Carr, 1952).

En l'absence d'informations sur la distribution spatiale des tortues marines au cours des années perdues, il est difficile, voire impossible, de mettre en place des mesures de protection appropriées pour ce stade de vie. Même si on a longtemps pensé qu'il était plus efficace d'orienter les efforts de conservation vers les individus matures qui sont les plus précieux d'un point de vue reproductif (Pritchard, 1980), la protection des juvéniles apparaît aujourd'hui comme étant également primordiale pour l'avenir des populations de tortues marines. Les modèles de dynamique de population montrent en effet que, outre la fécondité des adultes, c'est la **survie des stades juvéniles** (précoces comme tardifs) qui impacte le plus le développement des populations de tortues marines (Crouse et al., 1987 ; Mazaris et al., 2005)

Notre connaissance de l'écologie spatiale des tortues marines juvéniles progresse aujourd'hui principalement grâce à trois outils : la génétique des populations, la télémétrie satellitaire et la simulation numérique. L'étude des données de captures accidentelles et d'échouage fournit également des informations précieuses.

La **génétique des populations** permet de caractériser les liens reproductifs à long terme (ou l'absence de liens) qui existent entre différentes populations (e.g. Encalada et al., 1996 ; Dutton et al., 1999 ; Carreras et al., 2007 ; Bourjea et al., 2007 ; Dutton et al., 2013) et de préciser la connectivité qui existent entre sites de ponte et habitats de développement (e.g. Bolten et al., 1998 ; Lahanas et al., 1998 ; Bowen et al., 2007 ; Monzón-Argüello et al., 2009 ; Shamblin et al., 2014).

La **télémétrie satellitaire** est un outil irremplaçable qui a permis d'identifier les routes migratoires et les zones d'alimentation des tortues adultes. C'est cependant une technique qui souffre de nombreuses limitations : suivi limité généralement à quelques mois, coût élevé des équipements et de leur déploiement, faible volume des données transmises. De plus, la taille des balises empêche leur déploiement sur des individus de petite taille. Ce n'est que très

récemment que des balises de dimension très réduite ont été déployées sur des individus âgés de quelques mois (Mansfield et al., 2012) (Figure 4).



Figure 4 : Tortue caouanne juvénile équipée d’une balise satellitaire. Crédit : projet TAMAR

Les premiers suivis ont fourni des informations inédites et détaillées concernant le comportement des juvéniles en lien avec leur environnement (Mansfield et al., 2014) et leur activité de nage (Putman & Mansfield, 2015). Toutefois, l’impact potentiel des balises sur le comportement et la croissance des individus pose question et limite encore un peu plus leur utilisation sur de très jeunes tortues (Figure 4).

Enfin, la **simulation numérique** permet d’étudier la dispersion d’un grand nombre d’individus virtuels durant de longues périodes de temps. Différents processus de dispersion peuvent être modélisés et testés (Hays & Marsh, 1997 ; Gaspar et al., 2012 ; Putman et al., 2012) . **C’est l’approche que nous avons choisi de suivre dans ce travail de thèse.**

CHAPITRE I

A la recherche des années perdues !

1. Les tortues marines

Les tortues marines appartiennent à la classe paraphylétique des **reptiles**, des vertébrés tétrapodes ectothermes dont le corps est recouvert d'écailles. Comme toutes les tortues, elles possèdent une **carapace** formée d'un plastron ventral et d'une dossière. A l'instar de leurs cousines terrestres et dulçaquicoles les tortues marines sont **ovipares** et ont une **respiration aérienne**. Elles possèdent cependant des traits anatomiques et physiologiques qui indiquent leur adaptation au milieu marin (Wyneken & Witherington, 2001) :

- a) Leurs membres antérieurs sont modifiés en **palettes natatoires** (nageoires).
- b) Leur **carapace est réduite** et hydrodynamique.
- c) Elles sont dotées d'organes spécifiques, les **glandes lacrymales**, qui éliminent de l'organisme l'excès d'ions NaCl découlant de l'hypertonie de l'eau de mer dans laquelle elles vivent (Schmidt-Nielsen & Fänge, 1958 ; Lutz et al., 1997)

Les **sept espèces** de tortues marines forment la superfamille des **Chelonioidés**. Celle-ci comprend deux familles distinctes, les **Dermochélidés** et les **Chélonidés**, qui auraient divergé il y a 100 à 150 millions d'années (Bowen et al., 1993). La tortue luth est actuellement la seule espèce de la famille, autrefois diversifiée, des Dermochélidés (Hirayama, 1997). Cette famille est caractérisée par l'absence de carapace osseuse rigide. Celle-ci est remplacée par une pseudo-carapace formée par une peau épaisse tendue sur un ensemble de carènes osseuses comparables aux baleines d'un parapluie (Wyneken et al., 2013). Les six autres espèces de tortues marines, (Chélonidées ou chéloniennes) possèdent une carapace formée de plaques osseuses fusionnées (Wyneken et al., 2013b). Elles auraient commencé à se différencier à partir d'un ancêtre commun il y a environ 63 millions d'années (Naro-Maciel et al., 2008).

La quasi-totalité du cycle de vie des tortues marines se déroule en mer (Bolten, 2003). Seule **la ponte a lieu à terre** au niveau de plages sablonneuses sur lesquelles les femelles reproductrices creusent des nids où elles déposent leurs œufs (Ackerman et al., 1997). Dès leur éclosion les nouveau-nés rejoignent l'océan. En mer, les tortues marines peuvent, selon l'espèce, suivre **3 types de cycles de vie** (ou schémas d'histoire de vie) (Bolten, 2003). Différents schémas d'histoire de vie peuvent néanmoins coexister au sein d'une même espèce.

- **Type 1** : L'intégralité du cycle de vie se déroule en **milieu néritique**. Ce schéma n'est suivi que par la tortue à dos plat endémique d'Australie.
- **Type 2** : Les tortues effectuent la première partie de la phase juvénile en **milieu océanique** et rejoignent ensuite le **milieu néritique** pour terminer leur développement (Figure 5). Cette transition ontogénique semble se déclencher lorsque les tortues atteignent une certaine taille. Une fois adultes, les tortues continuent à vivre en milieu néritique. C'est le schéma le plus répandu chez les tortues marines puisqu'il concerne la tortue verte, la tortue de Kemp et la tortue imbriquée. Il est également suivi par la majorité des tortues caouannes et des tortues olivâtres.

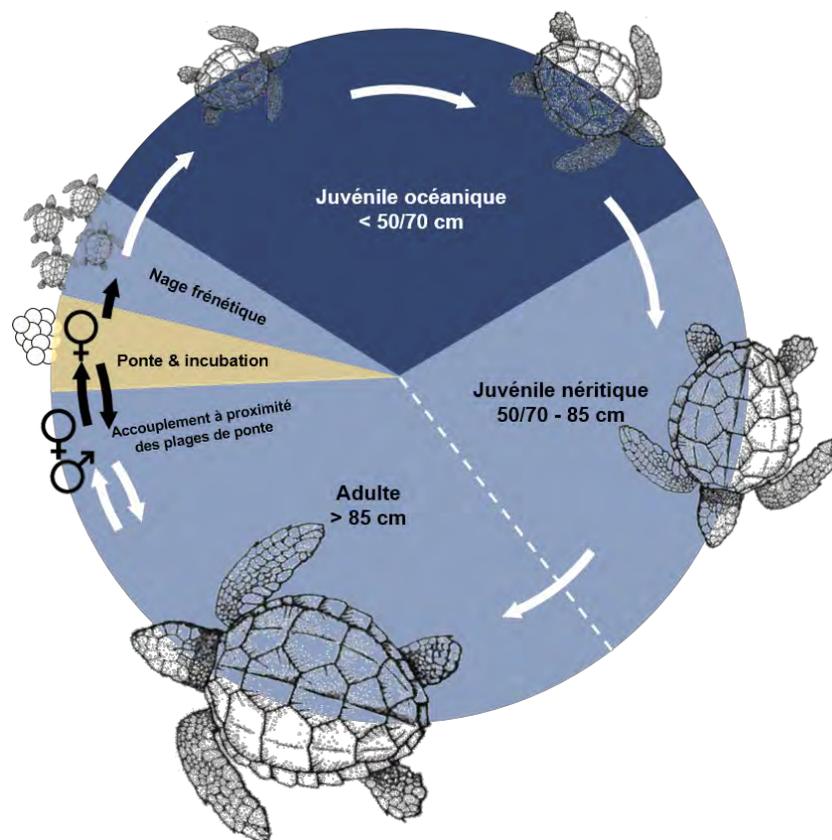


Figure 5 : Cycle de vie de type 2, l'exemple de la tortue caouanne. Schéma simplifié du cycle de vie standard de la tortue caouanne : taille et milieu occupé à différents stades du développement. La taille à laquelle les tortues effectuent leur migration du milieu océanique vers le milieu néritique est variable en fonction des individus et des populations de même que la taille à maturité sexuelle (Avens et al., 2013 ; Avens et al., 2015). Le bleu sombre correspond au milieu océanique, le bleu clair au milieu côtier et le jaune au milieu terrestre où les femelles déposent leurs œufs. *Inspiré de Mansfield & Putman (2013).*

- **Type 3** : Le stade juvénile comme le stade adulte se déroulent en **milieu océanique** (Figure 6). Ce schéma correspond typiquement au cycle de vie de la tortue luth. Dans certains cas il peut être suivi par les tortues caouannes (Hatase et al., 2002 ; Hawkes et al., 2006 ; Rees et al., 2010) et les tortues olivâtres (Plotkin, 2010).

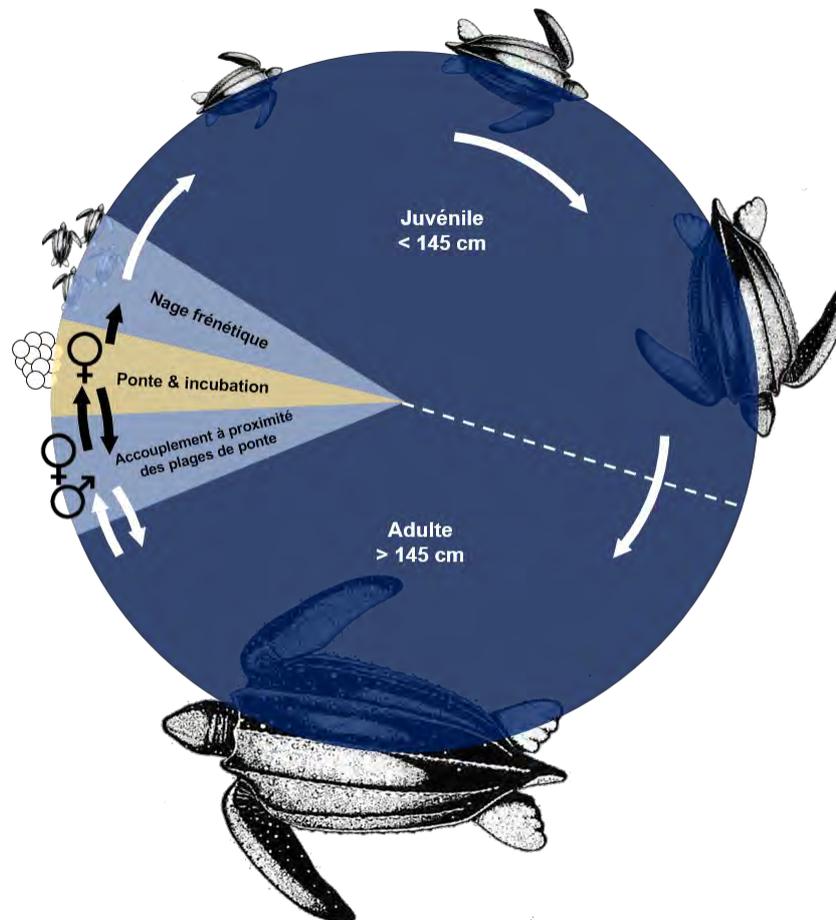


Figure 6 : Cycle de vie de type 3, l'exemple de la tortue luth. Schéma simplifié du cycle de vie standard de la tortue luth : taille et milieu occupé à différents stades du développement. Le bleu sombre correspond au milieu océanique, le bleu clair au milieu côtier et le jaune au milieu terrestre où les femelles déposent leurs œufs. La taille à maturité sexuelle moyenne est celle définie par Eckert (2002). Elle est cependant très variable entre les individus et les populations (Stewart et al., 2007). *Inspiré de Mansfield & Putman (2013).*

2. Les années perdues

Les **années perdues** désignent la **longue période non-observée** (ou très peu) durant laquelle les tortues marines juvéniles se développent en milieu océanique (voir Introduction). Cette phase de vie pélagique est présente chez toutes les espèces à l'exception de la tortue à dos plat. Elle permettrait aux tortues juvéniles de minimiser le risque d'interactions avec leurs prédateurs qui sont principalement concentrés dans la bande côtière (Salmon et al., 2009),

mais également de se **disperser** au sein de bassins océaniques entiers et donc de coloniser différents habitats (Bowen et al., 1995 ; Bolten et al., 1998 ; Shamblin et al., 2014).

2.1. L'hypothèse de dérive passive

Il a tout d'abord été supposé que, durant les années perdues, les juvéniles dérivait passivement avec les courants marins. Nous allons voir quels éléments ont mené à l'élaboration de cette hypothèse de dérive passive. Cette hypothèse a été largement utilisée, en particulier dans les travaux simulants la dispersion océanique des tortues juvéniles. Ces travaux ont mis en évidence les vertus, mais également les limites, de cette hypothèse.

2.1.1. Origines

L'hypothèse de dérive passive a été formulée dans les années 1980 par Archie Carr (pionnier dans l'étude des tortues marines) principalement à partir de l'étude de la dispersion juvénile des tortues caouannes de Floride (Carr, 1980 ; Carr, 1986). Plusieurs éléments ont mené Carr à élaborer cette hypothèse :

- Carr a tout d'abord observé qu'à l'issue d'une période de nage frénétique, qui dure en général 24h à 48h (Carr, 1962 ; Salmon & Wyneken, 1987), **les nouveau-nés de tortues caouannes cessent en général de nager** et se laissent fréquemment dériver avec des débris flottants, en particulier des amas d'algues sargasse (*Sargassum sp*) très abondants au large de la Floride. Ce comportement quasi-planctonique est avantageux pour les jeunes tortues qui ont utilisé la majeure partie de leur vitellus au cours de la nage frénétique (Kraemer & Bennett, 1981). En effet, les radeaux d'algues constituent des micro-habitats très favorables : augmentation de la concentration de proies (Boyle & Limpus, 2008), température plus élevée qu'en eau libre (Mansfield et al., 2014), effet de refuge contre les prédateurs (Witherington, 2002). La dérive sur les amas d'algues est également un moyen pour les nouveau-nés de se disperser en milieu océanique à moindre coût énergétique.
- Même en l'absence de radeaux de sargasse, Carr indique qu'un comportement de dérive passive serait intéressant pour les petites caouannes puisque les courants les entraînent vers des zones d'alimentation favorables (par exemple la zone de convergence subtropicale Nord Atlantique dans le cas des tortues caouannes de Floride).

- Enfin, en analysant les rares observations disponibles concernant la taille des caouannes échouées ou capturées accidentellement en divers endroits de l'Atlantique Nord, Carr a montré que la taille des juvéniles croissait dans le sens de circulation du gyre subtropical (de la Floride vers les Açores puis les côtes européennes) (Carr, 1986 ; Bolten et al., 1993). Cette observation confirme que les courants marins gouvernent la dispersion des juvéniles (même si celle-ci n'est pas purement passive).

2.1.2. Succès

Comme l'a montré Archie Carr, **la circulation océanique est sans doute le principal moteur de la dispersion océanique des tortues juvéniles.**

Avec les progrès des modèles de circulation océanique il est devenu assez simple de simuler la dispersion de particules inertes entraînées par les courants de surface (dispersion lagrangienne). Cette technique est couramment utilisée pour simuler la dispersion de polluants (James, 2002), de larves de poissons (e.g. Siegel et al., 2003 ; Lett et al., 2008) ou de déchets plastiques (Maximenko et al., 2012 ; Eriksen et al., 2014). Elle est utilisée depuis la fin des années 1990 pour simuler la dispersion passive des tortues marines juvéniles au départ de leurs plages de naissance.

Ces (nombreux) travaux ont donné lieu à des résultats intéressants. Hays & Marsh (1997) ont, les premiers, utilisé des simulations de dérive passive pour évaluer le temps mis par les tortues caouannes de Floride pour traverser l'Atlantique Nord. Ils se sont servis de ces résultats pour estimer l'âge des individus s'échouant sur les plages britanniques et françaises. Par la suite, divers travaux basés sur des simulations de la dérive passive de tortues juvéniles ont permis :

- 1) D'identifier les routes de dispersion probables de nombreuses populations et de quantifier leur importance relative (e.g. Blumenthal et al., 2009 ; Gaspar et al., 2012 ; Naro-Maciel et al., 2014 ; Naro-Maciel et al., 2016)
- 2) D'analyser la variabilité saisonnière et interannuelle des schémas de dérive et son impact éventuel sur la mortalité juvénile (e.g. Ascani et al., 2016 ; Scott et al., 2017).
- 3) De mettre en évidence les zones où les tortues juvéniles sont susceptibles de s'accumuler et de se développer et à quantifier les liens de connectivité qui les relient aux plages de ponte (e.g. Blumenthal et al., 2009 ; Godley et al., 2010 ; Hamann et al., 2011; Lamont et al., 2015).

En outre, la plupart de ces simulations de dispersion passive montrent que les juvéniles simulés sont entraînés vers des zones où des adultes de la même population sont observés en phase d'alimentation. Cette coïncidence entre les zones d'alimentation des adultes et les zones vers lesquelles les juvéniles simulés dérivent a donné corps à l'hypothèse du **But Migratoire Acquis (BMA)** (Hays et al., 2010 ; Gaspar et al., 2012 ; Scott et al., 2014) selon laquelle les tortues marines sont capables d'enregistrer (mémoriser) la localisation des habitats favorables qu'elles ont rencontré au stade juvénile et d'y retourner à l'âge adulte pour s'y alimenter.

2.1.3. Les limites de l'hypothèse de dérive passive

Certains résultats de simulations de dérive passive montrent clairement que la dérive due au courant n'est pas le seul mécanisme qui gouverne la dispersion des juvéniles en mer.

Ainsi, Gaspar et al. (2012) ont montré qu'une dérive purement passive amènerait trop rapidement (en 5 à 6 ans) au large de la Californie les tortues luths juvéniles nées sur l'île de Nouvelle-Guinée. Or seules de grandes tortues luths, certainement plus âgées que 5 à 6 ans sont observées entre Hawaii et la côte californienne (Benson et al., 2011 ; Gaspar et al., 2012). En outre, la dérive passive mènerait ces mêmes tortues luths de Nouvelle-Guinée dans des eaux très froides, susceptibles d'entraîner la mort par hypothermie de la quasi-totalité d'entre elles.

Par ailleurs, plusieurs auteurs ont noté que les simulations de dérive passive étaient, dans certains cas, incapables de reproduire le passage de tortues juvéniles sur leurs sites d'alimentation connus. C'est notamment le cas de l'île d'Ascension pour les tortues imbriquées du Brésil (Putman et al., 2014), de la mer Méditerranée pour les tortues caouannes de Floride (Putman et al., 2012) et de la Basse Californie pour les tortues caouannes du Japon (Okuyama et al., 2011).

Plus largement, l'hypothèse de dérive passive pose un **problème de réalisme**. Sa validité est sans doute **limitée aux premiers mois de vie** des tortues juvéniles. Au-delà, celles-ci devraient être des nageuses assez performantes pour pouvoir influencer sur leur destin en mer. Récemment, les premiers suivis par télémétrie satellite de tortues marines âgées de seulement quelques mois ont montré qu'elles nageaient plus que l'on ne l'a longtemps supposé (Mansfield et al., 2014 ; Putman & Mansfield, 2015 ; Christiansen et al., 2016). Cela

souligne la nécessité de prendre en compte l'activité de nage des tortues marines juvéniles pour mieux modéliser leur dispersion à travers les océans.

2.2. L'étape suivante : vers une prise en compte de la nage

Le manque d'informations concernant le comportement de nage et les mécanismes d'orientation des tortues marines juvéniles freine évidemment le développement de modèles de dispersion incluant une activité de nage. On peut néanmoins citer quelques travaux à ce sujet :

- Gaspar et al. (2012) ont testé l'ajout d'une **composante de nage stochastique** à la dérive passive sans obtenir de résultat intéressant (outre une dispersion accrue analogue à de la diffusion).
- Wildermann et al. (2017) ont ajouté une **composante de nage constante** à la dérive passive. Cette approche a été utilisée avec succès pour modéliser la dispersion des tortues à dos plat. Les nouveau-nés de cette espèce - la seule qui ne connaît pas de phase de développement océanique - nageraient donc dans une direction déterminée pour contrer l'influence du courant et ainsi éviter ainsi d'être entraînés au large.
- Plusieurs auteurs ont ajouté à la dérive passive une **composante de nage orientée** en fonction de la position des individus simulés. Ces simulations avaient pour but de reproduire une réponse innée des tortues juvéniles aux caractéristiques du champ magnétique terrestre (Putman et al., 2012 ; Scott et al., 2012 ; Putman et al., 2014). L'existence de ce comportement a été démontré en laboratoire (Lohmann et al., 2001 ; Avens & Lohmann, 2003) sur des nouveau-nés de tortues caouannes originaires des plages de Floride. Soumis à des champs magnétiques dont les caractéristiques reproduisaient celles de différents endroits du gyre subtropical Nord Atlantique, ces tortues ont répondu en s'orientant dans des directions préférentielles.

Cependant, et de façon surprenante, aucune tentative de modélisation des mouvements motivés par l'habitat (recherche de nourriture et/ou de températures favorables) n'a été effectuée jusqu'à présent alors que c'est, probablement, le type de mouvement le plus courant. L'absence de ce type de modèle est sans doute liée au manque de données dont on dispose pour caractériser la nage des tortues juvéniles en fonction des conditions environnementales.

L'objectif de cette thèse est donc de proposer un premier modèle de nage motivée par l'habitat adapté aux tortues marines qui s'appuie sur des observations quand elles existent ou sur des hypothèses aussi simples et contraignantes que possible quand les données manquent. Notre objectif est de montrer qu'ajouter au modèle de dérive passive une nage dirigée motivée par l'habitat permet (a) d'en corriger certains défauts et (b) d'obtenir de nouveaux prédicats qui questionnent les connaissances actuelles et les amèneront ainsi à progresser.

3. Modélisation des mouvements de nage motivés par l'habitat

Chez les espèces animales, et en particulier les espèces migratrices, le mouvement permet de répondre à l'hétérogénéité des conditions environnementales et à leurs fluctuations spatio-temporelles (Dingle & Drake, 2007). Le déplacement est généralement motivé par l'accès à trois types de ressources (alimentation, reproduction et recherche d'abri) et **contraint** dans l'espace et dans le temps par les **caractéristiques abiotiques** (par exemple la température, l'oxygène, la pression) et **biotiques** du milieu (compétition intra et interspécifique, prédation) (Nathan et al., 2008).

La modélisation du mouvement motivé par l'habitat a fait l'objet de nombreux travaux dans le domaine de l'halieutique (Dagorn et al., 1997 ; Bertignac et al., 1998 ; Huse et al., 2004 ; Faugeras & Maury, 2007 ; Lehodey et al., 2008 ; Okunishi et al., 2009 ; Tu et al., 2012). Cette approche a été largement employée pour simuler le déplacement de grands prédateurs marins en particulier les thonidés (Lehodey et al., 2008 ; Maury, 2010) dont l'habitat est principalement déterminé par la température de l'eau, le taux d'oxygène dissous et l'abondance de proies (Brill & Lutcavage, 2001 ; Bertrand et al., 2002).

3.1. Caractéristiques générales de la nage motivée par l'habitat

Les modèles de mouvement basés sur l'habitat reposent sur l'idée que les individus cherchent à maximiser la favorabilité des habitats dans lesquels ils se trouvent. Cette hypothèse trouve notamment ses racines dans la théorie de recherche optimale de nourriture (*Optimal Foraging Theory*, MacArthur & Pianka, 1966 ; Charnov, 1976 ; revue par Cezilly & Benhammou, 1996) qui suppose que les organismes cherchent systématiquement à maximiser le taux d'énergie

net qu'ils assimilent. Les règles suivantes, reprises notamment par Faugeras & Maury (2007), caractérisent de façon simple un mouvement motivé par la recherche d'habitats favorables :

- i) En l'absence de gradient d'habitat, ce mouvement est proche d'une marche aléatoire (aucune direction n'est privilégiée).
- ii) Lorsque le gradient d'habitat augmente, le mouvement devient plus dirigé et s'oriente vers les meilleurs habitats
- iii) La vitesse du mouvement décroît avec la favorabilité de l'habitat de sorte que les individus se déplacent rapidement dans de mauvais habitats et ralentissent dans les habitats favorables.

3.2. Le cas des tortues juvéniles

Nous nous concentrerons ici sur le cas de tortues marines au stade juvénile pélagique dont le mouvement ne serait motivé que par la recherche de nourriture (individus sexuellement immatures dont le mouvement n'est pas motivé par le besoin de se reproduire) et uniquement contraint par la nécessité de rester dans une gamme de température acceptables (animaux ectothermes). En milieu pélagique, nous avons choisi de négliger les mouvements des jeunes tortues liés à la recherche d'abris. Les mouvements destinés à éviter le risque de prédation ne seront pas non plus modélisés car ils ne sont quasiment pas documentés. Leur modélisation nécessiterait, en outre, la détermination de la distribution des prédateurs qui ne nous semble pas accessible aujourd'hui. Au mieux, une prise en compte statistique pourrait être envisagée, mais plutôt au niveau de la mortalité que du mouvement

Pour modéliser un mouvement nage induit par la recherche de nourriture dans des températures acceptables nous devons donc spécifier les **préférences thermiques** ainsi que les **besoins alimentaires** des tortues juvéniles. Les préférences thermiques et besoins alimentaires dépendent de l'espèce considérée et peuvent être exprimés en fonction de la taille des individus. Nous aurons donc besoin de **relations allométriques** (taille-âge, taille-poids) et **métaboliques** (poids-taux métabolique) pour décrire l'évolution de ces caractéristiques au cours de la croissance comme l'ont notamment fait Milne et al. (1992) pour modéliser le mouvement de mammifères herbivores. Il nous faudra également modéliser l'évolution de la vitesse de nage en fonction de l'âge ou de la taille des individus. La section suivante fait le point sur les données disponibles sur ces sujets.

4. Le puzzle des données : manquantes ou existantes ?

De façon générale, le niveau de connaissance concernant la physiologie et l'écologie des tortues marines est très inégal selon les espèces (Hamann et al., 2010). Ainsi, les tortues caouannes et les tortues vertes qui fréquentent le milieu côtier (stades sub-adultes et adultes) et supportent la captivité (e.g. Swingle et al., 1993 ; Schwartz, 1997) ont pu être étudiées sans trop de difficultés. De plus, ces deux espèces sont très présentes le long de la côte Est des Etats-Unis et du Mexique. Elles ont donc, dès les années 50, focalisé l'attention de nombreux chercheurs américains (Caldwell et al., 1955 ; Carr & Caldwell, 1956). Au contraire, la tortue luth a longtemps été mal connue à cause de son mode de vie pélagique (Eckert & Eckert, 1988) et de la difficulté de la conserver en captivité (Jones et al., 2000). Ce n'est qu'au cours des années 2000 que Todd Jones et Marvin Hastings ont réussi à élever en captivité une vingtaine de nouveau-nés (Jones, 2009). La disponibilité de ces individus gardés en captivité a permis des avancées importantes dans la connaissance de la biologie des tortues luths (métabolisme et thermorégulation : Bostrom et al., 2010 ; croissance : Jones et al., 2011 ; besoins alimentaires : Jones et al., 2012).

Durant ce travail de thèse, nous nous sommes **concentrés sur deux espèces en particulier : la tortue luth et la tortue caouanne** (Figure 7). Le choix de la tortue luth (Figure 7a) s'imposait au sein de l'équipe de modélisation des écosystèmes marins de CLS dans laquelle a été effectuée cette thèse. Cette équipe travaille en effet depuis plusieurs années sur la tortue luth, en collaboration avec le Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC, Strasbourg) (e.g. Ferraroli et al., 2004 ; Gaspar et al., 2006 ; Fossette et al., 2010) et un premier modèle y a été développé pour étudier la dispersion passive de tortues luths juvéniles (Gaspar et al., 2012). Cependant, la tortue luth, en tant qu'unique représentante de la famille des Dermochélidés, est une **espèce à part** parmi les tortues marines. Elle possède des caractéristiques morphologiques (taille imposante, absence de carapace rigide) et physiologiques (thermorégulation) singulières (Paladino et al., 1990 ; Bostrom & Jones, 2007 ; Wynneken, 2013a) qui lui permettent d'occuper une niche écologique unique chez les tortues marines. Il était donc intéressant de montrer que notre modèle fonctionnait également sur une espèce de tortue plus « classique » appartenant à la famille des Chélonidés. Le choix de la tortue caouanne (Figure 7b) s'est imposé lorsque nous avons eu l'occasion de contribuer au projet COCA LOCA qui étudie la dynamique spatiale de l'espèce

dans l'ouest de l'océan Indien et qui nous a permis d'accéder à des données particulièrement intéressantes concernant la dispersion des tortues caouannes juvéniles dans cette région.

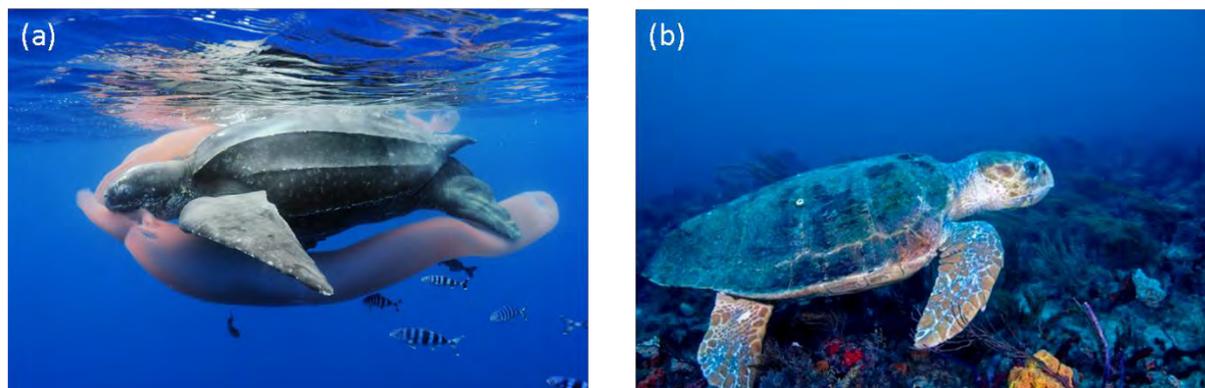


Figure 7 : Tortue luth et tortue caouanne adultes. Tortue luth s'alimentant d'un pyrosome en pleine eau (a) et tortue caouanne (b) nageant à proximité du fond. *Crédits : B. Skerry et J. Easley.*

4.1. Vitesse de nage et relations allométriques

Il n'existe que très peu de mesures de vitesse de nage sur les tortues juvéniles en dehors de la période de nage frénétique. Nous avons donc fait l'hypothèse qu'une tortue tend à s'échapper d'un habitat défavorable à sa vitesse maximale soutenable (VMS) c'est à dire à la vitesse pour laquelle elle dépense **le moins d'énergie par unité de distance parcourue**. Comme nous le montrerons dans le Chapitre II, cette vitesse est déterminée à partir de la relation qui lie le **Taux Métabolique au Repos** (TMR ou RMR en anglais pour *Resting Metabolic Rate*) **au poids de l'individu**. Ce dernier est calculé à partir d'une **courbe de croissance** de l'espèce (relation taille-âge) et d'une **relation taille-poids**.

On notera que les courbes de croissance des tortues marines sont à considérer avec précaution. En effet, comme la plupart des reptiles ou des poissons, les tortues marines sont capables de différer ou de réduire leur croissance lorsque les conditions environnementales (nourriture, température) leur sont défavorables puis de la relancer lorsque les conditions redeviennent meilleures (croissance compensatoire, Bjorndal et al., 2003 ; Angilletta Jr et al., 2004). En captivité - où les conditions sont souvent idéales (température élevées et stable, nourriture riche et abondante) - la croissance des tortues est bien plus rapide que dans la nature (Swingle et al., 1993 ; Avens et al., 2013). L'estimation d'une courbe de croissance moyenne n'est donc pas aisée, en particulier lorsqu'on utilise conjointement des données

concernant des tortues élevées en captivité et des tortues qui ont grandi en liberté (Jones et al., 2011 ; Avens et al., 2013).

4.1.1. Tortue luth

Relation TMR-poids

Wallace & Jones (2008) ont passé en revue les différents résultats publiés à ce sujet. Ils ont proposé une relation prenant en compte l'ensemble de ces résultats. C'est cette relation que nous utiliserons (voir Chapitre I à la suite).

Relations taille-âge et taille-poids

A la sortie de l'œuf, la tortue luth mesure environ 6 centimètres (Carr & Ogren, 1960) et pèse entre 40 et 50 grammes. Les individus adultes ont une Longueur Courbe de Carapace (LCC) d'au moins 145 cm (Eckert, 2002 ; Stewart et al., 2007) et leur poids atteint, voire dépasse, 300 à 500 kg (Firdous, 1989 ; Georges & Fossette, 2006). L'endothermie facultative de l'espèce (Heppell et al., 2002) mais également la structure particulière de ses os (Rhodin, 1985) et l'absence de carapace rigide (Wyneken, 2013b), lui permettent de grandir bien plus vite que les tortues chéloniennes (Snover & Rhodin, 2007).

Les premières informations concernant les taux de croissance de l'espèce sont venues de tentatives d'élevage de nouveau-nés limitées, la plupart du temps, à quelques semaines (Deraniyagala, 1939 ; Birkenmeier, 1971). Les taux de croissance très élevés observés chez ces jeunes individus captifs laissaient penser que les tortues luths atteignaient la maturité sexuelle à un âge compris entre 3 et 6 ans, une estimation peu vraisemblable (Zug & Parham, 1996). C'est grâce à la squelettochronologie (comptage des stries de croissance osseuses) que Zug & Parham (1996), et plus récemment Avens et al. (2009), ont estimé des courbes de croissances plus lentes avec des âges de maturité sexuelle atteints entre 13 et 29 ans. Plus récemment encore, Jones et al. (2011) ont réduit un peu plus la fourchette d'estimation en situant l'âge de maturité sexuelle des tortues luths entre 13 et 20 ans. Ce résultat a été obtenu en combinant leurs propres données de croissance en captivité (20 nouveau-nés élevés dès leur naissance pendant plus d'un an, voir Ce n'est qu'au cours des années 2000 que Todd Jones et Marvin Hastings ont réussi à élever en captivité une vingtaine de nouveau-nés (Jones, 2009).) et des estimations de croissance en milieu naturel, dont celles de Zug & Parham (1996) et de Avens et al. (2009). C'est la courbe de croissance ainsi que la relation taille-poids de Jones et al. (2011) que nous utiliserons dans le modèle STAMM.

4.1.2. Tortue caouanne

Relation TMR-poids

Aucune estimation de la relation allométrique TMR-poids n'a encore été réalisée spécifiquement pour la tortue caouanne. Nous utiliserons donc une relation générale adaptée aux reptiles et qui se révèle être très proche de la relation TMR-poids de la tortue verte et de la tortue luth (Wallace & Jones, 2008).

Relations taille-âge et taille-poids

La tortue caouanne connaît une croissance plus lente que la tortue luth. Les premières estimations de croissance pour la tortue caouanne proviennent d'expériences en captivité (e.g. Caldwell, 1962 ; Uchida, 1967 ; Kaufmann, 1975). Ces études ont évalué l'âge de maturité sexuelle de l'espèce à environ 6 à 7 ans. Cette estimation a ensuite été revue à la hausse sur base de données de capture-marquage-recapture (e.g. Mendonça, 1981 ; Frazer & Ehrhart, 1985) et plus récemment, de squelettochronologie (e.g. Parham & Zug, 1997 ; Avens et al., 2013). Ces derniers travaux placent clairement l'âge de maturité sexuelle au-dessus de 10 ans avec des estimations atteignant, voire dépassant, 40 ans. Nous utiliserons la courbe de croissance de Parham & Zug, (1997) qui situe l'âge moyen de maturité sexuelle aux environs de 25-30 ans.

La relation allométrique reliant la taille et le poids a été étudiée par différents auteurs (Uchida, 1967; Ehrhart, 1976 ; Dodd Jr, 1988 ; Sato et al., 1994 ; Narazaki et al., 2015). Cependant, comme nous disposons dans le cadre du projet COCA LOCA de mesures de taille et de poids de tortues caouannes océaniques capturées accidentellement autour de l'île de la Réunion nous avons choisi d'ajuster notre propre relation sur ces données pour ensuite l'utiliser dans le modèle STAMM.

4.2. *Habitat thermique*

L'habitat thermique d'une tortue marine est caractérisé par la température de l'eau dans laquelle elle évolue. **La favorabilité de cet habitat thermique** dépend du niveau d'adéquation entre les préférences thermiques de la tortue modélisée et la température de l'eau.

Les tortues marines sont des animaux ectothermes dont la température corporelle est fortement liée à celle du milieu dans lequel elles se trouvent (Spotila & Standora, 1985). Elles se déplacent donc de façon à se maintenir dans des eaux dont la température leur permet de garder leur température corporelle dans une gamme de valeurs acceptables. Des déplacements corrélés avec des variations spatiales ou temporelles de la température de l'eau sont ainsi régulièrement observés dans les données de suivi par satellite (Mansfield et al., 2009 ; Polovina et al., 2004 ; Narazaki et al., 2015 ; Chambault et al., 2017).

4.2.1. Tortue luth

La tortue luth adulte est capable d'une endothermie facultative (Paladino et al., 1990). Fondamentalement ectotherme, elle est capable de réguler sa température corporelle grâce à une série d'adaptations :

- **Anatomiques** : grande taille (Paladino et al., 1990), épaisse couche de graisse périphérique (Davenport et al., 2009a), échangeurs thermiques à contre-courant (Greer, 1973).
- **Physiologiques** : présence de graisse brune impliquée dans la thermogénèse chez les mammifères (Goff & Stenson, 1988), circulation sanguine modulable (Paladino et al., 1990).
- **Comportementales** : ajustement de la génération et de la dissipation de chaleur par la nage et la plongée (respectivement Bostrom & Jones, 2007 et Eckert et al., 1986).

Grâce à cette endothermie facultative, unique chez les tortues marines, la tortue luth peut maintenir une température corporelle bien supérieure à celle de l'eau (Frair et al., 1972 ; James & Mrosovsky, 2004). Elle est ainsi capable d'exploiter des eaux froides, jusqu'à des températures proches de 0°C (James et al., 2006), qui sont inaccessibles aux autres espèces de tortues marines.

Bostrom et al. (2010) ont montré par un bilan thermique à l'équilibre que le gradient thermique (noté ΔT par la suite) qu'une tortue luth pouvait maintenir entre sa température corporelle et celle de l'eau dépendait essentiellement de son poids et de son taux métabolique qui est directement lié à son niveau d'activité. C'est ce résultat que nous exploiterons dans le Chapitre II pour définir comment la favorabilité de l'habitat en température de la tortue luth

évolue en fonction de la température de l'eau, de la masse de l'individu considéré et de son niveau d'activité.

4.2.2. Tortue caouanne

Les tortues caouannes fréquentent les eaux tempérées comme tropicales (Mansfield et al., 2009 ; Rees et al., 2010). Contrairement aux autres espèces chélonidées dont les sites de ponte sont concentrés dans la bande tropicale, les tortues caouannes nidifient plutôt dans le domaine subtropical (Mrosovsky, 1980 ; Dodd Jr, 1988). C'est l'espèce chélonienne qui supporte le mieux les eaux tempérées (Dodd Jr, 1988). Pourtant, la tortue caouanne est caractérisée par une ectothermie plus conventionnelle que celle de la tortue luth, semblable à celle des autres tortues chélonidées (Mrosovsky, 1980). La température de son corps est donc proche de celle de l'eau. Le gradient thermique qu'elle est capable de maintenir est généralement compris entre 1°C et 2°C (Spotila & Standora, 1985 ; Sato et al., 1994 ; Sato, 2014).

En milieu tempéré la tortue caouanne adopte donc différentes stratégies pour survivre à l'hiver. Par exemple, les caouannes néritiques peuvent soit hiverner sur place en entrant en quiescence (nage réduite, plongées >5h) , soit migrer vers des eaux plus chaudes (Hawkes et al., 2007). En milieu océanique, les suivis satellitaires montrent que les caouannes juvéniles réalisent des migrations saisonnières mais restent constamment actives contrairement à ce qui est parfois observé en milieu côtier (Mansfield et al., 2009 ; Narazaki et al., 2015).

La stratégie thermique de la tortue caouanne ne repose donc pas sur le développement d'une capacité de thermorégulation au cours de la croissance comme la tortue luth, mais plutôt sur une résilience importante vis-à-vis des températures (Hochscheid et al., 2007). Les observations *in situ* ont montré que les tortues caouannes étaient capables de fonctionner dans une large gamme de température comprise entre 10°C et 30°C (Hochscheid et al., 2007 ; Narazaki et al., 2015).

Dans les eaux froides, les tortues caouannes s'alimentent moins, et perdent du poids dès que la température chute sous les 18°C (Hughes, 1974). Leur activité de nage ralentit à partir de 15°C (Mrosovsky, 1980 ; Hochscheid et al., 2005) mais elles n'entrent en léthargie totale (« *cold stunning* ») que vers 10°C (Spotila et al., 1997 ; Milton & Lutz, 2003). La mort survient rapidement (en quelques heures) dans des températures comprises entre 5°C et 6.5°C (Schwartz, 1978).

Par rapport à l'hypothermie, les tortues caouannes (et les tortues marines en général) sont moins confrontées au risque d'hyperthermie en milieu marin du fait du coefficient de convection élevé de l'eau qui favorise la dissipation de la chaleur corporelle (Spotila & Standora, 1985). O'Hara (1980) a cependant montré que l'activité des caouanne juvéniles diminuait au-dessus de 30°C et que leur coordination motrice était complètement perturbée à partir de 33°C, des valeurs proches de celles relevées par Drake & Spotila (2002) sur trois autres espèces de tortues marines. La température létale supérieure de l'espèce, bien qu'elle soit inconnue, doit donc être semblable à celles mesurées pour d'autres espèces qui sont en moyenne proches de 40°C (Drake & Spotila, 2002).

Les préférences thermiques des tortues caouannes semblent peu varier avec l'âge. C'est en tout cas ce que suggèrent les résultats de Schwartz (1978) qui ont montré que les nouveau-nés et les adultes avaient des réactions semblables vis-à-vis de la baisse des températures (ralentissement d'activité à 15°C, *cold stunning* à 10°C, mort à 5°C). De plus, les suivis satellitaires ne montrent pas de différences importantes dans les températures que fréquentent les tortues caouannes de différentes tailles (Hawkes et al., 2007 ; Mansfield et al., 2009 ; Hawkes et al., 2011 ; Abecassis et al., 2013 ; Narazaki et al., 2015). Ces observations sont cohérentes avec les résultats de Sato (2014) qui montrent que le gradient thermique qu'une tortue caouanne peut maintenir entre sa température corporelle et celle de l'eau varie assez peu avec sa masse ($\Delta T \sim 0.2^\circ\text{C}$ pour un nouveau-né, $\Delta T \sim 1.5^\circ\text{C}$ pour un adulte).

Ces différents éléments nous ont conduit à définir pour la tortue caouanne, une favorabilité de l'habitat thermique plus simple que pour la tortue luth. En particulier, cette favorabilité ne dépend pas de l'âge ou de la masse.

4.3. *Habitat en nourriture*

L'habitat en nourriture d'une tortue marine est caractérisé par la quantité de nourriture (proies) dans la zone où elle évolue. La **favorabilité de cet habitat en nourriture** dépend du niveau d'adéquation (ratio) entre le besoin alimentaire de la tortue modélisée et la quantité de nourriture disponible.

A l'âge adulte, la tortue luth et la tortue caouanne ont en général des modes de vie et donc des régimes alimentaires différents (Bjorndal et al., 1997). La première vit le plus souvent en milieu pélagique et consomme exclusivement du zooplancton gélatineux (Heaslip et al., 2012)

tandis que la seconde fréquente plutôt les eaux côtières où son régime alimentaire est composé de crustacés, de mollusques et d'échinodermes benthiques (Plotkin et al. 1993 ; Bjorndal et al. 1997). En revanche, durant les années perdues les tortues juvéniles des deux espèces se développent dans le même milieu pélagique et ont des habitudes alimentaires assez similaires (Bjorndal et al., 1997). Prédateurs opportunistes, elles consomment majoritairement des organismes zooplanctoniques (e.g. tuniciers, nudibranches, cnidaires, cténophores et céphalopodes) en général à proximité de la surface (Bjorndal et al., 1997 ; Salmon et al., 2004 ; Parker et al. 2005 ; Frick et al. 2009).

A défaut de disposer d'estimations synoptiques de la biomasse de zooplancton épipélagique dans les océans, nous avons utilisé des champs de Production Primaire Nette (PPN) comme proxy de la densité de proies. La PPN correspond à la quantité de matière organique créée par unité de temps par les producteurs primaires (c'est-à-dire les organismes autotrophes qui sont, dans le cas des eaux de surface, les cyanobactéries et le phytoplancton) moins la quantité utilisée pour leur respiration. Elle traduit donc la quantité d'énergie disponible à la base de la chaîne trophique (Ryther, 1969 ; Schaefer, 1965 ; Iverson, 1990 ; Jennings et al., 2012). La PPN est donc un proxy raisonnable de la richesse en proie pour les tortues luths et caouanne juvéniles océaniques qui consomment toutes deux des proies de bas niveau trophique (Saba et al., 2008).

4.3.1. Tortue luth

Les besoins alimentaires des tortues luths ont été estimés à partir de données collectées durant l'expérience d'élevage en captivité de Jones et Hastings (Jones, 2009).

Grâce à un suivi journalier rigoureux du poids des tortues et des quantités de nourriture consommées, Jones et al. (2012) ont établi une relation entre l'âge des tortues luths et leur taux de consommation alimentaire qui a été converti en « kilos de méduse par jour ». Les auteurs estiment ainsi qu'une tortue luth adulte consommerait en moyenne entre 65 et 117 kg de méduse par jour. Ce résultat est en bon accord avec l'estimation de Wallace et al. (2006) (70-113kg) mais plus faible que les estimations antérieures de Duron (1978) et Davenport (1998) qui estiment que les tortues luths consomment chaque jour l'équivalent de 50% de leur poids en méduses (soit typiquement plus de 150 kg/jour). Ces estimations ont cependant été réalisées à partir de l'observation de tortues luths qui s'alimentaient de façon intensive en

milieu tempéré. Il est donc normal que ce taux de consommation soit supérieur à un taux de consommation moyen régulier tel que relevé par Jones et al. (2012).

Pour modéliser l'évolution des besoins alimentaires de la tortue luth en fonction de l'âge, nous avons simplement défini une version adimensionnelle de la relation proposée par Jones et al. (2012) pour pouvoir ensuite l'utiliser avec n'importe quel proxy de la densité de proies, et notamment la PPN.

4.3.2. Tortue caouanne

Il n'existe pas de travaux similaires à ceux de Jones et al. (2012) qui permettraient d'établir directement l'évolution des besoins alimentaires de la tortue caouanne. On dispose cependant de données de nourrissage issues d'une expérience d'élevage de tortues caouannes (Swingle et al., 1993) mais deux raisons principales font que ces données ne permettent pas une estimation aussi rigoureuse des besoins alimentaires de la tortue caouanne que l'estimation de Jones et al. (2012) pour la tortue luth :

- La densité énergétique de l'alimentation n'a pas été rigoureusement quantifiée : nous avons dû l'estimer grossièrement à partir de la description (la recette !) des aliments fournis.
- Les quantités de nourriture consommée ainsi que le poids des tortues publiés dans Swingle et al. (1993) sont des moyennes calculées sur l'ensemble des individus et non des données individuelles qui auraient permis un calcul plus précis.

Pour tenir compte des imperfections de cette données nous avons adapté, d'après Pauly, (1986), la méthode utilisée par Jones et al. (2012). Nous sommes finalement parvenus à construire le même type de relation adimensionnelle que celle utilisée pour la tortue luth. L'intégralité du raisonnement et des calculs est décrite au Chapitre IV (p168).

4.4. Disponibilité des relations nécessaires au modèle STAMM

Tableau 1 : Relations nécessaires aux différents compartiments du modèle STAMM. *D. c* : *Dermochelys coriacea*, *C. c* : *Caretta caretta*. Le code couleur indique la disponibilité des relations. Vert : la relation est utilisable en tant que telle (ou après modification mineure) ; Orange : la relation utilisée est soit un proxy, soit une relation qui a été recalculée pour le modèle ; Rouge : relation non disponible qui doit être entièrement calculée ; Gris : relation superflue pour le compartiment du modèle considéré

Relation	VMS		Habitat thermique		Habitat alimentaire	
	<i>D. c</i>	<i>C. c</i>	<i>D. c</i>	<i>C. c</i>	<i>D. c</i>	<i>C. c</i>
TMR-Poids	Vert	Orange <i>Proxy</i>	Vert	Gris	Gris	Gris
Croissance (taille-age)	Vert		Vert	Gris	Gris	Gris
Taille-Poids	Vert	Orange <i>Réestimé</i>	Vert	Gris	Gris	Gris
Taux de consommation alimentaire	Gris	Gris	Gris	Gris	Vert	Rouge <i>Calculé</i>

CHAPITRE II

La tortue luth du Pacifique Ouest

Ce chapitre fait l'objet d'une publication parue le 26/07/2017 dans la revue *PloS One* intitulée : *A model for simulating the active dispersal of juvenile sea turtles with a case study on western Pacific leatherback turtles.*

Introduction

Les tortues luths sont présentes dans l'ensemble de l'océan Pacifique aussi bien dans l'hémisphère Nord que dans l'hémisphère Sud, des latitudes tropicales où elles pondent, aux eaux tempérées où s'alimentent un grand nombre d'entre elles. Les sites de ponte de l'espèce sont situés à la fois sur le bord Ouest (Indonésie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Îles Salomon, Vanuatu) et le bord Est (Mexique, Costa Rica) du bassin Pacifique. Ces deux populations de l'ouest et de l'est du Pacifique sont distinctes génétiquement ce qui signe l'absence, entre elles, de connectivité reproductive (Dutton et al., 1999). Toutes deux sont actuellement classées en danger critique d'extinction (Wallace et al., 2013b ; Tiwari et al., 2013a)

La **population du Pacifique Est** connaît un déclin dramatique depuis la fin des années 1980. Le nombre annuel de nid pour l'ensemble des plages de ponte serait passé de plus de 35 000 en 1980 à moins de 1 000 en 2010 (soit une diminution de 97.4%) (Wallace et al., 2013). Le déclin de cette population serait lié aux effets combinés du braconnage (œufs, adultes pour leur chair) (Kaplan, 2005) et de la pêche côtière (notamment des fileyeurs) (Kaplan, 2005 ; Alfaro-Shigueto et al., 2011) comme hauturière (principalement des palangriers) (Kaplan, 2005 ; Donoso & Dutton, 2010). En outre, la plupart des tortues luths adultes du Pacifique Est s'alimentent au large du Pérou et du Chili (Morreale, 1996 ; Shillinger et al., 2008), une région dont la productivité biologique est modulée directement par le phénomène El Niño et suit donc d'importantes fluctuations interannuelles (Yáñez et al., 2001 ; Carr, 2001 ; Escribano et al., 2004). L'instabilité dans le temps de la ressource en proie entraîne chez les tortues luths du Pacifique Est une grande variabilité dans la fréquence de la reproduction ce qui doit rendre la dynamique de cette population plus sensible à d'autres perturbations extérieures (Saba et al., 2007).

La **population du Pacifique Ouest** a elle aussi connu un déclin considérable depuis les années 1980 (Tapilatu et al., 2013). A Jamursba-Medi, la principale plage de ponte de la population située dans le nord de l'île de Nouvelle Guinée (Indonésie), le nombre annuel de nids serait passé de 14 522 à 1 596 entre 1984 et 2011 (Tapilatu et al., 2013). Les mêmes facteurs que ceux impliqués dans le déclin des tortues luths du Pacifique Est (braconnage, captures accidentelles) semblent en cause dans celui de la population du Pacifique Ouest (Tiwari et al., 2013 ; Tapilatu et al., 2013). Les premiers suivis satellitaires des adultes de cette population ont mis en évidence de très longues migrations entre les plages de ponte et des habitats d'alimentation très divers situés dans les deux hémisphères (mers et détroits indonésiens, mer

de Chine méridionale et mer de Sulawesi, courant du Kuroshio, courant de Californie, Australie Orientale, Nouvelle Zélande) (Benson et al., 2007 ; Benson et al., 2011) (Figure 8).

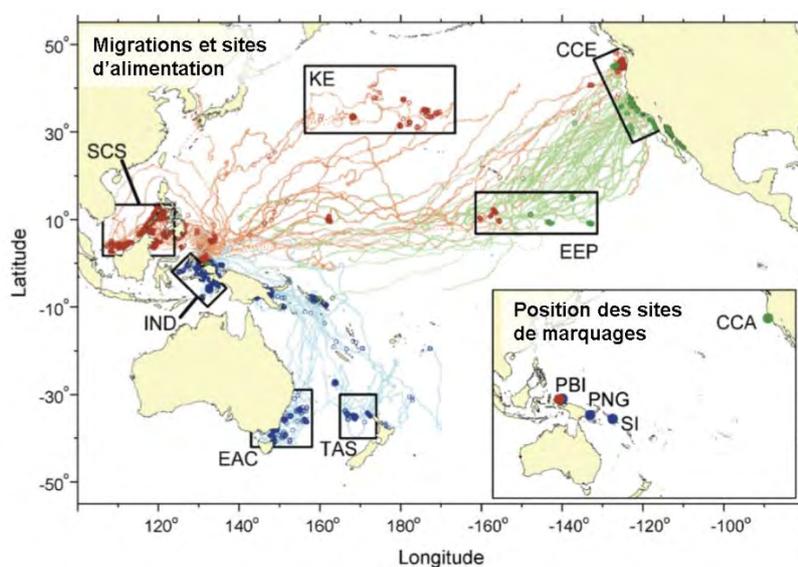


Figure 8 : Migrations et principaux sites d'alimentation des tortues luths du Pacifique Ouest.

Trajectoires de 126 tortues adultes suivies par télémétrie satellitaire. Les cercles foncés indiquent un comportement probable de recherche de nourriture tandis que les cercles fins indiquent un comportement de transit. La couleur des trajectoires caractérise la période et le lieu du marquage : rouge (resp. bleu) = balises déployées en été (resp. hiver) boréal au niveau des sites de ponte du Pacifique Ouest, vert = balises déployées en pleine eau sur le site d'alimentation de Californie Centrale. Les points colorés du panneau inférieur droit indiquent les sites de marquage : PBI = Papua Barat, Indonésie ; PNG = Papouasie Nouvelle-Guinée ; SI = Îles Salomon, CCA = Californie Centrale. Les rectangles noirs délimitent les principaux habitats d'alimentation identifiés à partir des trajectoires observées : SCS = Mer de Chine méridionale et mer de Sulawesi ; IND = Mers et détroits indonésiens ; EAC = Extensions du Courant Est-Australien ; TAS = Front de Tasman ; KE = Extension du Kuroshio ; EEP = Pacifique Equatorial Oriental ; CCE = Ecosystème du Courant de Californie. *Extrait et adapté de Benson et al. (2011).*

Si pour ces deux populations la télémétrie satellitaire a permis d'identifier les menaces auxquelles sont confrontées les tortues adultes dans les différents habitats où elles vivent, on ne sait encore que peu de chose sur la distribution des individus au cours du stade juvénile. Il y a donc un besoin urgent d'acquérir des connaissances sur le cycle spatial de ces premiers stades de vie afin de pouvoir mettre en place des mesures de protection appropriées et garantir ainsi la pérennité de ces populations gravement menacées.

Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur la population du Pacifique Ouest. Une première étude a simulé la dispersion passive des tortues juvéniles du Pacifique Ouest au départ de la plage de Jamursba-Medi (Gaspar et al., 2012, abrégé GAL par la suite) et de Kamiali dans le sud de l'île de Nouvelle Guinée (Papouasie Nouvelle-Guinée). Ce travail de modélisation a mis en évidence des routes de dispersion vers trois bassins océaniques différents (océan Indien, Pacifique Nord, Pacifique Sud) et a montré que les juvéniles étaient

entraînés en direction de tous les grands sites d'alimentation fréquentés par les tortues adultes, un résultat cohérent avec la théorie du But Migratoire Acquis (BMA, voir Chapitre I, section 2.1.2., p40) (Figure 9).

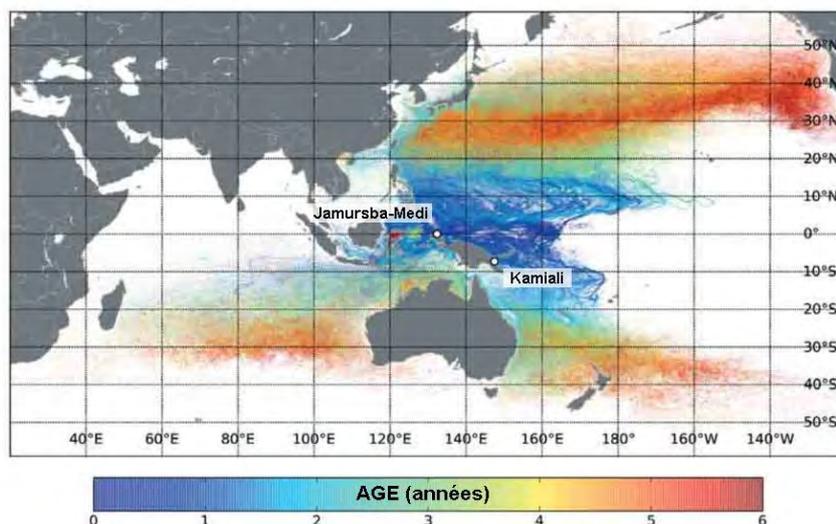


Figure 9 : Simulation de dispersion passive au départ des plages de Jamursba-Medi (Indonésie) et de Kamiali (Papouasie Nouvelle-Guinée). Trajectoires de 10 000 juvéniles simulés dispersant selon l'hypothèse de dérive passive pendant une période de 6 ans. La couleur le long des trajectoires correspond à l'âge des individus simulés.

Cependant, cette étude a également souligné les limites de l'hypothèse de dérive passive dans la simulation de la dispersion des juvéniles de tortues luths du Pacifique Ouest. En particulier, les tortues passives simulées dans GAL dérivant dans le Pacifique Nord ont (1) dérivé trop rapidement vers l'est et ont atteint Hawaii, puis les environs de la Californie à des âges incohérents avec la tailles des tortues observées dans ces zones et (2) ont presque toutes été confrontées à des températures assez froides pour être létales (voir Chapitre I, section 2.1.3., p40).

Sur la base de cette étude, il nous a paru particulièrement intéressant de développer un modèle individu-centré, appelé STAMM (Sea Turtle Active Movement Model), dans lequel des tortues juvéniles simulées se dispersent sous l'influence combinée de la circulation océanique et de mouvements motivés par la recherche d'habitats favorables. L'article qui suit présente (a) les bases théoriques de ce modèle, (b) sa calibration spécifique pour traiter le cas des tortues luths et (c) les premières simulations numériques réalisées avec ce modèle. Ces simulations permettent d'analyser en détail l'impact probable des mouvements de nage sur la dispersion dans le Pacifique Nord des juvéniles de la population de tortues luths du Pacifique Ouest.

Article: A model for simulating the active dispersal of juvenile sea turtles with a case study on western Pacific leatherback turtles

Philippe Gaspar^{1*}, Maxime Lalire¹

¹Sustainable Management of Marine Resources, Collecte Localisation Satellite, Ramonville-Saint-Agne, France

Corresponding author

E-mail : pgaspar@cls.fr

Note : Les figures de cet article font l'objet d'une numérotation séparée du reste du document de thèse.

Résumé

Les courants marins sont connus pour être le principal moteur de la dispersion des tortues marines juvéniles durant leur phase de développement océanique. C'est pourquoi de simples modèles de dérive passive ont été largement utilisés pour étudier la distribution en mer de juvéniles de différentes populations de tortues marines. Cependant, de plus en plus d'éléments montrent que les juvéniles ne dispersent pas purement passivement mais font aussi preuve d'une activité de nage dirigée, probablement en direction des habitats qui leur sont les plus favorables. Nous présentons donc ici un nouveau modèle de mouvement actif pour les tortues marines (STAMM) dans lequel les tortues juvéniles dispersent de façon active sous l'influence combinée de la circulation océanique et de mouvements motivés par la recherche d'habitats favorables. Ce modèle est applicable à toutes les espèces de tortues marines mais est ici calibré spécifiquement pour la tortue luth (*Dermochelys coriacea*). Il est testé dans un premier temps pour simuler la dispersion active des tortues juvéniles depuis la plage de Jamursba-Medi (Indonésie), un des principaux sites de ponte pour la population de l'ouest de l'océan Pacifique. La dispersion dans le Pacifique Nord est ici spécifiquement analysée. Les résultats des simulations montrent que, bien que les courants façonnent à grande échelle le domaine de la dispersion, la nage motivée par l'habitat structure fortement la distribution spatiale et temporelle des juvéniles au sein de ce domaine. En particulier, les mouvements motivés par l'habitat poussent les juvéniles simulés à s'accumuler au niveau de la Zone de Transition Nord-Pacifique (NPTZ) et à entreprendre des migrations saisonnières latitudinales. Résultat plus étonnant : dans la NPTZ les juvéniles nagent préférentiellement en direction de l'ouest. Cela ralentit considérablement leur dérive vers la côte ouest-américaine et accroît en particulier leur temps de résidence - et donc les risques d'interaction avec les pêcheries - dans le centre et l'est du bassin Nord-Pacifique. Les mouvements motivés par l'habitat réduisent aussi fortement la mortalité induite par le froid qui peut survenir lorsque les juvéniles atteignent les latitudes tempérées (>30°N). Les risques semblent plus élevés parmi les juvéniles qui circulent rapidement dans le Kuroshio que parmi ceux qui dérivent dans un premier temps avec le Contre-Courant Equatorial Nord (NECC). Ce résultat suggère que la survie des tortues luths juvéniles de Jamursba-Medi pourrait connaître de fortes variations interannuelles dans la mesure où le positionnement et l'intensité du NECC sont influencés par le phénomène El Niño.

Abstract

Oceanic currents are known to broadly shape the dispersal of juvenile sea turtles during their pelagic stage. Accordingly, simple passive drift models are widely used to investigate the distribution at sea of various juvenile sea turtle populations. However, evidence is growing that juveniles do not drift purely passively but also display some swimming activity likely directed towards favorable habitats. We therefore present here a novel Sea Turtle Active Movement Model (STAMM) in which juvenile sea turtles actively disperse under the combined effects of oceanic currents and habitat-driven movements. This model applies to all sea turtle species but is calibrated here for leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). It is first tested in a simulation of the active dispersal of juveniles originating from Jamursba-Medi, a main nesting beach of the western Pacific leatherback population. Dispersal into the North Pacific Ocean is specifically investigated. Simulation results demonstrate that, while oceanic currents broadly shape the dispersal area, habitat-driven movements strongly structure the spatial and temporal distribution of juveniles within this area. In particular, habitat-driven movements lead juveniles to gather in the North Pacific Transition Zone (NPTZ) and to undertake seasonal north-south migrations. More surprisingly, juveniles in the NPTZ swim mostly towards west which considerably slows down their progression towards the American west coast. It specially increases their residence time, and hence the risk of interactions with fisheries, in the central and eastern part of the North Pacific basin. Habitat-driven movements also strongly reduce the risk of cold-induced mortality. This risk appears to be larger among the juveniles that rapidly circulate into the Kuroshio than among those that first drift into the North Equatorial Counter Current (NECC). This mechanism might induce marked interannual variability in juvenile survival as the strength and position of the NECC are directly linked to El Niño activity.

Introduction

Satellite tracking has uncovered the dispersal patterns of various adult sea turtle populations but, unfortunately, this is not the case for hatchlings and juveniles [1]. Juveniles are indeed much more rarely captured and tracked than adults while the tagging of small-sized hatchlings remains technically challenging and has been rarely achieved so far [2-4]. The oceanic juvenile life stage of most sea turtle populations thus remains largely cryptic which seriously impedes the development of conservation measures focused on this critical life stage [5].

In that context, numerical models have become popular tools to simulate the movements and analyze the resulting spatial distribution of hatchlings and then juveniles. Most models assume that juveniles drift passively with ocean currents [6]. They are thus simple Individual Based Models (IBM) in which trajectories of thousands of particles, each representing a single individual, are simulated using readily available Lagrangian particle-tracking software fed with surface currents produced by ocean circulation models. These trajectories are then used to characterize the spatial distribution of the studied population and its evolution with time, e.g. [7-10].

However, evidence is growing that young sea turtles do not drift purely passively [4,11,12] and a few more elaborate IBMs have been developed to investigate the impact of active movements on juveniles' dispersal patterns. Quite surprisingly, all models of this type focus on the impact of occasional movements such as oriented movements elicited by specific values of the Earth magnetic field [13,14], or movements occurring during the brief frenzy or post-frenzy period [15]. But none of these models deals with the, likely more usual, habitat-driven movements triggered by the need to find food and suitable water temperatures.

The goal of this paper is thus to develop a simple IBM simulating the dispersal of juvenile sea turtles under the combined effects of oceanic currents and habitat-driven movements. After presenting a generic version of this model, we parameterize it specifically for leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) and test its impact on the simulated dispersal of juveniles from the Western Pacific leatherback population. The passive dispersal of this population has already been investigated by Gaspar et al. [9] (hereafter GAL) which gives us a solid comparison basis to assess the various consequences of habitat-driven motions on the dispersal and, ultimately, the life history of these juveniles.

Materials and methods

Model description

Our Sea Turtle Active Movement Model (STAMM) borrows ideas from previously developed fish movement and habitat models. In particular, the movement itself is modeled following Faugeras and Maury [16] while the habitat parameterization is similar to that of the SEAPODYM model [17]. While SEAPODYM was originally developed to simulate the spatial and temporal evolution of the density distribution of various age cohorts of a tuna population, a simplified, non age-structured, version of this model was successfully implemented to simulate the active dispersal of a single cohort of juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the North Pacific [18]. We will not follow this Eulerian modeling approach but will rather stick to the more flexible IBM (or Lagrangian) approach which has been largely used for passive drift modeling. A distinct advantage of IBMs is that they allow continuous updating of the age of each individual without the need to define distinct cohorts. More generally, IBMs, unlike Eulerian models, are designed take into account the effects of individual properties (such as sex, natal area, fitness,...) and naturally enable behavioral plasticity inside the same cohort. This shall be an advantage when further developing STAMM to simulate adults' behavior and movements, including reproductive migrations.

Movement model

Habitat-driven movements are, by definition, triggered by the need of individuals to find, and stay in, most suitable habitats. They are therefore expected to possess the following characteristics:

- i. In the absence of any clear habitat gradient, the movement shall be close to a random walk (no preferred direction);
- ii. As habitat gradients increase, the movement shall become more directed and lead individuals towards more favorable areas;
- iii. The movement speed shall decrease with habitat suitability so that individuals move rapidly through poor habitats and slow down in favorable zone

Movements with characteristics (i) to (iii) are, quite easily and efficiently, simulated using the biased random walk model proposed by Faugeras and Maury [16]:

$$\mathbf{V}_s(x, y, t, a) = V_m(a)(1 - h) \mathbf{d} \quad (1)$$

where $\mathbf{V}_s(x, y, t, a)$ is the habitat-driven swimming velocity vector of an individual of age a at position (x, y) and time t , V_m is its maximum sustainable speed, h is a normalized habitat suitability index ($0 \leq h \leq 1$) and \mathbf{d} is the unit vector pointing in the direction of movement :

$$\mathbf{d} = (\sin \theta, \cos \theta) \quad (2)$$

where θ is the heading angle (relative to West). This angle is taken to be a realization of a stochastic variable having a von Mises distribution $vM(\mu, \kappa)$ with mean direction angle μ and concentration parameter κ . This distribution (Fig 1) is a circular analogue to the normal distribution. It converges to the uniform distribution as $\kappa \rightarrow 0$ and tends to the point distribution concentrated in the mean direction μ as $\kappa \rightarrow \infty$ (e.g. [19]).

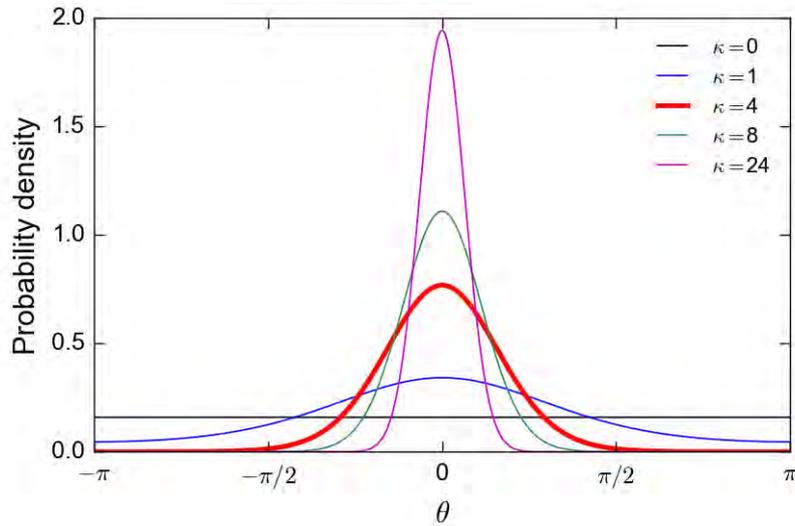


Fig 1. von Mises probability density function. The density is plotted for $\mu = 0$ and different values of the concentration parameter κ .

The $(1 - h)$ factor in (1) guarantees that the swimming speed V_s (i.e. the norm of the velocity vector \mathbf{V}_s) tends to zero in very favorable habitats ($h \rightarrow 1$) and reaches its maximum value V_m in least suitable habitats ($h = 0$), as desired. The mean direction of movement is chosen to be the direction of the habitat gradient vector ∇h :

$$\mu = \theta_{\nabla h} \quad (3)$$

Modeled movements thus follow, on average, that gradient and hence tend to maximize habitat suitability. In addition, the concentration parameter κ is taken to be proportional to the norm of ∇h :

$$\kappa = \alpha \|\nabla h\| \quad (4)$$

where α is a scaling parameter. Accordingly, when $\|\nabla h\| \rightarrow 0$, $\kappa \rightarrow 0$ and the distribution of θ becomes uniform. On the contrary, large habitat gradients, and hence large κ values, yield strongly directed movement as the distribution of θ becomes strongly concentrated around the optimal direction $\theta_{\nabla h}$.

Interestingly, the simple movement equation (1) proves to be the Lagrangian equivalent of an Eulerian advection-diffusion equation in which advection and diffusion are strongly linked and governed by habitat values and their gradients [16], as in the SEAPODYM model [17].

Estimation of the maximum sustainable speed

As implied by (1), V_m is the speed at which a, likely fasting, animal will leave a very unfavorable area. It makes sense to assume that individuals escaping such areas will try to do so in the most energetically-efficient way, that is at a speed for which the amount of energy required to move one unit of distance, or work per meter (WPM), is minimum [20]. For an individual moving at speed V_s , the work per meter is directly related to the rate of energy expenditure per unit time, that is the metabolic rate (MR):

$$WPM = MR / V_s \quad (5)$$

In a fasting individual, MR is the sum of the resting metabolic rate (RMR) plus the energy expended per second to move against the hydrodynamic drag force [21]:

$$MR = RMR + \rho C_D S V_s^3 / (2\eta) \quad (6)$$

with ρ the sea water density, C_D the drag coefficient, S the surface of the turtle's body and η is the overall efficiency coefficient of the flippers which includes their propeller efficiency and the aerobic efficiency of their muscles. Using (6), Eq. (5) can be rewritten:

$$WPM = RMR / V_s + \rho C_D S V_s^2 / (2\eta) \quad (7)$$

Differentiating (7) with respect to V_s , the velocity that minimizes WPM is easily determined:

$$V_m = (\eta RMR/\rho C_D S)^{1/3} \quad (8)$$

This velocity can then be expressed as a function of size (L) using simple allometric relations. Noting M the mass of the individual and assuming that RMR scales with M^b while M scales with L^c and S scales with L^2 , one obtains:

$$V_m = v_0 L^{\frac{bc-2}{3}} \quad (9)$$

where v_0 is a scaling parameter that remains to be determined. This equation governs the evolution of V_m with size, or with age provided that a growth curve $L(a)$ is known for the modeled species.

Habitat model

Focusing on juvenile sea turtles looking for food and constrained by water temperatures, we express the habitat suitability index h as the product of a feeding habitat index (h_F) and a thermal habitat index (h_T) [17,18]

$$h = h_F h_T \quad (10)$$

The feeding habitat suitability index, at a given place and time, is simply taken to be proportional to $P(x,y,t)$ the local prey density (or a proxy of it), divided by the individual rate of food consumption F which varies with age (and species):

$$h_F(x, y, t, a) = \text{Min} [1, P(x, y, t)/F(a)] \quad (11)$$

Modulation of h_F by the rate of food consumption allows areas with relatively low abundance of preys to be favorable enough to support the foraging activity of young/small individuals while adults will seek richer areas.

Like all ectotherms, sea turtles can only perform in a limited range of body temperatures (T_b). Because of the high thermal conductivity of water, T_b is closely linked to the surrounding water temperature (T_w) so that sea turtles are forced to occupy a restricted range of water temperatures to avoid cold stunning or overheating. To model such a bounded thermal habitat we define 4 pivotal water temperatures: $T_1 < T_2 < T_3 < T_4$ (Fig 2) where T_1 and T_4 are the critical temperatures below or above which an individual cannot survive for long while T_2 and T_3 are the lower and upper bounds of the thermal preferendum, that is the minimum and

maximum water temperatures between which a sea turtle performs optimally or nearly so. The thermal habitat suitability index is then parameterized as:

$$\begin{aligned}
 h_T(x, y, t, a) &= e^{-2\left(\frac{T_w - T_2}{T_2 - T_1}\right)^2} && \text{if } T_w < T_2 \\
 &= 1 && \text{if } T_2 \leq T_w \leq T_3 \\
 &= e^{-2\left(\frac{T_w - T_3}{T_4 - T_3}\right)^2} && \text{if } T_w > T_3
 \end{aligned} \tag{12}$$

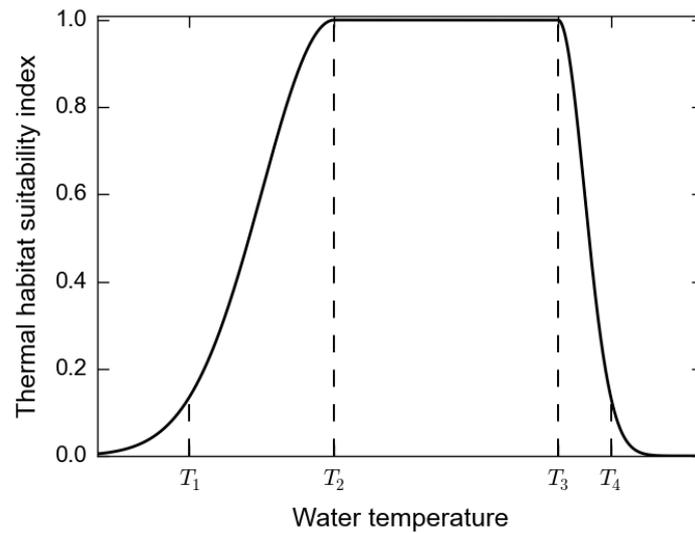


Fig 2. Thermal habitat suitability index as a function of water temperature.

Of course, the pivotal water temperatures are species-dependent and can vary with mass, size or age. Note also that (12) is formulated in such a way that when T_w reaches the critical values T_1 or T_4 , h_T is close to zero but its gradient with respect to T_w remains significant. This ensures that individuals exposed to critical or near-critical temperatures will display vigorous movements directed towards more favorable thermal habitats

Model calibration for leatherback turtles

STAMM is fully defined by the equations determining the swimming velocity vector and the habitat suitability index. Its formulation is generic and can be used for any sea turtle species. To calibrate it specifically for leatherback turtles, we have to select the applicable allometric relationships and then calibrate the different parameters of the movement and habitat models.

Allometric relationships and movement model calibration

For leatherbacks, we assume that RMR scales with $M^{0.831}$ [22] and use the growth curve and mass-length relationship of Jones et al. [23]:

$$L(a) = 1.43 [1 - e^{-0.226(a+0.17)}] \quad (13)$$

$$M = 112.31 L^{2.86} \quad (14)$$

where L is the straight carapace length (SCL) in meters and M is in kilograms. These relationships imply $b = 0.831$ and $c = 2.86$, so that the relation defining the maximum sustainable speed (9) reduces to:

$$V_m = v_0 L^{0.126} \quad (15)$$

Interestingly, this expression indicates that V_m increases only slightly, and certainly less than linearly, with size. This probably holds true for all sea turtles species as, for simple scaling reasons, the value of c should always be close to 3 while the value of b proves to vary little between sea turtle species [22], remaining close to the generic value obtained for all reptiles ($b=0.83$) [24]. This is consistent with the results of Abecassis et al. [18] who show that, in juvenile loggerheads, V_m/L (i.e. the maximum sustainable speed expressed in body lengths per second) decreases markedly with size.

The calibration of the movement model finally requires the specification of v_0 , the velocity scaling factor in (15) and α , the factor controlling the concentration parameter in (4). To estimate α , we simply hypothesize that, in the presence of a clear habitat gradient, an individual will systematically move into the half plane towards which ∇h points, that is in a direction that does not differ by more than 90° from the optimal direction given by ∇h . In practice, we decide that a clear habitat gradient exists whenever the norm of the habitat gradient is larger than its median value ∇h_m . Since $\kappa = 4$ is the value of the heading concentration parameter of the von Mises distribution for which the probability of selecting movement directions deviating by more than 90° from the mean (optimal) direction becomes vanishingly small (see Fig. 1), Eq. (4) immediately yields $\alpha \nabla h_m = 4$. Our simulations (see below) show that ∇h_m is close to $1.3 \cdot 10^{-6}$. We therefore choose $\alpha = 3 \cdot 10^6$.

In the absence of speed measurements in juvenile leatherbacks, the calibration of v_0 can only rely on velocities measured in tracked adults. Based on growth curve (13), simulated adults reach an SCL close to 1.4 m for which (15) yields $V_m \approx v_0$ and Eq. (1) accordingly implies :

$$V_s \approx v_0 (1 - h) \quad (16)$$

This shows that v_0 could readily be determined using either measurements of the maximum sustainable speed of adult leatherbacks or joint measurements of their swimming speed and habitat suitability. Unfortunately, a review of the literature on leatherback tracking experiments did not allow us to obtain such measurements. The most commonly reported speed estimate actually is the average speed, that is the mean speed computed over the complete trajectories of all turtles tracked in an experiment. Such average speeds typically range between 0.5 and 0.7 m/s [25-27]. Assuming that these average speeds are typical of an average habitat value ($h = 0.5$), (16) indicates that v_0 shall be between 1 and 1.4 m/s. We accordingly select $v_0 = 1.2$ m/s. Simulation results (see below) show that with this choice of v_0 , the simulated swimming velocities of less than 3-year old individuals range between 0 and 0.3 m/s, while over 10-year old individuals have swimming velocities varying typically between 0.2 and 0.8 m/s, their mean speed being close to 0.6 m/s.

Thermal habitat calibration

The thermal habitat suitability index (12) is characterized by 4 pivotal temperatures (T_1 to T_4) that define the range of water temperatures within which the modeled sea turtle species can maintain suitable body temperatures. Determination of the range of suitable body temperatures is thus requested before pivotal water temperatures can be specified.

Body temperatures measured in adult leatherbacks are typically in the range 24 to 28°C for individuals foraging in cold high-latitude areas [28,29] and 28 to 31°C for individuals tracked in the tropics [25,30]. Similar measurements are largely missing for hatchlings and juveniles. However, since hatchlings have a very small thermal inertia and little peripheral insulation, their body temperature has to be very close to the temperature of the water in which they are swimming. Hughes [31] analyzed ocean temperatures offshore several nesting beaches and concluded that leatherback hatchlings usually encounter waters between 25 and 31°C. A somewhat lower temperature of 24°C is also certainly suitable as it is the water temperature in which Jones et al. [23] successfully raised several leatherback hatchlings. We thus conclude that leatherbacks of all ages commonly experience body temperatures between 24 and 31°C. But does this range of observed body temperatures cover the whole range of suitable temperatures? The lowest suitable body temperature might actually be somewhat lower than 24°C, but not much. Indeed, the coagulation efficiency of leatherback's blood decreases

dramatically around 23°C [32] which suggests that such a low body temperature is not normally experienced [32,33]. We will accordingly assume that the lowest body temperature suitable for leatherbacks of all ages is 24°C.

On the contrary, the maximum suitable body temperature likely is well above 31°C : body temperatures reported in nesting females typically range between and 30.5 and 34.5°C [25, 34-36] and hatchlings have an observed critical thermal maximum as high as 40.2°C [37], probably like adults [38]. The highest suitable body temperature shall thus be around 35°C or above. Such a high body temperature might be reached in the course of nesting activities but is probably never experienced at sea where water temperatures rarely exceed 30°C.

Assuming that leatherbacks never encounter unsuitably warm waters so that the condition $T_w > T_3$ is never met in Eq. (12), we can just skip the specification of the upper pivotal water temperatures T_3 and T_4 . The specification of T_1 and T_2 , the lower pivotal water temperatures, is less simple. Indeed, thanks to various morphological, physiological and behavioral adaptations, leatherbacks are able to maintain T_b well above T_w [21,28,29,39,40] and the temperature gradient ($T_b - T_w$) that they can maintain proves to increase with their mass [39] and level of activity [40]. The evolution of this gradient is actually governed by the heat budget of the concerned individual. Based on the steady-state version of this budget, Bostrom et al. [40] deduce that, for a leatherback of mass M :

$$T_b - T_w = d M^{0.5} \quad (17)$$

where d is a coefficient directly proportional to the individual's metabolic heat production. The evolution of d with the metabolic rate (MR) can be made more explicit by rewriting (17) under the form:

$$T_b - T_w = d_0 (MR/RMR) M^{0.5} \quad (18)$$

where d_0 is the value of d for a resting individual. Based on observations of quiescent captive juveniles, Bostrom et al. [40] estimated $d_0 = 0.21$. As 24°C is the assumed minimum suitable body temperature for leatherbacks of all ages/mass, (18) implies that this value of T_b is obtained for:

$$T_w = 24 - 0.21 (MR/RMR) M^{0.5} \quad (19)$$

This equation provides the basis for estimating T_1 and T_2 . Indeed, T_1 can be defined as the strictly minimum water temperature within which a most active individual is able to maintain

$T_b = 24^\circ\text{C}$ while T_2 is the water temperature within which a resting individual will effortlessly obtain this same body temperature. Therefore :

$$T_2 = 24 - 0.21 M^{0.5} \quad (20)$$

Then, the estimation of T_1 depends on the maximum value of the MR/RMR ratio that a leatherback can sustain. We expect this maximum value to be somewhere between 4 and 5 as nesting is often quoted as leatherbacks' most strenuous activity, and metabolic rates measured in nesting females reach 4 to 5 times their RMR [39,41]. Such an estimate is consistent with the results of Peterson et al. [41] who analyzed the sustained metabolic rate (SMR) in a number of free ranging vertebrates. They observed that the SMR/RMR ratio is always smaller than 7 and, in most case, smaller than 5. In particular, this ratio remains below 5 in all surveyed ectothermic species (lizards).

We thus conservatively estimate that leatherback turtles can sustain metabolic rates up to 5 times their RMR so that the minimum water temperature (T_1) in which a (very) active individual will be able to maintain a minimum body temperature of 24°C is:

$$T_1 = 24 - 1.05 M^{0.5} \quad (21)$$

Using Eqs. (13) and (14) to express mass as a function of age, T_1 and T_2 can then readily be expressed as a function of age as needed:

$$T_1 = 24 - 18.56 [1 - e^{-0.2226(a+0.17)}]^{1.43} \quad (22)$$

$$T_2 = 24 - 3.71 [1 - e^{-0.2226(a+0.17)}]^{1.43} \quad (23)$$

It is worth noting that the minimum tolerated temperature (T_{min}) empirically determined by GAL for leatherbacks fits right in-between these two pivotal temperatures (Fig 3).

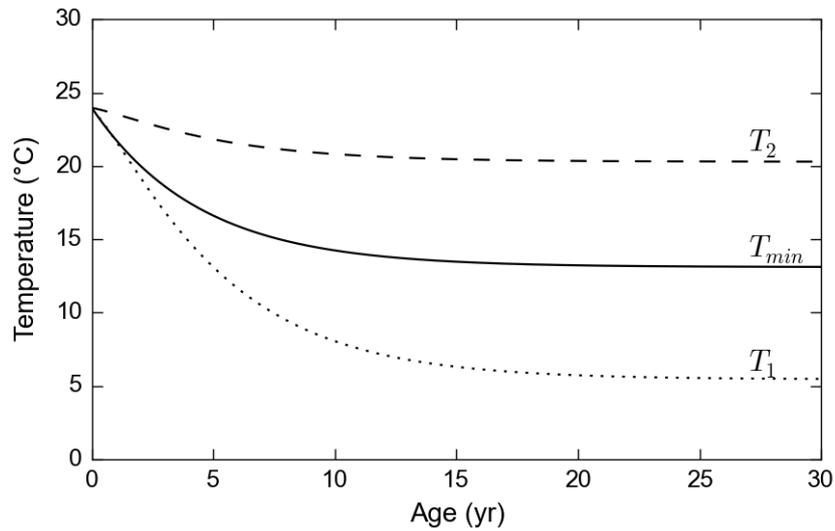


Fig 3. Evolution with age of the lower pivotal water temperatures T_1 and T_2 , and the minimum tolerated temperature (T_{min}) defined by GAL.

We have now completed the parameterization of the thermal habitat suitability index. This index is shown in Fig 4 for leatherbacks of various ages. As expected for hatchlings, this index falls almost immediately down to zero in water temperatures below 24°C. For larger/older individuals, markedly colder waters remain suitable, but the suitability index becomes very small so that modeled individuals will tend to move out of these cold waters.

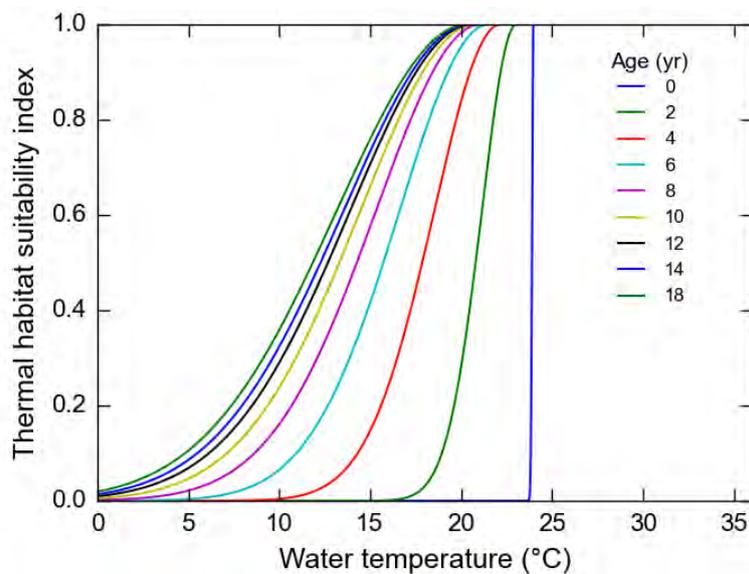


Fig 4. Thermal habitat suitability index as a function of water temperature for leatherbacks of different ages.

Feeding habitat calibration

The definition of the feeding habitat suitability index (11) is based on the local prey density (P) and the individual rate of food consumption $F(a)$. In the absence of synoptic estimates of the distribution of jellyfish, the main diet of leatherbacks, we follow Saba et al [42] and use satellite-derived estimates of the net primary production (NPP) as a proxy for P .

The rate of leatherback's food consumption has been estimated by Jones et al. [43]. This estimate is expressed in kilograms of jellyfish consumed per year and must thus be rescaled to account for the fact that NPP is used as a proxy for P instead of jellyfish density. To do so, we first define $F_0(a)$, a normalized and nondimensionalised version of the Jones et al. [43] estimate of the rate of food consumption:

$$F_0(a) = f_0 \frac{x(1-x)^{1.86}}{1-(1-x)^{0.094}} \quad \text{with } x = e^{-0.299(a+0.17)} \quad (24)$$

where $f_0 = 0.094$ so that $F_0(a) \rightarrow 1$ when $a \rightarrow +\infty$ (Fig 5).

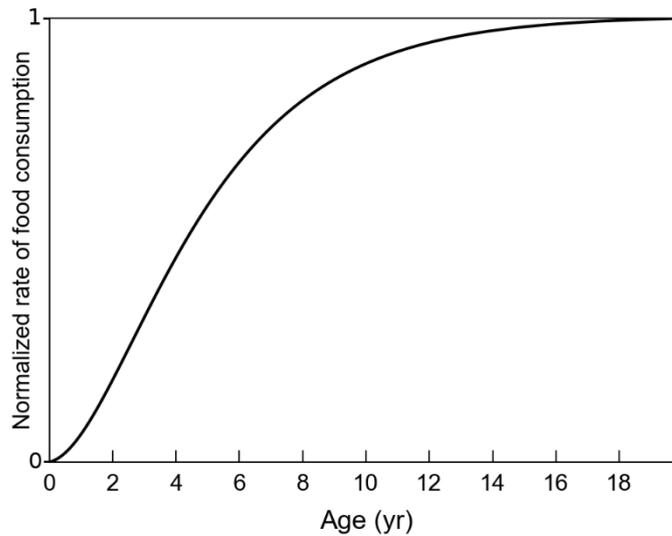


Fig 5. Normalized rate of food consumption $F_0(a)$ as a function of age.

The actual rate of food consumption is then given by:

$$F(a) = P_0 F_0(a) \quad (25)$$

where P_0 is a scaling factor expressed in the same units as P , the prey field or its proxy (in this case, NPP). The feeding habitat suitability index (11) thus finally reads:

$$h_F(x, y, t, a) = \text{Min}\{1, \text{NPP}(x, y, t)/[P_0 F_0(a)]\} \quad (26)$$

This expression thus clearly shows that P_0 is the threshold value of *NPP* above which the adults' habitat suitability reaches its maximum value ($h_F = 1$). Estimation of that parameter is probably the most uncertain part of the model's calibration. One could simply decide that $h_F = 1$ for the maximum *NPP* value encountered in the North Pacific. However, this would yield a very high P_0 value, only encountered in the richest coastal areas where the accuracy of satellite-derived *NPP* estimates is, unfortunately, the weakest [44]. Furthermore, known favorable pelagic foraging areas (such as the North Pacific Transition Zone) have much weaker *NPP* levels than most productive coastal areas. They would thus only have a weak suitability index if P_0 was set at a high coastal *NPP* value. We therefore set the value of P_0 at the level corresponding to the 90th percentile of the *NPP* distribution in the North-Pacific. With this choice, $P_0 = 55 \text{ mmolC.m}^{-2}\text{.day}^{-1}$. This is well below the high *NPP* values measured in coastal regions and typically in the range of the *NPP* values found in productive pelagic areas of the North Pacific [45].

MODEL SIMULATIONS

GAL previously investigated the passive dispersal of juveniles from the western Pacific leatherback population nesting in New Guinea. They simulated 6-year long passive drift trajectories of hatchlings emerging from (a) Jamursba-Medi, the major nesting beach of this population situated on Bird's Head Peninsula, and (b) Kamiali, a less used nesting beach in the Huon Gulf [46]. They identified several dispersal pathways from these beaches into the North and South Pacific Ocean, the Indonesian seas and the Indian Ocean. As a first test for STAMM, we will focus here on the main nesting beach of Jamursba-Medi and more specifically on the dispersal from this beach into the North Pacific Ocean. This is indeed a pathway along which large habitat variations, and hence significant habitat-driven movements, are expected.

Technical set up

The technical setup of our simulations is similar to that of GAL. In particular, we use the same surface current data, the same trajectory simulation software, the same daily time step and the same hatchlings release procedure.

Surface currents vectors (V_c) are taken from daily outputs of the GLORYS-1 (G1) reanalysis of the World Ocean circulation [47] performed by the Mercator-Ocean centre (www.mercator-ocean.fr) with the NEMO numerical ocean model (www.nemo-ocean.eu). The G1 model has a horizontal resolution of 0.25° and 50 vertical layers. It covers the 7-year period going from

01/01/2002 to 31/12/2008. The G1 reanalysis assimilates satellite-derived sea level anomalies and sea surface temperature (SST) data as well as in situ temperature and salinity measurements. It provides a close-to-reality simulation of the World Ocean dynamics that proves to be specially well suited for simulating surface drifter trajectories [48].

Trajectories are simulated using the ARIANE Lagrangian trajectory simulation software (www.univ-brest.fr/lpo/ariane). This program uses an accurate quasi-analytical solution of the advection equation [49]. To produce passive drift trajectories, GAL fed ARIANE with daily surface currents (V_c) provided by G1. In STAMM, we feed ARIANE with turtles' velocities on the ground ($V_g = V_c + V_s$) and thus obtain trajectories resulting from the combined effect of current drift and active swimming.

To simulate the effect of the swimming frenzy, hatchlings are released offshore, in a $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ area centered about 40 km off Jamursba-Medi. The release positions are uniformly distributed inside this area. The nesting season at Jamursba-Medi extends from April to September, peaking in July [50]. Taking into account a 2-month incubation period, simulated hatchlings are released between June and November. The number of releases per day fits a truncated normal distribution that peaks in mid-September, exactly as in GAL.

Estimation of the habitat suitability index and its gradient

The thermal habitat suitability index (12) is computed using the water temperature simulated in the first layer (0 to 1 m) of the G1 reanalysis. This temperature is given at the center of each grid cell and is close to the satellite-derived SST assimilated into G1. For feeding habitat determination, NPP is obtained from the Ocean Productivity web site (www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/), using the VGPM algorithm [51]. This NPP estimate is available for the entire G1 period (2002 to 2008) with a spatial resolution of $1/6^\circ$ and a temporal resolution of 8 days. Simple linear interpolation in time and bilinear interpolation in space is used to estimate daily values of the NPP at the center of each G1 grid cell. Habitat gradients are then computed at the center of these grid cells using simple centered finite differences. Daily values of the habitat suitability and their gradients are then used to produce daily swimming speeds.

Simulation period and number of particles

STAMM is designed to simulate the swimming activity of juvenile sea turtles motivated by the search for food and suitable water temperatures. In leatherbacks, such a model shall be valid

from the end of the swimming frenzy until the onset of the first reproductive migration. The age at which leatherbacks reach sexual maturity is still largely uncertain. Published estimates range from a few years up to nearly 30 years but most results situate sexual maturity between 12 and 18 [52]. We therefore chose to run STAMM over a 18-year-long period which likely covers the complete pelagic juvenile stage. For comparison purposes, we also ran an 18-year long passive simulation which is simply an extended version of the 6-year-long passive drift simulation of GAL. For the sake of simplicity we will refer to this passive-drift simulations and the one performed with STAMM as the passive dispersal and active dispersal simulations respectively. Similarly, simulated individuals will be referred to as passive and active turtles.

To perform 18-year-long simulations with 7-year-long forcing data sets (G1 and NPP), we simply loop the forcing fields. This means that the simulations continue after December 2008 using again data starting in January 2002. This process is repeated until the last released turtle reaches the age of 18.

All simulations involve 5000 particles (simulated turtles) released off Jamursba-Medi between June and November 2002. Note that out of the 5000 simulated turtles, roughly 3000 (passive and active) individuals finally circulate in the North Pacific while the others drift into the Indonesian seas, the Indian Ocean or the South Pacific. Only the dispersal into the North Pacific is analyzed here.

RESULTS AND DISCUSSION

The simulated 18-year long trajectories of active and passive turtles dispersing from Jamursba-Medi into the North Pacific are shown in Fig 6. An animation of their evolution with time is provided as supporting information (S1 and S2 Figs).

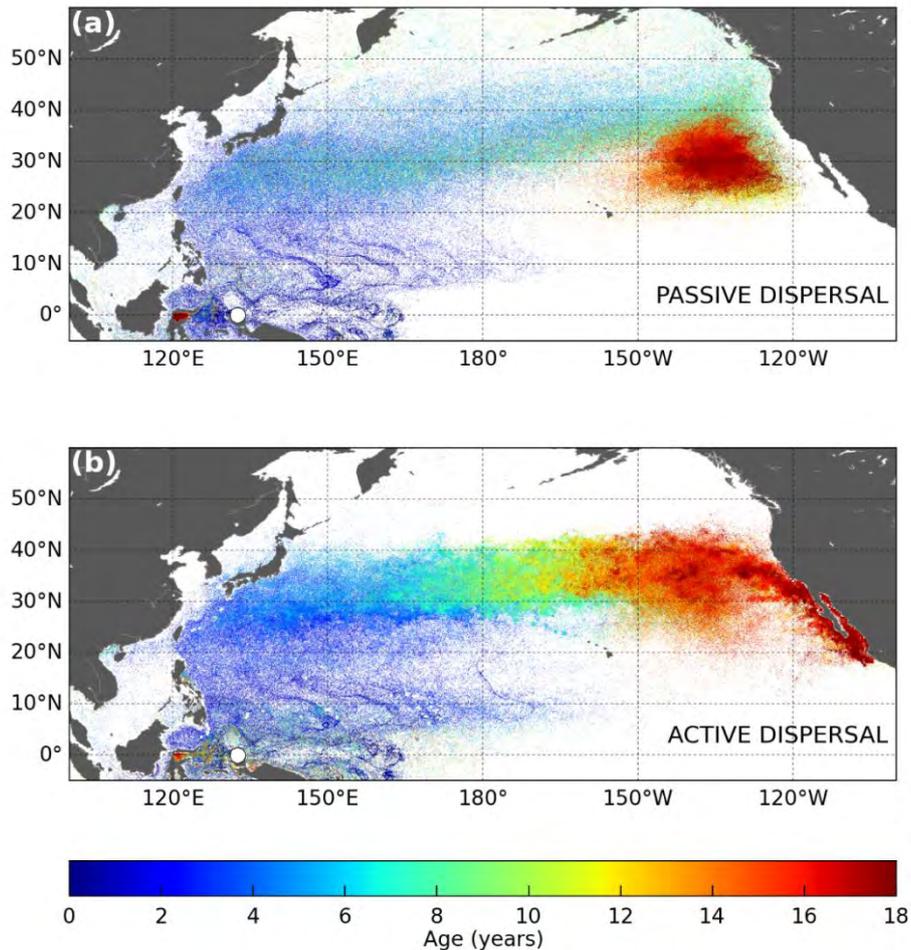


Fig 6. Simulated 18-year long trajectories of (a) passive and (b) active leatherbacks dispersing in the North Pacific. Individuals are released offshore Jamursba-Medi nesting beach (white dot on the map). The color along each track evolves with the age of the simulated turtle.

Similarities between passive and active dispersal patterns

Our results (Fig 6) show that the simulated active and passive spatial dispersal patterns are broadly similar and clearly shaped by the ocean currents. During their two first years of life, simulated juveniles disperse mostly into the western tropical Pacific Ocean, at latitudes below 25°N. In this area, the similarity between the active and passive dispersal simulations is striking and indicates that the simulated swimming velocities are very weak compared to the current velocities. This occurs because (a) water temperatures in the dispersal area never fall below T_2 (except near 25°N, in wintertime) and (b) food requirements of young individuals are small and easily met in the visited areas. Therefore $h \approx 1$ (Fig.7a,b) and thus $V_s \approx 0$.

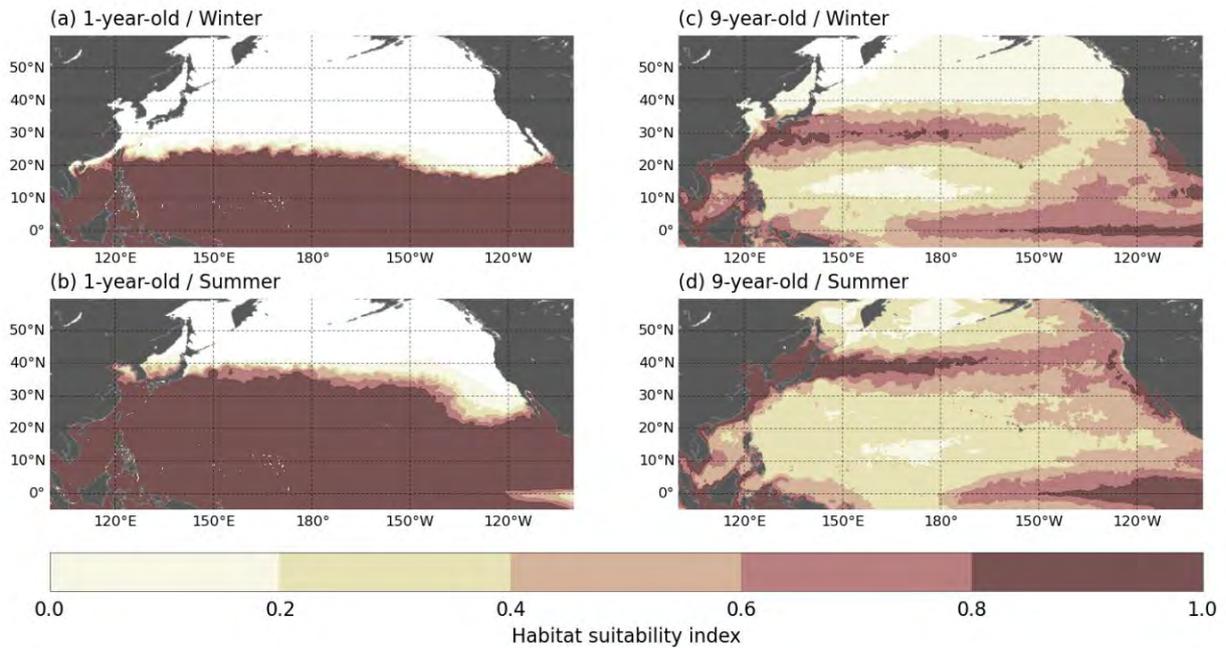


Fig 7. Maps of habitat suitability index. Maps for 1- and 9-year-old leatherbacks during winter (January to March) and summer (July to September).

During their two first years, the Jamursba-Medi hatchlings entrained into the North Pacific, first circulate around the anti-cyclonic Halmahera eddy (Fig. 8) and can then follow two main pathways. Some individuals leave the Halmahera eddy to circulate anti-clockwise around the Mindanao eddy and then enter the Philippines current before reaching the powerful Kuroshio which rapidly entrains them northward, towards Japan. This pathway will be referred to as the Kuroshio pathway. Hatchlings following the second pathway leave the Halmahera eddy to flow eastward directly into the North Equatorial Counter-Current (NECC) until shear-induced lateral mixing entrains them into the North Equatorial Current (NEC), that is back westward into the clockwise circulation of the North Pacific subtropical gyre. Drift into the NECC can be very brief or extend far into the Central Pacific, sometimes as far as 170°W. All NECC individuals finally recirculate inside the subtropical gyre and reach the North Pacific Transition Zone (NPTZ) in a quite scattered way, generally well offshore Japan. The NPTZ is the broad frontal area separating the warm subtropical gyre from the colder, but more productive subpolar gyre. It is situated typically between 30 and 40°N.

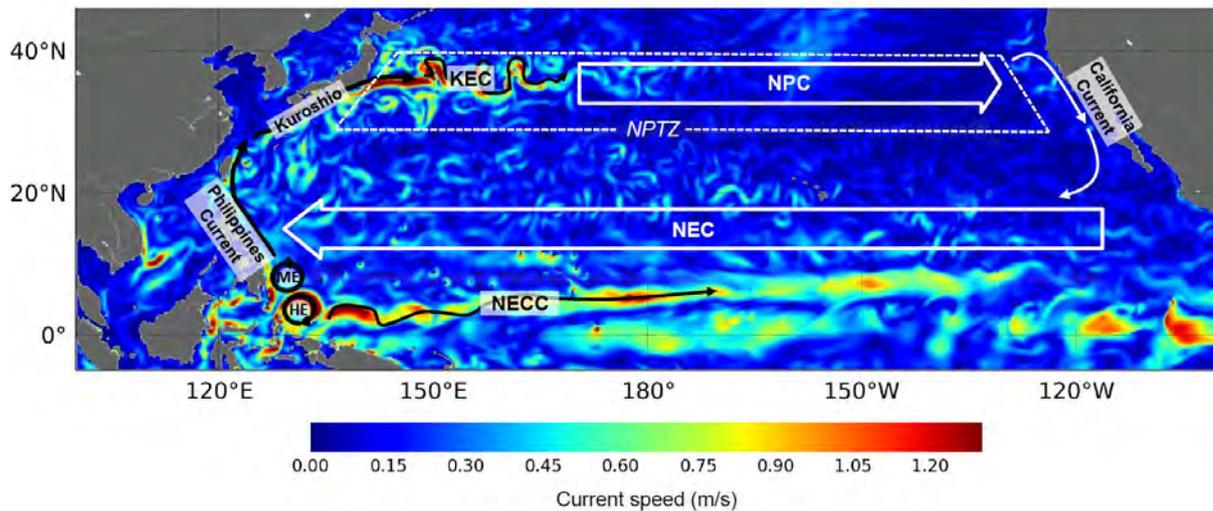


Fig 8. Schematic map of surface currents in the North Pacific. NECC: North Equatorial Countercurrent; NEC: North Equatorial Current; HE Halmahera Eddy; ME: Mindanao Eddy; KEC: Kuroshio Extension Current; NPC: North Pacific Current; NPTZ: North Pacific Transition Zone. Underlying current speeds are those of the G1 ocean reanalysis on October 1st, 2002.

At the end of their second year of life, most passive and active turtles have reached middle-latitude areas. The Kuroshio individuals are found off Japan, close to 30°N. The NECC individuals are more scattered, but generally positioned further east and at somewhat lower latitudes. Both groups then keep moving broadly northward, rapidly for the Kuroshio individuals and more slowly for the NECC individuals. As they progressively approach 35°N their drift motion becomes predominantly eastward, following first the Kuroshio extension current and then the North Pacific current. After several years, both the active and passive individuals finally reach (or nearly so) the west coast of North America.

This broad similarity between the simulated active and passive dispersal patterns clearly shows that the ocean circulation is the main factor governing broad-scale dispersal in juvenile sea turtles. This likely is the main reason why the passive drift hypothesis has been so successful at explaining the large-scale distribution of oceanic juveniles in many sea turtle populations [9-11, 53].

However, beyond this apparent similarity, a closer examination of our results reveals significant differences between the passive and active dispersal scenarios. Active turtles do not disperse as far North as passive turtles. They undertake seasonal migrations and cross the Pacific more slowly. Then, having crossed the Pacific, active turtles tend to concentrate along the coast of California and Baja California while passive turtles remain somewhat offshore.

These differences have important consequences on the vital rates, spatial distribution, individual fitness, likelihood of interactions with fisheries, and thus whole population dynamics. These are analyzed below.

Differences between passive and active dispersal scenarios

Seasonal migrations

Seasonal migrations are commonly observed in both juvenile and adult chelonid sea turtles, e.g. [54-56]. They are known to occur in sub-adult and adult leatherbacks [57,58] and are thus expected in juvenile leatherbacks. Such migrations cannot be generated by the passive drift mechanism but naturally appear when habitat-driven movements are added. The S2 animation clearly shows that, as soon as active turtles reach the middle latitudes, they undertake north-south migrations following the seasonal movements of the habitat suitability index. Two conditions need to be met to trigger a complete seasonal migration cycle. The first one is that juveniles need to have reached latitudes where wintertime water temperatures fall below the lower bound of their thermal preferendum (T_2). In that case, the thermal habitat suitability gradient leads individuals to retreat southward towards warmer waters. The second condition is that turtles must move back north as the water warms up during spring. This is achieved when simulated juveniles reach an age at which their food requirements are large enough to create a foraging habitat gradient that leads them towards richer foraging grounds, generally found northward.

The need to move south to escape cold waters first appears in the Kuroshio individuals, at the end of the second year of simulation (note that, at that time, these individuals are only 1-year old, as they were born between June and November of the first simulation year). Unfortunately many of these individuals appear to be unable to swim fast enough to avoid overly cold waters (see the discussion about mortality in the next section). The need to move north in search for better foraging grounds appears later, mostly during the fourth year of simulation, when seasonal migrations become fully visible in the S2 animation.

The NECC individuals remain longer in warmer and sufficiently productive waters and initiate seasonal migrations only when they reach the colder waters of the NPTZ. This typically happens when they are 3 up to 6-year old.

Habitat-driven movements, and the resulting seasonal migrations, also clearly shape the northern boundary of the dispersal area. In the passive dispersal simulation, this boundary is

very diffuse and situated roughly between 40 and 50°N (Fig 6a). In the active dispersal simulation, a more clear-cut boundary is observed around 40°N (Fig 6b). This is the latitude above which the water temperature falls below T_2 towards the end of the fall and leads active turtles to undertake their southward wintertime migration.

Cold-induced mortality

The pivotal water temperature T_1 being defined as the temperature below which a turtle cannot survive long, we will accordingly assume that a simulated turtle dies if it experiences $T_w < T_1$ during 10 days or more. A simple analysis of the water temperatures encountered along the trajectories of all active and passive turtle thus immediately reveals when and where cold-induced mortality occurs. The very first deaths actually occur at the end of the second year of simulation (Fig 9), that is when the first (both active and passive) Kuroshio individuals arrive offshore Japan in wintertime. During that first winter spent at mid-latitudes, death is diagnosed for 16 % of the passive individuals and 10 % of the active ones. The difference between the passive and active cases is even larger during the next winter: another 29 % of the passive individuals, but only 6 % of the active ones, die from hypothermia. During the following winters, an additional 25 % of the passive individuals, but only 3 % of the active ones suffer cold-induced mortality. This indicates that, after about 3 years, most active individuals are sufficiently cold-resistant and powerful swimmers to efficiently exploit the rich waters found in the northern part of the NPTZ during summer and fall and then rapidly retreat southward as winter arrives and water temperature drops down. At the end of the simulation, the cumulative mortality reaches 70 % in passive individuals but only 19.3% in active turtles. This clearly shows that habitat driven movements, and seasonal migration in particular, are very efficient at limiting, but not completely suppressing, cold-induced mortality.

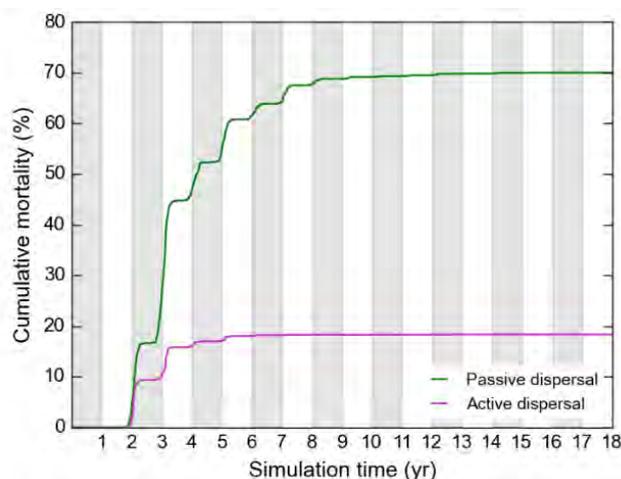


Fig 9. Cumulative cold-induced mortality in passive and active turtles.

Death events in passive turtles are widely dispersed in the North Pacific (Fig 10a). Young ($a \leq 3$ yr) passive turtles die from hypothermia generally north of 25°N and west of the dateline. These are mostly Kuroshio individuals. Older, more cold-resistant, passive individuals are observed to die mostly above 35°N and east of the dateline. Death events in active turtles are much less dispersed. They mostly occur offshore Japan, in 2- to 3-year-old Kuroshio individuals. (Fig 10b). Somewhat older individuals are also observed to die further east offshore Japan and in the Sea of Japan.

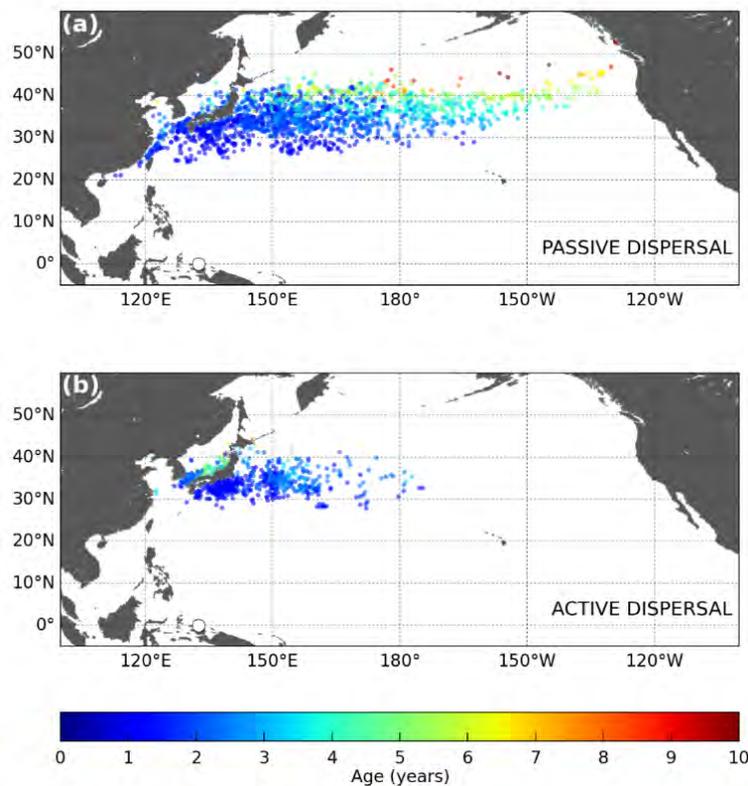


Fig 10. Spatial distribution of cold-induced death events in passive (a) and active (b) turtles.

The link between cold-induced mortality in active turtles and their initial dispersal pathway (Kuroshio or NECC) is easily highlighted by analyzing their mortality as a function of the easternmost longitude reached south of 10°N, that is when turtles (possibly) circulate into the NECC. Turtles that do not drift further east than 140°E have a mortality rate approaching 50% (Fig 11). These are the Kuroshio individuals plus some individuals that circulate only briefly into the NECC. Turtles that circulate further east into the NECC have much lower mortality rates, well below 10 % for the individuals drifting east of 170°E. This decrease in the mortality

rate is clearly related to the age at which individuals enter the colder mid-latitude waters. Kuroshio individuals reach 30°N at a mean age between one and two. Individuals that drift past 170°E are typically 3- to 4-year-old when they reach that latitude. By then they are more cold-resistant and sufficiently powerful swimmers to escape overly cold waters when needed.

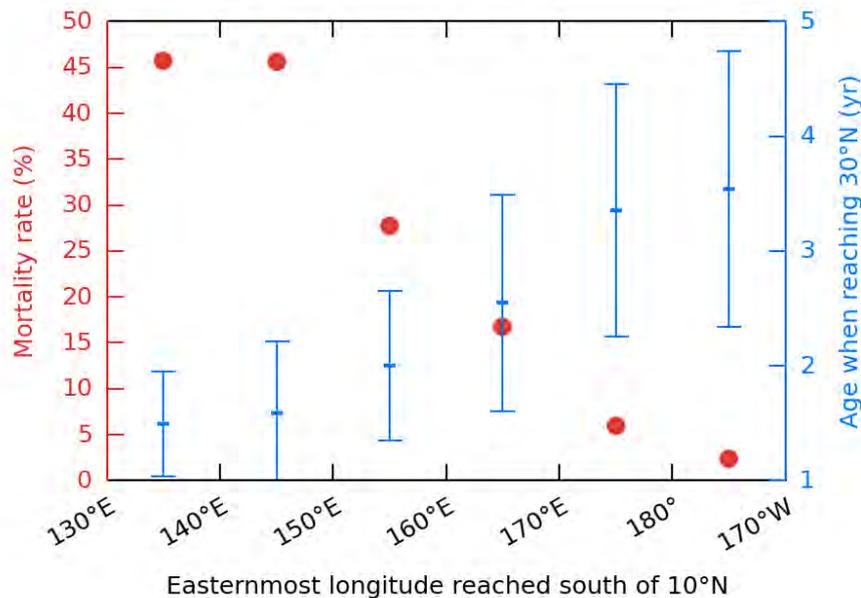


Fig 11 : Link between cold-induced mortality and initial dispersal pathway. Cold-induced mortality rate and mean age (± 1 std) when reaching 30°N in active turtles pooled as a function of the easternmost longitude reached in the NECC (south of 10°N).

North Pacific crossing time

GAL defined the North Pacific crossing time (PCT) as the age at which simulated individuals first reach the longitude of 140°W and showed that passive turtles emerging from Jamursba-Medi can reach that longitude within 5 to 6 years. However, in doing so, all of them encounter water temperatures below their minimum tolerated temperature (T_{min}) and thus likely die. Furthermore GAL noted that the presence of 5 to 6-year old leatherbacks in the eastern North Pacific is unlikely as all leatherbacks incidentally caught east of 150°W by the Hawaii-based longline fleet are large individuals (SCL>1.3m), likely older than 10 years. GAL thus concluded that (a) Jamursba-Medi hatchlings are unlikely to achieve a fast, purely passive, crossing of the North Pacific Ocean and (b) a slower crossing, lasting over 10 years or more, would be more consistent with observations. GAL then argued that an active dispersal scenario involving active seasonal north-south migrations could generate such a slower crossing of the North

Pacific basin. Indeed, individuals retreating each winter towards the center of the subtropical gyre would encounter weaker eastward currents and would thus cross the North Pacific basin more slowly. A detailed analysis of our passive and active simulations actually reveals that, besides the weaker eastward currents encountered by seasonally-migrating individuals, another more important mechanism explains why active turtles likely cross the Pacific more slowly than the passive ones.

Using the PCT definition of GAL, we observe that the number of individuals reaching the longitude of 140°W indeed peaks at 5-6 years for passive turtles and much later (12-13 years) for active turtles (Fig. 12). In addition, passive turtles with a short PCT prove to suffer massive cold-induced mortality, as previously observed by GAL. Actually, all passive turtles with a PCT shorter than 6 years die in the GAL simulation while a few of them survive in our passive dispersal simulation. This is simply due to the fact that our cold-induced mortality criterion is less stringent than the one used by GAL (i.e. $T_1 < T_{min}$, see Fig. 3).

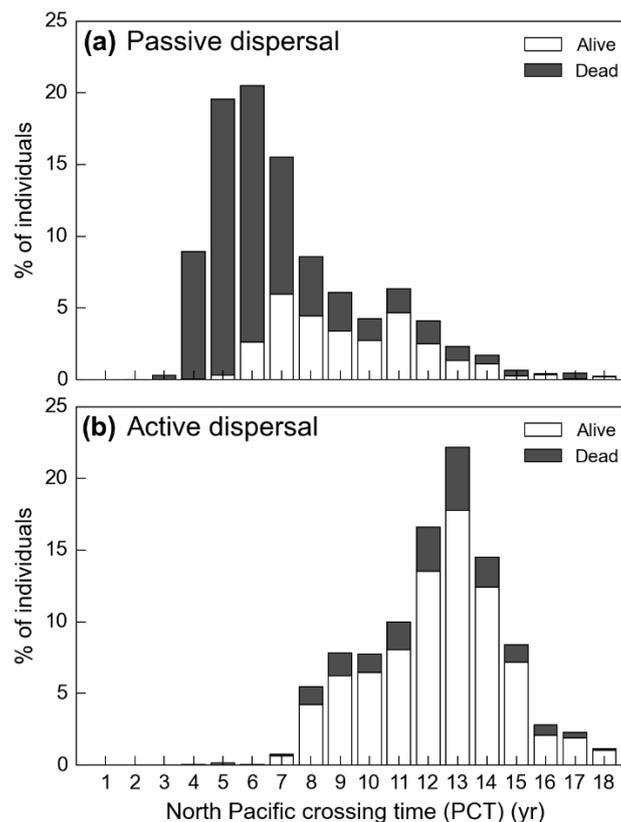


Fig 12. Histogram of the North Pacific crossing times (PCT) for (a) passive and (b) active turtles.

Interestingly also, we observe that about one third of our passive turtles cross the Pacific in more than 6 years and have a significantly lower mortality rate than those with a shorter PCT. On the contrary, the mortality rate of active turtles bears no apparent correlation with the PCT. This difference in the mortality rates is easily understood looking at the speed at which passive and active turtles with different PCT move towards higher latitudes and thus encounter cold waters.

Passive turtles with different PCT display markedly different trajectories (Fig. 13a). Those with the shortest crossing time are clearly Kuroshio individuals: they have the fastest northward progression and hence the highest cold-induced mortality rate. They reach 35°N, the mean latitude of the Kuroshio, within 2 years and then circulate rapidly into this mighty eastward current towards the other side of the Pacific. Passive turtles with a longer crossing time progress more slowly towards North and are thus more cold-resistant when entering cold mid-latitude waters. Their crossing time is longer mostly because they reach 35°N later (and more to the East) than the Kuroshio individuals. They thus encounter weaker eastward currents and therefore take longer to cross the Pacific.

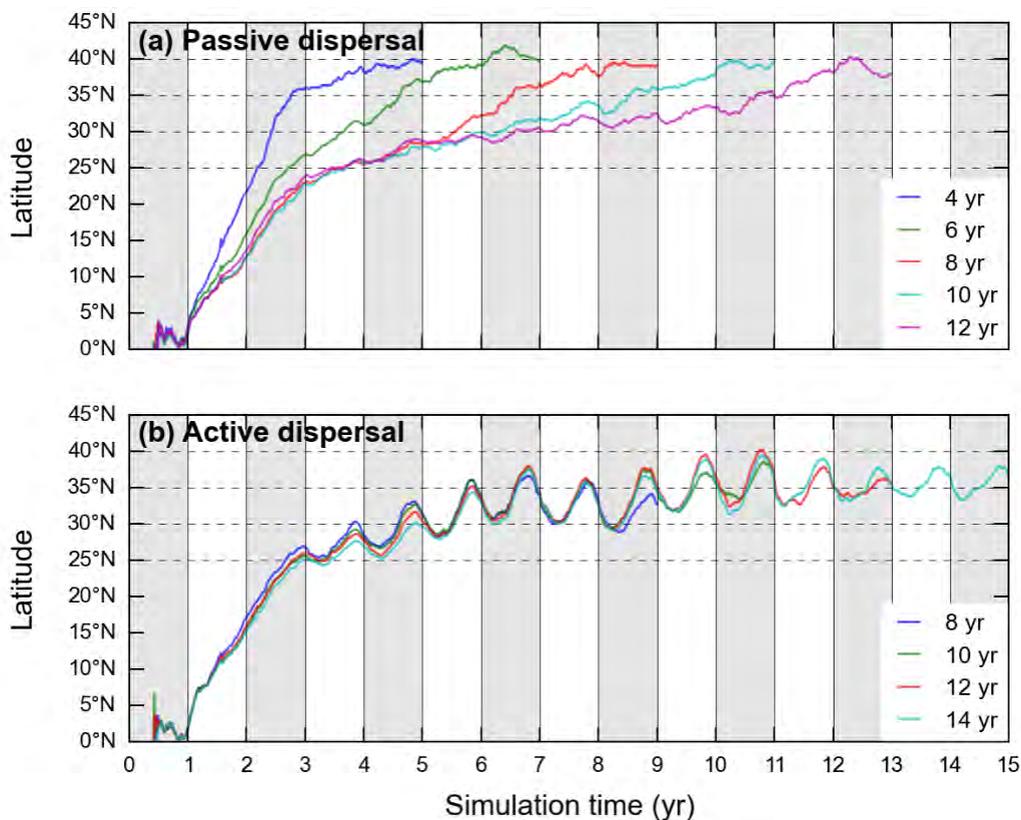


Fig 13. Mean latitude as a function of simulation time for groups of (a) passive and (b) active turtles with the same PCT. A group with a crossing time of N years is actually made of all turtles having a crossing time between N years – 6 months and N years + 6 months.

On the contrary, groups of active turtles with different crossing times prove to have very similar trajectories (Fig. 13b). They thus visit similar latitudes at similar times and accordingly have similar cold-induced mortality rates.

We finally have to explain why the PCT of active turtles is, on average, much longer than that of passive turtles. To do so, let us concentrate on the two most numerous groups: the group of passive turtles with a PCT of 6 years and the group of active turtles with a PCT of 13 years. As the swimming velocities are initially very small, the mean trajectories of the active and passive groups remain close to each other during their two first years of life. At the end of this period, the mean positions of the two groups are close to (25°N, 148°E). From there, both groups have to cover a distance towards East of about 6600 km before reaching 140°W. The passive group does that in 4 years, the active one in 11 years. To cover that distance, the passive group is pushed by currents having a mean zonal (eastward) component $u_c = 0.052$ m/s. As expected, this is almost exactly the speed needed to cover 6600km in 4 years. For the reason explained by GAL, the active group experiences a weaker mean eastward current speed: $u_c = 0.039$ m/s. At such a speed however, this group would cover the distance of 6600 km in 5.4 years and would thus have a PCT of 7.4 years, not 11 years! The missing part of the puzzle is that active turtles actually swim (on average) towards west, at a mean zonal speed $u_s = -0.02$ m/s. Their zonal speed on the ground ($u_g = u_c + u_s$) is thus only 0.019 m/s, which is indeed the speed needed to cover 6600 km in 11 years.

This, possibly surprising, result must be properly interpreted : that active turtles have a mean westward swimming speed of -0.02 m/s does not imply that they permanently swim against the dominant eastward flow. They actually swim faster (daily mean $V_s = 0.42 \pm 0.23$ m/s) but in all directions (Fig 14). The distribution of their heading angles however is clearly skewed towards west so that the resulting mean value of u_s is negative (i.e. westward). The origin of this westward bias in swimming velocities is analyzed in the next section.

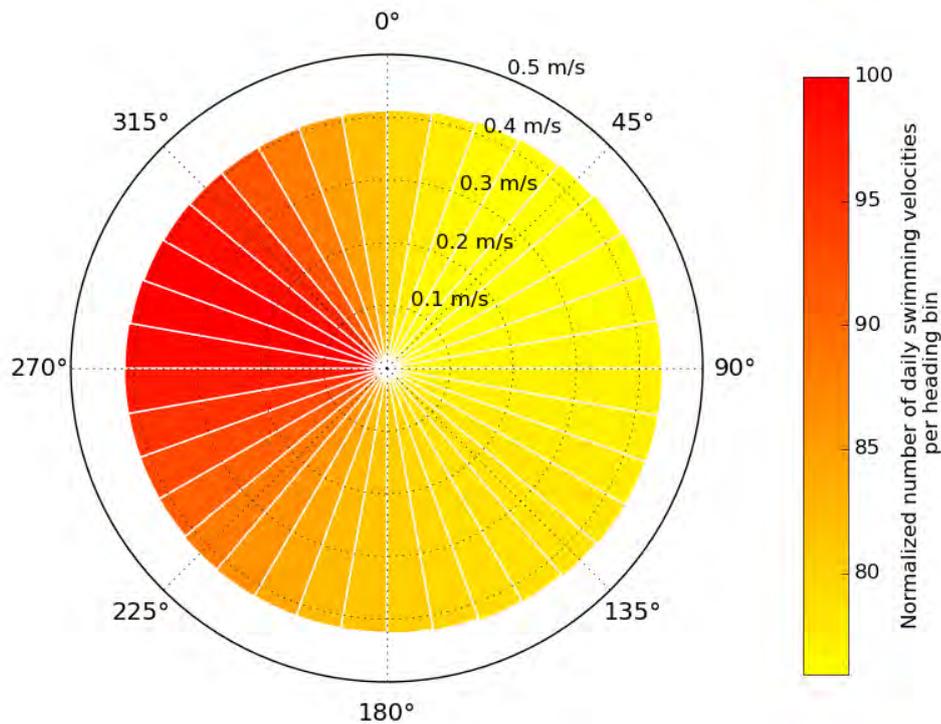


Fig 14. Circular histogram of the daily swimming velocities. This histogram includes the daily swimming velocities of all active turtles found between 120°E and 140°W and north of 25°N. The color in each 10°-wide heading bin reflects the number of daily swimming velocities found in this bin. This number is normalized so that the most populated bin has an index of 100.

Habitat gradients and swimming speeds

Habitat-driven swimming velocities being directed towards more favorable habitats, these velocities shall be westward if better habitats are found to the west. This is indeed the case in the 30-to-40°N latitude band within which active turtles cross the Pacific. Productivity triggered by the highly turbulent Kuroshio extension current is specially high offshore Japan and more generally in the western part of the NPTZ (Figs 7c and 7d). Active turtles crossing the Pacific Ocean thus encounter favorable feeding conditions in the western part of the basin before moving through progressively poorer areas of the central and eastern Pacific. Fig 15a confirms that the foraging habitat suitability index (h_F) is maximum to the west of the basin, decreases steadily through the central and eastern Pacific and finally increases again when active turtles reach the productive California current region. The total habitat suitability index (h) displays similar longitudinal variations as the thermal habitat suitability index (h_T) proves to vary little with longitude, except off California where colder waters induce a decrease in h_T . In agreement with these zonal variations of h and its gradient, the mean value of u_s

remains close to zero in the westernmost part of the basin (Fig 15b). It becomes clearly negative in a broad longitude band between 170°E and 150°W and then comes back to zero near 135°W, before finally changing sign when the zonal habitat gradient also changes sign and leads turtles to swim towards the rich Californian feeding grounds.

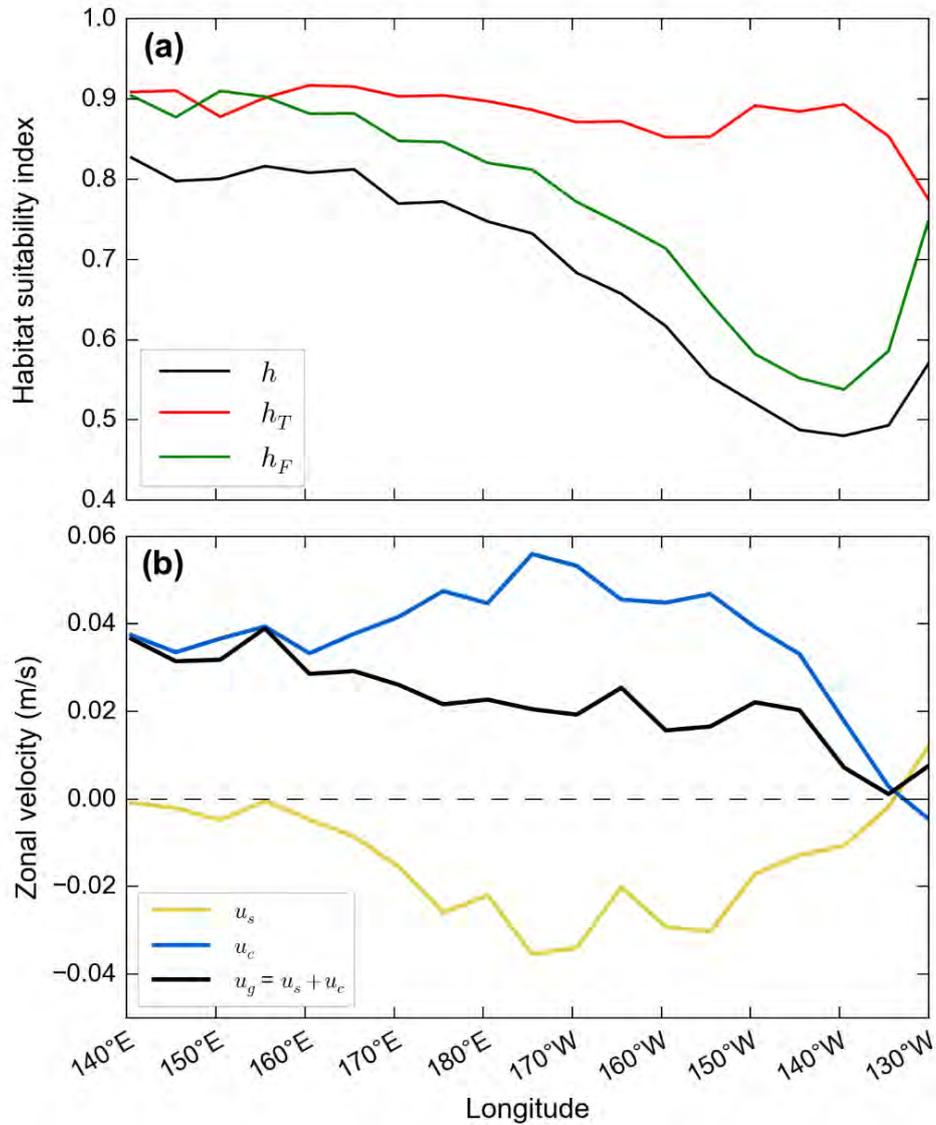


Fig 15. Zonal variations in habitats and speeds. Averaged longitudinal variations of (a) habitat suitability indices (h, h_T, h_F) and (b) zonal speeds (u_s, u_c, u_g) along the trajectories of active turtles crossing the North Pacific.

Spatial density distribution

The spatial density distribution of juvenile sea turtles is a critically needed information to locate high use areas and evaluate risks of interactions with fisheries. A simple way of obtaining density maps from individual tracking experiments is to bin daily positions (or “turtle days”) in regular boxes and then use the number of turtle days per box as an estimate of the turtle density [60,61]. This is actually only a proxy of the turtle density as the number of turtle days per box increases not only with the local density of turtles but also with the residence time of each turtle in the box.

Using the daily positions generated by our passive and active dispersal simulations, the number of turtle days per $1^\circ \times 1^\circ$ boxes is easily computed. Even if the passive and active dispersal patterns are broadly similar (Fig.6), the corresponding density maps are strikingly different (Fig. 16). Pushed by (on average) faster eastward currents and not forced to converge towards favorable habitats, passive turtles disperse widely in the North Pacific and rapidly cross it. Low turtle densities are thus recorded almost everywhere in the basin, except in the easternmost part of the subtropical gyre where the convergence of Ekman currents tend to aggregate passive turtles, just like passive plastic debris [59]. On the contrary, active turtles target favorable habitats and follow them seasonally. They thus gather in the same latitude band in the same season. This latitude band oscillates typically between 25°N and 40°N (see Fig. 13b) so that the turtle density is especially high between these two latitudes. In that latitude band also, the density clearly increases from west to east. The relatively low densities in the western part of the basin are due to the fact that individuals are still widely dispersed in latitude. NECC individuals only progressively reach 25°N , sometimes at longitudes as far east as 170 to 180°E . However, once most individual are gathered in the 25 to 40°N latitude band, the number of turtle days keeps increasing towards East. This is mostly due to the fact the mean zonal velocity on the ground (U_g) decreases nearly steadily towards east (Fig 15b) and causes turtles to stay longer in each longitude box. The density distribution finally changes shape at about 135°W , where the mean swimming speed changes direction and becomes westward. From there active turtles start spreading along the coast of California and Baja California.

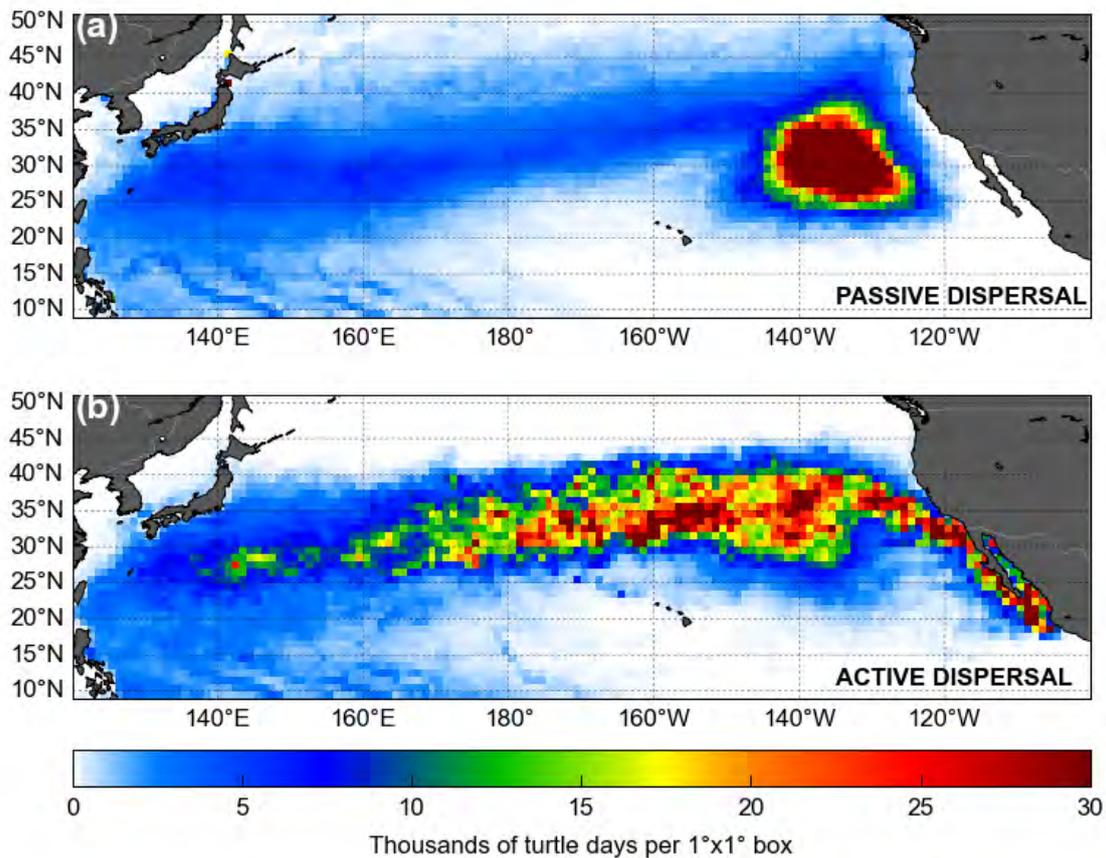


Fig 16. Number of turtle days in 1°x1° boxes for (a) the passive and (b) the active dispersal simulations.

Although no juvenile leatherback tracking data are available to validate the simulated density map, we note that Briscoe et al. [60] recently produced a comparable map for juvenile loggerheads tracked in the North Pacific. Interestingly, their density distribution displays some similarity with ours. In particular, loggerhead trajectories are also concentrated in the 30 to 40°N latitude band and residence times are especially high in the central part of the basin (180°W to 160°W).

Food availability, growth and energy accumulation

As discussed in the previous section, active turtles initiate their crossing of the Pacific in the productive waters found in the western part of the NPTZ. They then transit through the less-productive central and eastern North Pacific before finally entering the rich waters of the California current system. Model results accordingly indicate that the NPP encountered by active turtles during their 3 first years of life is, on average, more than sufficient to meet their daily food requirements, i.e. $NPP > F(a)$ (Fig. 17). During the next 4 year, that is when active

turtles move between 150°W and 180°, NPP is only marginally (seasonally) sufficient. NPP then becomes insufficient to fully meet the food requirements of the individuals crossing the eastern part of the basin. Slower growth and increased starvation-induced mortality is thus expected in this area. Finally, NPP increases markedly as turtles get into the California current region (at about 130°W) where high productivity allows larger/older individuals to fulfil their food requirements. This likely signals the beginning of a period of energy accumulation after which the first reproductive migration might occur. If this was the case, sexual maturity would be reached after about 15 years, the mean time needed for active turtles to reach 130°W.

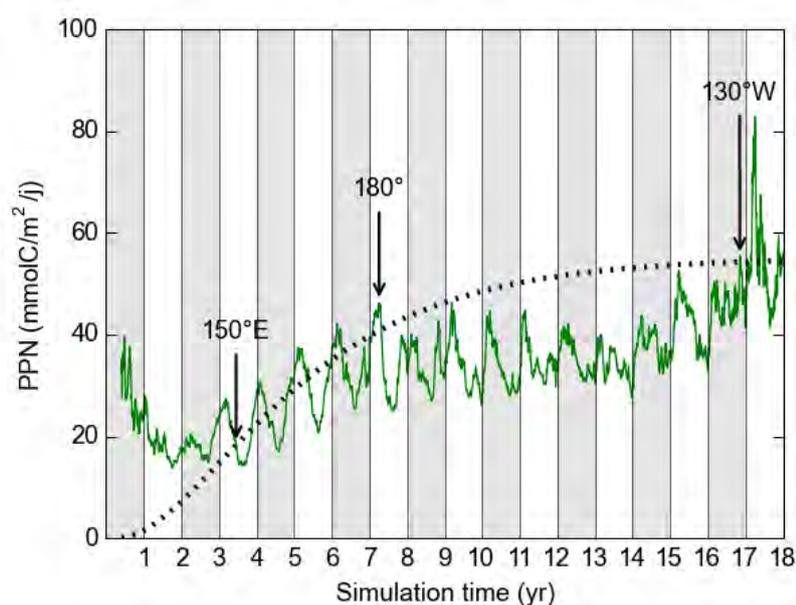


Fig 17. Mean value of the NPP encountered by active turtles crossing the Pacific alive. The food requirement curve $F(a)$ is that of individuals born at the peak of the emergence period, that is on September 15 of the first simulated year. Tags with the mean longitude of the simulated turtles are inserted at various simulation times to establish the link between the position and simulation time.

A similar analysis of the NPP encountered by passive turtles shows that (a) passive turtles which cross the Pacific without encountering lethal temperatures experience generally lower NPP values than active turtles and (b) their food requirements are no longer met after the age of 7. Death through starvation is thus likely. This reinforces the idea that passive dispersal across the North Pacific basin is definitely not a viable hypothesis for juvenile western Pacific leatherbacks.

SUMMARY AND CONCLUSION

This paper introduces STAMM, a new IBM simulating the dispersal of juvenile sea turtles under the combined effects of oceanic currents and habitat-driven movements. The modelling of habitat-driven movements derives from previous fish movement [16] and habitat models [17]. It remains quite simple as information is still scarce concerning juveniles' swimming activity, thermal biology and food requirements. Nevertheless, the first active sea turtle dispersal simulation performed with STAMM yields valuable results concerning the impact of simulated habitat-driven movements on the distribution of juvenile leatherbacks in the North Pacific Ocean. While oceanic currents still appear to be the main factor shaping the dispersal area, habitat-driven movements prove to strongly structure the spatial and temporal distribution of the juveniles within this area.

Quite expectedly, habitat-driven movements lead juveniles to gather in the NPTZ and to undertake seasonal north-south migrations. They swim towards south and warmer waters as winter approaches and come back towards higher latitudes, where food abounds, during spring.

More surprisingly, juveniles in the NPTZ are diagnosed to swim mostly towards west, that is against the prevailing eastward oceanic currents. The western part of the North Pacific being more productive than its central part, these westward habitat-driven movements are generated by the zonal gradient of the feeding habitat. The westward swimming tendency only disappears in the easternmost part of the basin (around 135°W) when juveniles finally get attracted towards the rich waters of the California current ecosystem. This westward swimming activity proves to be the main reason why active turtles cross the Pacific more slowly than the passive ones. This slower crossing scenario is in better agreement with the size distribution of leatherbacks incidentally caught by the Hawaii-based pelagic longline fishery [9].

Swimming velocities not only affect the whole Pacific crossing time but also, and more importantly, the residence time and the spatial distribution of juvenile leatherbacks in different parts of the North Pacific basin. The combination of a mean westward swimming speed with an eastward current speed yields a small mean eastward speed on the ground that steadily decreases from the western to the eastern part of the basin. This speed decrease induces higher residence times in the central and eastern part of the basin so that the zone

with the largest number of simulated turtle days is located in the NPTZ roughly between the dateline and 135°W. This unfortunately is a zone where the Hawaii longline fishery is particularly active [61] and where the risk of incidental catch shall thus be increased.

Interestingly, Briscoe et al [60] recently observed that juvenile loggerheads also display high residency in the Central North Pacific. They envision different hypotheses possibly explaining this increased residence time, including scenarios relying on navigational markers linked to the Earth magnetic field. Although STAMM is tuned here to simulate the movements of leatherback rather than loggerhead turtles, our results suggest that a simple dispersal model forced only by ocean currents, surface temperatures and NPP fields can produce a similar increase of the residence time in the central and eastern North Pacific.

Besides inducing a generally westward swimming activity, the zonal distribution of the feeding habitats also likely induces important variations in individual fitness. While juveniles likely find sufficient food in the Western North Pacific, they probably know harsh times in the central and eastern part of the basin before finally thriving when reaching the rich California current region. They shall accumulate there large amounts of energy and could then initiate their first reproductive migration. Under that hypothesis, the juvenile western Pacific leatherbacks that cross the Pacific shall reach sexual maturity after 15 years, the mean age at which active turtles reach the California current region. This appear to be a reasonable estimate [52].

Last but not least, the comparison of passive and active dispersal simulations shows that habitat-driven movements strongly reduce the risk of cold-induced mortality. The mortality rate reaches 70% in passive turtles but remains below 20 % in active turtles. Simulations also show that cold-induced mortality is more frequent among the juveniles that rapidly circulate into the Kuroshio than among those that first drift into the North Equatorial Counter Current (NECC). The position and strength of the NECC being directly related to El Niño [62], this mechanism might induce marked inter-annual variability in juvenile survival. This shall be further investigated when longer ocean reanalyses, including multiple El Niño/La Niña events will become available.

Acknowledgments

The authors thank Mercator Ocean for providing the GLORYS-1 global ocean reanalysis and the Ariane development team for making the Ariane software freely available. Special thanks to Amaury Dehecq for initializing STAMM software development and to Patrick Lehodey and Inna Senina for numerous enlightening discussions on the modeling of habitat-driven movements.

References

1. Godley B, Blumenthal J, Broderick A, Coyne M, Godfrey M, Hawkes L, et al. Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next? *Endanger Species Res.* 2008;4: 3–22. doi:10.3354/esr00060
2. Seney EE, Higgins BM, Landry, AM. Satellite transmitter attachment techniques for small juvenile sea turtles. *J Exp Mar Biol Ecol.* 2010;384: 61–67. doi:10.1016/j.jembe.2010.01.002
3. Mansfield K, Wyneken J, Rittschof D, Walsh M, Lim C, Richards P. Satellite tag attachment methods for tracking neonate sea turtles. *Mar Ecol Prog Ser.* 2012;457: 181–192. doi:10.3354/meps09485
4. Mansfield KL, Wyneken J, Porter WP, Luo J. First satellite tracks of neonate sea turtles redefine the “lost years” oceanic niche. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2014;281: 20133039–20133039. doi:10.1098/rspb.2013.3039
5. Hamann M, Godfrey M, Seminoff J, Arthur K, Barata P, Bjorndal K, et al. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endanger Species Res.* 2010;11: 245–269. doi:10.3354/esr00279
6. Carr A. *The sea turtle: so excellent a fish.* University of Austin Texas Press. Austin, TX; 1986.
7. Hays G.C., Marsh R. Estimating the age of juvenile loggerhead sea turtles in the North Atlantic. *Can J Zool.* 1997;75: 40–46.
8. Putman NF, Shay TJ, Lohmann KJ. Is the Geographic Distribution of Nesting in the Kemp’s Ridley Turtle Shaped by the Migratory Needs of Offspring? *Integr Comp Biol.* 2010;50: 305–314. doi:10.1093/icb/icq041
9. Gaspar P, Benson S, Dutton P, Réveillère A, Jacob G, Meetoo C, et al. Oceanic dispersal of juvenile leatherback turtles: going beyond passive drift modeling. *Mar Ecol Prog Ser.* 2012;457: 265–284. doi:10.3354/meps09689
10. Scott R, Marsh R, Hays G. Ontogeny of long distance migration. *Ecology.* 2014; 140425082009005. doi:10.1890/13-2164.1
11. Putman NF, Mansfield KL. Direct Evidence of Swimming Demonstrates Active Dispersal in the Sea Turtle “Lost Years.” *Curr Biol.* 2015;25: 1221–1227. doi:10.1016/j.cub.2015.03.014

12. Briscoe DK, Parker DM, Balazs GH, Kurita M, Saito T, Okamoto H, et al. Active dispersal in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) during the “lost years.” *Proc R Soc B Biol Sci.* 2016;283: 20160690. doi:10.1098/rspb.2016.0690
13. Scott R, Marsh R, Hays GC. A little movement orientated to the geomagnetic field makes a big difference in strong flows. *Mar Biol.* 2012;159: 481–488. doi:10.1007/s00227-011-1825-1
14. Putman NF, Verley P, Shay TJ, Lohmann KJ. Simulating transoceanic migrations of young loggerhead sea turtles: merging magnetic navigation behavior with an ocean circulation model. *J Exp Biol.* 2012;215: 1863–1870. doi:10.1242/jeb.067587
15. Putman NF, Scott R, Verley P, Marsh R, Hays GC. Natal site and offshore swimming influence fitness and long-distance ocean transport in young sea turtles. *Mar Biol.* 2012;159: 2117–2126. doi:10.1007/s00227-012-1995-5
16. Faugeras B, Maury O. Modeling fish population movements: from an individual-based representation to an advection–diffusion equation. *J Theor Biol.* 2007;247: 837–848.
17. Lehodey P, Senina I, Murtugudde R. A spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM) – Modeling of tuna and tuna-like populations. *Prog Oceanogr.* 2008;78: 304–318. doi:10.1016/j.pocean.2008.06.004
18. Abecassis M, Senina I, Lehodey P, Gaspar P, Parker D, Balazs G, et al. A Model of Loggerhead Sea Turtle (*Caretta caretta*) Habitat and Movement in the Oceanic North Pacific. Hays GC, editor. *PLoS ONE.* 2013;8: e73274. doi:10.1371/journal.pone.0073274
19. Fisher N.I. *Statistical analysis of circular data.* Cambridge University Press. 1993.
20. Videler JJ, Nolet BA. Cost of swimming measured at optimum speed: scale effects, differences between swimming styles, taxonomic groups and submerged and surface swimming. *Comp Biochem Physiol A.* 1990;97: 91–99.
21. Bostrom BL, Jones DR. Exercise warms adult leatherback turtles. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol.* 2007;147: 323–331. doi:10.1016/j.cbpa.2006.10.032
22. Wallace BP, Jones TT. What makes marine turtles go: A review of metabolic rates and their consequences. *J Exp Mar Biol Ecol.* 2008;356: 8–24. doi:10.1016/j.jembe.2007.12.023
23. Jones TT, Hastings MD, Bostrom BL, Pauly D, Jones DR. Growth of captive leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, with inferences on growth in the wild: Implications for population decline and recovery. *J Exp Mar Biol Ecol.* 2011;399: 84–92. doi:10.1016/j.jembe.2011.01.007
24. Bennett, A.F. The energetics of reptilian activity. *Biology of the reptilia.* Academic Press. New York: Gans, C., Pough F.H.; 1982. pp. 155–199.
25. Southwood AL, Andrews RD, Paladino FV, Jones DR. Effects of diving and swimming behavior on body temperatures of Pacific leatherback turtles in tropical seas. *Physiol Biochem Zool.* 2005;78: 285–297.

26. Fossette S, Corbel H, Gaspar P, Le Maho Y, Georges J. An alternative technique for the long-term satellite tracking of leatherback turtles. *Endanger Species Res.* 2008;4: 33–41. doi:10.3354/esr00039
27. Eckert, S.A. Swim speed and movement patterns of gravid leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) at St Croix, US Virgin Islands. *J Exp Biol.* 2002;205: 3689–3697.
28. James MC, Mrosovsky N. Body temperatures of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Can J Zool.* 2004;82: 1302–1306. doi:10.1139/z04-110
29. Casey JP, James MC, Williard AS. Behavioral and metabolic contributions to thermoregulation in freely swimming leatherback turtles at high latitudes. *J Exp Biol.* 2014;217: 2331–2337. doi:10.1242/jeb.100347
30. Casey J, Garner J, Garner S, Williard AS. Diel foraging behavior of gravid leatherback sea turtles in deep waters of the Caribbean Sea. *J Exp Biol.* 2010;213: 3961–3971. doi:10.1242/jeb.048611
31. Hughes GR. The sea turtles of south-east africa - status morphology and distributions. 1974.
32. Soslau G, Wallace B, Vicente C, Goldenberg SJ, Tupis T, Spotila J, et al. Comparison of functional aspects of the coagulation cascade in human and sea turtle plasmas. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol.* 2004;138: 399–406. doi:10.1016/j.cbpc.2004.05.004
33. Eckert K., Wallace BP, Frazier JG, Eckert SA, Pritchard PCH. Synopsis of the biological data on the leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*). US Dept Inter Fish Wildl Serv Biol Tech Publ. 2012;BTP-R4015-2012: 158.
34. Lutcavage ME, Bushnell PG, Jones DR. Oxygen stores and aerobic metabolism in the leatherback sea turtle. *Can J Zool.* 1992;70: 348–351.
35. Paladino FV, Spotila JR, O'Connor MP, Gatten REJ. Respiratory physiology of adult leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) while nesting on land. *Chelonian Conserv Biol.* 1996;2: 223–229.
36. Burns TJ, McCafferty DJ, Kennedy MW. Core and body surface temperatures of nesting leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *J Therm Biol.* 2015;51: 15–22. doi:10.1016/j.jtherbio.2015.03.001
37. Drake DL, Spotila JR. Thermal tolerances and timing of sea turtle hatchling emergence. Orlando, FL; 2000. p. 174.
38. Spotila, J.R., O'Connor, M.P., Paladino, F.V. Thermal biology. *The biology of sea turtles.* CRC Press. Lutz, P.L and Musick, J.L.; pp. 297–314.
39. Paladino FV, O'Connor MP, Spotila JR. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature.* 1990;344: 858–860.

40. Bostrom BL, Jones TT, Hastings M, Jones DR. Behaviour and Physiology: The Thermal Strategy of Leatherback Turtles. Halsey LG, editor. PLoS ONE. 2010;5: e13925. doi:10.1371/journal.pone.0013925
41. Peterson CC, Nagy KA, Diamond J. Sustained metabolic scope. Proc Natl Acad Sci. 1990;87: 2324–2328.
42. Saba VS, Shillinger GL, Swithenbank AM, Block BA, Spotila JR, Musick JA, et al. An oceanographic context for the foraging ecology of eastern Pacific leatherback turtles: Consequences of ENSO. Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap. 2008;55: 646–660. doi:10.1016/j.dsr.2008.02.006
43. Jones TT, Bostrom BL, Hastings MD, Van Houtan KS, Pauly D, Jones DR. Resource Requirements of the Pacific Leatherback Turtle Population. Reina R, editor. PLoS ONE. 2012;7: e45447. doi:10.1371/journal.pone.0045447
44. Saba VS, Friedrichs MAM, Antoine D, Armstrong RA, Asanuma I, Behrenfeld MJ, et al. An evaluation of ocean color model estimates of marine primary productivity in coastal and pelagic regions across the globe. Biogeosciences. 2011;8: 489–503. doi:10.5194/bg-8-489-2011
45. Saba VS, Spotila JR, Chavez FP, Musick JA. Bottom-up and climatic forcing on the worldwide population of leatherback turtles. Ecology. 2008;89: 1414–1427. doi:10.1890/07-0364.1
46. Dutton PH, Hitipeuw C, Zein M, Benson SR, Petro G, Pita J, et al. Status and genetic structure of nesting populations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in the western Pacific. Chelonian Conserv Biol. 2007;6: 47–53.
47. Ferry N, Parent L, Garric G, Barnier B, Jourdain NC, Mercator Ocean Team. Mercator global eddy permitting ocean reanalysis GLORYS1V1: Description and results. Mercat Ocean Q Newsl. 2010;36: 15–27.
48. Scott RB, Ferry N, Drévillon M, Barron CN, Jourdain NC, Lellouche J-M, et al. Estimates of surface drifter trajectories in the equatorial Atlantic: a multi-model ensemble approach. Ocean Dyn. 2012;62: 1091–1109. doi:10.1007/s10236-012-0548-2
49. Blanke B, Raynaud S. Kinematics of the Pacific Equatorial Undercurrent: An Eulerian and Lagrangian Approach from GCM Results. J Phys Oceanogr. 1997;27: 1038–1053. doi:10.1175/1520-0485(1997)027<1038:KOTPEU>2.0.CO;2
50. Hitipeuw C, Dutton PH, Benson S, Thebu J, Bakarbesy J. Population status and internesting movement of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, nesting on the northwest coast of Papua, Indonesia. Chelonian Conserv Biol. 2007;6: 28–36.
51. Behrenfeld MJ, Falkowski PG. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. Limnol Oceanogr. 1997;42: 1–20.
52. Avens L, Taylor J, Goshe L, Jones T, Hastings M. Use of skeletochronological analysis to estimate the age of leatherback sea turtles *Dermochelys coriacea* in the western North Atlantic. Endanger Species Res. 2009;8: 165–177. doi:10.3354/esr00202

53. Putman NF, Mansfield KL, He R, Shaver DJ, Verley P. Predicting the distribution of oceanic-stage Kemp's ridley sea turtles. *Biol Lett.* 2013;9: 20130345–20130345. doi:10.1098/rsbl.2013.0345
54. Polovina JJ, Kobayashi DR, Parker DM, Seki MP, Balazs GH. Turtles on the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts, spanning longline fishing grounds in the central North Pacific, 1997–1998. *Fish Oceanogr.* 2000;9: 71–82.
55. Polovina JJ, Balazs GH, Howell EA, Parker DM, Seki MP, Dutton PH. Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fish Oceanogr.* 2004;13: 36–51.
56. Mansfield KL, Saba VS, Keinath JA, Musick JA. Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic. *Mar Biol.* 2009;156: 2555–2570. doi:10.1007/s00227-009-1279-x
57. James MC, Andrea Ottensmeyer C, Myers RA. Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters: new directions for conservation: Leatherback movements and conservation. *Ecol Lett.* 2005;8: 195–201. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00710.x
58. Benson SR, Eguchi T, Foley DG, Forney KA, Bailey H, Hitipeuw C, et al. Large-scale movements and high-use areas of western Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Ecosphere.* 2011;2: art84. doi:10.1890/ES11-00053.1
59. Maximenko N, Hafner J, Niiler P. Pathways of marine debris derived from trajectories of Lagrangian drifters. *Mar Pollut Bull.* 2012;65: 51–62. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.04.016
60. Briscoe DK, Parker DM, Bograd S, Hazen E, Scales K, Balazs GH, et al. Multi-year tracking reveals extensive pelagic phase of juvenile loggerhead sea turtles in the North Pacific. *Mov Ecol.* 2016;4. doi:10.1186/s40462-016-0087-4
61. Howell E, Kobayashi D, Parker D, Balazs G, Polovina J. TurtleWatch: a tool to aid in the bycatch reduction of loggerhead turtles *Caretta caretta* in the Hawaii-based pelagic longline fishery. *Endanger Species Res.* 2008;5: 267–278. doi:10.3354/esr00096
62. Zhao J, Li Y, Wang F. Dynamical responses of the west Pacific North Equatorial Countercurrent (NECC) system to El Niño events. *J Geophys Res Oceans.* 2013;118: 2828–2844. doi:10.1002/jgrc.20196

Supporting information

S1 Fig. Animated 18-year-long dispersal of passive leatherbacks in the North Pacific Ocean. Individuals are released offshore Jamursba-Medi nesting beach (white dot on the map). Their positions (blue dots) are displayed at 10-day intervals. Dots turn black when cold-induced death occurs.

S2 Fig. Animated 18-year-long dispersal of active leatherback and maps of habitat suitability index (h) in the North Pacific Ocean. Individuals are released offshore Jamursba-Medi nesting beach (white dot on the map). Their positions (blue dots) are displayed at 10-day intervals. Dots turn black when cold-induced death occurs.

Tableau 2 : Récapitulatif des relations générales de STAMM.

Relation	Expression	Source
- MODELE DE MOUVEMENT -		
Equation du mouvement	$V_s = V_m(1-h) \mathbf{d}$	<p>V_s : vitesse de nage</p> <p>V_m : vitesse maximale soutenable</p> <p>h : indice de favorabilité de l'habitat</p> <p>\mathbf{d} : vecteur unitaire de la direction de nage</p>
Vitesse max. soutenable	$V_m = v_0 L^{\frac{bc-2}{3}}$	<p>v_0 : paramètre de calibration</p> <p>b : exposant reliant le TMR et le poids</p> <p>c : exposant reliant la taille et le poids</p>
Direction	$\mathbf{d} = (\sin \theta, \cos \theta)$	θ : cap de la nage (relatif au nord)
Cap de la nage	$\theta = \text{vonMises}(\mu, \kappa)$	<p>μ : cap moyen du mouvement</p> <p>κ : paramètre de concentration</p>
Cap moyen	$\mu = \theta_{\nabla h}$	$\theta_{\nabla h}$: direction du gradient de h
Paramètre de concentration	$\kappa = \alpha \ \nabla h\ $	<p>α : facteur de calibration de la concentration</p> <p>$\ \nabla h\$: norme du gradient de h</p>
Facteur de calibration de la concentration	$\alpha = 4/\ \nabla h_m\ $	$\ \nabla h_m\ $: médiane de la norme des gradients
- MODELE D'HABITAT -		
Indice de favorabilité de l'habitat	$h = h_F h_T$	<p>h_T : indice de favorabilité de l'habitat thermique</p> <p>h_F : indice de favorabilité de l'habitat alimentaire</p>
Indice de favorabilité de l'habitat thermique	$h_T = e^{-2\left(\frac{T_w - T_2}{T_2 - T_1}\right)^2} \text{ si } T_w < T_2$ $= 1 \text{ si } T_2 \leq T_w \leq T_3$ $= e^{-2\left(\frac{T_w - T_3}{T_4 - T_3}\right)^2} \text{ si } T_w > T_3$	<p>T_w : Température de l'eau</p> <p>T_1 : Température viable la plus basse</p> <p>T_2 : Température optimale la plus basse</p> <p>T_3 : Température optimale la plus élevée</p> <p>T_4 : Température viable la plus élevée</p>
Indice de favorabilité de l'habitat alimentaire	$h_F = \min\left(1, \frac{PPN}{P_0 F_0}\right)$	<p>PPN : Production primaire nette (proxy de la densité de proies)</p> <p>P_0 : facteur de calibration (de la dimension du champ de proie utilisé)</p> <p>F_0 : taux de consommation journalier adimensionnel</p>

Tableau 3 : Récapitulatif des relations utilisées pour l'application de STAMM à la tortue luth du Pacifique Ouest.

Relation	Expression	Source
- RELATIONS ALLOMETRIQUES -		
Croissance	$L(a) = 1.43 [1 - e^{-0.226(a+0.17)}]$	Jones et al. (2011)
Exposant taille – poids	$c = 2.86$	Jones et al. (2011)
Taille - poids	$M = 112.31 L^{2.86}$	Jones et al. (2011)
Exposant TMR - poids	$c = 0.831$	Wallace & Jones (2008)
TMR - poids	$TMR \propto M^{0.831}$	Wallace & Jones (2008)
- MODELE DE MOUVEMENT -		
Vitesse max. soutenable	$V_m = 1.2 L^{0.126}$	Estimé
Facteur de calibration de la concentration	$\alpha = 3 \cdot 10^6$	Estimé
- MODELE D'HABITAT -		
Habitat thermique	$T_1 = 24 - 0.21 M^{0.5}$ $T_2 = 24 - 1.05 M^{0.5}$ $T_3 : \text{Non défini}$ $T_4 : \text{Non défini}$	Bostrom et al. (2010)
Habitat alimentaire	$F_0(a) = 0.094 \frac{e^{-0.299(a+0.17)} (1 - e^{-0.299(a+0.17)})^{1.86}}{1 - (1 - e^{-0.299(a+0.17)})^{0.094}}$ $P_0 = 55 \text{ mmolC/m}^2/\text{j}$	Jones et al. (2012) Estimé

CHAPITRE III

La tortue luth de l'Atlantique Nord-Ouest

1. Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que l'ajout d'une vitesse de nage motivée par la recherche d'habitats favorables permettait d'obtenir une simulation de la dispersion des juvéniles de tortues luths du Pacifique Ouest plus conforme aux observations que la dispersion simulée par un simple modèle de dérive passive.

L'ajout de cette composante de nage active induit notamment trois comportements importants qui sont absents des simulations de dérive passive :

- 1) **Des migrations saisonnières en latitude** qui permettent de limiter fortement la mortalité par hypothermie (en hiver) et d'accéder à une nourriture plus abondante (en été). Ce comportement était attendu. Il est communément observé chez les tortues marines (Musick & Limpus, 1997).
- 2) **Un mouvement de nage simulé dirigé, en moyenne, vers l'ouest dans le centre et l'est de la zone de convergence du Pacifique Nord (NPTZ, voir Chapitre II, p80).** Ce mouvement est induit par le gradient de favorabilité observé entre les habitats productifs de bord Ouest et les zones plus pauvres du centre et de l'est du bassin. Cette nage vers l'ouest augmente notablement le temps de résidence dans ces zones et donc, in fine, le temps de traversée du Pacifique. Ce comportement est plus inattendu même si, dans cette même zone de convergence du nord du Pacifique, sont observés chez les tortues caouannes océaniques des épisodes de nage vers l'ouest, et une augmentation du temps de résidence dans les mêmes zones que les tortues simulées (Polovina et al., 2000 ; Briscoe et al., 2016).
- 3) A l'issue de la traversée du Pacifique, une **concentration des tortues actives sur le bord Est** du bassin dans les eaux riches du grand écosystème marin lié au courant de Californie. Les tortues passives, par contre, n'accèdent pas à ces zones productives et recirculent plus au large dans un vaste secteur du Pacifique Est où s'accumulent également les déchets plastiques (Maximenko et al., 2012 ; Eriksen et al., 2014).

Ces comportements sont clairement liés à la variabilité saisonnière de l'habitat thermique et à la structuration est-ouest de l'habitat de nourrissage à l'échelle du bassin. Ces phénomènes de grande échelle spatiale et temporelle sont présents dans la plupart des bassins océaniques et il serait donc intéressant de déterminer s'ils affectent de la même manière la dispersion des juvéniles de tortues marines dans d'autres bassins océaniques.

Nous abordons dans ce chapitre la dispersion active des tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest. Outre la comparaison de l'impact de la nage active dans deux bassins différents, l'étude de la dispersion des juvéniles de tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest est intéressante à plusieurs titres :

- La population de tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest est sans doute la plus étudiée au monde. Les plages de ponte font l'objet d'un suivi régulier et ancien, le plus complet étant probablement celui de la plage d'Awala-Yalimapo (Guyane Française) qui a débuté il y a plus de 40 ans (Girondot et al., 2007). En outre, plus d'une centaine de tortues adultes (principalement des femelles reproductrices) ont été suivies par satellite (e.g. Fossette et al., 2014), révélant ainsi leurs schémas migratoires inter- et post-ponte. Il n'existe par contre aucune étude spécifique consacrée aux juvéniles, pas même une simulation de dérive passive. Aborder la question de la dispersion des juvéniles de cette population présente donc un intérêt majeur.
- Contrairement à la population du Pacifique Ouest, cette population est en expansion (IUCN, 2013). Est-il possible, au travers de nos simulations de mettre en évidence des facteurs susceptibles d'expliquer, ne serait-ce que partiellement, les raisons du succès de cette population ?
- Contrairement au bord Est du Pacifique Nord où l'on n'observe que des individus de grande taille (Benson et al., 2011), des individus nettement plus petits sont observés dans l'Atlantique Nord-Est, en particulier dans le golfe de Gascogne (Dell'Amico, com. perso.), au large du Portugal (Nicolau et al., 2016), en Mauritanie (Coelho et al., 2015) et en Méditerranée (Casale et al., 2003). Cela peut-il être expliqué par notre modèle de dispersion active ?

2. Les tortues luths dans l'océan Atlantique

2.1. Abondance et structure des populations

L'océan Atlantique fait aujourd'hui figure de dernier bastion pour *D. coriacea* puisqu'il regrouperait près de **70% de l'effectif global** de tortues luths adultes (Troëng et al., 2004). L'Atlantique compte **trois populations** de tortues luths génétiquement distinctes les unes des autres (Dutton et al., 2013) :

- La **population de l'Atlantique Est** nidifie principalement dans le golfe de Guinée (Fretey et al., 2007 ; Witt et al., 2009) mais des pontes sont observées jusqu'en Mauritanie au nord et en Angola au sud (Fretey et al., 2007). Cette population de tortues luths compterait entre **15 000 et 41 000 femelles reproductrices** ce qui en ferait la plus importante du monde (Witt et al., 2009). Cependant, l'évolution à long terme de cette population est encore mal connue (Fossette et al., 2008) et son statut conservatoire n'est pas encore fixé par manque de données (Tiwari et al., 2013c). Quelques femelles adultes de cette population ont été suivies par satellite. Leurs trajectoires montrent qu'elles migrent et s'alimentent dans tout l'Atlantique Sud (López-Mendilaharsu et al., 2009 ; Witt et al., 2011). A ce jour, aucune migration n'a été observée jusque dans l'Atlantique Nord.
- La **population de l'Atlantique Sud-Ouest** se reproduit dans le sud du Brésil (Etat d'Espírito Santo) (Thomé et al., 2007). Elle est considérée comme en danger critique d'extinction en raison de sa taille très réduite : **moins de 50 individus reproducteurs** d'après Tiwari et al. (2013b). En l'absence de suivi satellitaire, les migrations des tortues de cette population sont encore inconnues.
- La **population de l'Atlantique Nord-Ouest** nidifie de la Guyane Française (Girondot et al., 2007 ; Fossette et al., 2008) jusque dans le sud des Etats Unis (Rabon Jr et al., 2003 ; Stewart et al., 2011) en passant par l'Amérique Centrale (Leslie et al., 1996 ; Chacón-Chaverri & Eckert, 2007 ; Ordoñez et al., 2007 ; Patino-Martinez et al., 2008) et les Caraïbes (Boulon Jr et al., 1996 ; Dutton et al., 2005 ; Eckert et al., 2013). La plupart des principaux sites de ponte sont suivis depuis plus de 10 ans. Grâce à ces longues séries temporelles, la dynamique démographique de cette population est bien connue. On estime à 20 % l'accroissement du nombre de reproducteurs au cours des 50

dernières années (Tiwari et al., 2013d). La population d'Atlantique Nord-Ouest compterait aujourd'hui environ **24 000 femelles reproductrices** (Tiwari et al., 2013d). L'IUCN considère la situation de cette population comme « peu préoccupante ». Les suivis par satellite ont montré que les tortues d'Atlantique Nord-Ouest migraient généralement dans tout l'**Atlantique Nord** pour se nourrir (Eckert, 2006 ; Fossette et al., 2014). A ce jour, aucune migration transéquatoriale en direction de l'Atlantique Sud n'a été observée.

2.2. La population de l'Atlantique Nord-Ouest

On peut distinguer quatre sites de reproduction majeurs pour la population d'Atlantique Nord-Ouest (Tableau 4).

Tableau 4 : Pontes annuelles au niveau des 4 sites de reproduction principaux du nord-ouest de l'Atlantique. Adapté de M. Girondot dans *The Leatherback Turtle* (Spotila & Tomillo, 2015)

Site	Nombre de nids/an	Référence
Costa Rica et Nord Panama	5 759 – 12 893	Troëng et al. (2004)
Colombie et Sud-Est Panama	5 689 – 6 470	Patino-Martinez et al. (2008)
Guyane Française et Suriname	13 291 – 63 294	Girondot et al. (2007)
Trinidad et Tobago	>7 000	Eckert et al. (2013) ; SOST (2014)

Depuis le début des années 2000 de nombreux suivis par télémétrie satellitaire (n >100) ont montré que les tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest suivaient des routes migratoires très diverses (Hays et al., 2006 ; Fossette et al., 2010b) et utilisaient une grande variété de sites d'alimentation dispersés à travers tout l'Atlantique Nord (Eckert, 2006 ; James et al., 2005 ; Fossette et al., 2014) :

- Le **plateau continental nord-américain**, depuis les côtes de Floride (25°N, Etats-Unis) jusqu'à l'île de Terre Neuve (48°N, Canada) (James et al., 2005 ; Fossette et al., 2010b ; Dodge et al., 2014 ; Chambault et al., 2017). La région de l'embouchure du Saint Laurent en particulier est un site majeur où les tortues luths viennent profiter, du

début de l'été jusqu'à la fin de l'automne, de l'abondance exceptionnelle de méduses (James et al., 2005 ; James et al., 2006).

- **Les habitats océaniques de l'Atlantique Nord tempéré** (entre 30°N-50°N), notamment le système du Gulf Stream (80°O - 45°O) (Chambault et al., 2017) et la grande région autour de l'archipel des Açores (45°O - 20°O) (Fossette et al., 2010b). Les tortues luths y exploitent des fronts océaniques où la productivité biologique est renforcée, mais également de nombreuses structures tourbillonnaires méso-échelle qui sont connues pour agréger de grandes quantités de proies zooplanctoniques (Labat et al., 2009) et micronectoniques (Sabarros et al., 2009).
- **Le golfe du Mexique.** Longtemps considérée uniquement comme une zone de transit, cette région serait aussi une zone d'alimentation, en particulier pour les tortues nidifiant en Amérique Centrale (Evans et al., 2008). Celles-ci s'y nourriraient tout au long de l'année sur des habitats aussi bien côtiers que pélagiques.
- **Le bord Est du bassin Atlantique.** Les tortues luths viennent s'alimenter le long des côtes d'Europe Occidentale (golfe de Gascogne, mer Celtique, côtes portugaises) (Doyle et al., 2008 ; Fossette et al., 2010a) et d'Afrique de l'Ouest (côtes mauritaniennes et archipel du Cap Vert) (Eckert et al., 2006 ; Fossette et al., 2010b). Elles y trouvent des eaux très productives notamment au large du Portugal et de la Mauritanie où le régime des vents induit d'importantes remontées d'eau profonde froide très riche en nutriments (phénomène d'*upwelling*) (Coste et al., 1986 ; Carr & Kearns, 2003). Les tortues s'aventurent également près des côtes dans des secteurs comme les pertuis charentais (Mornière & Dell'Amico, 2011) où la décharge des fleuves ainsi que les conditions hydrologiques favorisent la présence de grandes concentrations de méduses (Zaldua-Mendizabal et al., 2013).

2.3. Les plages de Guyane : point de départ des simulations

Comme le montre le Tableau 4 le site de ponte de Guyane Française-Suriname (abrévié GF-S par la suite) est le plus important pour la population d'Atlantique Nord-Ouest. Il a même longtemps été considéré comme le plus important du monde avant que celui du Gabon ne soit entièrement découvert et évalué (Fretey et al., 2007 ; Witt et al., 2009). Le site GF-S concentre chaque année entre 40 et 70% du total des nids déposés annuellement par

l'ensemble de la population de l'Atlantique Nord-Ouest. Entre 1967 et 2002, malgré une importante variabilité interannuelle, le nombre moyen de nids déposés chaque année est resté stable autour de 20 000 à 30 000 (Girondot et al., 2007).

Le site de ponte GF-S comprend 6 grands groupes de plages de sable hautement dynamiques réparties sur environ 600 km de côtes entre les fleuves Suriname au nord et Oyapock au sud (Fossette et al., 2008). Toutes ses plages sont aujourd'hui protégées au sein de réserves naturelles ou d'aires de gestion à usages multiples (Figure 10, Fossette et al., 2008). L'accessibilité à ces plages de ponte des tortues peut varier d'une année sur l'autre car, sous l'influence du courant des Guyanes, des bancs de sédiment peuvent apparaître (ou disparaître) très rapidement dans la bande côtière (Schulz, 1975 ; Marchand, 2003). La **saison de ponte** principale s'étend **du mois de mars au mois d'août avec un pic en mai/juin** (Chevalier et al., 1999).

Au sein du site de ponte GF-S, c'est sans conteste la plage d'**Awala-Yalimapo** qui a été la plus étudiée. Située au bord du fleuve Maroni, à la frontière avec le Suriname, la plage d'Awala-Yalimapo est surveillée depuis près de 40 ans. Ceci constitue l'un des plus anciens suivis de population de tortues marines au monde. La démographie des tortues luths y décline depuis 1992 (Chevalier & Girondot, 2000) au profit notamment de plages devenues accessibles récemment dans la région de Cayenne dans l'est de la Guyane (Fossette et al., 2008). Malgré cela, Awala-Yalimapo reste une plage importante et représentative du site GF-S. Entre 2001 et 2015 il y a été recensé 3 740 nid/an en moyenne ce qui représente entre 10% et 15% des pontes du site de GF-S (RTMG, 2014, <https://www.tortuesmarinesguyane.com/pna-2014-2023>). Elle constituera donc pour cette population le point de départ de nos simulations de dispersion de juvéniles.

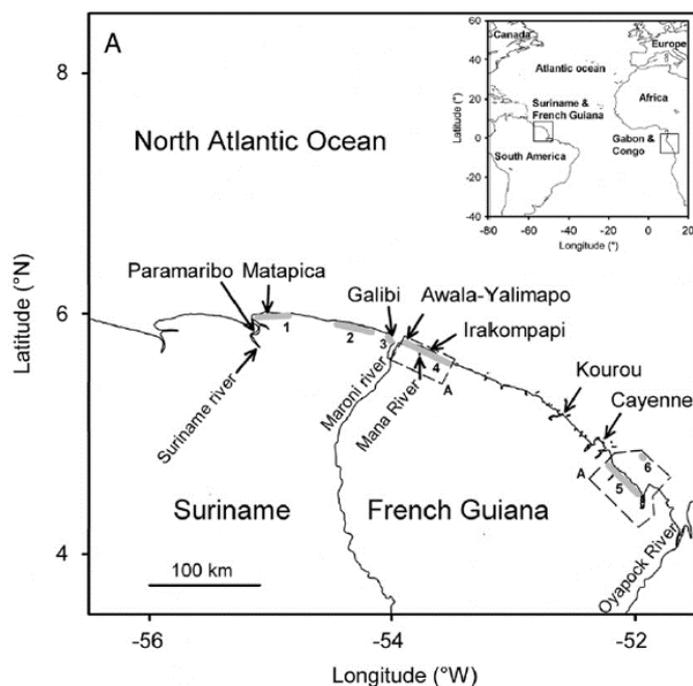


Figure 10 : Carte du site de pont de Guyane Française et du Suriname. Les lignes grises épaisses représentent les six groupes de plages de pont chacun associé à une réserve naturelle ou à une aire de gestion : (1) Zone de Gestion à Utilisation Multiples de Matapica ; (2) Réserve Naturelle de Wia-Wia ; (3) Réserve Naturelle de Galibi ; (4) Réserve Naturelle d’Amana ; (5) Réserve Naturelle du Marais de Kaw-Roura et (6) Réserve Naturelle de l’île du Grand Connétable. Les pointillés noirs délimitent le Parc Régional de Guyane Française. *Extrait de Fossette et al. (2008).*

3. Matériel et méthodes

3.1. Forçages

Nos simulations de dispersion ont été réalisées avec les mêmes champs de forçages que ceux utilisés au chapitre précédent. Ils sont résumés dans le tableau suivant :

Tableau 5 : Champs de forçages utilisés.

Variable	Résolution spatiale	Résolution temporelle	Période	Type	Source
Courant	0.25°	1 jour	2002-2008	Modèle (GLORYS-1)	mercator-ocean.fr
Température	0.25°	1 jour	2002-2008	Modèle (GLORYS-1)	mercator-ocean.fr
Production Primaire Nette (PPN)	0.25°	1 jour	2002-2016	Obs. satellitaires (MODIS)	science.oregonstate.edu /ocean.productivity/

3.2. Zone et période de lâcher

Le point de départ des tortues simulées se trouve au large de la plage d'Awala-Yalimapo (5.7°N ; 53.9°O) (Figure 10). Le lâcher des particules a été réalisé selon les règles suivantes. A savoir :

- La zone de lâcher est un rectangle dont la largeur correspond à l'étendue de la plage de ponte et qui s'étend de 30 à 50 km au large des côtes. Les positions de départ des individus simulés y sont réparties uniformément (Figure 11a).
- Le nombre de particules relâchées quotidiennement suit une loi normale tronquée qui reproduit la distribution temporelle des pontes avec 60 jours de retard pour tenir compte du délai d'incubation des œufs. La saison de ponte à Awala-Yalimapo s'étend de mi-mars à mi-août avec un pic entre fin mai et début juin. Les nouveau-nés simulés ont donc été lâchés entre le 15 mai et le 15 Octobre, le pic des émergences se situant à la fin du mois de juillet (Figure 11b).
- Pour les deux expériences de référence (voir section suivante), **5 000 nouveau-nés simulés** ont été relâchés durant la saison des naissances de l'année 2002.

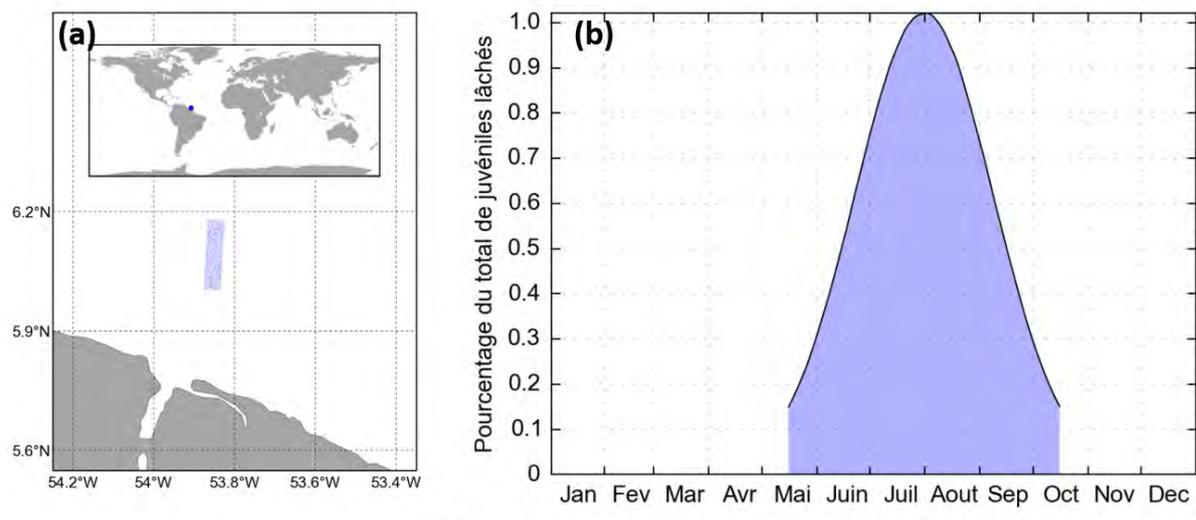


Figure 11 : Zone (a) et période (b) de lâcher des juvéniles simulés au large d'Awala-Yalimapo

3.3. Calibration du modèle pour la population d'Atlantique Nord-Ouest

Seuls deux paramètres de STAMM, P_0 et α , ont dû être réajustés au cas des tortues luths d'Atlantique Nord-Ouest car ils dépendent des conditions environnementales du bassin de dispersion. Pour rappel, P_0 est la valeur seuil de la PPN au-dessus de laquelle l'indice de favorabilité de l'habitat en nourriture $h_F = 1$ et α est le paramètre de concentration de la direction de nage autour de la direction préférentielle (direction du gradient d'habitat). Ces paramètres sont ajustés à partir d'une simulation test réalisée avec le modèle STAMM (dispersion active) qui est identique (dans le nombre d'individus simulés, la date et les positions de départ) à celle, de référence, dont les résultats sont présentés dans ce chapitre. Les valeurs des autres paramètres sont identiques à celles définies pour les tortues luths du Pacifique Ouest (Tableau 6).

3.3.1. Paramètre P_0

P_0 représente la ressource alimentaire maximale accessible, au large, dans le bassin océanique considéré. Dans le chapitre précédent, nous avons ainsi choisi de fixer P_0 à la valeur du 90^{ième} percentile de la distribution de la PPN dans l'océan considéré, ce qui correspond à **$P_0 = 80 \text{ mmolC/m}^2$** dans l'Atlantique Nord. La productivité de cet océan étant plus élevée que celle du Pacifique Nord, il est normal que la valeur de P_0 utilisée ici soit plus élevée que celle précédemment utilisée dans le Pacifique (55 mmolC/m^2).

3.3.2. Paramètre α

Le paramètre α contrôle la directionnalité du mouvement de nage en fonction de la valeur du gradient d'habitat. Au chapitre précédent nous avons justifié le choix de fixer $\alpha = 4/\|\nabla h_m\|$, où $\|\nabla h_m\|$ est la valeur médiane de la norme du gradient d'habitat. Il s'avère que la valeur de $\|\nabla h_m\|$ dans l'Atlantique Nord est très proche de celle du Pacifique ($\|\nabla h_m\| = 1.33 \cdot 10^{-6}$). La valeur de α reste donc inchangée à **$\alpha = 3 \cdot 10^6$** .

3.3.3. Synthèse des paramètres utilisés

Tableau 6 : Valeurs des paramètres de STAMM calibré pour la tortue luth de l'Atlantique Nord-Ouest.

Relation	Expression	Source
- MODELE DE MOUVEMENT -		
Vitesse maximale soutenable	$V_m = 1.2 L^{0.126}$	Estimé (voir Chapitre II, p70)
Facteur de calibration de la concentration	$\alpha = 3 \cdot 10^6$	Estimé (voir section 3.3.2. de ce chapitre)
- MODELE D'HABITAT -		
Habitat thermique	$T_1 = 24 - 0.21 M^{0.5}$ $T_2 = 24 - 1.05 M^{0.5}$ $T_3 : Non\ défini$ $T_4 : Non\ défini$	Bostrom et al., 2010
Habitat alimentaire	$P_0 = 80 \text{ mmolC}/m^2/j$	Estimé (voir section 3.1.1 de ce chapitre)

3.4. Simulations

Comme pour les tortues luths du Pacifique Ouest, deux simulations de références ont été réalisées au départ d'Awala-Yalimapo dans l'Atlantique. Une simulation dite passive, dans laquelle les juvéniles simulés dérivent passivement avec le courant, et une autre dite active dans laquelle les individus simulés se déplacent sous l'action combinée du courant et d'une vitesse de nage motivée par la recherche d'habitats favorables (modèle STAMM). Dans ces deux simulations, 5 000 individus lâchés au large d'Awala-Yalimapo pendant la période des naissances de 2002 se dispersent pendant 18 ans dans l'océan Atlantique. Pour réaliser des simulations de cette durée, les données de forçage dont nous disposons (qui couvrent une période de 7 ans) sont utilisées en boucle, exactement comme dans le chapitre précédent.

3.5. Caractérisation des routes de dispersion : zonage de l'Atlantique

Nord

Pour identifier les routes de dispersion dans l'Atlantique Nord et quantifier chacune d'entre elles nous avons découpé le bassin en grandes zones (Tableau 7). Ce zonage permettra de faire apparaître plus clairement le schéma spatial de dispersion des tortues simulées et de quantifier les échanges entre les différentes régions définies. Ces zones sont représentées à la Figure 14.

Tableau 7 : Définition du zonage de l'océan Atlantique Nord

Zone	Abréviation	Limites longitudinales	Limites latitudinales
Guyane et Suriname	AMS	60°O – 50°O	4°N – 13°N
Antilles	ANT	76°O – 55°O	20°N – 23°N
Golfe du Mexique	GDM	98°O – 81°O	18°N – 31°N
Gulf Stream	GUS	81°O – 45°O	30°N – 45°N
Archipel des Açores	ACO	45°O – 16°O	30°N – 50°N
Portugal	POR	13°O – 6.5°O	36.5°N – 43°N
Golfe de Gascogne	GAS	5.5°O – 0.75°O	43°N – 50°N
Méditerranée	MED	5.6°O – 36.4°E	30°N – 46°N
Mauritanie	MAU	35°O – 10°O	8°N – 23°N

4. Résultats et discussion

4.1. Dispersion à grande échelle

La comparaison des cartes de dispersion passive et active à grande échelle (Figure 12 et animations des dispersions passive et actives fournies séparément), met en évidence différents phénomènes intéressants :

- Contrairement à ce que nous avons observés pour les tortues luths du Pacifique Ouest, les tortues simulées se dispersent uniquement dans l'hémisphère Nord. Aucune connectivité avec l'hémisphère Sud n'apparaît dans la dispersion simulée des tortues luths juvéniles émergeant de la plage d'Awala-Yalimapo.
- Les schémas de dispersion passif comme actif sont clairement dominés par la circulation océanique générale, et en particulier par la circulation anticyclonique autour du gyre subtropical, avec une traversée du bassin Atlantique d'est en ouest induite par le Gulf Stream puis le courant de Dérive Nord-Atlantique ou le courant des Açores.
- Comme dans le Pacifique, on constate que la distribution des tortues actives est nettement limitée vers le Nord.
- Comme dans le Pacifique également, les individus actifs s'agrègent dans les zones productives du bord Est du bassin (golfe de Gascogne, upwelling portugais...) alors que les tortues passives s'accumulent au centre du gyre subtropical.
- La nage active fait apparaître des zones de dispersion et de rétention inexistantes dans le cas passif. Une zone de rétention (limitée) apparaît dans le golfe du Mexique où les tortues passives ne font que transiter. Ensuite, deux zones de rétention importantes apparaissent en Méditerranée Occidentale et au large de la Mauritanie, deux zones où la présence de tortues luths immatures et adultes est documentée. Nous y reviendrons plus tard.

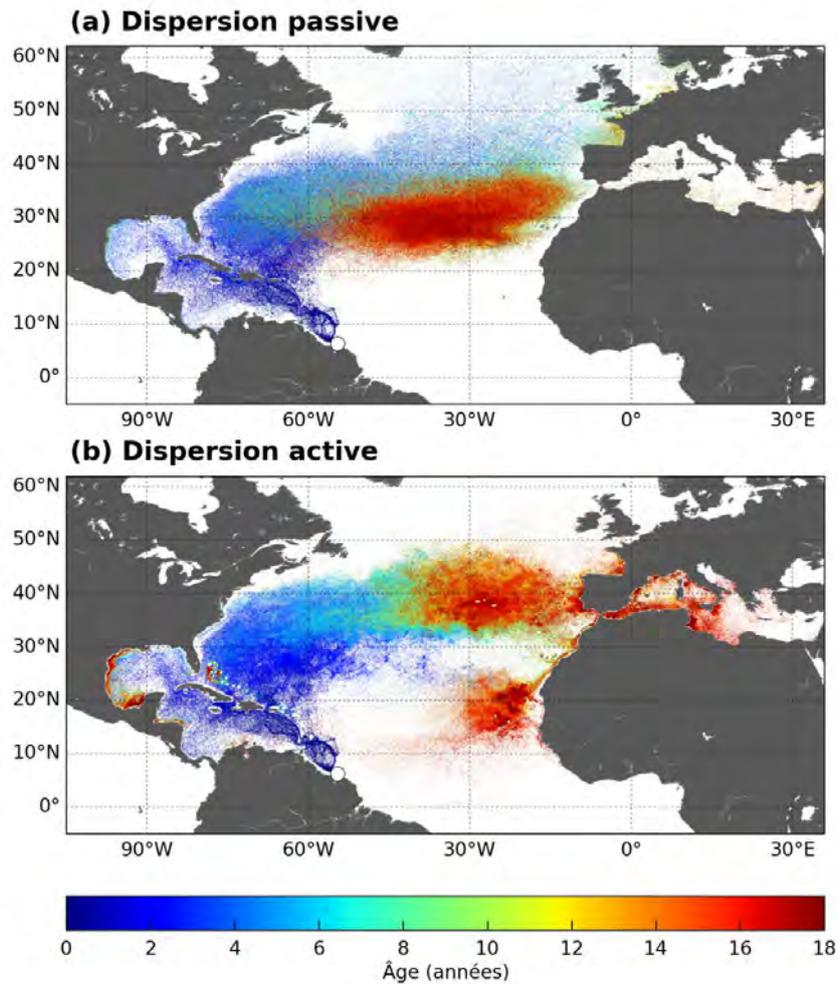


Figure 12 : Cartes de dispersion à partir d'Awala-Yalimapo. Simulation passive (a) et simulation active (b). Chaque expérience implique 5 000 tortues simulées qui dispersent chacune pendant 18 ans. La couleur le long des trajectoires représente l'âge des individus simulés.

4.2. Circuits de dispersion

On peut distinguer trois grandes phases dans la dispersion des tortues simulées :

- 1) Une **phase initiale qui couvre les deux premières années de vie** simulées et durant laquelle les tortues passives et actives traversent le domaine tropical vers le nord en suivant des trajectoires voisines.
- 2) Une **seconde phase qui correspond à la traversée de l'Atlantique d'ouest en est** que les tortues passives et actives réalisent de façon assez différente.
- 3) Une **dernière phase où les routes des tortues passives et actives divergent**. C'est la phase pendant laquelle les tortues actives se répartissent sur divers habitats

d'alimentation à l'est du bassin alors que les tortues passives recirculent au centre du gyre subtropical.

4.2.1. Dispersion précoce : les deux routes vers le nord

Dès qu'elles quittent leur plage de naissances, les tortues actives et passives se dirigent globalement vers le nord. Elles atteignent 30°N en un à deux ans. Leurs trajectoires sont semblables car, durant cette période la température de l'eau reste élevée ($T_w > T_2$) et la production primaire suffisante pour satisfaire les besoins alimentaires de jeunes individus. Par conséquent $h \approx 1$ et donc $V_g \approx 0$.

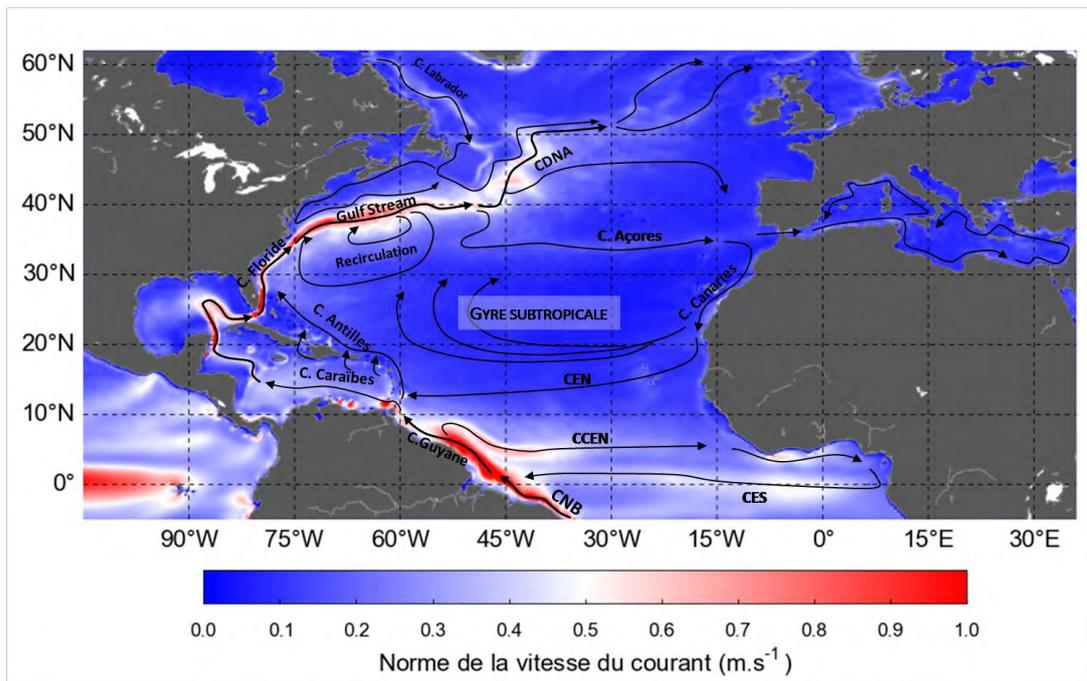


Figure 13 : Carte des principaux courants de l'Atlantique Nord. La couleur correspond à la norme de la vitesse du courant. CNB : Courant Nord Brésilien, CES : Courant Equatorial Sud, CCEN : Contre-Courant Equatorial Nord, CEN : Courant Equatorial Nord, CDNA : Courant de Dérive Nord Atlantique.

Plus précisément, les nouveau-nés sont d'abord entraînés vers le nord-ouest par le puissant courant de Guyane (Figure 13). Avec lui, les tortues simulées longent successivement les côtes du Suriname, du Guyane et du Venezuela avant d'atteindre les petites Antilles par le sud. La Figure 14 montre qu'à partir de ce point, les tortues simulées peuvent suivre deux routes distinctes vers le nord :

- **La première passe par le golfe du Mexique.** Les tortues qui suivent cette voie sont d'abord entraînées vers l'ouest/nord-ouest par le courant des Caraïbes. Elles traversent ainsi la mer des Caraïbes, entrent dans le golfe du Mexique, le traversent et

en ressortent par le détroit de Floride avec le courant du même nom. Certaines tortues (~2% des passives et ~4% des actives) restent dans le golfe du Mexique durant toute la durée des simulations.

- **La seconde route passe par l'est de l'Arc Antillais.** Les juvéniles qui l'empruntent ne rentrent pas dans la mer des Caraïbes ou en ressortent rapidement par les détroits entre les îles des Grandes Antilles (Puerto Rico, la Jamaïque, Saint-Domingue et Cuba) (Figure 12 ; Figure 14). Elles suivent le courant des Antilles qui coule à l'est de l'arc antillais et qui les entraîne en direction du nord.

Ces deux routes sont chacune empruntées par environ la moitié des tortues simulées. Elles se rejoignent vers 30°N au large de la péninsule de Floride.

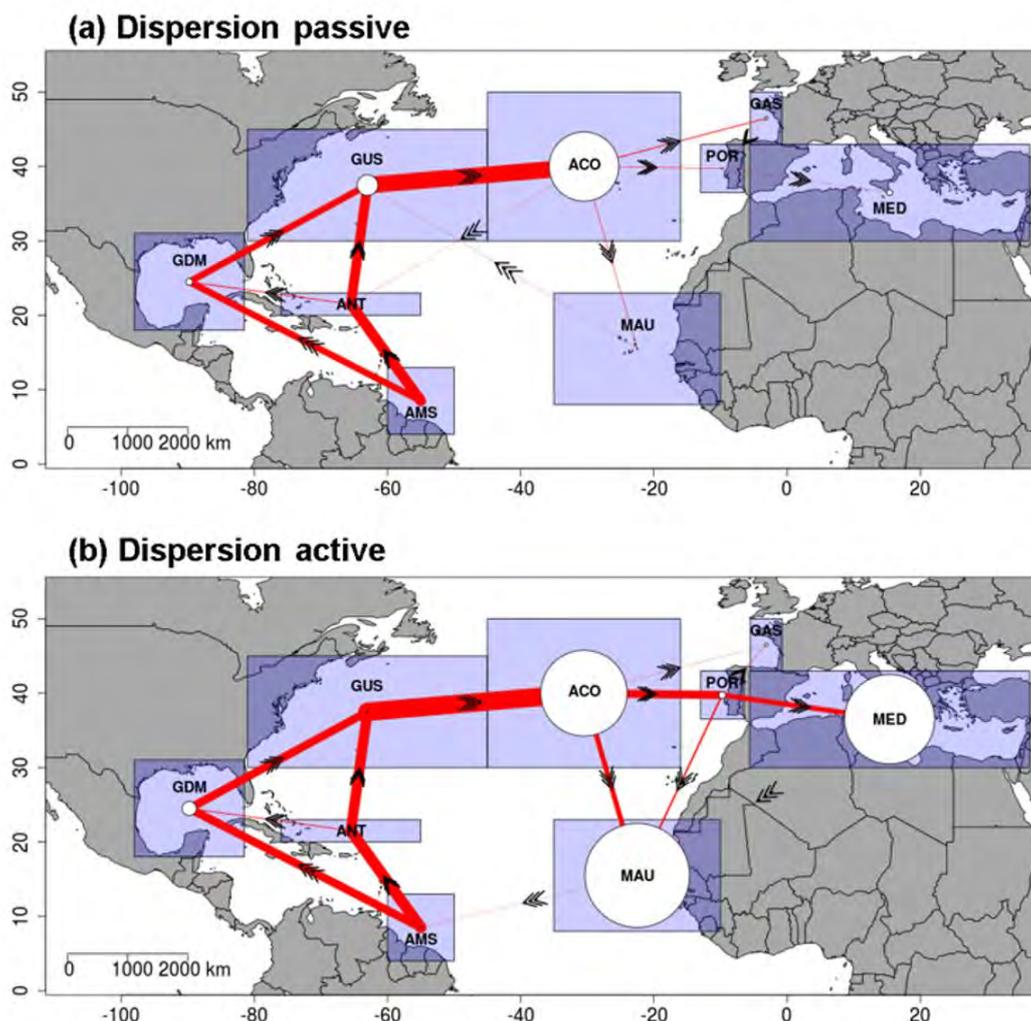


Figure 14 : Routes de dispersion à partir d'Awala-Yalimapo. Expérience passive (a) et expérience active (b). Les flèches indiquent le sens majoritaire (flux net) des échanges entre chaque zone. La largeur du trait est proportionnelle au nombre de transits. Les cercles blancs représentent l'accumulation des tortues simulées dans les différentes zones. Leur taille est proportionnelle au nombre de tortue présente dans la zone à la fin des simulations. Voir le Tableau 7 pour la définition des zones.

4.2.2. Traversée de l'Atlantique Nord jusqu'à la région des Açores

Les juvéniles atteignent 30°N un à deux ans après avoir été lâchées (années 2 et 3 des simulations) soit par le courant de Floride, soit avec le courant des Antilles moins intense. Les tortues simulées (plus précisément 90% des tortues passives et 95% des tortues actives) entrent alors dans la région du Gulf Stream et sont entraînées en direction du nord-est par ce puissant courant. Les trajectoires simulées dans cette région peuvent être assez complexes. En effet, en aval du Cap Hatteras ($\sim 35^{\circ}\text{N}-75^{\circ}\text{O}$) le Gulf Stream devient instable et forme des méandres qui peuvent se pincer puis se détacher en formant des tourbillons avec lesquels des tortues simulées peuvent recirculer. Au large des Grands Bancs de Terre-Neuve (vers $40^{\circ}\text{N}-45^{\circ}\text{O}$), le Gulf Stream se sépare en deux « branches » principales avec lesquelles les tortues simulées poursuivent leur traversée de l'Atlantique Nord (Figure 13) :

- Le **Courant de Dérive Nord Atlantique (CDNA)** qui coule vers le nord-est en direction des pays scandinaves.
- Le **Courant des Açores (CA)** qui porte au sud-est en direction de l'archipel des Açores.

C'est dans la région du Gulf Stream que les trajectoires des tortues actives commencent à diverger de façon marquée des trajectoires des tortues passives. En effet, à partir de 30°N les tortues rencontrent pour la première fois des températures de surface inférieures à T_2 . Des migrations saisonnières latitudinales apparaissent alors chez les tortues actives. Dans un premier temps, il s'agit seulement de retraits hivernaux en direction du sud pour échapper à des températures dangereuses. Des cycles migratoires complets (c'est-à-dire incluant la migration estivale retour en direction du nord) sont observés à partir de la 3^e année de simulation lorsque les ressources du centre du gyre subtropical deviennent insuffisantes pour couvrir les besoins alimentaires des tortues actives ce qui les pousse à remonter au nord en été pour trouver des eaux plus productives. Une fois établi, le cycle migratoire saisonnier perdure jusqu'à la fin de l'expérience.

Au cours de leur traversée de l'Atlantique Nord, l'amplitude des migrations saisonnières est d'environ 5°, entre 35°N à la fin de l'hiver et 40°N à la fin de l'été (années 6 à 11 sur la Figure 15a). Notons que ces migrations saisonnières :

- a) Amènent les tortues actives à se concentrer à des latitudes qui correspondent au courant des Açores en hiver de sorte que leur progression vers l'est n'est quasiment

pas ralentie pendant les mois d’hiver (contrairement à ce qui se passe pour les tortues luths juvéniles qui traversent le Pacifique Nord) (Figure 13, Figure 15a).

- b) Maintiennent (de l’année 6 à l’année 11), les tortues actives plus au nord en moyenne que les tortues passives (qui dérivent grossièrement en suivant le parallèle 35°N, mais qui sont très dispersées autour de cet axe moyen comme le montre la Figure 15a).

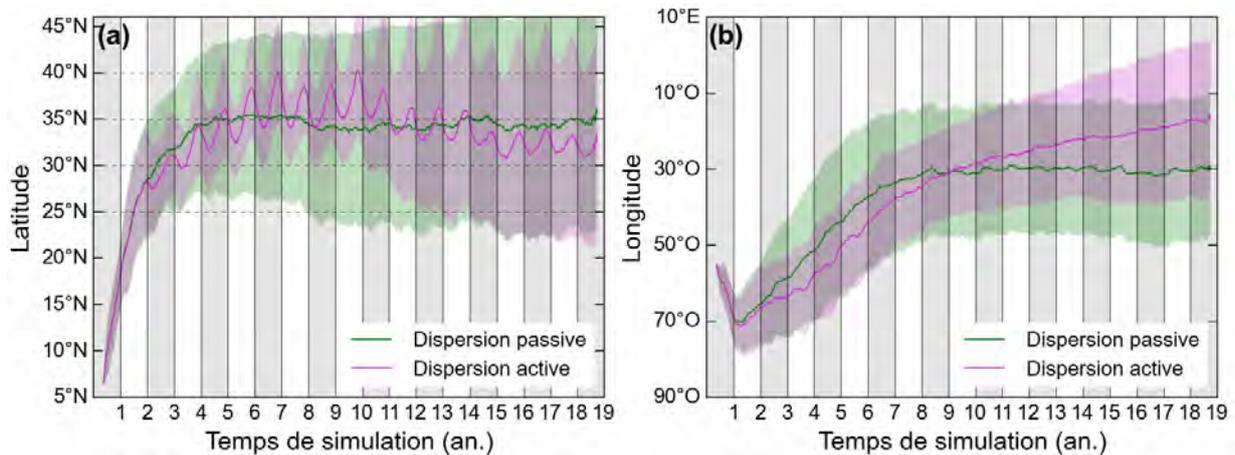


Figure 15 : Latitude et longitude au cours de la dispersion des tortues simulées. Latitude (a) et longitude (b) des tortues passives (vert) et actives (magenta). Les traits pleins représentent les valeurs moyennes de latitude et de longitude. Les limites de l’enveloppe sont fixées à plus ou moins un écart-type.

4.2.3. Routes suivies à partir des Açores

Durant la première partie de leur traversée de l’Atlantique Nord, les tortues passives et actives suivent des trajectoires différentes en termes de latitude moyenne mais qui restent globalement orientées vers l’est. A partir de la longitude des Açores ($\sim 30^\circ\text{O}$) les trajectoires vont diverger de façon plus marquée.

Cas passif

La plupart des tortues passives arrivées à l’est des Açores, recirculent autour du centre du gyre subtropical, se rassemblant ainsi dans une large zone comprise grossièrement entre 22°N et 38°N de latitude et entre 10°O et 50°O de longitude (Figure 12a). Très peu d’entre elles atteignent la zone côtière du Portugal, la mer Méditerranée ou la Mauritanie (Figure 12a ; Figure 14a).

Cas actif

Les tortues actives quant à elles continuent soit de circuler vers l'est, soit restent dans la région des Açores. Celles qui quittent les Açores peuvent atteindre le Portugal, bifurquer vers le sud pour rejoindre les côtes mauritaniennes (via le courant des Canaries) ou plus rarement remonter en direction du nord-est jusque dans le golfe de Gascogne (Figure 12b ; Figure 14b).

Le Portugal est une véritable plaque tournante pour les tortues actives puisque près de 44% d'entre elles y transitent au cours de la simulation (Tableau 8). Passage obligé pour les tortues qui entrent ensuite en Méditerranée, le Portugal est également un point de passage pour un tiers de celles ayant finalement rejoint la Mauritanie. En fin de simulation, 24.4% des tortues actives demeurent dans la région des Açores, 25.5% se trouvent en Méditerranée et 29.5% au large de la Mauritanie (Tableau 8).

Tableau 8 : Transits et accumulation des tortues passives et actives d'Awala-Yalimapo dans différentes zones de l'Atlantique Nord.

Exp.	GDM	ANT	GUS	ACO	POR	MAU	MED	GASC
<i>- Transits -</i>								
Passif	43.5%	61.5%	93.9%	93.9%	6.8%	5.1%	1.8%	5.6%
Actif	46.8%	60.4%	96.7%	96%	44.9%	37.7%	25.8%	4.3%
<i>- Distribution finale -</i>								
Passif	2.0%	0.0%	5.9%	19.7%	0.0%	0.1%	1.7%	0.9%
Actif	4.0%	0.0%	0.0%	24.4%	2.0%	29.5%	25.5%	1.0%

4.3. Mortalité induite par le froid

Le diagnostic de la mortalité a été effectué de la même façon que dans le chapitre précédent : une tortue simulée est considérée comme morte si $T_w < T_1$ durant dix jours consécutifs. L'arrivée des tortues simulées à 30°N coïncide avec l'apparition des mortalités induites par le froid. Les premières tortues simulées atteignent 30°N à la fin de la 1^e année de simulation (voir animations de dispersion passive et active) soit environ un an plus tôt que dans le Pacifique. Le fait que la mortalité survienne plus rapidement dans l'Atlantique que dans le Pacifique s'explique par :

- **La position des plages de ponte étudiées** : celle de Jamursba-Medi est située sur l'équateur tandis qu'Awala-Yalimapo est située plus au nord (5°N).

- **La circulation océanique** : dans le Pacifique le contre-courant nord équatorial ralentit la montée vers le nord de bon nombre de juvéniles en les faisant circuler vers l'est en milieu tropical. Dans l'Atlantique, au départ de Guyane, les courants (courant de Guyane, courant des Antilles, courant de Floride) sont globalement dirigés vers le nord et conduisent plus directement et plus rapidement les tortues luths simulées à des latitudes tempérées.

A la fin du 1^{er} hiver (alors que les tortues simulées n'ont pas encore atteint l'âge d'un an), 7.9% des tortues passives et 5.4% des tortues actives sont diagnostiquées comme étant mortes de froid (Figure 16). L'hiver suivant, où davantage de tortues sont présentes au-dessus de 30°N, la mortalité progresse de 26.5% chez les tortues passives et de 16.1% chez les tortues actives. Au cours des hivers suivants, la mortalité progresse encore de 13.7% chez les tortues passives et de 1.4% chez les tortues actives. La mortalité totale (en fin de simulation) s'élève ainsi à **48.1% chez les tortues passives et 22.9% chez les actives.**

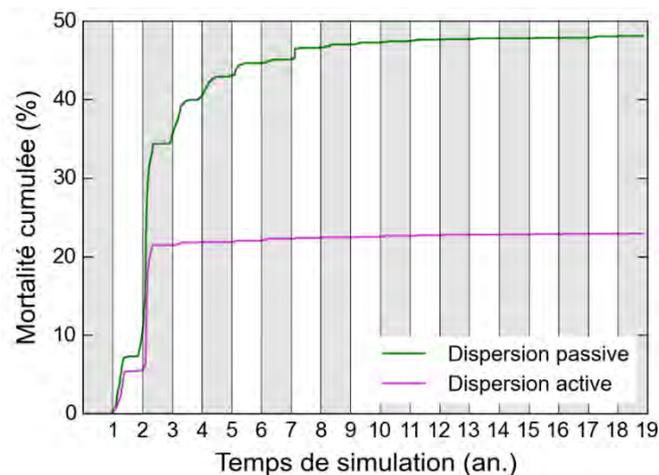


Figure 16 : Taux cumulé de mortalité induite par le froid. Pourcentage cumulé au cours de la simulation des tortues passives (vert) et actives (magenta) touchées par la mortalité liée au froid.

Par rapport au Pacifique, où la mortalité des tortues passives atteignait 70%, la mortalité dans le cas passif est nettement réduite en Atlantique, ce qui indique des conditions thermiques plus clémentes. Cette différence de mortalité ne se retrouve pas dans le cas actif où les mortalités sont équivalentes dans les deux océans (~20%). Cela s'explique essentiellement par l'arrivée plus précoce des tortues à des latitudes tempérées dans l'Atlantique par rapport au Pacifique. Les tortues plus jeunes sont de moins bonnes nageuses, et ont également une résistance thermique plus restreinte (T_1 plus élevé) ce qui limite l'efficacité de la nage dirigée pour réduire la mortalité liée au froid.

La Figure 17 montre la distribution spatiale des mortalités dans les cas passif et actif. La plus grande partie des mortalités survient dans la région du Gulf Stream (80°O-45°O ; 30°N-45°N) et concerne des tortues âgées de 1 à 3 ans. Les mortalités plus tardives surviennent plus au nord et sont associées au CDNA. Il est aussi intéressant de voir qu'un petit nombre de tortues passives de 1 à 3 ans meurent dans le golfe du Mexique, ce qui n'est le cas d'aucune tortue active. Celles-ci sont pourtant présentes dans la zone à des âges équivalents mais leurs mouvements de nage leur permettent de s'extraire des eaux trop froides.

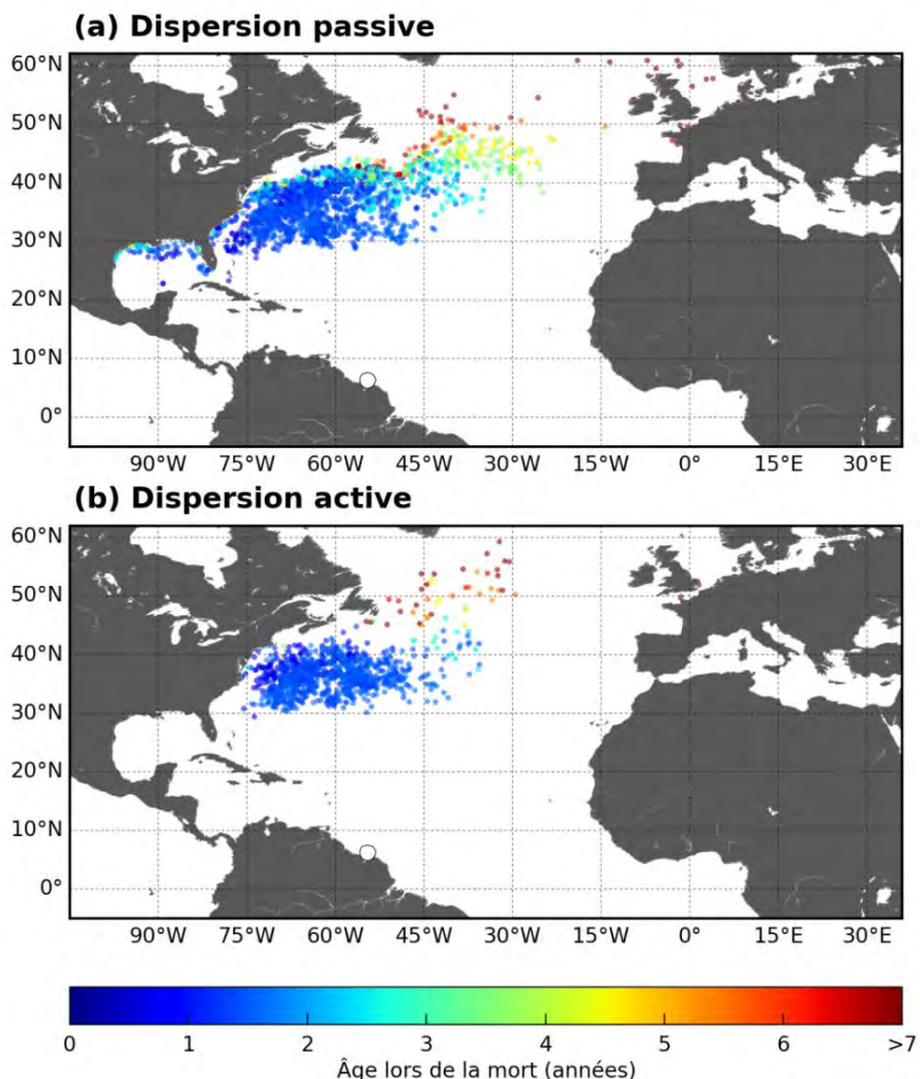


Figure 17 : Cartes des positions des mortalités survenues chez les tortues simulées. Tortues passives **(a)** et actives **(b)**. La couleur des points indique l'âge des tortues à la date de leur mort.

4.4. Production primaire et implication pour la valeur sélective (fitness) des individus

Les valeurs moyennes des PPN rencontrées par les tortues actives et passives (celles qui échappent à la mort par hypothermie) sont représentées à la Figure 18.

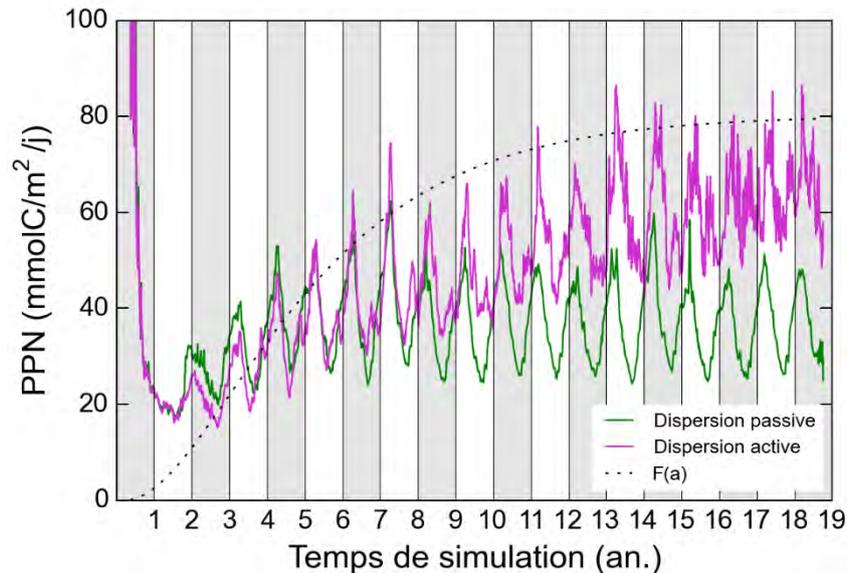


Figure 18 : Production primaire nette moyenne rencontrée par les tortues simulées traversant l’Atlantique sans mourir de froid. Vert : tortues passives, Magenta : tortues actives. La moyenne ne prend en compte uniquement les tortues vivantes au moment où elle est calculée. La courbe en pointillées indique l’évolution de F(a) (les besoins alimentaires journaliers) au cours de la croissance des tortues simulées.

Années de simulation 1 et 2

Durant ces deux premières années, les tortues passives et actives rencontrent des PPN similaires et largement suffisantes par rapport à leurs besoins alimentaires. La chute de la PPN moyenne observée la première année correspond à l’éloignement progressif des eaux productives du plateau côtier sud-américain.

Années de simulation 3 à 7

Entre la troisième et la huitième année de simulation, la PPN moyenne le long des trajectoires passives et actives croît progressivement, passant de 20-30 mmolC/m²/j dans les eaux tropicales oligotrophes à 30-65 mmolC/m²/j dans les eaux plus productives de la zone de convergence subtropicale. Cette augmentation n’est cependant pas aussi rapide que celle des besoins alimentaires des juvéniles simulés de sorte que la PPN rencontrée n’est suffisante que pendant une partie de l’année.

Années de simulation 8 à 18

Cas passif. La Figure 18 montre qu'à partir de la 8^e année, la gamme des PPN moyennes rencontrées par les tortues passives stagne à mesure que les courants les concentrent au centre du gyre. La courbe de la PPN rencontrée n'atteint plus jamais le niveau de la courbe des besoins alimentaires. Ce résultat montre le caractère défavorable, en termes d'accès à la ressource en proie, du scénario de dérive passive dans l'Atlantique Nord. Le centre du gyre subtropical n'est clairement pas une zone favorable au développement des tortues luths juvéniles.

Cas actif. Le scénario est différent dans l'expérience active. En effet, la gamme de PPN moyennes rencontrées augmente continuellement après la 8^e année jusqu'à être comprise entre 60 et 80 mmolC/m²/j en fin de simulation (Figure 18). **Ce résultat montre l'importance de la nage dirigée dans l'accès des tortues juvéniles à la ressource alimentaire dans l'Atlantique Nord.** On note cependant que, de la 9^e à la 13^e année, les tortues actives peinent à satisfaire leurs besoins alimentaires (tel que nous les avons modélisés). Cela suggère des conditions difficiles - en termes d'alimentation - au milieu de la traversée de l'Atlantique Nord, même pour des tortues dotées d'une capacité de nage. Les conditions redeviennent plus favorables après la 13^e année avec les PPN moyennes plus élevées et plus proches de $F(a)$ lorsque les tortues actives s'accumulent au niveau des habitats productifs de l'est du bassin (upwelling du Portugal et de Mauritanie, golfe de Gascogne, Méditerranée Occidentale). Comme dans le Pacifique, les tortues luths juvéniles qui arrivent sur les habitats productifs de l'est du bassin ont accès à une ressource en proie plus abondante. Cet accroissement des ressources alimentaires doit leur permettre d'accumuler des réserves, d'améliorer leur *fitness* et probablement d'atteindre rapidement la maturité sexuelle. Ces habitats sont déjà connus pour être des zones d'alimentation importantes pour les tortues luths adultes mais nos résultats suggèrent qu'ils seraient également des sites de développement cruciaux pour les tortues luths juvéniles et qu'ils seraient donc, à double titre, d'une importance capitale pour la population d'Atlantique Nord-Ouest.

4.5. Temps de traversée, temps de résidence et distribution spatiale

4.5.1. Temps de traversée pour l'ensemble des tortues simulées

Le temps de traversée de l'Atlantique Nord est défini comme l'âge auquel les juvéniles simulés atteignent 30°O. Cette longitude se situe au niveau des Açores et donc encore loin des côtes européennes. Elle a cependant été choisie car c'est, en moyenne, le point le plus à l'est qu'atteignent les tortues passives (Figure 15b). Comme dans le Pacifique, l'histogramme des temps de traversée (Figure 19) montre que :

- Le temps de traversée des tortues passives est généralement plus court que celui des tortues actives.
- Le taux de mortalité par hypothermie des tortues passives est lié au temps de traversée : il est d'autant plus élevé que le temps de traversée est court. Cette corrélation n'existe pas dans le cas actif.

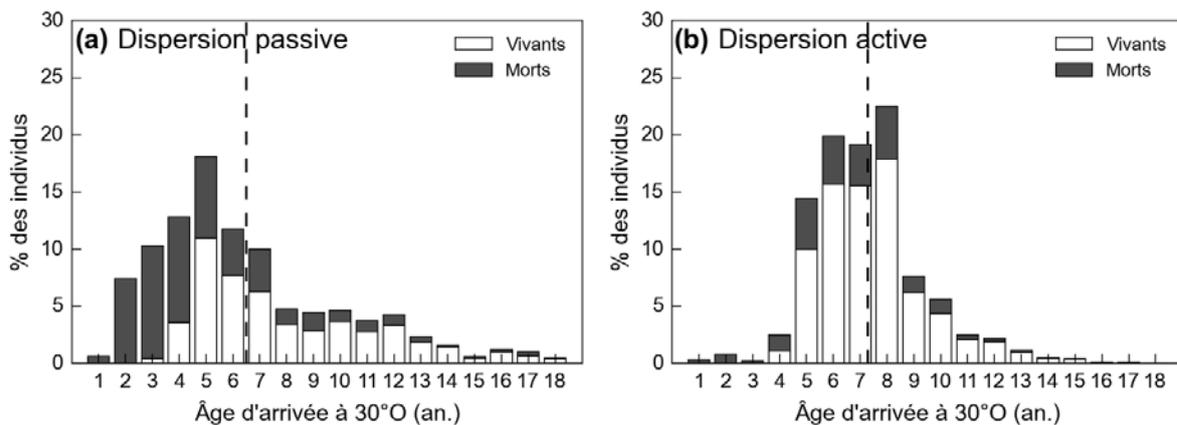


Figure 19 : Histogrammes des temps de traversée de l'Atlantique Nord (jusqu'à 30°O) par les tortues simulées. Tortues passives (a) et tortues actives (b). La couleur blanche (resp. noire) indique la proportion de tortues vivantes (resp. mortes) dans chaque classe de temps de traversée. Les lignes pointillées indiquent l'âge d'arrivée moyen à 30°O.

La raison de la corrélation mortalité/temps de traversée dans le cas passif est identique à celle que nous avons détectée dans le Pacifique : les tortues passives qui traversent le plus rapidement l'Atlantique Nord sont celles qui montent le plus au nord et donc rencontrent les eaux les plus froides. Chez les tortues actives en revanche, la nage active (et les migrations saisonnières) amène toutes les tortues à visiter les mêmes bandes de latitudes aux mêmes saisons de sorte que leur taux de mortalité par le froid est relativement uniforme, quel que soit leur temps de traversée.

4.5.2. Analyse des temps de traversée

Pour pouvoir expliquer quantitativement les différences entre les temps de traversées des tortues actives et passives nous nous sommes concentrés, comme dans le Pacifique, sur les deux classes de temps de traversée les plus représentées : **5 ans en passif** (Figure 19a) et **8 ans en actif** (Figure 19b).

Comme signalé plus haut, les trajectoires actives et passives ne commencent à différer de façon marquée qu'à la fin de leur première année de vie, c'est-à-dire à partir du milieu de la seconde année de simulation. A ce moment, la position moyenne des tortues passives et actives se trouve à proximité de (25°N-69°O) et il leur reste environ 3600 km à parcourir pour atteindre 30°O. Les tortues passives mettent 4 années supplémentaires pour y arriver, contre 7 ans pour les tortues actives.

Au cours de la traversée, les tortues passives sont entraînées par des courants ayant une vitesse zonale (u_c) moyenne de 0.0288 m/s qui leur permet effectivement de parcourir 3600 km en 4 ans. Les tortues actives, quant à elles, rencontrent des courants ayant une vitesse zonale moyenne à peine plus faible, $u_c = 0.0270$ m/s, mais ont une vitesse de nage moyenne dirigée vers l'ouest $u_n = -0.011$ m/s. Leur vitesse zonale au sol u_g vaut donc 0.016 m/s ce qui leur permet bien de parcourir quasiment 3600 km en 7 ans.

On constate donc que, dans l'Atlantique, c'est essentiellement la nage vers l'ouest qui est responsable de l'allongement du temps de traversée, l'affaiblissement des courants rencontrés (6 %) ne jouant qu'un rôle mineur. Ce résultat diffère de celui obtenu dans le Pacifique où l'affaiblissement du courant zonal rencontré par les tortues actives était de l'ordre de 25 %. Ce résultat est dû à l'existence du courant des Açores vers lequel les tortues actives convergent en hiver.

4.5.3. Variations zonales de la vitesse de nage

Le fait que la nage des tortues actives soit biaisée vers l'ouest indique que, comme dans le Pacifique Nord, les habitats sont plus favorables à l'ouest qu'au centre du bassin. Cependant, contrairement au cas du Pacifique, il s'avère que c'est essentiellement la composante thermique de l'habitat qui est à l'origine de ce gradient zonal, en particulier en hiver. La Figure 20 montre en effet que durant cette saison (pour une tortue d'un âge donné, ici 7 ans) h_7 est plus élevé dans l'ouest du bassin et décroît vers l'est. Entre 70°O et 20°O, c'est ce gradient

zonal de h_T qui gouverne le gradient zonal de l'habitat total alors que h_F varie moins. En été, le gradient zonal des différents indices de favorabilité de l'habitat (h_T , h_F , h) est relativement faible, sauf sur le bord Est du bassin où la forte productivité, observée en particulier au large des côtes du Portugal et de Mauritanie, crée une augmentation marquée de h_F qui se reporte sur l'habitat total et induit une vitesse de nage, cette fois dirigée vers l'est. C'est cette nage vers l'est qui permet aux tortues actives d'accéder à ces habitats favorables. Le même comportement est observé dans le Pacifique Nord lorsque les tortues simulées atteignent la zone productive du courant de Californie.

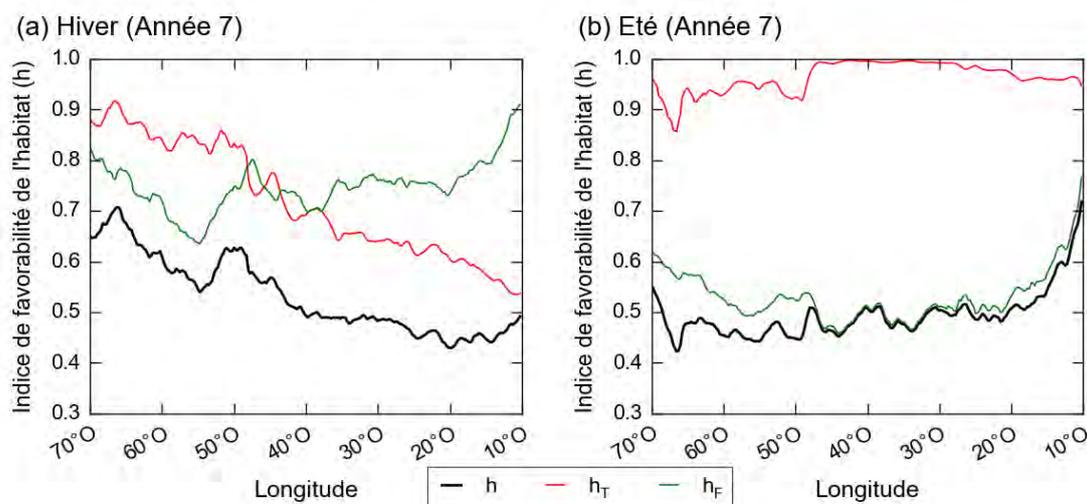


Figure 20 : Indice de favorabilité de l'habitat total, thermique et alimentaire dans l'Atlantique le long d'un transect longitudinal. Hiver boréal (a) et été boréal (b). Les habitats calculés correspondent à une tortue âgée d'environ 6 ans (année 7 de la simulation). Les courbes représentent les valeurs moyennes de l'indice de favorabilité de l'habitat total (h , noir), thermique (h_T , rouge) et alimentaire (h_F , vert) dans une bande de latitude comprise entre 30°N et 45°N le long d'un transect longitudinal entre 70°O et 10°O.

4.5.4. Impact de la nage sur la distribution des juvéniles et le risque de captures accidentelles

Comme dans le Pacifique, l'ajout d'une vitesse de nage motivée par la recherche d'habitats favorables, modifie considérablement la distribution spatiale et temporelle de la densité de juvéniles. La Figure 21 montre les cartes de densité obtenues dans le cas passif et dans le cas actif. La densité est ici mesurée ici en « jour-tortues », c'est-à-dire en nombre de positions journalières simulées enregistrées dans chaque cellule de 1° x 1° au cours d'une simulation complète (18 ans). On constate ainsi que, comme attendu, la densité des tortues passives est maximale au centre du gyre subtropical où les courants les rassemblent. Par contre, la distribution spatiale de tortues actives est plus hétérogène :

- Dans la traversée de l'Atlantique Nord, les migrations saisonnières concentrent les individus dans une **bande de latitude comprise entre 30°N et 45°N**.
- Egalement pendant la traversée l'apparition de la nage vers l'ouest ralentit la dérive des tortues actives et augmente leur temps de résidence dans le **centre du bassin**, en particulier dans la région des Açores et dans une moindre mesure dans celle du Gulf Stream. Cette zone de densité maximale se situe cependant 5° à 7° plus au nord que la zone de densité maximale des tortues passives.
- Enfin, sur le **bord Est du bassin**, la nage dirigée pousse les tortues actives à rejoindre et à se concentrer sur les habitats productifs des côtes du Portugal, du large de la Mauritanie et de la mer Méditerranée.

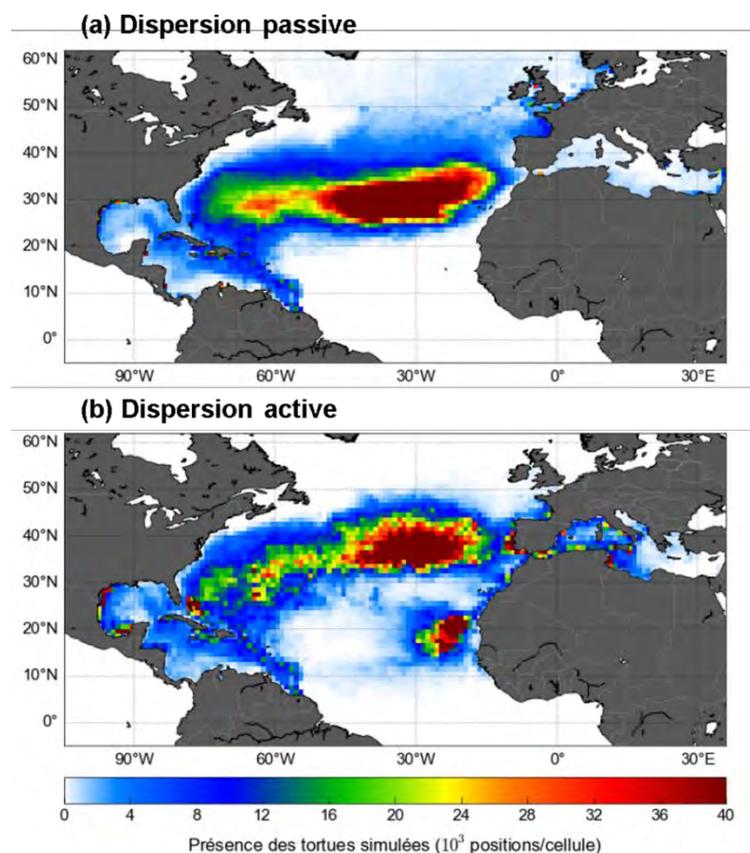


Figure 21 : Cartes de présence des tortues simulées dans l'Atlantique Nord. Densité de distribution des tortues passives **(a)** et actives **(b)** dans l'Atlantique Nord calculées à partir du nombre de positions journalières (ou « jour-tortues ») dans des cellules de $1^\circ \times 1^\circ$.

Ces résultats ont des implications importantes vis-à-vis du risque d'interaction avec les activités de pêche. Dans l'Atlantique Nord, deux types de pêcheries semblent particulièrement susceptibles de capturer accidentellement des tortues luths juvéniles : les palangriers hauturiers industriels et les flottilles côtières artisanales.

Palangriers hauturiers (pêche industrielle)

Les pêcheries palangrières sont les plus importantes pêcheries industrielles tant par la superficie qu'elles exploitent que par l'effort de pêche qu'elles déploient. Elles représentent l'une des menaces les plus importantes pour les tortues luths dans le monde mais plus particulièrement dans l'Atlantique (Lewison et al., 2004). Des navires palangriers opèrent dans la quasi-totalité de l'Atlantique Nord (tropical et tempéré) et de la Méditerranée (Figure 22). Il existe donc un risque d'interaction dans tous les habitats pélagiques traversés par les tortues luths juvéniles durant leur dispersion. Cependant, l'effort de pêche de ces flottilles est particulièrement concentré dans plusieurs zones où la **simulation active** indique la présence de nombreuses tortues luths juvéniles : les côtes atlantiques du Maroc et le large de la Mauritanie (Figure 22a ; Fossette et al., 2014) ainsi que l'ouest de la mer Méditerranée (Figure 22b ; Lewison et al., 2004).

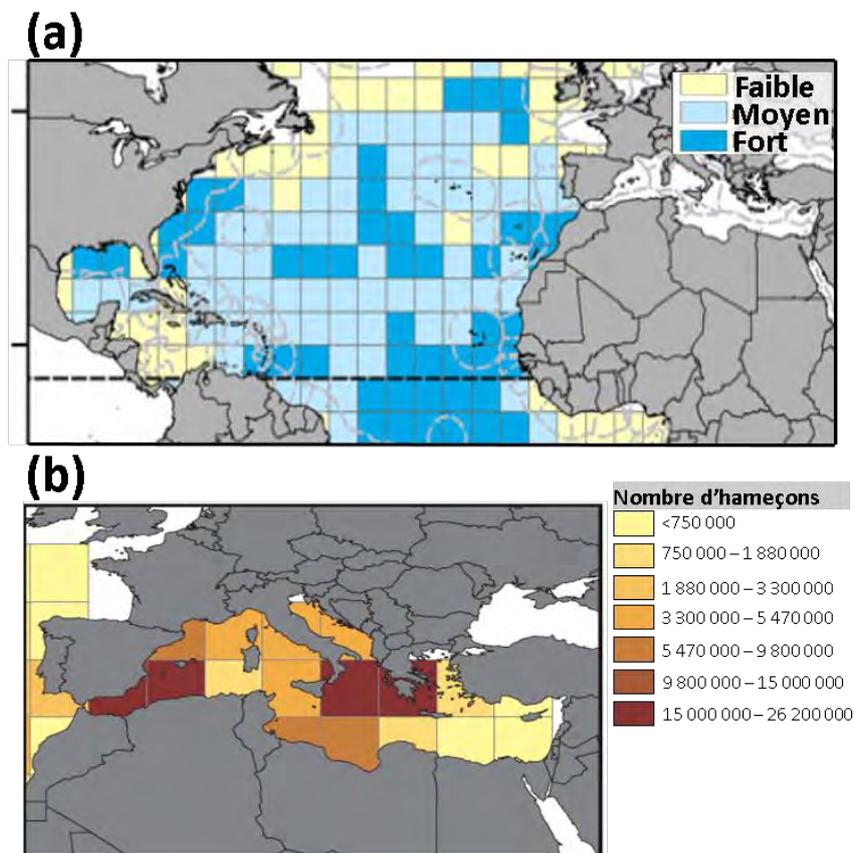


Figure 22 : Effort de pêche palangrier en Atlantique Nord et en Méditerranée. (a) Atlantique Nord entre 1995 et 2009. L'effort de pêche est ici représenté par un indice ayant 3 modalités (faible, moyen et fort). **(b)** Méditerranée au cours de l'année 2000. La couleur correspond à l'intensité de l'effort de pêche (nombre d'hameçons croissant vers le rouge). Dans les deux cas l'effort de pêche est calculé dans des cellules de 5°x5°. *Respectivement extraits de Fossette et al. (2014) et Lewison et al. (2004).*

Navires côtiers polyvalents (pêche artisanale ou vivrière)

Ces navires utilisent différents engins de pêche (filets maillants, palangres, lignes à main). Malgré leur caractère artisanal, ces pêcheries peuvent avoir un impact très important (égal voire supérieur à celui des pêcheries industrielles) sur les populations de tortues marines (Peckham et al., 2007 ; Alfaro-Shigueto et al., 2011) notamment parce que l'usage répandu des filets maillants dans ces pêcheries engendrent des taux de mortalités élevés chez les tortues capturées (Lewison & Crowder, 2007 ; Nicolau et al., 2016). L'impact de ces pêcheries sur les populations de tortues est cependant très souvent sous-estimé à cause du manque de données disponibles pour le caractériser (Alfaro-Shigueto et al., 2010 ; Wallace et al., 2010b). La **simulation active** suggère que la densité de tortues luths juvéniles est élevée dans les zones productives du bord Est de l'Atlantique notamment au niveau des côtes du **Portugal et du nord-ouest de l'Afrique** où opèrent de très importantes flottilles de petits navires côtiers polyvalents (INE, 2015 ; Stewart et al., 2010). Le Portugal compte près de 3 000 de ces bateaux (INE, 2015) dont on sait qu'ils sont responsables de captures accidentelles de tortues caouannes et de tortues luths, dont des juvéniles (Nicolau et al., 2016). Concernant le nord-ouest de l'Afrique, la simulation active montre un chemin de dispersion très côtier (Figure 23a) emprunté par près de 30% des tortues simulées qui coïncide avec une très forte densité (l'une des plus forte du continent Africain) de petits navires artisanaux (Figure 23b ; Stewart et al., 2010).

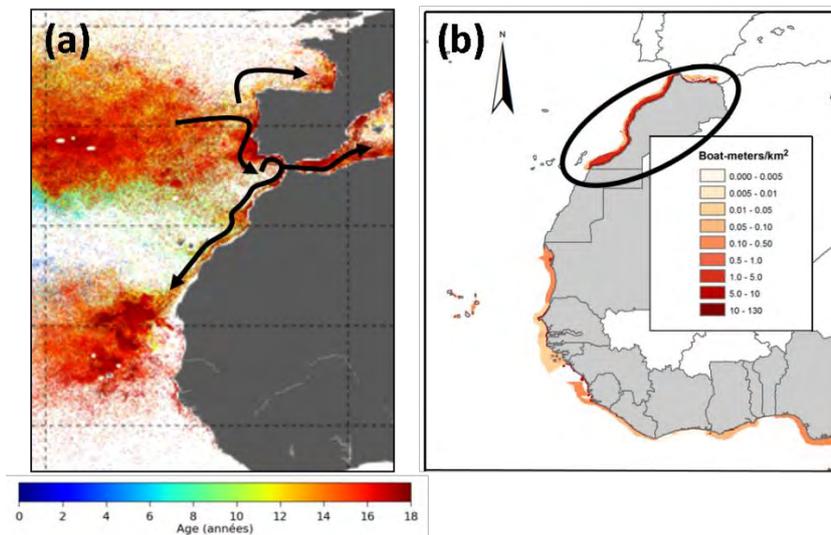


Figure 23 : Dispersion sur le bord Est du bassin Nord Atlantique et densité des flottilles côtières artisanales le long de la côte d'Afrique de l'Ouest. (a) Carte de dispersion dans l'est de l'Atlantique Nord. La couleur correspond à l'âge des tortues simulées. Les flèches schématisent les routes de dispersion principales dans l'est de l'Atlantique Nord. **(b)** Densité de navires artisanaux (en mètre-bateaux/km²) au large de l'Afrique de l'Ouest. La couleur correspond à la densité de navires. La zone entourée correspond à la densité maximale de navires côtiers (large du Maroc). *Adapté de Stewart et al. (2010).*

4.6. *Éléments de validation*

La validation de nos résultats de simulation n'est pas chose aisée mais on dispose néanmoins de **deux types d'observations** dont on peut vérifier si elles sont cohérentes avec nos résultats :

- 1) **De nombreuses tortues luths adultes ont été suivies au départ des plages de ponton de l'Atlantique Nord-Ouest** (près de 30 études dénombrées entre 2004 et 2014 par Fossette et al., 2014). Ces suivis ont permis de mettre en évidence les principaux sites d'alimentation utilisés au stade adulte. Si on admet **l'hypothèse du But Migratoire Acquis** (voir (BMA, p40), nos simulations doivent montrer la présence de juvéniles sur les sites d'alimentation des adultes. **Il s'agit là d'une vérification « indirecte » de nos résultats.**

- 2) **Une vérification directe peut être obtenue grâce aux données de captures accidentelles et d'échouage de tortues luths juvéniles collectées en Atlantique.** On dispose généralement des **tailles des individus capturés ou échoués**. Etant donné les courbes de croissance (Avens et al., 2009 ; Jones et al., 2011), il est facile de vérifier si, dans la zone de capture ou d'échouage, notre modèle positionne des individus simulés de taille comparable aux individus observés.

4.6.1. Comparaison entre zones exploitées par les adultes et visitées par les juvéniles simulés

La Figure 24 présente les principaux habitats d'alimentation des tortues adultes identifiés par Fossette et al. (2014). Il s'agit principalement :

- Des **côtes nord-américaines** et en particulier la région de **Nouvelle-Écosse**.
- De la **région du Gulf Stream** et de **l'Atlantique Nord Central (région des Açores)**.
- Des **côtes d'Europe de l'Ouest** notamment l'upwelling du Portugal et le golfe de Gascogne.
- Des **côtes d'Afrique de l'Ouest** en particulier l'upwelling de Mauritanie.
- Du **golfe du Mexique**.

On peut ajouter à cette liste la **mer Méditerranée**. En effet, bien qu'aucun adulte n'y ait été suivie par satellite, la Méditerranée est clairement un site d'alimentation des tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest comme l'indiquent les captures accidentelles et les observations en

mer reportées par Casale et al. (2003) et Karaa et al. (2013; 2016) ainsi que l'échouage en Turquie d'une femelle adulte baguée précédemment sur une plage de ponte de Trinidad (Sönmez et al., 2008).

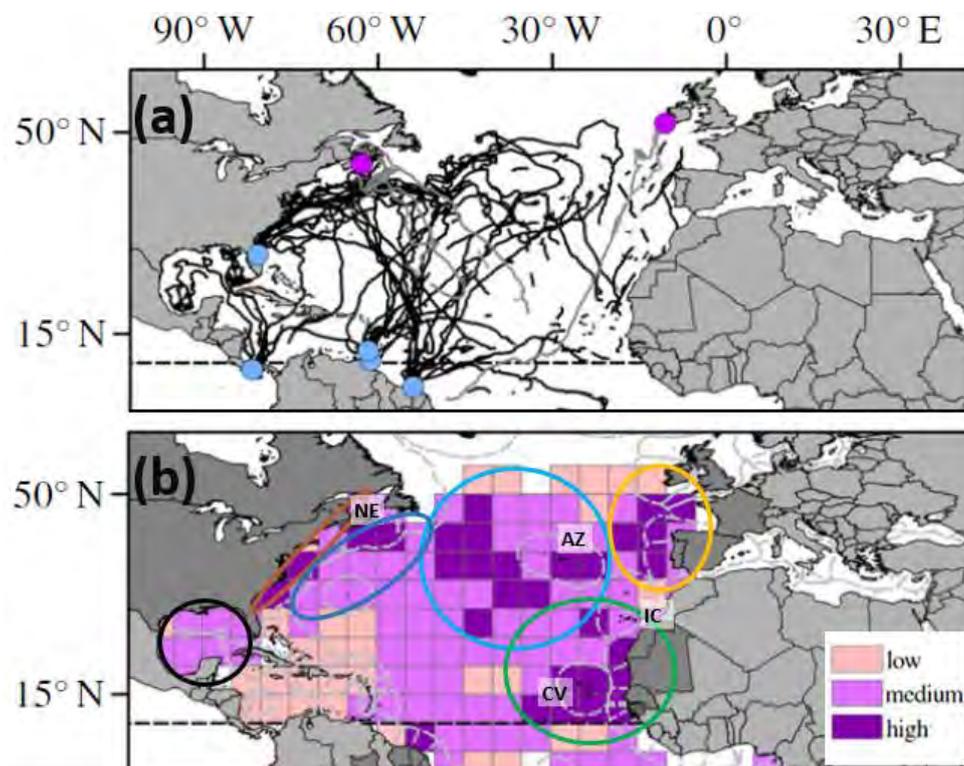


Figure 24 : Mouvements et densités de distribution de 52 tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest entre 1995 et 2010. (a) Migrations de tortues luths (majoritairement adultes) suivies par satellite. Lignes noires : trajectoires de femelles marquées durant la ponte ; lignes grises : trajectoires d'individus marqués sur ou à proximité de sites d'alimentation. Les points bleus indiquent les plages de marquages et les points violets les positions des marquages en mer. **(b)** Densités de distribution de tortues luths calculées à partir des positions journalières des individus marqués. Trois classes de densités ont été définies : faible (low), moyenne (medium) et élevée (high). Les pointillés gris représentent les limites des ZEE. Les ellipses colorées délimitent 5 grandes zones d'alimentation des tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest : Noir = golfe du Mexique ; Marron = côte est nord-américaine (incluant la Nouvelle-Écosse) ; Bleu = régions océaniques du Gulf Stream (foncé) et d'Atlantique Nord Central/Açores (clair) ; Jaune = Europe Occidentale ; Vert = upwelling de Mauritanie. Les encarts blancs précisent l'emplacement de la Nouvelle-Écosse (NE), des Açores (AZ), des îles Canaries (IC) et de l'archipel du Cap Vert (CV). *Extrait et adapté de Fossette et al, 2014.*

La théorie du BMA suggère que des tortues luths serait présentes sur ces sites au stade juvénile. Des données de **captures accidentelles et des échouages** confirment cette hypothèse (présence de tortues luths juvéniles) dans certaines de ces zones comme le golfe de Gascogne (échouages ; Mornière & Dell'Amico, 2011 ; Dell'Amico, com. perso.), le Portugal et la Galice (échouages ; López et al., 2014 ; Nicolau et al., 2016), le large de la Mauritanie

(captures ; Coelho et al., 2015) et la mer Méditerranée (captures, échouages et observations en mer ; Casale et al., 2003 ; Karaa et al., 2013 ; Karaa et al., 2016). La présence de tortues luths juvéniles dans la région des Açores est également hautement probable. Les alentours de l'archipel constituent en effet un habitat de développement bien connu pour les tortues caouannes océaniques (Carr, 1986 ; Bolten et al., 1995) dont le mode de vie est proche de celui de *D. coriacea* au stade juvénile et dont la dispersion au départ des colonies de Floride est sans doute similaire, au moins grossièrement, à celle des tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest (Hays & Marsh, 1997 ; Putman et al., 2012).

On constate ainsi que :

- a) **L'hypothèse de dérive passive produit une carte de densité des juvéniles peu compatible avec ces observations.** On observe en effet que dans les zones où la présence de tortues luths juvéniles est avérée ou fortement probable, les tortues passives ont soit (1) traversé rapidement ces zones (région des Açores), (2) n'ont fait que s'en approcher (Portugal), (3) n'y sont pas parvenu (Méditerranée, Mauritanie) ou (4) sont mortes de froid au cours de leur voyage (golfe de Gascogne) ou durant leur séjour (golfe du Mexique). Enfin, la plupart des tortues passives finissent par se rassembler dans le centre du gyre subtropical, une région considérée comme un « désert » océanique (Marañón et al., 2000) que les tortues adultes suivies par télémétrie satellite ont tendance à traverser très rapidement (Fossette et al., 2010a ; Chambault et al., 2017), et qui n'est donc certainement pas un habitat de développement favorable pour la tortue luth.

- b) **Les résultats spatiaux de la simulation de dispersion active sont beaucoup plus plausibles.** Des tortues actives sont observées sur chacun des sites où leur présence est avérée ou fortement probable, à l'exception de la Nouvelle-Écosse (dont le cas est discuté ci-dessous). La nage dirigée a, de plus, systématiquement augmenté le temps de résidence des tortues actives dans ces secteurs. On peut enfin noter que toutes les zones où se sont accumulées des tortues actives sont caractérisées par de fortes productions primaires ce qui en fait des habitats de développement plausibles pour l'espèce.

La Nouvelle-Écosse est la seule zone exploitée par les tortues adultes à ne pas être fréquentée (ou très peu) par des juvéniles simulés actifs. La Nouvelle-Écosse est bordée par des eaux froides amenées du nord par le courant du Labrador (Talley & McCartney, 1982). La température de surface y est constamment inférieure à 20°C et n'est supérieure à 15°C que de début Juillet à mi-October. Selon notre modèle d'habitat thermique, ces températures empêchent strictement les tortues luths simulées d'accéder à cette région avant un âge de (minimum) 6 ans. Le fait que seuls des individus de grande taille, adultes ou grands juvéniles, soient observés en Nouvelle-Écosse (James et al., 2005) confirment un **accès tardif de l'espèce à cette région**, ce qui serait cohérent avec l'habitat thermique modélisé. Cependant, le modèle STAMM ne simule pas l'arrivée de grands juvéniles dans la région. La majorité des tortues actives qui s'approchent de la Nouvelle-Écosse sont âgées de 3 à 5 ans. Elles sont donc trop jeunes pour accéder à cette région froide. Cela suggère que la découverte de la Nouvelle-Écosse par les tortues luths découlerait d'un processus qui n'est pas reproduit dans le modèle STAMM ou qui se déroulerait en dehors de la période prise en compte dans les simulations. Plusieurs scénarii peuvent être envisagés pour expliquer ce résultat :

1) Certains juvéniles ne quittent pas le bord Ouest de l'océan Atlantique. Certains individus pourraient se développer pendant plusieurs années dans l'ouest de l'Atlantique (Caraïbes, golfe du Mexique, plateau continental nord-américain, qui sont toutes des zones par ailleurs fréquentées par les adultes). Ces tortues éviteraient ainsi d'être entraînées par le Gulf Stream et pourraient remonter progressivement vers le nord le long de la côte nord-américaine pour atteindre la Nouvelle-Écosse à un âge auquel elles seraient suffisamment résistantes au froid pour supporter les températures de cette région. La résolution relativement faible (0.25° x 0.25°) du modèle océanographique utilisé pourrait être à l'origine d'une rétention insuffisante sur le plateau continental, entre la côte américaine et le Gulf Stream, qui empêcherait la simulation de ce type de comportement. On pourrait également imaginer l'existence chez les tortues luths dans l'Atlantique Nord, d'un comportement de nage spécifique qui s'opposerait à la circulation océanique pour favoriser leur rétention à proximité de la côte américaine.

2) Les tortues rebroussement chemin au cours de leur dérive vers l'est. C'est un comportement qui a été observé chez près de 30% des tortues caouannes océaniques suivies par satellite dans le Pacifique Nord (n = 231, Briscoe et al., 2016). Le modèle STAMM engendre bien une composante de nage vers l'ouest chez les tortues actives traversant l'Atlantique mais cette nage vers l'ouest ne suffit pas à maintenir des individus sur le bord Ouest du bassin. Selon

Briscoe et al. (2016), un tel comportement pourrait relever d'une décision par la tortue de retourner vers un habitat identifié comme favorable avant de trop s'en éloigner plutôt que de poursuivre aléatoirement sa route vers des habitats inconnus (compromis énergétique). Ce type de mouvement n'étant pas directement gouverné par la favorabilité des habitats, il n'est pas reproduit par STAMM.

3) Les tortues découvrent la Nouvelle-Écosse à l'âge adulte. A ce jour il n'a pas été possible de caractériser exactement la maturité sexuelle des individus observés en Nouvelle-Ecosse (il faudrait pour cela procéder à des autopsies). Les tortues sont qualifiées de grands juveniles ou d'adultes sur le seul critère de leur taille. Il est donc possible que seuls des tortues adultes soient présentes en Nouvelle-Écosse ce qui impliquerait qu'elles découvrirait cette région uniquement après leur première migration reproductrice, par exemple en retournant se nourrir dans la région du Gulf Stream comme certains adultes le font (Chambault et al., 2017). A partir de là, une nage motivée par la recherche de nourriture pourrait amener ces adultes vers la Nouvelle-Écosse, une zone où les méduses abondent et où la température autorise la présence d'individus de grande taille.

4.6.2. Comparaison entre taille des juvéniles observés et simulés

A défaut de disposer d'estimations d'âge précises nous avons utilisé des mesures de **taille** (Longueur Courbe de Carapace ou LCC) d'individus capturés ou échoués au niveau de différents habitats de développement potentiels de l'Atlantique Nord (golfe de Gascogne, Portugal, Méditerranée et Mauritanie). Pour les besoins de la comparaison nous avons systématiquement transformé l'information « âge » donnée par le modèle en « taille » grâce à deux courbe de croissance différentes : celle de Jones et al. (2011) utilisée dans STAMM (Eq. (13), Chapitre II, p70) et celle de Avens et al. (2009). La relation de Jones exprime la Longueur Droite de la Carapace (LDC) en fonction de l'âge. Cette donnée est convertie en LCC (en cm) en utilisant la relation proposée par Jones et al. (2011) :

$$LCC = 1.04 (LDC + 2.04)$$

Dans chaque secteur, la **taille minimale** observée caractérise la première cohorte d'individus présents et peut donc être directement comparée aux sorties du modèle (qui ne simule la dispersion que d'une seule cohorte). Elle constitue une estimation quasi-directe de la durée minimale du trajet entre la plage de naissance et la zone de développement en question.

Tableau 9 : Tailles des tortues juvéniles observées et simulées dans quatre sites de développement potentiels de l'Atlantique Nord-Est. Les tailles correspondent à la LCC. Les LCC minimales et moyennes sont renseignées dans chaque zone. Les tailles des tortues simulées sont calculées à partir de deux courbes de croissance différentes issues de Jones et al. (2011) et de Avens et al. (2009). *Coelho et al., 2015 : le calcul de la moyenne inclut l'ensemble des tortues mesurées et non uniquement les juvéniles. Les auteurs indiquent cependant que seules les plus petites tortues ont pu être mesurées ce qui doit biaiser la moyenne vers les petites tailles.

Zone	Modèle				Observations		
	Jones et al. (2011)		Avens et al. (2009)		Min.	Moy.	Source
	Min.	Moy.	Min.	Moy.			
Mauritanie	80cm	139cm	38cm	98cm	62cm	118cm*	Coelho et al., 2015
Portugal	113cm	141cm	61cm	102cm	80-90cm	130cm	Nicolau et al., 2016
Méditerranée	120cm	144cm	68cm	108cm	100cm	133cm	Casale et al., 2003 Karaa et al., 2013, 2016
G. Gascogne	133cm	142cm	83cm	104cm	106cm	133cm	Dell'Amico com. perso.

Dans chacune des zones la plupart des juvéniles observés sont relativement grands avec des LCC dépassant le plus souvent 1 mètre. La Mauritanie est la région qui accueille la plus petite tortue observée (LCC = 62 cm), suivie du Portugal (80cm < LCC < 90 cm), de la Méditerranée (LCC = 100 cm) et du golfe de Gascogne (LCC = 106 cm) (Tableau 9). Les tailles moyennes sont relativement similaires entre les zones ($\overline{LCC} \sim 130$ cm) à l'exception de la Mauritanie ($\overline{LCC} = 118$ cm) dont le cas est cependant particulier. Les auteurs indiquent en effet que pour des raisons logistiques seuls les plus petits individus ont été mesurés (48 mesures pour 183 captures) ce qui biaise la moyenne vers les petites tailles (Coelho et al., 2015, voir Tableau 9).

Les tailles prédites par le modèle STAMM s'avèrent cohérentes avec la plupart de ces observations :

- Tout d'abord, le modèle simule **bien l'ordre des plus petites tailles observées et donc très probablement la séquence d'arrivée des tortues luths juvéniles dans les différentes zones** : la Mauritanie a bien été le premier secteur à recevoir des tortues simulées « vivantes », suivie du Portugal puis de la Méditerranée et du golfe de Gascogne. Ce résultat suggère que STAMM simule correctement le déroulement du circuit de dispersion.
- De plus, les **tailles minimales observées** dans les quatre secteurs sont systématiquement comprises entre la taille minimale des tortues simulées estimée

d'après Avens et al. (2009) (borne inférieure) et celle estimée d'après Jones et al. (2011) (borne supérieure). Cela indique, malgré l'incertitude importante liée à l'écart entre les des deux courbes, que le **modèle reproduirait de façon plausible les durées minimales des trajets** vers chacune des zones.

- Enfin, comme cela est effectivement observé, les **tailles moyennes** des tortues simulées sont proches dans les quatre zones. Elles sont également, comme les tailles minimales, cohérentes avec les observations : les tailles moyennes observées sont toujours comprises entre les tailles déduites des courbes de croissances de Avens et al. (2009) et de Jones et al. (2011). Ceci indique donc que la moyenne d'âge des groupes d'individus simulés dans les quatre zones étudiées est cohérente avec la moyenne d'âge observée. Ces résultats suggèrent que la distribution simulée des temps d'arrivée et des temps de rétention dans ces 4 zones est proche de la réalité.

Il est cependant important de préciser que ces résultats, malgré leur cohérence, sont à considérer avec prudence pour au moins deux raisons :

- Il est **difficile d'estimer l'âge des tortues simulées en se basant simplement sur leur taille** (et inversement d'inférer directement l'âge des tortues observées à partir de la mesure de taille). En effet, chez les ectothermes, et chez les tortues marines en particulier, la taille reflète assez mal l'âge des individus puisque ces animaux sont capables de différer ou d'accélérer leur croissance en fonction des conditions environnementales (températures, abondance de proies) rencontrées (Bjorndal, 1985 ; Bjorndal et al., 2003). Or les différentes routes de dispersion à travers l'Atlantique Nord doivent être associées à des conditions plus ou moins favorables pour les tortues juvéniles. Par exemple, les juvéniles échoués dans le golfe de Gascogne, la plus septentrionale des 4 zones, ont dû rencontrer les eaux les plus froides au cours de leur trajet et ont sans doute connu une croissance plus lente. La comparaison des observations avec des tailles simulées en utilisant des courbes de croissance lente (Avens et al., 2009) ou rapide (Jones et al., 2011) a donc tout son sens. Pour pouvoir surmonter ce problème et évaluer précisément la validité des temps de trajet simulés par le modèle, une estimation précise de l'âge, et non de la taille, des tortues échouées ou capturées sur les sites de développement serait nécessaire. A ce titre, une estimation systématique, par squelettochronologie, de l'âge des individus retrouvés morts serait extrêmement intéressante.

- **L'origine des tortues observées dans les différentes zones est incertaine.** Elles peuvent provenir d'autres sites de ponte de la population d'Atlantique Nord-Ouest (Amérique Centrale, Caraïbes, Floride) mais aussi, même si cela est moins probable, des sites de la population d'Atlantique Est (Gabon). Seul un travail d'analyse génétique pratiqué sur tous les individus capturés pourrait réduire cette incertitude.

4.6.3. Le cas de la Méditerranée

Présence et origine des tortues luths en Méditerranée

La présence de la tortue luth en Méditerranée est avérée par des captures régulières d'adultes et de grands juvéniles (Casale et al., 2003 ; Karaa et al., 2013 ; Karaa et al., 2016 ; voir Tableau 9). Même si l'on ne dispose pas d'analyses génétiques pour le confirmer, il est plus que probable que ces tortues proviennent de la population de l'Atlantique Nord-Ouest. En effet :

- 1) La tortue luth ne se reproduit pas en Méditerranée (sauf exception, voir Lescure et al., 1989).
- 2) Les données de suivi par satellite disponibles indiquent jusqu'à présent que les tortues luths adultes de l'Atlantique Est sont cantonnées à l'Atlantique Sud (Fossette et al., 2010a ; Witt et al., 2011 ; Almeida et al., 2011) ce qui suggère (théorie du BMA) que c'est également le cas pour les juvéniles. Au contraire, on sait que les tortues luths adultes de l'Atlantique Nord-Ouest fréquentent le bord Est du bassin Atlantique (e.g. Fossette et al., 2014) et sont donc susceptibles de rentrer en Méditerranée.
- 3) La migration de tortues luths depuis des sites de reproduction de l'Atlantique Nord-Ouest vers la Méditerranée est attestée par au moins un cas d'échouage sur les côtes turques d'une tortue bague à Trinidad (Antilles) quelques mois auparavant (Sönmez et al., 2008).

Pourquoi les tortues luths entrent-elles en Méditerranée ?

Environ 25% des tortues actives se trouvent en Méditerranée à l'issue du temps de simulation contre moins de 2% des tortues passives. La nage dirigée semble donc jouer un rôle clé dans l'entrée des tortues simulées en Méditerranée. On observe effectivement dans nos simulations que les tortues passives ne s'approchent pas suffisamment de Gibraltar pour être entraînées par le courant de surface qui, à proximité du détroit de Gibraltar, pousse les eaux de surface de l'Atlantique vers la Méditerranée. Les tortues actives sont par contre

nombreuses à être attirées par les habitats productifs de la côte marocaine ou du sud de la péninsule Ibérique, en particulier dans le golfe de Cadix. De nombreuses observations confirment d'ailleurs la présence de tortues luths (mais aussi de tortues caouannes) dans ce golfe (Caminas & Valeiras, 2003 ; Rojo–Nieto et al., 2011). Celles-ci viennent profiter de la productivité de ses eaux enrichies par les panaches fluviaux du Gadiana et du Guadalquivir (Nicolau et al., 2016). Les navires marocains (fileyeurs et palangriers) capturent également des tortues luths plus au large, entre les côtes espagnoles et marocaines, dans le voisinage du Déroit de Gibraltar (Benhardouze et al., 2012).

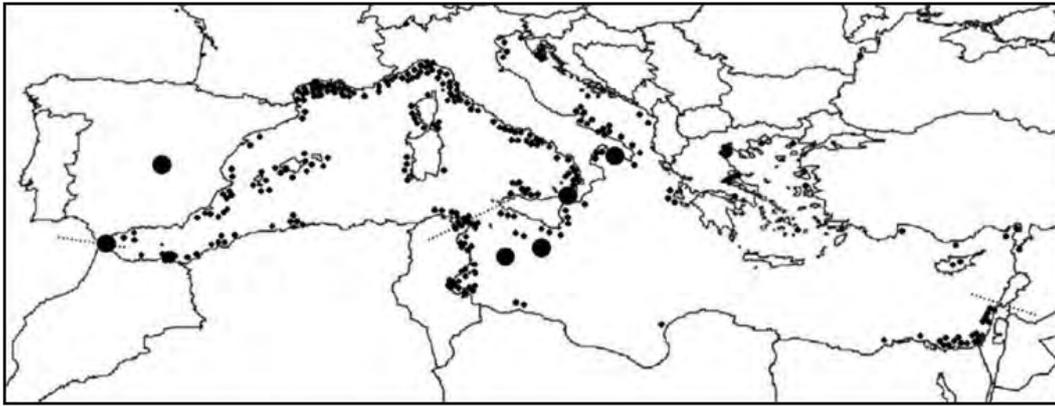
Distribution des tortues actives en Méditerranée

La Figure 25 montre que la densité simulée des tortues actives en Méditerranée recoupe de manière frappante la distribution des captures accidentelles compilée par Casale et al. (2003).

La différence de densité des captures accidentelles entre la partie occidentale et la partie orientale du bassin Méditerranéen est particulièrement marquée. Il faut probablement la considérer avec quelques précautions car, comme l'expliquent Casale et al. (2003), les taux de signalements sont sans doute plus élevés dans les pays du nord-ouest du bassin (notamment la France, l'Espagne et l'Italie) que dans ceux du sud-est (en particulier la Libye) ce qui crée vraisemblablement un biais d'observation.

Mis à part ce biais probable, on note que la distribution des captures accidentelle met clairement en évidence des zones de concentration comme la mer Tyrrhénienne, le golfe du Lion ou encore les côtes Tunisiennes (Casale et al., 2003 ; Karaa et al., 2013 ; Karaa et al., 2016). Il s'agit de zones où les efflorescences saisonnières d'hydroméduses et de scyphoméduses (proies courantes des tortues luths) sont importantes (Touzri et al., 2004 ; Licandro et al., 2010). Les résultats de la simulation active sont cohérents avec cette hypothèse. Les tortues actives se sont en effet concentrées en mer d'Alboran, le long des côtes Algériennes et Tunisiennes (dans le golfe de Gabès en particulier), en mer Tyrrhénienne (Sicile, Italie) ainsi que dans le golfe du Lion et dans le panache fluvial de l'Ebre (côte espagnole). Elles y ont trouvé des habitats productifs qui les ont retenues, limitant ainsi fortement leur passage en Méditerranée Orientale où les PPN étaient globalement moins élevées. **On notera par ailleurs que les rares tortues passives à entrer en Méditerranée n'ont pas connu de rétention similaire en Méditerranée Occidentale et ont circulé dans tout le bassin.**

(a) Captures, échouages et observations en mer



(b) Distribution des tortues simulées actives

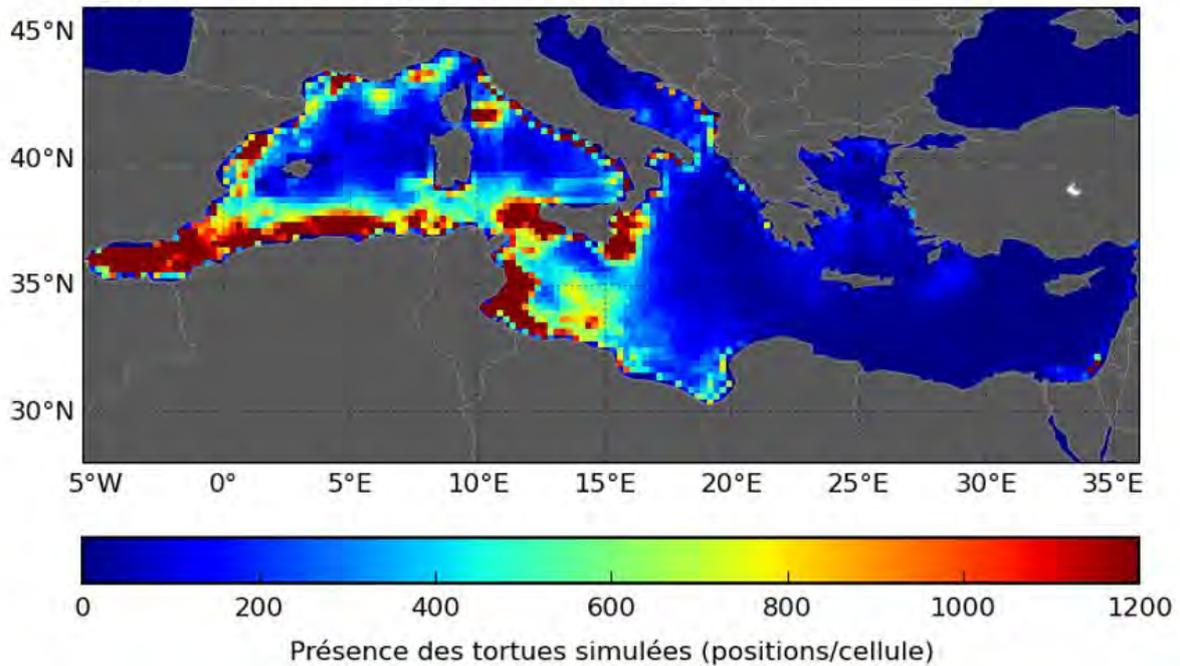


Figure 25 : Distribution des observations de tortues luths et des tortues simulées en Méditerranée. (a) Distribution des observations (captures accidentelles, échouages et observations en mer) de tortues luths en Méditerranée. La taille des cercles est proportionnelle au nombre de captures. *Extrait de Casale et al. (2003)* **(b)** Densité de distribution des tortues actives en Méditerranée.

La distribution spatiale des tortues actives en Méditerranée semble donc bien être la conséquence de leur agrégation sur les habitats favorables de Méditerranée Occidentale (comme le supposaient Casale et al., 2003) et non la conséquence de la circulation océanique à l'intérieur du bassin méditerranéen.

4.7. Comparaison de la favorabilité des dispersions simulées dans le Pacifique et dans l'Atlantique

Au cours des 30 dernières années les effectifs d'individus reproducteurs auraient fortement diminué pour la population du Pacifique Ouest (Tapilatu et al., 2013) tandis qu'ils seraient restés stables, voire auraient augmentés au sein de la population d'Atlantique Nord-Ouest (Tiwari et al., 2013d). A l'heure actuelle ces tendances démographiques différentes ont surtout été reliées aux menaces anthropiques auxquelles les deux populations font face. Par exemple les plages de pontes de l'Atlantique Nord-Ouest sont bien protégées (Troëng et al., 2004) tandis qu'ont longtemps perduré, voire perdurent toujours, la collecte illégale des œufs et la chasse des adultes pour leur viande sur les sites de reproduction du Pacifique Ouest (Suarez & Starbird, 1996 ; Tapilatu et al., 2013 ; Tapilatu et al., 2017). Par contre, dans les deux océans, les tortues luths sont exposées à un risque important de capture accidentelle par les navires de pêche que ce soit au large (Lewison et al., 2004 ; Wallace et al., 2013a ; Lewison et al., 2014) ou à proximité des côtes (Ferraroli et al., 2004 ; Livingstone, 2006 ; Lum, 2006 ; Georges et al., 2007 ; Riskas & Tiwari, 2013 ; Tapilatu et al., 2013). Il est donc difficile de comprendre sur la base de ces seuls éléments pourquoi la population de l'Atlantique Ouest se porte bien tandis que celle du Pacifique Ouest poursuit son déclin.

Les travaux de Saba (2007 ; 2008a ; 2008b) ont démontré que les conditions environnementales pouvaient influencer la fréquence de la reproduction des tortues luths et donc impacter la résilience des populations face aux menaces anthropiques. Nos simulations pourraient apporter les premiers éléments concrets pour élargir ce raisonnement au stade juvénile et identifier des **facteurs intervenant au cours de la dispersion qui pourraient expliquer, au moins en partie, les tendances démographiques différentes des deux populations.**

Nous avons identifié trois facteurs qui pourraient expliquer des différences dans le développement des tortues luths juvéniles dans le Pacifique Nord et l'Atlantique Nord : **la température de l'eau** et la **productivité** dans les zones traversées ainsi que **la largeur du bassin océanique** traversé.

La Figure 26 montre la température moyenne mensuelle climatologique dans l'Atlantique et dans le Pacifique entre 30 et 45°N, une bande de latitude dans laquelle se concentre la majorité des tortues actives durant leur traversée des bassins océaniques. Elle indique que

l'Atlantique Nord est plus chaud que le Pacifique Nord d'environ 3°C, une différence qui reste quasi-constante tout au long de l'année.

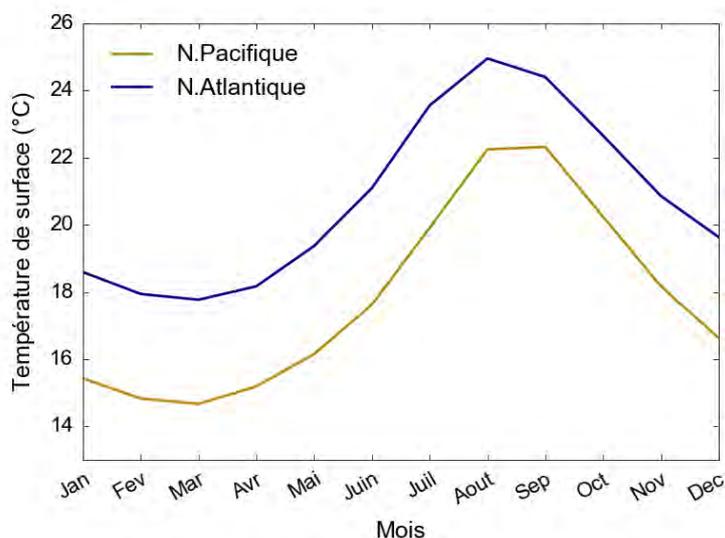


Figure 26 : Courbe de la température de surface dans le Pacifique Nord et dans l'Atlantique Nord tempérés au cours de l'année. Moyenne mensuelle climatologique (entre 2002 et 2008) de la température de surface entre 30°N et 45 °N dans le Pacifique Nord (jaune) et dans l'Atlantique Nord (bleu).

Cette différence dans les températures rencontrées par les juvéniles simulés n'impacte pas la mortalité par hypothermie des tortues actives (proche de 20 % dans les deux océans) mais joue par contre sur les latitudes auxquelles les tortues peuvent accéder. On se rend compte en effet que les températures rencontrées par les individus simulés dans les 2 océans sont proches (Figure 27a) mais que, à température égale, les tortues simulées dans l'Atlantique peuvent monter plus haut en latitude (Figure 27b) et ainsi avoir accès à des eaux, en moyenne, plus riches (Figure 27c).

De plus, on observe (Figure 27c) que l'augmentation marquée de la PPN, qui apparaît au moment où un nombre significatif d'individus simulés commence à atteindre les zones riches du bord Est des bassins, survient dans l'Atlantique au cours de la 10^{ième} année de simulation mais seulement 4 ans plus tard dans le Pacifique. La taille du bassin océanique qui conditionne la durée de sa traversée, a donc un rôle important dans l'accès à la ressource alimentaire pour les tortues luths juvéniles.

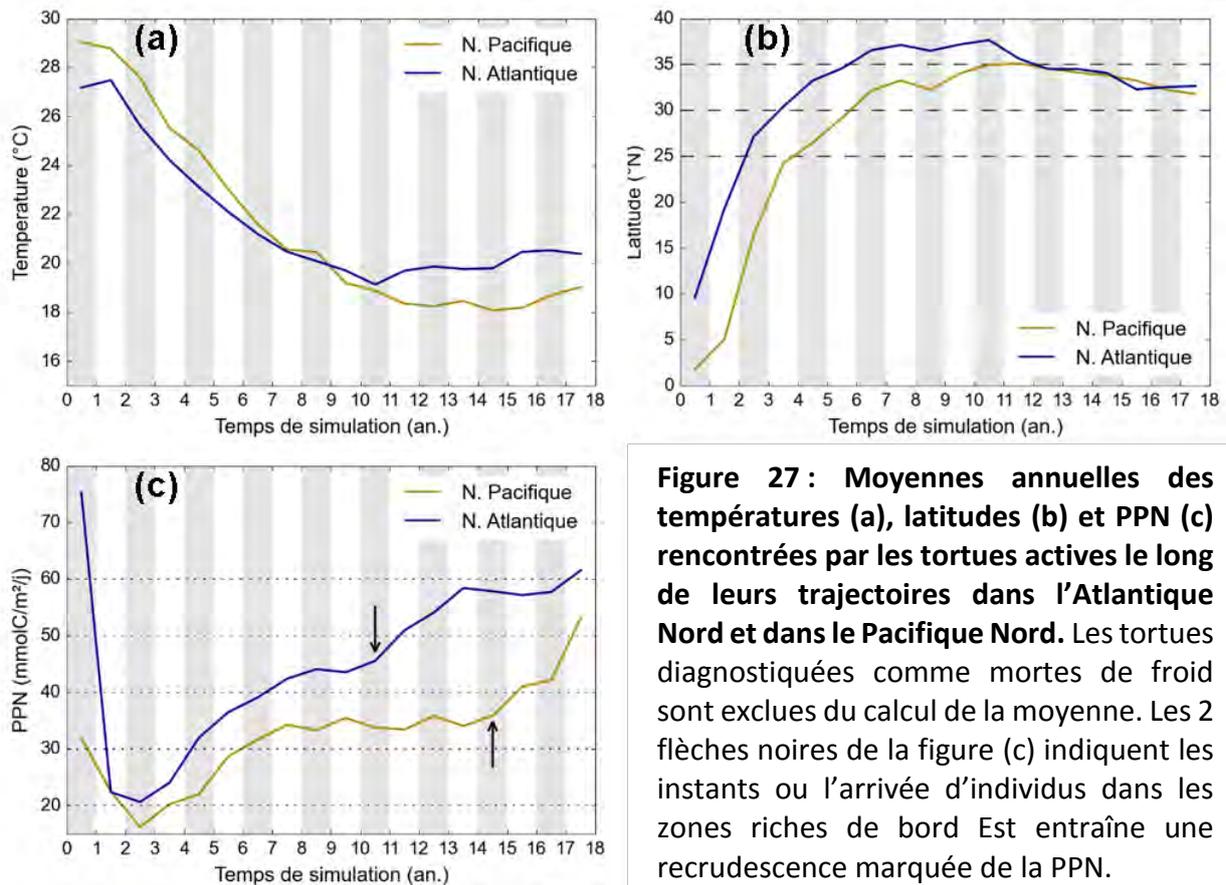


Figure 27 : Moyennes annuelles des températures (a), latitudes (b) et PPN (c) rencontrées par les tortues actives le long de leurs trajectoires dans l'Atlantique Nord et dans le Pacifique Nord. Les tortues diagnostiquées comme mortes de froid sont exclues du calcul de la moyenne. Les 2 flèches noires de la figure (c) indiquent les instants où l'arrivée d'individus dans les zones riches de bord Est entraîne une recrudescence marquée de la PPN.

Nos simulations suggèrent donc que l'Atlantique Nord fournit des conditions plus favorables au développement de tortues luths juvéniles que le Pacifique Nord. A latitude égale, les eaux plus chaudes de l'Atlantique permettraient aux juvéniles d'accéder à des secteurs plus riches situés à plus haute latitude et la plus petite taille du bassin Atlantique les feraient atteindre plus rapidement les habitats productifs de bord Est.

Ces meilleures conditions trophiques pourraient améliorer la condition corporelle et le taux de survie des tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest à l'issue du stade juvénile. Combinées avec un accès plus rapide aux zones riches des bords Est du bassin, ces conditions plus favorables pour le développement des juvéniles pourraient permettre aux tortues de l'Atlantique Nord-Ouest d'atteindre la maturité sexuelle plusieurs années plus tôt que les tortues du Pacifique Ouest. Des taux de recrutements naturellement plus élevés et une maturité sexuelle plus précoce pourraient rendre la population d'Atlantique Nord-Ouest plus robuste face aux perturbations extérieures, aussi bien d'origine naturelle qu'anthropique. Ceci pourrait contribuer à la meilleure santé de la population de l'Atlantique Nord-Ouest par rapport à la population du Pacifique Ouest.

5. Conclusion

L'application de STAMM pour simuler la dispersion active des tortues luths juvéniles de l'Atlantique Nord-Ouest fournit des résultats souvent analogues à ceux obtenus pour la population du Pacifique Ouest, avec cependant quelques différences notoires :

- **Dans les deux océans, la circulation océanique gouverne, à grande échelle spatiale, la majeure partie du schéma spatial de la dispersion.** La nage active induit cependant des différences majeures quant aux zones finales de dispersion qui dans le cas passif sont des zones peu productives à l'intérieur du gyre subtropical et, dans le cas actif, des zones productives situées sur le bord Est des deux bassins océaniques.
- **La nage motivée par la recherche d'habitats favorables induit des migrations saisonnières** dans les deux océans.
- **La nage motivée par l'habitat réduit fortement le risque pour les tortues simulées de mourir de froid mais ne le fait pas disparaître.** La mortalité par hypothermie simulée est voisine de 20 % dans les deux océans.
- **Lorsque les tortues simulées traversent les deux océans d'ouest en est, STAMM simule un mouvement de nage vers l'ouest qui s'oppose au sens des courants dominants.** Ce comportement résulte d'un gradient zonal de favorabilité de l'habitat. Dans le Pacifique, ce gradient est principalement dû à un gradient d'habitat de nourrissage alors, que dans l'Atlantique, il s'agit d'un gradient thermique, essentiellement marqué en hiver.
- **La nage vers l'ouest est la principale raison pour laquelle les temps de traversée des deux océans sont plus longs dans le cas actif que dans le cas passif.** Les migrations saisonnières jouent également un rôle dans l'allongement du temps de traversée car les tortues qui migrent en hiver vers le centre du gyre subtropical y rencontrent un courant d'ouest moins fort. Cet effet est plus marqué dans le Pacifique que dans l'Atlantique où les tortues se concentrent, en hiver, au niveau du courant des Açores et sont donc peu ralenties.

- **La nage motivée par l'habitat module fortement la distribution spatiale et temporelle des juvéniles actifs** car (a) les migrations saisonnières les concentrent dans une bande de latitude relativement étroite qui correspond aux habitats saisonnièrement favorables, (b) la nage vers l'ouest augmente leur temps de résidence principalement dans le centre du bassin, et (c) la nage dirigée les concentre, en fin de traversée des bassins océaniques, sur les habitats productifs de bord Est (au large de la Californie et de la Basse Californie dans le Pacifique, ou au large du Portugal et de la Mauritanie dans l'Atlantique).

Par ailleurs, **les simulations réalisées depuis la plage d'Awala-Yalimapo font apparaître, pour la première fois, les routes de dispersion qu'empruntent probablement les tortues luths juvéniles de l'Atlantique Nord-Ouest ainsi que leurs habitats de développement potentiels.**

De ce point de vue, les résultats spatiaux de la simulation active (modèle STAMM) semblent nettement plus réalistes que ceux de la simulation passive en particulier en ce qui concerne les habitats de développement. Dans le cas passif, les tortues simulées se concentrent au centre du gyre subtropical, une zone considérée comme un désert océanique où il est peu probable que des tortues luths puissent se développer. Dans le cas actif en revanche, les juvéniles s'accumulent dans la région des Açores, au large du Portugal, en Méditerranée Occidentale et au niveau de l'upwelling de Mauritanie et, dans une moindre mesure dans le golfe de Gascogne. Ces zones ont une productivité élevée et sont donc des habitats de développement plausibles pour les tortues de cette population ce que semblent confirmer les suivis satellitaires des adultes ainsi que les échouages et les captures accidentelles de juvéniles qui y sont recensés. Soulignons également qu'en Méditerranée la distribution des tortues actives simulée par le modèle STAMM recoupe de manière frappante celle des captures accidentelles.

De plus, les patrons de dispersion produits par modèle STAMM dans l'Atlantique permettent de mieux préciser les menaces potentielles auxquelles sont confrontées les tortues luths juvéniles de l'Atlantique Nord-Ouest. Au large, l'augmentation du temps de résidence des tortues actives dans les secteurs les plus riches de l'Atlantique Nord et de la Méditerranée les expose aux pêcheries palangrières qui ciblent elles aussi ces zones. De même, la concentration des juvéniles simulés à proximité directe des côtes au niveau des habitats productifs du bord Est du bassin accroît leur risque d'interaction par les flottilles de petits navires côtiers artisanaux en particulier ceux qui opèrent au large du Portugal et du nord-est

de l'Afrique (Maroc, Sahara Occidental, Mauritanie). Ces navires artisanaux représentent une menace importante pour les tortues marines à cause de leur nombre très important et de leur usage répandu des filets maillants un engin de pêche qui cause de fortes mortalités chez les tortues qui s'y emmellent.

Enfin, la comparaison des résultats des simulations réalisées dans l'Atlantique et dans le Pacifique met au jour des éléments qui pourraient expliquer, au moins en partie, les tendances démographiques différentes de ces deux populations. Si les mortalités liées au froid des tortues actives sont équivalentes dans les deux océans, les juvéniles de l'Atlantique pourraient, grâce à des eaux plus chaudes, accéder à des latitudes plus élevées et donc des habitats plus riches durant leur traversée du bassin. En outre, ils arriveraient plus tôt sur les habitats productifs sur le bord Est à cause de la taille plus réduite de ce bassin océanique. Ces résultats suggèrent que les tortues luths juvéniles rencontrent de meilleures conditions de développement dans l'Atlantique que dans le Pacifique Nord et pourraient atteindre plus rapidement la maturité sexuelle. Cela pourrait expliquer, au moins en partie, la meilleure santé de la population de tortues luths de l'Atlantique Nord-Ouest par rapport à celle du Pacifique Ouest.

CHAPITRE IV

La tortue caouanne de l'ouest de l'océan
Indien

1. Introduction

Après avoir utilisé STAMM pour étudier la dispersion des tortues luths juvéniles dans l'Atlantique et le Pacifique Nord, il nous paraissait important de tester ce modèle sur une tortue de la famille des Chélonidés. Le choix de la tortue caouanne de l'ouest de l'océan Indien s'est imposé lorsque nous avons eu l'opportunité de collaborer au projet européen **COCA LOCA** (COConnectivité des populations de tortues CAouannes dans l'ouest de l'océan Indien : mise en place de mesures de gestion LOCAles et régionales). Ce projet vise à améliorer la connaissance de la dynamique spatiale des tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien, notamment durant la phase juvénile pélagique, afin de pouvoir mettre en place des mesures de conservation efficaces.

2. Les tortues caouannes de l'océan Indien et contexte du projet COCA LOCA

Cette section présente une synthèse rapide des connaissances actuelles concernant les populations de caouannes de l'océan indien, puis le contexte précis du projet COCA LOCA. Elle reprend de larges extraits du rapport scientifique final du projet COCA LOCA (Rapport COCALOCA R9, Dalleau et al., 2016) auquel nous avons contribué.

2.1. Principaux sites de ponte dans l'océan Indien et statut conservatoire des populations

Les sites de ponte de la tortue caouanne dans l'océan Indien sont présents dans les deux hémisphères (Figure 28) (Halpin et al., 2009). Le site de ponte situé sur l'île de Masirah (20.5°N, 58.8°E), près des côtes de Oman, est l'un des plus importants au monde avec plus de 60 000 pontes observées annuellement en moyenne (Casale, 2015). Les autres sites de ponte importants de l'océan Indien sont situés en Afrique du Sud (3900 pontes/an, Hughes, 2010 ; Nel et al., 2013), au Mozambique (900 pontes/an, Baldwin et al., 2003), au sud de Madagascar (nombre de pontes incertain, Rakotonirina & Cooke, 1994) mais également dans le nord-ouest de l'Australie (2 500 femelles/an , Dodd Jr, 1988). D'autres sites mineurs existent dans le nord de l'océan Indien (Sri Lanka, Myanmar, Bangladesh).

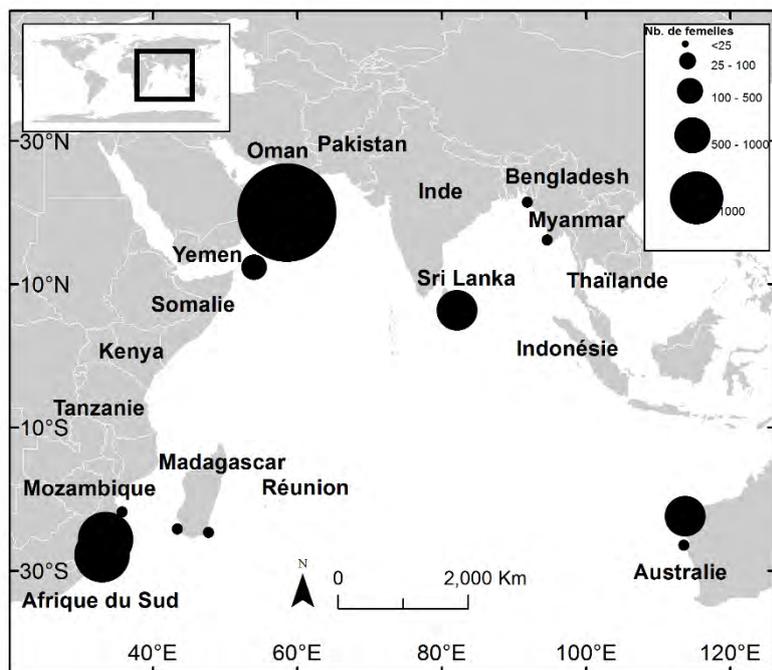


Figure 28 : Répartition des lieux de pontes de la tortue caouanne dans l’océan Indien. La taille des cercles correspond au nombre annuel de femelles associé à chacun des sites de ponte (<25, 25-100, 100-500, 500-1000, >1000). *Modifié de SWOT State of the World's Sea Turtles, dans le rapport COCALOCA R9.*

Le Marine Turtle Specialist Group (MTSG) de l’IUCN a identifié chez les tortues caouannes de l’océan Indien quatre grandes unités de gestion (ou RMU pour Regional Management Unit, assimilables à des populations, voir Wallace et al., 2010a). Ces quatre RMU sont celles du nord-est, du sud-est, du nord-ouest et du sud-ouest de l’océan Indien. La première est classée comme en danger critique d’extinction par l’IUCN et la seconde comme presque menacée. Cependant, dans le cadre de cette étude nous nous sommes concentrés sur les deux autres populations de l’ouest de l’océan Indien (la zone d’étude du projet COCA LOCA) c’est-à-dire celles du nord-ouest et du sud-ouest de l’océan Indien.

- La **population du sud-ouest** de l’océan Indien (Afrique du Sud, Mozambique, Madagascar) semble en bonne santé (Nel & Casale, 2015). Sur la plage de Maputaland en Afrique du Sud, le nombre annuel de nid aurait presque quadruplé depuis 1965 (de 550 à 2200) (Nel, com. perso.) tandis qu’à Melongane, au Mozambique, il aurait été multiplié par cinq depuis 1995 (de 56 à 295) (Lombard & Kyle, 2014). L’IUCN considère cependant cette population comme presque menacée du fait de sa petite taille (moins de 10 000 individus reproducteurs).
- La **population du nord-ouest** de l’océan Indien (Oman) est actuellement considérée comme en danger critique d’extinction (Casale, 2015). Elle a en effet connu un déclin très important au cours des trois dernières décennies. Depuis la fin des années 1980 le nombre annuel de nids y aurait diminué de plus de 70% (Casale, 2015). A ce rythme, ce déclin atteindra 90% d’ici à 2043 (Casale, 2015).

2.2. Contexte du projet COCA LOCA et place de la modélisation

Si la plupart des sites de ponte de ces deux populations font aujourd'hui l'objet d'une protection efficace ce n'est pas encore le cas des individus en mer. Pour que des actions de conservation efficaces soient prises, il est nécessaire de disposer de connaissances sur la biologie et l'écologie de l'espèce dans la zone considérée. Or on ne sait encore que très peu de chose sur les habitats et les migrations des tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien, en particulier durant leur phase de développement océanique. Le projet COCA LOCA, auquel nous avons collaboré vise justement à acquérir des connaissances précises sur l'écologie spatiale de ces populations au cours de ce stade de vie.

Les navires palangriers qui opèrent dans la ZEE de l'île de la Réunion capturent régulièrement des tortues caouannes océaniques (juvéniles encore inféodés au milieu océanique). Ces captures accidentelles constituent le point de départ de cette étude et représentent une chance unique d'améliorer les connaissances sur l'écologie spatiale de l'espèce dans l'océan Indien durant la phase de vie juvénile en milieu océanique.

Entre 2007 et 2011, dix huit tortues caouannes océaniques capturées accidentellement dans la ZEE réunionnaise puis soignées au centre Kélonia (île de la Réunion, www.kelonia.fr) ont pu être équipées de balises ARGOS permettant de suivre leurs déplacements. Ces tortues caouannes étaient relativement grandes pour des individus en phase océanique (54-77 cm de LCC) ce qui suggère qu'elles étaient proches de la maturité sexuelle au moment de leur capture. Après leur remise en liberté neuf d'entre elles se sont déplacées vers le nord et ont atteint l'hémisphère Nord ; quatre autres ont migré vers le sud et les 5 dernières n'ont pas été suivies assez longtemps pour que leur destination puisse être déterminée avec certitude (Dalleau et al., 2014). Cinq tortues ont été suivies jusqu'en mer d'Arabie, la région où se situe l'île de Masirah. Elles ont alors adopté un comportement identique à celui des adultes vivant dans la même zone (Rees et al., 2010). Cela suggère que ces tortues seraient originaires des plages de ponte du nord-ouest de l'océan Indien, très probablement de celle de Masirah, et seraient revenues pour se reproduire ou terminer leur développement. Ce résultat surprenant a montré pour la première fois que des tortues caouannes originaires du nord de l'océan Indien pourraient connaître un cycle de développement trans-équatorial.

Pour compléter ces premiers travaux une approche pluridisciplinaire et régionale a été adoptée dans le cadre du projet COCA LOCA. Quatre outils ont été utilisés afin de préciser le cycle spatial des tortues capturées à proximité de la Réunion :

- i. La télémétrie satellite qui permet de suivre directement les migrations des tortues équipées de balises.
- ii. La génétique des populations qui précise l'origine des tortues océaniques capturées.
- iii. L'analyse des isotopes stables qui donnent des informations sur le régime alimentaire et les habitats de développements de ces individus.
- iv. **La modélisation qui permet de simuler les trajectoires des tortues à partir des plages de naissance.**

Grâce au financement de COCA LOCA, vingt deux caouannes juvéniles, capturées accidentellement entre 2012 et 2015 au large de la Réunion ont pu être suivies par satellite, portant ainsi à 40 le nombre d'individus suivis entre 2007 et 2015. Des prélèvements de tissus ont également été réalisés sur chacun de ces individus et ont fait l'objet d'analyses génétiques et isotopiques. En outre, ces analyses ont été étendues à des tortues adultes au niveau des sites de ponte d'Afrique du Sud, du Mozambique et d'Oman afin que leurs résultats soient comparés à ceux des tortues océaniques de la Réunion.

Dans le volet modélisation de cette étude, le modèle STAMM a été calibré pour la tortue caouanne et utilisé pour réaliser les premières simulations de la dispersion de juvéniles au départ des deux principaux sites de ponte de l'ouest de l'océan Indien : l'île de Masirah et les plages adjacentes de Maputaland et de Melongane situées à la frontière de l'Afrique Sud et du Mozambique.

3. Matériel et méthodes

3.1. Forçages

Les forçages utilisés pour ces simulations sont les mêmes qu'au chapitre précédent. Ils sont résumés dans le tableau suivant :

Tableau 10 : Champs de forçages utilisés.

Variable	Résolution spatiale	Résolution temporelle	Période couverte	Type	Source
Courant	0.25°	1 jour	2002-2008	Modèle (GLORYS-1)	mercator-ocean.fr
Température	0.25°	1 jour	2002-2008	Modèle (GLORYS-1)	mercator-ocean.fr
PPN	0.25°	1 jour	2002-2008	Obs. satellitaires (MODIS)	science.oregonstate.edu /ocean.productivity/

3.2. Zones et périodes de lâcher

Comme indiqué précédemment, nous avons simulé les dispersions de tortues caouannes au départ des deux principaux sites de ponte de l'océan Indien qui sont représentatifs, respectivement, des populations du nord-ouest et du sud-ouest de ce bassin :

- **Population du nord-ouest de l'océan Indien : Ile de Masirah** (Sultanat d'Oman) (20.4°N, 58.8°E) (Figure 29a). La saison de ponte s'étend de Mai à Octobre avec un pic en Juillet/Août. Les juvéniles simulés depuis ce site sont donc relâchés entre Juillet et Décembre avec un pic en Septembre/Octobre (Figure 29b).
- **Population du sud-ouest de l'océan Indien : Afrique Australe** (27.5°S, 32.5°E). Ce site de ponte transfrontalier entre l'Afrique du Sud (plage de Maputaland, Nord-Est de la province du KwaZulu Natal) et le Mozambique (plage de Melongane, région de Maputo) (Figure 30a). La ponte a lieu durant l'été austral, de début Novembre à fin Février avec un pic entre Décembre et Janvier. Les juvéniles simulés sont donc lâchés entre début Janvier et fin Avril avec un pic entre Février et Mars (Figure 30b).

Pour chaque simulation, **2 000 juvéniles simulés** sont relâchés au large de leur plage de naissance. La zone de lâcher est toujours un rectangle dont la taille correspond à celle de la plage de ponte et qui est centré à environ 40 km au large. Les positions initiales des tortues sont réparties uniformément dans cette zone. La fréquence des lâchers reproduit la fréquence des pontes avec un retard de 2 mois pour tenir compte du temps d'incubation des œufs.

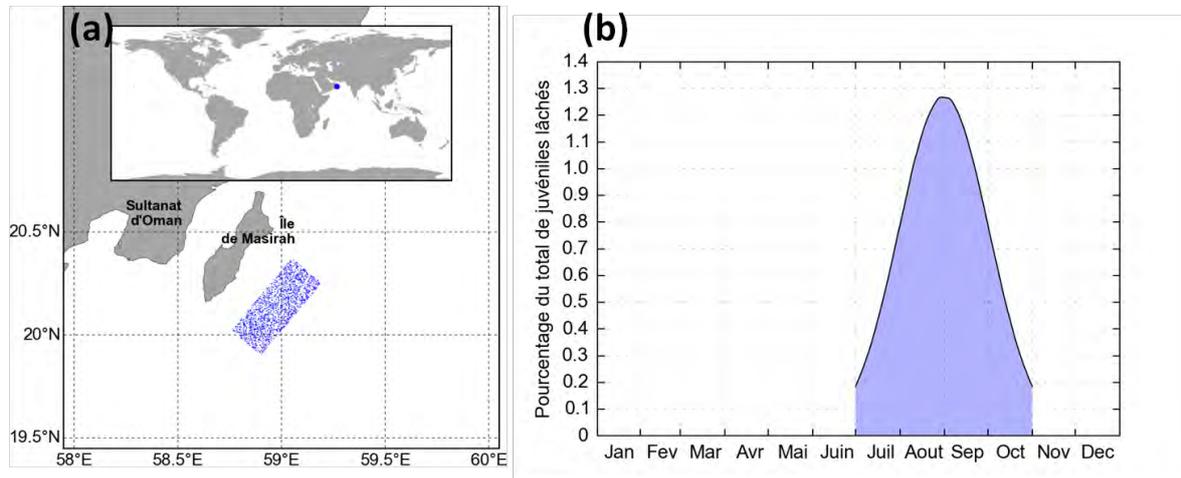


Figure 29 : Oman – Positions (a) et dates (b) de lâcher des juvéniles simulés au large de l'île de Masirah.

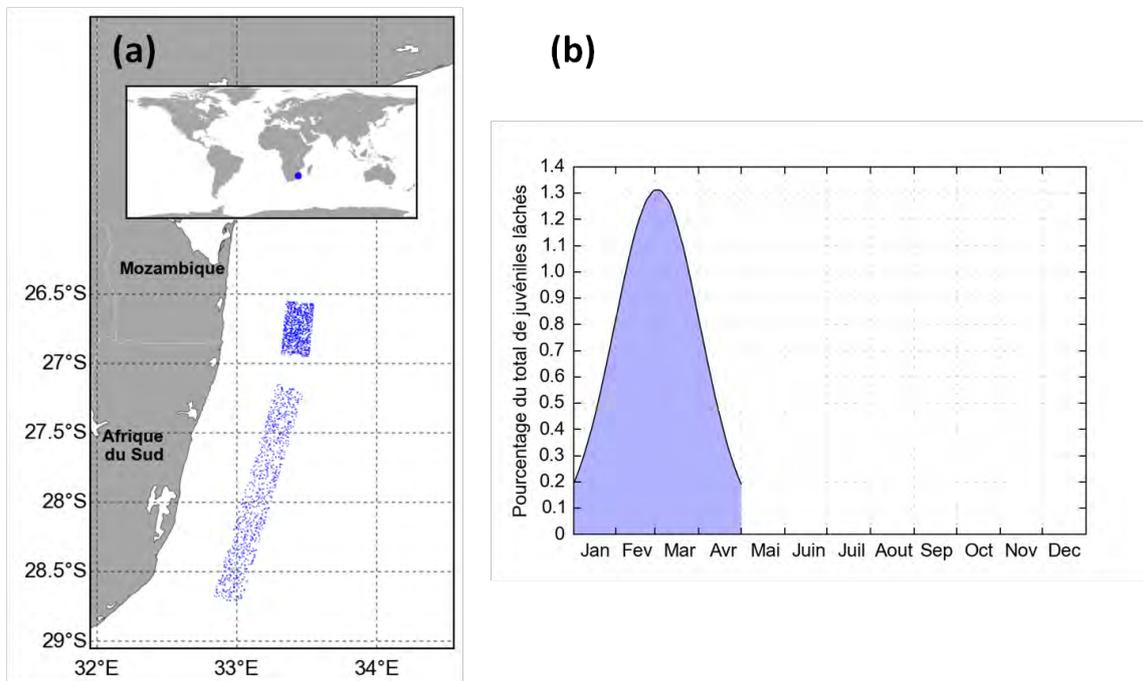


Figure 30 : Afrique Australe – Positions (a) et dates (b) de lâcher des juvéniles simulés au large des plages de ponte d'Afrique du Sud et du Mozambique.

3.3. Simulations

Comme dans les chapitres précédents, deux **simulations de référence** ont été réalisées au départ de chacune des deux plages de ponte. L'une est dite **passive** (i.e sans comportement de nage) et la seconde est dite **active** (modèle STAMM).

Ces quatre simulations ont débuté en 2002 et ont chacune impliqué 2 000 tortues simulées qui dispersent pendant **15 ans**. La durée des simulations a été choisie pour couvrir l'intégralité du stade juvénile en milieu océanique c'est-à-dire toute la période allant de la fin de la phase de nage frénétique jusqu'à la migration ontogénique durant laquelle les tortues caouannes quittent le milieu océanique et rejoignent les sites d'alimentation côtiers pour terminer leur développement. Dans l'Atlantique, l'âge moyen auquel les tortues caouannes juvéniles recrutent en milieu néritique a été estimé à 12.4 ans (Avens et al., 2013). L'âge des tortues capturées à la Réunion (dont la plupart serait en train d'effectuer cette migration) est estimé entre 7 et 15 ans d'après leur taille et la courbe de croissance proposée par Parham & Zug (1997). La durée des simulations a alors été fixée à 15 ans pour s'assurer de couvrir la totalité de la phase juvénile océanique.

Une **simulation test** du modèle STAMM a également été réalisée (comme dans les chapitres précédents, voir Chapitre III, section 3.3, p115) pour ajuster les différents facteurs de calibration du modèle dont α et v_0 (voir dans ce chapitre section 3.4.3., p164 et 3.4.4., p168).

3.4. Calibration du modèle pour les tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien

3.4.1. Relations allométriques

Relation taille-âge

Comme pour la tortue luth, la croissance des caouannes simulées suit une loi de von Bertalanffy de la forme :

$$L(a) = L_{\infty} \left(1 - e^{-k(a-a_0)} \right), \quad (1)$$

avec L la taille (en mètres), L_{∞} la taille asymptotique de l'espèce, a l'âge (en années), k un paramètre de croissance (de dimension t^{-1}) et a_0 l'âge théorique pour lequel $L = 0$. Les paramètres de cette loi sont ceux estimés par Parham & Zug (1997) :

$$L(a) = 1.09(1 - e^{-0.0981(a+0.36)}), \quad (2)$$

où L est la Longueur Courbe de Carapace (LCC) en mètres (Figure 31).

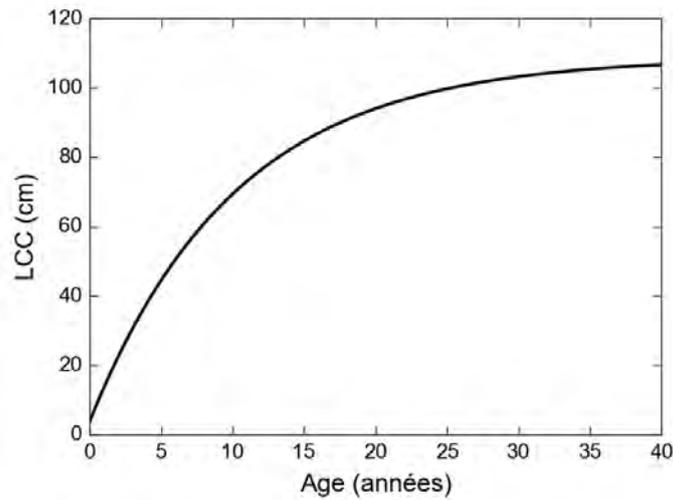


Figure 31 : Courbe de croissance de la tortue caouanne utilisée dans STAMM. Evolution de la LCC (en cm) en fonction de l'âge de la tortue (en années). A partir de Parham & Zug (1997).

Relation poids-âge

Le poids et la taille des tortues caouannes sont liés par une relation allométrique classique de la forme :

$$M = gL^c, \quad (3)$$

avec M la masse et g et c des coefficients à déterminer. Ces deux coefficients ont été calculés pour les caouannes réunionnaises par régression linéaire sur les données taille-poids log-transformées obtenues dans le cadre du projet COCA LOCA (Figure 32a). On a ainsi obtenu :

$$M = 104 L^{2.5}. \quad (4)$$

Cette paramétrisation est très proche de celle proposée par Narazaki et al. (2015) (Figure 32b).

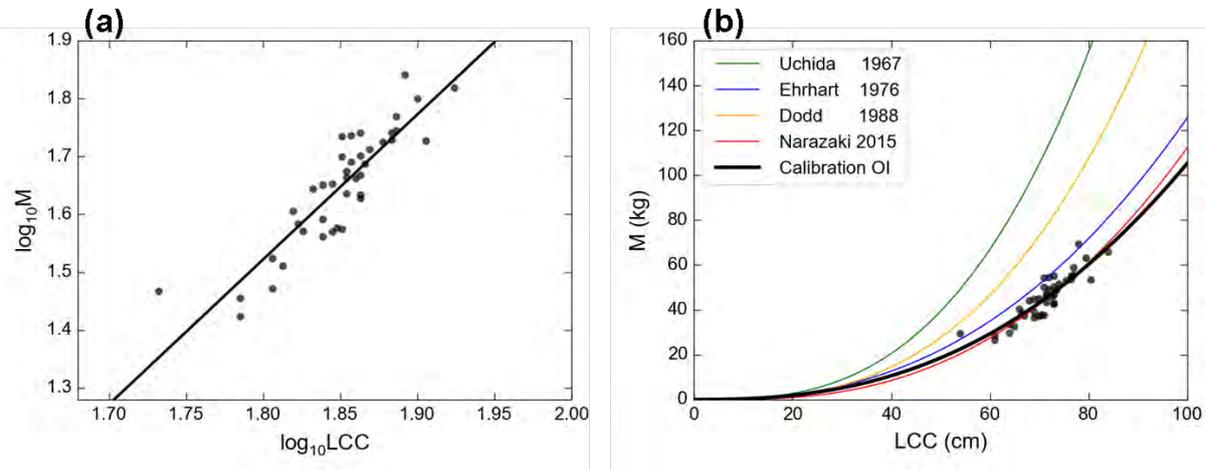


Figure 32 : Ajustement de la relation taille-poids chez les tortues caouannes réunionnaises. (a) Régression linéaire (droite noire) sur le log des mesures taille-poids des tortues caouannes réunionnaises (points noirs). (b) Relation taille-poids correspondante (courbe noire épaisse) comparée à d'autres relations du même type issues de la littérature (vert : Uchida (1967) ; bleu : Ehrhart (1976) ; jaune : Dodd Jr (1988) ; orange : Narazaki et al. (2015). Les points noirs représentent les mesures de taille-poids des tortues caouannes capturées autour de la Réunion.

Vitesse maximale soutenable

Nous avons montré dans le Chapitre II (p70) que la vitesse maximale soutenable (V_m) qu'est capable de développer une tortue marine peut s'exprimer en fonction de sa taille selon la relation suivante :

$$V_m = v_0 L^{\frac{bc-2}{3}}, \quad (5)$$

avec b l'exposant allométrique reliant la masse au Taux Métabolique au Repos ($TMR \propto M^b$), c l'exposant allométrique de la relation taille-poids (calculé ci-dessus) et v_0 un facteur de calibration à définir (de dimension t^{-1}). L'exposant b varie peu parmi les reptiles (Wallace & Jones, 2008). Comme b n'a pas été mesuré spécifiquement pour la tortue caouanne nous avons pris $b = 0.83$ la valeur moyenne chez les reptiles, par ailleurs très proche de $b = 0.831$ utilisé pour la tortue luth. En utilisant la valeur du coefficient c de l'Eq (4) nous obtenons l'expression suivante pour V_m chez la tortue caouanne :

$$V_m = v_0 L^{0.025}. \quad (6)$$

3.4.2. Habitat thermique

Contrairement aux tortues luths, nous avons considéré que l'habitat des tortues caouannes était indépendant de leur âge (Chapitre I, section 4.2.2., p49). Les températures pivots ont été choisies à partir des expériences en captivité évoquées dans le Chapitre I.

- **T₁ = 10°C.** En dessous de ce seuil, les tortues caouannes entrent en léthargie complète et se laissent flotter à la surface de l'eau (Schwartz, 1978).
- **T₂ = 18°C.** En dessous de cette température, les caouannes s'alimentent moins et perdent du poids (Hughes, 1974).
- **T₃ = 30°C.** Au-dessus de cette température l'activité de nage des tortues caouannes juvéniles est ralentie (O'Hara, 1980).
- **T₄ = 33°C.** Température à partir de laquelle les tortues caouannes juvéniles perdent leur coordination motrice (O'Hara, 1980).

3.4.3. Habitat d'alimentation

Pour mettre au point le modèle d'habitat d'alimentation pour la tortue caouanne nous avons appliqué la même méthode que celle développée par Jones et al. (2012) sur les tortues luths. Nous nous sommes basés sur des expériences de croissance en environnement contrôlé pour estimer les besoins énergétiques des tortues caouannes tout au long de leur vie. Pour ce faire, nous avons d'abord dû calculer un coefficient de conversion brute (traduisant l'augmentation de masse par quantité de nourriture ingérée). Il est ensuite possible, à partir de ce coefficient, d'évaluer la ration énergétique journalière nécessaire à la tortue caouanne.

Coefficient de conversion brut K

Le coefficient de conversion brut, noté K, traduit l'augmentation de masse d'un organisme après ingestion d'une quantité de nourriture donnée. D'après Ivlev (1966):

$$K = \frac{\Delta M}{\Delta F}, \quad (7)$$

avec ΔM l'incrément de masse de l'organisme (en kg) et ΔF la masse de nourriture ingérée (en kg). Pauly (1986) a proposé une relation permettant d'exprimer K en fonction du poids M de l'animal :

$$K = 1 - \left(\frac{M}{M_\infty}\right)^\beta, \quad (8)$$

avec M_∞ le poids asymptotique de l'espèce (et pour lequel $K=0$) et β une constante qui reste à déterminer.

Pour estimer β , nous avons utilisé le jeu de données de Swingle et al. (1993). Les auteurs ont élevé en captivité neuf tortues caouannes durant quatre-vingt semaines après leur éclosion. Ces jeunes tortues étaient réparties entre deux sites d'élevage : le zoo de Colombus ($n=5$) et le Virginia Marine Science Museum (VMSM, $n=4$). Ces tortues étaient nourries d'un mélange de chair de poisson dont nous avons estimé la densité énergétique à environ 5300 kJ/kg de matière humide (MH) d'après la recette décrite dans Choromanski et al. (1987) et utilisée dans l'expérience de Swingle et al. (1993).

Les données publiées correspondent aux poids moyens (M_c) des deux groupes mesurés chaque mois ainsi que les taux moyens journaliers de consommation alimentaire df_c/dt (moyennés mensuellement et exprimés en g/jour/individu). Les tortues sont pesées au début de chaque mois. Entre chaque mesure, nous avons calculé l'incrément de poids (noté ΔM_c) ainsi que la quantité de nourriture ingérée par les tortues (notée ΔF_c). En utilisant ces données dans l'Eq. (9) il est possible de calculer des valeurs du coefficient de conversion brut en captivité (notées K_c). En considérant le logarithme de l'Eq. (8) on obtient la relation suivante :

$$\log_{10}(1 - K_c) = \beta \log_{10}(M_\infty) - \beta \log_{10}(\overline{M_c}), \quad (9)$$

avec $\overline{M_c}$ le poids moyen sur chaque intervalle de temps (mois) où sont calculées les valeurs de K_c . Il serait alors possible de calculer β par simple régression linéaire à partir de l'Eq. (9). Toutefois, compte tenu de l'erreur importante que contient le jeu de données (composé de moyennes mensuelles calculées sur l'ensemble des individus) nous utilisons la méthode que Pauly (1986) a développée pour répondre à une problématique similaire. Par opposition à une régression linéaire qui utiliserait l'ensemble des points, cette méthode prend seulement en compte le barycentre des données ainsi qu'un a priori sur le poids asymptotique de l'espèce M_∞ . Dans Pauly (1986), β est exprimé comme suit :

$$\beta = \frac{-\log_{10}(1 - K_c)}{\log_{10}(M_\infty) - \log_{10}(\overline{M_c})} \quad (10)$$

En combinant Eq. (2), Eq. (3) et Eq. (4) on obtient $M_\infty = 129$ kg. Ainsi $\beta = 0.078$ et :

$$K_c = 1 - \left(\frac{M}{M_\infty}\right)^{0.078} . \quad (11)$$

Ration énergétique

K traduit l'augmentation de masse chez un animal ayant ingéré une quantité de nourriture donnée. Il est évident que la qualité de la nourriture, sa densité énergétique en particulier, impacte directement K. Or notre estimation de K_c repose sur des données de croissance en captivité obtenues sur des animaux consommant une nourriture artificielle. En termes d'énergie, un tel régime alimentaire est différent (plus dense en énergie) de ce que connaîtrait une jeune tortue caouanne en milieu océanique. Par ailleurs, l'espèce est connue pour passer les premières années de sa vie au large avant de recruter en milieu néritique où elle termine en général de se développer. Ce changement de milieu, lié à l'ontogénie, s'accompagne d'une modification radicale du régime alimentaire : après s'être nourries principalement de neuston (pauvre en énergie) en milieu océanique, elles se mettent à consommer des organismes benthiques (crustacés, mollusques, poissons) bien plus énergétiques une fois revenues en milieu côtier. Il est donc important de convertir l'apport en nourriture en un apport en énergie afin que nos estimations aient un sens pour des tortues grandissant en liberté mais aussi pour pouvoir comparer des tortues à différents stades du cycle de vie qui n'occupent pas le même milieu et ne consomment pas le même type de proies.

La quantité d'énergie E_c (en J) que contient une quantité de nourriture F_c consommée en captivité s'exprime :

$$E_c = \rho_c F_c , \quad (12)$$

avec ρ_c la densité d'énergie brute de l'alimentation en captivité. Dans le cas de l'expérience de Swingle et al. (1993), nous avons estimé $\rho_c = 5300$ kJ/kg de MH.

Comme Jones et al. (2012), nous avons donc fait l'approximation qu'à un stade de développement donné, l'augmentation du poids des tortues correspondant à une quantité d'énergie ingérée est indépendant du type de nourriture. Autrement dit, la proportion d'énergie assimilée par rapport à l'énergie totale ingérée ne varie pas en fonction des aliments. Cette hypothèse forte est indispensable pour appliquer aux tortues sauvages les

résultats de la partie précédente calculés sur des tortues en captivité. Elle implique qu'à *croissance identique*, les tortues en captivité ou dans le milieu naturel consommeraient la même ration énergétique (quantité d'énergie ingérée/période de temps). Cela équivaut à :

$$\frac{de_n}{da} = \frac{de_c}{da} = \rho_c \frac{df_c}{da}, \quad (13)$$

avec de_n/da et de_c/da la ration énergétique (en **kJ/an**) respectivement dans le milieu naturel et en captivité. En s'inspirant de Jones et al. (2012) il est alors possible d'exprimer de_n/da en fonction de β et de a :

$$\frac{de_n}{da} = \rho_c M_\infty ck \left(\frac{(e^{-k(a-a_0)})(1-e^{-k(a-a_0)})^{c-1}}{1-(1-e^{-k(a-a_0)})^{c\beta}} \right). \quad (14)$$

Tous les paramètres ayant déjà été calculés il suffit d'utiliser ces valeurs et de diviser $\frac{de_n}{da}$ par le nombre de jours dans l'année pour obtenir l'expression de la ration énergétique journalière nécessaire à une tortue caouanne dont la croissance suivrait l'Eq. (2) :

$$\frac{de_n}{dj} = 459.4 \left(\frac{(e^{-0.0981(t+0.36)})(1-e^{-0.0981(t+0.36)})^{1.5}}{1-(1-e^{-0.0981(t+0.36)})^{0.19}} \right) \text{ avec } \begin{cases} \rho_c = 5300 \\ M_\infty = 129 \\ c = 2.5 \\ k = 0.0981 \\ \beta = 0.078 \\ a_0 = 0.36 \end{cases} \quad (15)$$

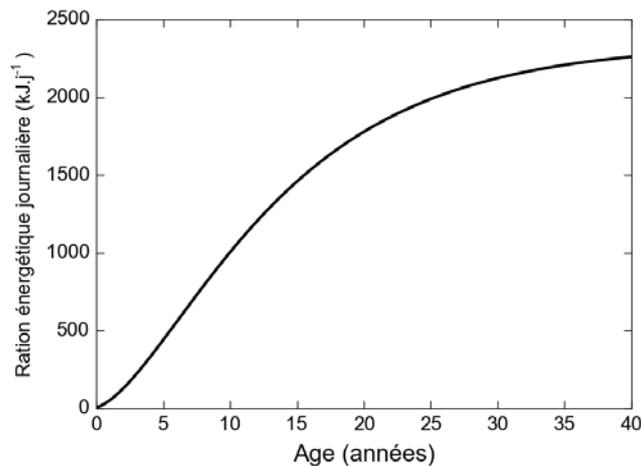


Figure 33 : Ration énergétique journalière d'une tortue caouanne en fonction de l'âge. L'expression de la fonction est donnée par l'Eq. (15).

Paramétrisation de l'habitat d'alimentation

En l'absence de champs de densité de proies nous avons utilisé des champs de PPN comme proxy de la richesse du milieu en proie (voir Chapitre I, section 4.3, p51). Pour pouvoir utiliser la ration énergétique journalière calculée précédemment, on utilise sa version normalisée (définie entre 0 et 1) :

$$F_0(a) = f_0 \frac{x(1-x)^{1.5}}{1-(1-x)^{0.19}} \text{ avec } x = e^{-0.0981(a+0.36)}, \quad (16)$$

avec a l'âge en années et $f_0=0.19$ un coefficient de normalisation choisi de façon à ce que $F_0(a) \rightarrow 1$ lorsque $a \rightarrow +\infty$. Une fois l'expression de $F_0(a)$ établie il devient possible de définir l'habitat en alimentation h_F de la même façon que pour la tortue luth (voir Gaspar & Lalire, 2017, *rate of food consumption*, p75).

Calibration de P_0

Afin de calibrer P_0 pour la tortue caouanne de l'océan Indien Ouest nous avons appliqué la même procédure que pour les tortues luths dans le Pacifique et dans l'Atlantique. Pour rappel, P_0 est la valeur du proxy de la densité de proie pour laquelle la favorabilité de l'habitat de nourrissage est maximale ($h_F = 1$). P_0 est fixé au 90^e percentile de la PPN dans la zone considérée (ici l'océan Indien). Ce bassin océanique est en moyenne bien plus productif que le Pacifique Nord et légèrement plus productif que l'Atlantique Nord. Ainsi, nous avons déterminé pour l'océan Indien que **$P_0 = 90 \text{ mmolC/m}^2$** .

3.4.4. Modèle de mouvement, ajustement des facteurs de calibration α et ν_0

Le **facteur α** contrôle la directionnalité du mouvement en fonction de la valeur des gradients rencontrés par les tortues simulées. α est choisi en fonction de la médiane de la norme des gradients d'habitat ($\|\nabla h_m\|$). Nous avons constaté que dans le cas des tortues caouannes de l'océan Indien, $\|\nabla h_m\|$ était proche des valeurs calculées pour les tortues luths dans le Pacifique et l'Atlantique ($1.3 \cdot 10^{-6}$), de sorte que la valeur de α reste inchangée : **$\alpha = 3 \cdot 10^6$** .

Pour calibrer le **facteur ν_0** (le facteur qui contrôle la vitesse de nage) nous avons la chance de disposer de trajectoires de caouannes juvéniles suivies par satellite alors que pour les tortues luths nous disposons uniquement de données de trajectoires d'adultes. Les tortues caouannes juvéniles suivies par Polovina et al. (2000) dans le Pacifique Nord et dont la taille

est comprise entre 41 et 81 cm ($\overline{LCC} = 54.8 \pm 12.3$) ont une vitesse de nage moyenne de 0.33 m/s. Celles suivies par Gaube et al. (2017) dans l'Atlantique Sud mesuraient entre 49 et 83 cm ($\overline{LCC} = 61.8 \pm 6.9$) et ont nagé à des vitesses comprises entre 0.14 m/s et 0.3 m/s. En amont des simulations de référence, les simulations test ont montré qu'avec $v_0 = 1$ nous obtenons (pour les tortues simulées mesurant entre 50 et 83 cm de LCC) des valeurs moyennes de V_s comprises entre 0.1 m/s et 0.3 m/s. Ces valeurs sont cohérentes avec les vitesses de nage mesurées par Polovina et al. (2000) et Gaube et al. (2017) sur des tortues de taille comparables tout en étant inférieures à la vitesse moyenne de 0.45m/s (± 0.1) relevées chez les tortues océaniques en migration vers le milieu néritique (Dalleau et al., 2014).

3.4.5. Synthèse des valeurs utilisées

Tableau 11 : Valeurs des paramètres de STAMM pour la tortue caouanne de l'ouest de l'océan Indien.

Relation	Expression	Source
- RELATIONS ALLOMETRIQUES -		
Croissance	$LCC(a) = 1.09(1 - e^{-0.0981(a+0.36)})$	Parham & Zug (1997)
Exposant taille – poids	$c = 2.5$	Ajusté sur les tortues de COCA LOCA (voir section 3.4.1.)
Exposant TMR - poids	$b = 0.83$	Wallace & Jones (2008)
- MODELE DE MOUVEMENT -		
Vitesse max. soutenable	$V_m = 1.0L^{0.025}$	Simulation test et relation taille-poids ajustée sur les tortues de COCA LOCA
Facteur de calibration de la directionnalité du mouvement	$\alpha = 3 \cdot 10^6$	Simulation test
- MODELE D'HABITAT -		
Habitat thermique	$T_1 = 10^\circ C$	Schwartz (1978)
	$T_2 = 18^\circ C$	Hughes (1974)
	$T_3 = 30^\circ C$	O'Hara (1980)
	$T_4 = 33^\circ C$	O'Hara (1980)
Habitat alimentaire	$F_0 = 0.19 \frac{e^{-0.0981(a+0.36)} (1 - e^{-0.0981(a+0.36)})^{1.5}}{1 - (1 - e^{-0.0981(a+0.36)})^{0.19}}$	Estimé (voir section 3.4.3.)
	$P_0 = 90 \text{ mmolC}/m^2/j$	Estimé (voir section 3.4.3.)

3.5. Caractérisation des routes de dispersion : définition du zonage de l’océan Indien

Pour identifier les routes de dispersion dans l’océan Indien et quantifier chacune d’entre elles, nous avons découpé le bassin en grandes zones à la manière de ce que nous avons fait dans l’océan Atlantique (voir Chapitre III, section 3.5, p117). Notre zonage contient plusieurs zones de transit (où les tortues ne font que passer) ainsi que les principales zones d’accumulation. Ces zones sont décrites dans le Tableau 12 ci-dessous et représentées à la Figure 37 (p177). Dans la suite du texte ces zones seront désignées par leur abbréviation.

Tableau 12 : Définition du zonage de l’océan Indien

Zone	Abbréviation	Limites longitudinales	Limites latitudinales
Mer d’Arabie	ARA	43°E – 77°E	0° – 30°N
Golfe du Bengale	BEN	77°E – 100°E	0° – 30°N
Indonésie	IND	85°E – 120°E	5°S – 8°S
Océan Indien Central	IOC	49°E – 85°E	5°S – 8°S
Afrique de l’Est	EAF	38°E – 49°E	5°S – 8°S
Canal du Mozambique	MOZ	38°E – 49°E	12°S – 15°S
Mascareignes	MSC	47°E – 60°E	15°S – 25°S
Courant des Aiguilles	AGU	20°E – 60°E	25°S – 45°S
Atlantique Sud	ATL	60°O - 20°E	15°S – 45°S
Océan Indien Austral	IOS	60°E – 110°E	15°S – 45°S
Australie	AUS	110°E – 180°	15°S – 45°S

4. Résultats et discussion

Les dispersions simulées (cas actif et passif) au départ des sites de ponte de l'île de Masirah (Oman) et d'Afrique Australe sont présentées respectivement, à la Figure 34 et Figure 35. Les **animations** correspondantes sont également mises à disposition (fichiers video séparés intitulés Masirah passif, Masirah actif, AFS (Afrique Australe) passif, AFS actif). Ces résultats montrent encore une fois l'impact de la nage sur la dispersion et surtout les zones d'accumulation des juvéniles simulés. Nous allons analyser ces résultats dans les sections suivantes.

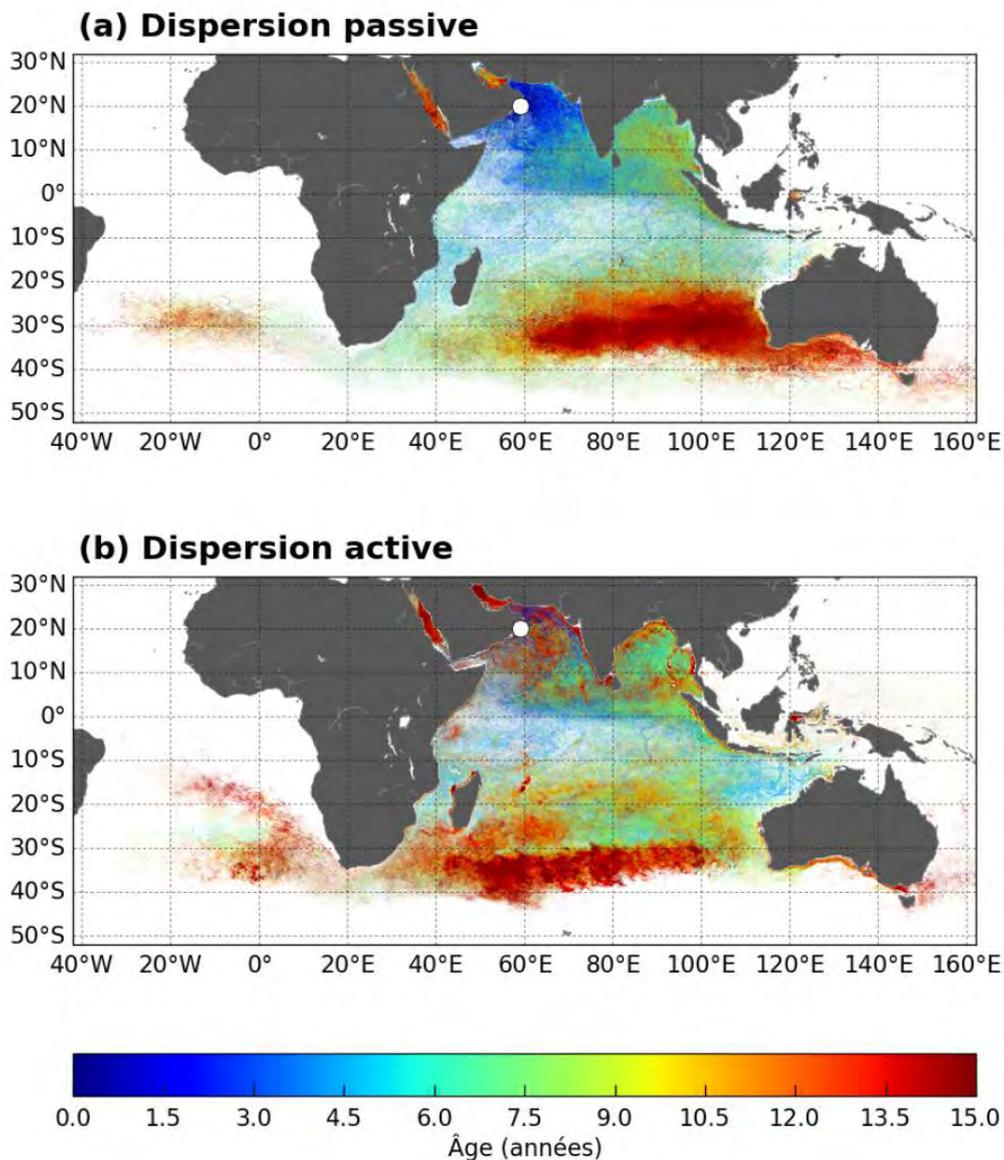


Figure 34 : Cartes de dispersions à partir de l'île de Masirah (Sultanat d'Oman). Simulation passive (a) et simulation active (b). Chaque expérience implique 2 000 tortues simulées qui dispersent chacune pendant 15 ans. La couleur le long des trajectoires représente l'âge des individus simulés. Le cercle blanc indique le site de lâcher au large de l'île de Masirah.

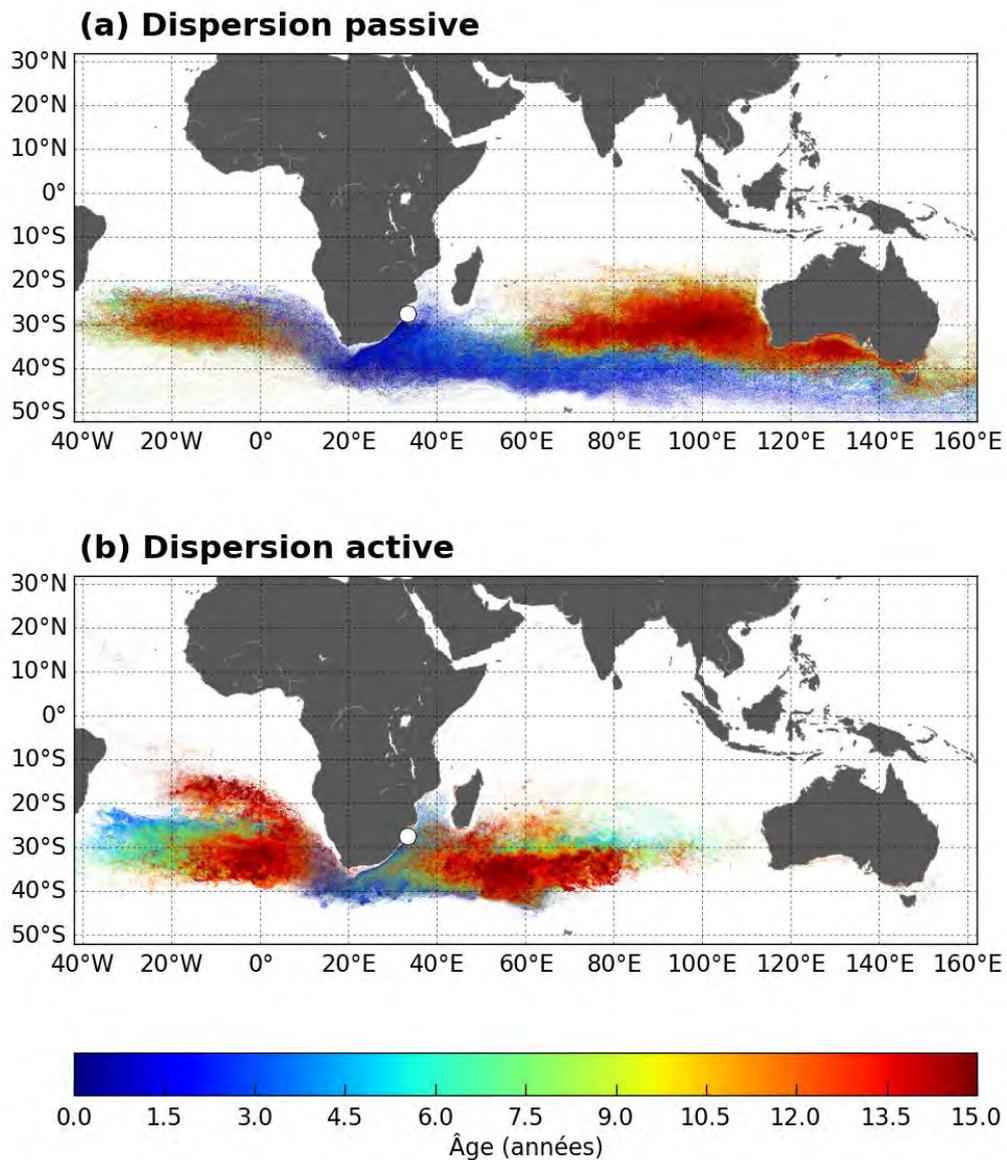


Figure 35 : Cartes de dispersion à partir d’Afrique du Sud et du Mozambique. Simulation passive **(a)** et simulation active **(b)**. Chaque expérience implique 2000 tortues simulées qui dispersent chacune pendant 15 ans. La couleur le long des trajectoires représente l’âge des individus simulés.

4.1. Circulation océanique dans l'océan Indien

Les principaux courants de l'océan Indien et leur variabilité saisonnière sont représentés à la Figure 36 (a : hiver boréal, b : été boréal).

L'océan Indien est le plus petit, le moins étudié et probablement le plus complexe des trois grands océans tempérés. Son bassin septentrional est très particulier : fermé au nord par le sous-continent Indien il est séparé en deux demi-bassins (la mer d'Arabie à l'ouest et le golfe du Bengale à l'est) et est connecté à deux bassins annexes (la mer Rouge et le golfe Persique). L'hydrologie du nord de l'océan Indien est soumise aux moussons, un régime de circulation atmosphérique qui varie fortement en fonction des saisons. Durant l'hiver boréal, le régime des courants de cette zone porte globalement à l'ouest sous l'influence de la mousson de Nord-Est (Figure 36a). Durant l'été boréal, la circulation est inversée par la mousson de Sud-Ouest et les courants portent à l'est (Figure 36b).

Son bassin méridional est plus « classique » et la circulation y est plus simple. Elle reste néanmoins singulière avec une circulation de bord Ouest influencée par la présence de la grande île de Madagascar et un bord Est atypique, marqué par le « throughflow » indonésien (TFI) où coulent des eaux venues du Pacifique principalement à travers les détroits de Lombok, Ombai et Timor.

On notera la présence vers 40°S du front subtropical de l'Indien Sud (FSTI) le long duquel coule le Courant Indien Sud (CIS). Cet important courant d'ouest est alimenté d'une part par la réflexion du courant des Aiguilles et d'autre part par le Courant Atlantique Sud (CAS), qui coule également vers 40°S le long du front subtropical Atlantique (FSTA).

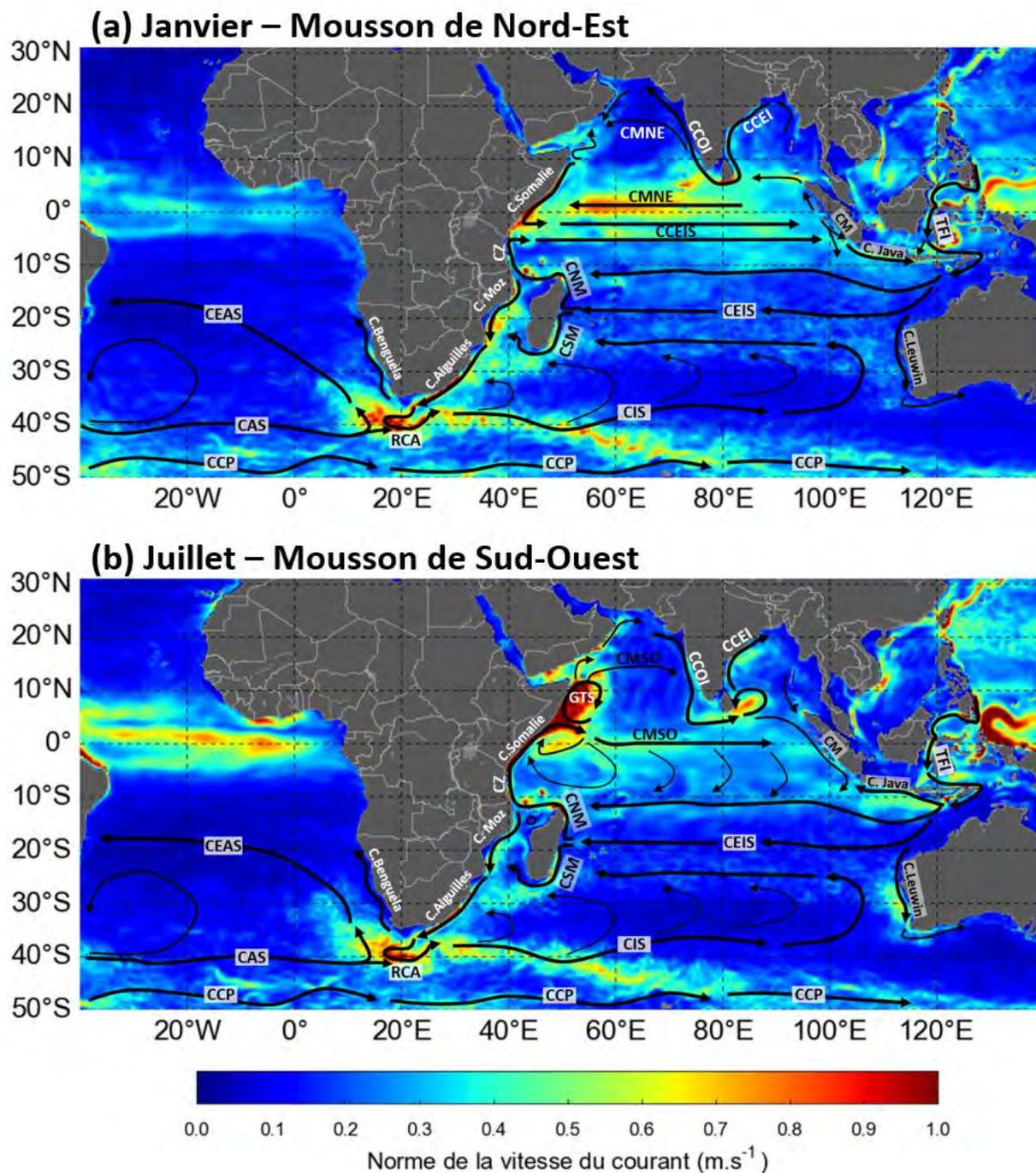


Figure 36 : Cartes schématiques des courants dans l’océan Indien et dans l’Atlantique Sud au mois de Janvier (mousson de Nord-Est) (a) et de Juillet (mousson de Sud-Ouest) (b). La couleur représente la norme de la vitesse du courant (moyenne mensuelle climatologique des courants de surface de GLORYS 1 entre 2002 et 2008). CMNE : Courant de Mousson de Nord-Est ; CMSO : Courant de Mousson de Sud-Ouest ; CCOI : Courant Côtier Ouest Indien ; CCEI : Courant Côtier Est Indien ; GTS : Grand Tourbillon de Somalie ; CEIS : Courant Equatorial Indien Sud ; CM : Courant de Mentawai ; TFI : *Through Flow* Indonésien ; CIS : Courant Indien Sud ; CCEIS : Contre-Courant Subtropical Indien Sud ; CNM : Courant Nord Malgache ; CSM : Courant Sud Malgache ; CZ : Courant de Zanzibar ; C. Moz : Courant du Mozambique ; CAS : Courant Atlantique Sud ; CEAS : Courant Equatorial Atlantique Sud ; CCP : Courant Circum Polaire.

4.2. *Circuits de dispersion*

4.2.1. Au départ de Masirah

La dispersion depuis Masirah peut se décomposer en deux grandes phases. La première couvre la dispersion des tortues simulées dans l'hémisphère Nord. La seconde correspond à la répartition des tortues dans le sud de l'océan Indien. Les dispersions active et passive sont très semblables durant la première phase et divergent progressivement durant la seconde phase (Figure 34 ; fichiers animation Masirah passif et actif).

Phase 1 : Dispersion dans l'hémisphère Nord et route vers l'hémisphère Sud

Comme c'était le cas pour les luths de l'Atlantique et du Pacifique, les habitats généralement favorables que rencontrent les tortues caouannes actives simulées depuis Masirah induisent chez elles de très faibles vitesses de nage. Par conséquent les trajectoires initiales des tortues passives et actives diffèrent peu durant plusieurs mois, voire même plusieurs années pour les individus retenus dans les eaux chaudes du nord de l'océan Indien.

Sur les plages de l'île de Masirah au large d'Oman les nouveau-nés éclosent majoritairement entre Juillet et Décembre. Retenus dans un premier temps en mer d'Arabie (ARA) par la mousson de Nord-Est, ils passent progressivement dans le golfe du Bengale (BEN) à la faveur de la mousson de Sud-Ouest. Certaines tortues peuvent circuler plusieurs années dans le nord-ouest de l'océan Indien entre la mer d'Arabie, le centre de l'océan Indien (zone IOC) et le courant de Somalie.

La nage active permet à un certain nombre de caouannes simulées de se maintenir dans les habitats favorables de la mer d'Arabie (129 individus une fois retirées les tortues piégées numériquement dans le golfe Persique et en mer Rouge) et dans une moindre mesure dans le golfe du Bengale (87 individus). Cette rétention dans l'hémisphère Nord n'est pas observée chez les tortues passives (à l'exception de celles piégées en mer Rouge ou dans le golfe Persique).

Les tortues simulées qui quittent le golfe du Bengale circulent ensuite vers le sud-est, le long de la côte Ouest de Sumatra (IND). A partir de là, la plupart des tortues poursuivent leur route vers le sud avec le courant Mentawai et entrent ainsi dans le gyre subtropical de l'océan Indien Sud. Certaines recirculent cependant dans l'hémisphère Nord en direction de l'ouest (à travers les zones IOC puis EAF) en particulier durant les moussons de Nord-Est.

Tableau 13 : Transits et accumulation des tortues passives et actives de Masirah dans différentes zones de l’océan Indien. Le nombre de tortues en fin de simulation n’est pas renseigné dans les zones considérées comme des zones de transits (IND, IOC, EAF et MOZ).

Exp	ARA	BEN	IND	IOC	EAF	MOZ	MSC	AGU	ATL	IOS	AUS
<i>- Transits -</i>											
Passif	2000 (100%)	1753 (87.7%)	1349 (67.5%)	779 (39%)	241 (12.1%)	247 (12.4%)	552 (27.6%)	633 (31.7%)	156 (7.8%)	1701 (85.1%)	699 (35%)
Actif	2000 (100%)	1706 (85.3%)	1245 (62.3%)	799 (40%)	360 (18%)	312 (15.6%)	691 (34.6%)	946 (47.3%)	236 (11.8%)	1392 (69.6%)	275 (13.8%)
<i>- Distribution finale -</i>											
Passif	19 (1%)	19 (1%)	-	-	-	-	1 (0.1%)	46 (2.3%)	51 (2.6%)	1295 (64.8%)	255 (12.8%)
Actif	129 (6.5%)	87 (4.5%)	-	-	-	-	9 (0.5%)	580 (29%)	125 (6.3%)	613 (30.7%)	62 (3.1%)

Phase 2 : Dispersion dans l’hémisphère Sud

La grande majorité des tortues simulées entrent donc dans l’hémisphère Sud par l’est du bassin (Figure 34 ; fichiers animation Masirah passif et actif). Au large des îles de Sumatra et de Java, elles peuvent être entraînées vers le sud-ouest par le courant équatorial Indien Sud ou continuer plus directement leur route vers le sud le long de l’Australie avec le courant de Leuwin. La descente vers le sud se fait donc de façon assez dispersée. Les juvéniles de Masirah atteignent 30°S en moyenne à l’âge de 8 ans (aussi bien dans le cas passif que dans le cas actif) puis se concentrent au nord du Front Subtropical de l’Indien Sud (FSTI). C’est à ce moment que la divergence entre dispersion active et passive apparaît de façon marquée :

- **Les tortues passives**, se concentrent à l’est du bassin, dans une zone centrée autour 30°S (zone IOS pour l’essentiel, voir Tableau 13).
- **Les tortues actives** s’agrègent sur les habitats productifs situés nettement plus à l’ouest et plus au sud. Dès leur arrivée au sud de 30°S, les tortues actives effectuent des migrations saisonnières complètes composées d’une migration vers le sud en été (motivée par la recherche de nourriture) et de la migration retour vers le nord en hiver (contrainte par la remontée des isothermes vers le nord) (Animation Masirah actif). De plus, la recherche d’habitats favorables les amène à nager vers l’ouest (contre le courant Indien Sud). Elles s’accumulent ainsi dans l’ouest de la zone IOS (613 individus en fin de simulation) ou dans la zone AGU (580 individus en fin de simulation).

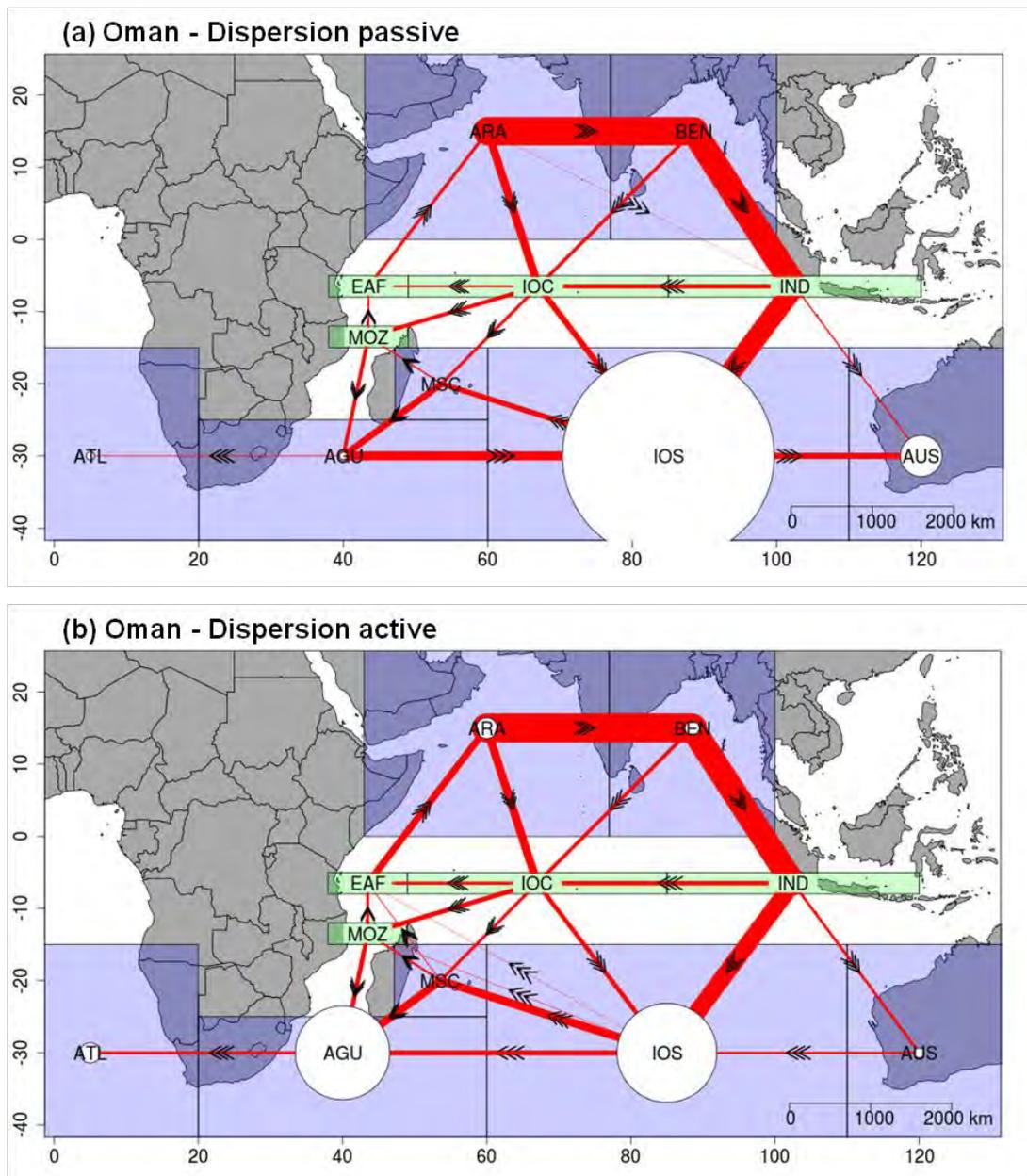


Figure 37 : Schémas spatiaux de dispersion à partir de Masirah. Expérience passive (a) et expérience active (b). Les flèches indiquent le sens majoritaire (flux net) des échanges entre chaque zone. La largeur du trait est proportionnelle au nombre de transits. Les zones colorées en vert correspondent à des zones de transit que les tortues simulées ne font que traverser tandis que les zones bleues correspondent à des zones où s'accumulent les tortues simulées dans au moins une des simulations. Les cercles blancs représentent l'accumulation des individus simulés dans les différentes zones. Leur taille est proportionnelle au nombre de tortues simulées présentes dans la zone à la fin des simulations. Voir le Tableau 12 pour la définition des zones.

On notera en outre que :

- 1) Les transits par le bassin des Mascareignes (zone MSC) sont moins fréquents dans le cas passif (552) que dans le cas actif (691) (Tableau 13). Le schéma de la dispersion simulé avec STAMM implique donc une connectivité plus développée (+ 25 %) entre l'île de Masirah et les alentours de l'île de la Réunion que le schéma simulé dans l'expérience passive.

- 2) Une connexion claire entre Masirah et l'océan Atlantique apparaît en mode passif (7,8 % des individus simulés y transitent et 2.6 % y sont encore à la fin de la simulation). Cette connexion est plus forte encore en mode actif (11.8 % des individus simulés y transitent et 6.3 % y sont encore à la fin de la simulation) (voir Tableau 13). Les mouvements de nage tendent donc aussi à renforcer la connectivité entre le nord-ouest de l'océan Indien (Masirah) et l'océan Atlantique.

4.2.2. Au départ d'Afrique Australe

La dispersion des tortues nées sur les plages du nord de l'Afrique du Sud ou du Mozambique est moins complexe que celle des tortues omanaises. Par contre, les schémas de dispersion simulés dans les expériences passive et active divergent très tôt à cause de la position très australe de ce site de ponte. Les tortues simulées sont très rapidement confrontées à des températures inférieures à 18°C (T₂) ce qui dans le cas actif, déclenche la nage.

En Afrique Australe, le pic d'éclosion a lieu durant l'été austral et les nouveau-nés sont entraînés au sud-ouest dès leur naissance par le puissant courant chaud des Aiguilles (Figure 35 ; Animation AFS passif et actif). Arrivé à la pointe Sud du continent africain ce courant de bord Ouest s'infléchit en direction de l'Atlantique, où il pénètre avant d'être rétrofléchi vers l'est et l'océan Indien. Ses eaux viennent alors alimenter le courant Indien Sud. La rétroflexion du courant des Aiguilles est un phénomène de jet instable générant des tourbillons dont la plupart se propagent à l'intérieur de l'océan Atlantique. Environ 15% des tortues passives et 36% des tortues actives originaires d'Afrique Australe sont entraînées par ces tourbillons et se développent ensuite dans l'Atlantique. Les mouvements de nage motivés par l'habitat renforcent donc de façon très marquée la connectivité entre les sites de reproduction d'Afrique Australe et l'océan Atlantique dans les simulations de dispersion.

Les tortues simulées qui restent dans l'océan Indien dérivent dans un premier temps avec le courant de rétroflexion des Aiguilles qui porte à l'est. Les tortues passives dérivent avec lui, puis avec le courant Indien Sud et vont se concentrer à l'est du bassin dans la zone IOS (930 individus en fin de simulation) et dans la zone AUS (308 individus), exactement comme le font les tortues passives d'Oman. Les tortues actives en revanche, se concentrent très tôt sur les habitats favorables au nord du front subtropical et parviennent, en nageant, à rester dans le sud-ouest de l'océan Indien en particulier dans la région AGU (725 individus) et dans l'ouest de la région IOS (381 individus) (Tableau 14).

La connectivité avec la Réunion est plus importante dans le cas actif, pour lequel on dénombre 180 transits, que dans le cas passif où seules 24 tortues simulées ont traversé la zone MSC au cours de leur dispersion. Dans tous les cas, la connectivité Afrique Australe-Réunion est plus faible que la connectivité Oman-Réunion.

Tableau 14 : Transits et accumulation des tortues passives et actives d’Afrique Australe dans différentes zones de l’océan Indien.

Expérience	AGU	ATL	MSC	IOS	AUS
<i>- Transit -</i>					
Passif	2000 (100%)	1316 (65.8%)	46 (2.3%)	1703 (85.2%)	1149 (57.5%)
Actif	2000 (100%)	1450 (72.5%)	182 (9.1%)	1224 (61.2%)	7 (0.4%)
<i>- Distribution finale -</i>					
Passif	24 (1.2%)	306 (15.3%)	0 (0%)	930 (46.5%)	308 (15.4%)
Actif	725 (36.3%)	722 (36.1%)	1 (0.1%)	381 (19.1%)	5 (0.3%)

4.3. Conditions de température et mortalité induite par le froid

La procédure d’estimation de la mortalité liée au froid est la même que celle appliquée pour la tortue luth : une tortue caouanne simulée rencontrant $T_w < T_1$ (= 10°C) durant dix jours consécutifs est considérée comme étant morte de froid.

4.3.1. Oman

La question de la mortalité par le froid n’est quasiment pas un sujet pour les tortues de Masirah. Que ce soit en mode actif ou passif, les juvéniles ne rencontrent des températures inférieures à 10°C que lorsqu’elles atteignent le FSTI aux environs de 40°S, ce qui arrive au plus tôt à l’âge de 4 ans chez les individus passifs. Au terme de la simulation (15 ans) moins de 7% des tortues passives et moins d’1 % des tortues actives sont diagnostiquées comme mortes de froid.

4.3.2. Afrique Australe

Au départ des plages d’Afrique Australe, les tortues caouannes simulées connaissent des températures nettement plus basses que les tortues de Masirah. Cependant, ces

températures évoluent peu au fil des années puisque la latitude moyenne des tortues simulées (passives comme actives) évolue également très peu. La température de l'eau rencontrée par les tortues passives est de 17.8°C ($\pm 4.6^\circ\text{C}$) alors que les tortues actives arrivent à se maintenir dans des eaux un peu plus chaudes d'une température moyenne de 19.4°C ($\pm 2.7^\circ\text{C}$). En conséquence la mortalité par le froid reste très faible chez les tortues actives (la mortalité cumulée en fin de simulation est de 1.1 %) mais atteint 38 % chez les tortues passives. Cette mortalité survient systématiquement au sud de 40°S et concerne principalement des tortues passives qui sont passées au sud du front subtropical dans l'Atlantique ou dans l'océan Indien (Figure 38).

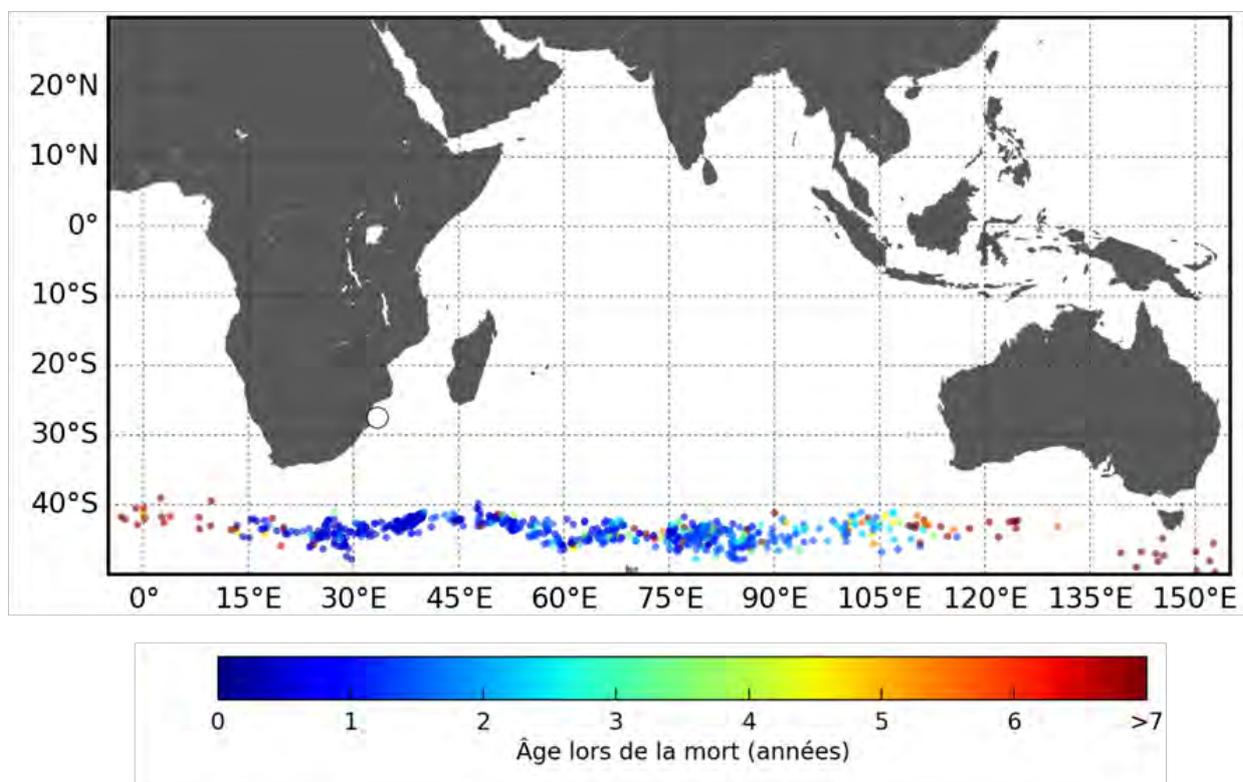


Figure 38: Cartes des positions des mortalités survenues chez les tortues passives d'Afrique Australe. La couleur représente l'âge des tortues au moment de leur mort. Toutes les mortalités surviennent à proximité du Front Subtropical Indien (entre 40°S et 45°S).

4.4. Vitesse de nage et distribution des tortues actives

L'analyse des circuits de dispersion a mis en évidence l'impact des mouvements de nage sur la distribution spatiale et temporelle des tortues caouannes actives de Masirah et d'Afrique Australe. On notera principalement :

- 1) Une rétention accrue des juvéniles actifs de Masirah dans l'Indien Nord.
- 2) Un renforcement des transferts de l'Indien vers l'Atlantique dans les simulations actives au départ de Masirah et d'Afrique Australe.
- 3) Une concentration importante des tortues actives (d'Oman et d'Afrique Australe) au nord du FSTI (entre 30 et 40°S) dans la partie Ouest du bassin (essentiellement entre la côte sud-africaine et 80°E) alors que les tortues passives se concentrent dans l'est du bassin (entre 60°E et la côte australienne).

4.4.1. Rétention des juvéniles actifs de Masirah dans l'océan Indien Nord

Cette rétention est principalement due au gradient d'habitat qui existe entre les eaux riches de la mer d'Arabie et (dans une moindre mesure du golfe du Bengale) et les eaux plus pauvres - et parfois trop chaudes - du centre de l'océan Indien. Ce gradient d'habitat induit des vitesses de nage qui suffisent à retenir certains individus dans l'hémisphère Nord. Dans le cas passif, moins de 1% des individus simulés sont encore présents en mer d'Arabie ou dans le golfe du Bengale à la fin de la simulation alors que 6.5% et 4.5% des individus actifs y sont respectivement recensés à l'issue de la simulation. Les tortues actives restées en mer d'Arabie sont plutôt dispersées au large dans des eaux dont la productivité semble tout à fait suffisante pour permettre à des tortues caouannes juvéniles de se développer. Les tortues du golfe du Bengale ont plutôt tendance à se regrouper dans la zone côtière, également très riche (Figure 34a).

4.4.2. Concentration des juvéniles dans l'ouest du front subtropical Indien

A proximité du FSTI, l'existence d'un gradient longitudinal d'habitat pousse les tortues simulées actives à se concentrer dans le sud-Ouest de l'océan Indien.

Dans le sud de l'océan Indien, le courant des Aiguilles amène des eaux chaudes d'origine tropicale le long de la côte sud-africaine. Sa réflexion au large du Cap est associée à une activité turbulente importante qui génère une forte production primaire (Machu & Garçon, 2001). Ce processus caractéristique de bord Ouest entraîne la présence d'eaux chaudes et riches dans la partie ouest du bassin à moyenne latitude et des eaux plus pauvres et plus

froides dans la partie centrale du bassin. Cette situation crée un gradient zonal de favorabilité des habitats, en température et en nourriture, qui est particulièrement bien marqué en hiver mais disparaît presque complètement en été (Figure 39).

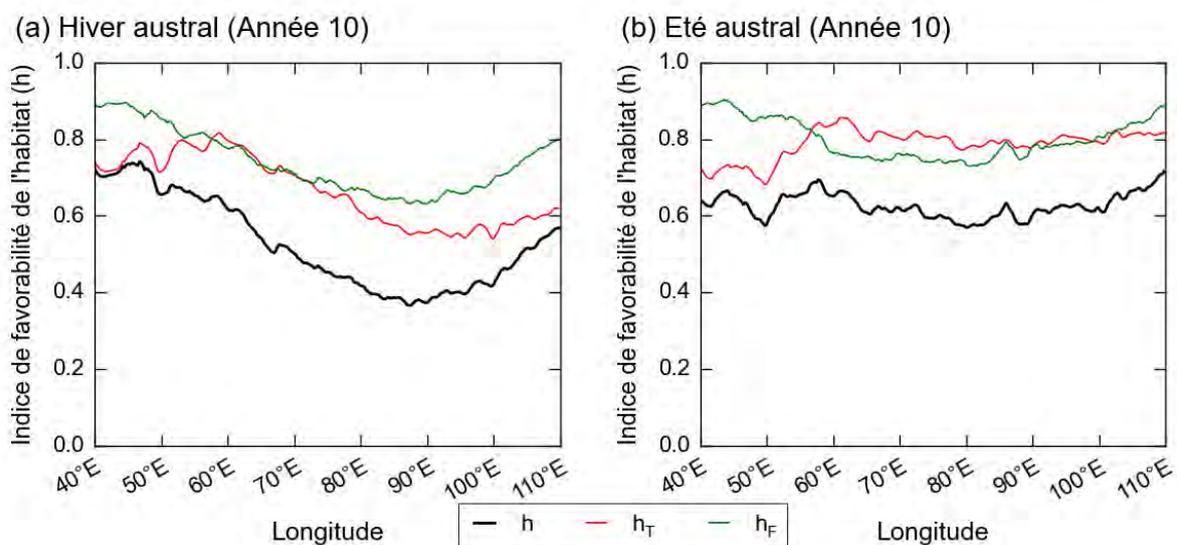


Figure 39 : Indice de favorabilité de l'habitat total, thermique et alimentaire dans le sud de l'océan Indien le long d'un transect longitudinal. Hiver austral (a) et été austral (b). Les habitats calculés correspondent à une tortue âgée d'environ 9 ans (10^e année de simulation). Les courbes représentent les valeurs moyennes de l'indice de favorabilité de l'habitat total (noir), thermique (rouge) et alimentaire (vert) dans une bande de latitude comprise entre 25°S et 45°S le long d'un transect longitudinal entre 40°E et 110°E.

Le gradient zonal dans la favorabilité des habitats induit chez les tortues actives un mouvement de nage vers l'ouest, lui aussi saisonnier comme le montre la Figure 40. C'est ce mouvement de nage qui permet aux caouannes actives d'Afrique Australe de rester dans la partie Ouest du bassin alors que le CSI les pousse vers l'est. C'est également ce même comportement de nage simulé qui amène les caouannes actives de Masirah à s'agréger progressivement dans la partie Ouest du bassin alors que les tortues passives se concentrent à l'est.

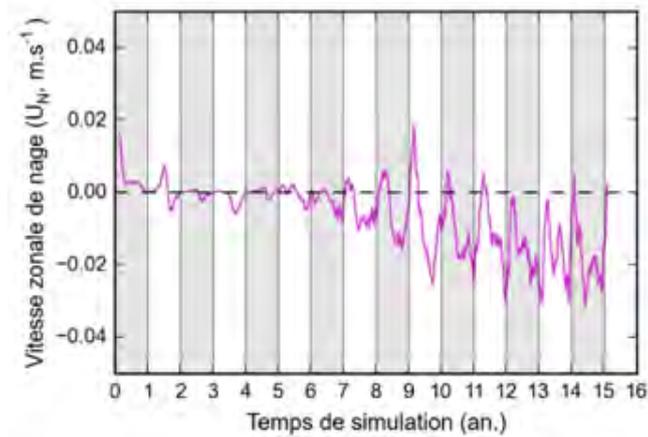


Figure 40 : Composante de nage zonale des tortues actives d’Afrique Australe dans le sud de l’océan Indien (20°O-120°O ; 20°S-45°S). On distingue bien la saisonnalité dans le comportement de nage vers l’ouest (marqué en hiver austral, faible voire inversé en été austral) qui est lié à la saisonnalité du gradient longitudinal de h dans la région du FSTI.

Le même type de nage vers l’ouest le long du front subtropical avait également été simulé chez les luths de l’Atlantique et le Pacifique Nord-Ouest (voir Chapitre II, p88 ; Chapitre III section 4.5.3., p130). Dans ces deux cas, la nage vers l’ouest avait une saisonnalité moins marquée et une amplitude insuffisante pour permettre au juvéniles de se stabiliser dans la partie Ouest (la plus riche) du bassin. Dans le cas des caouannes d’Afrique Australe, la vitesse de nage vers l’ouest apparait suffisante pour contrecarrer l’action du CSI. **C’est, dans l’ensemble des simulations présentées dans cette thèse, le seul cas où la vitesse de nage se révèle capable de supprimer un schéma de dispersion prévu par l’hypothèse de dérive passive.**

4.4.3. Connectivité Indo-Atlantique

On notera enfin qu’en augmentant la concentration des tortues actives (d’Oman et d’Afrique Australe) dans le sud-ouest de l’océan Indien, la nage vers l’ouest augmente la probabilité que ces tortues soient entraînées par le courant des Aiguilles et puissent pénétrer dans l’océan Atlantique avec les tourbillons générés par la rétroflexion de ce courant. C’est la raison pour laquelle on constate que la proportion de tortues actives qui pénètre dans l’océan Atlantique est plus élevée dans le cas actif que dans le cas passif, aussi bien pour les juvéniles de Masirah que pour ceux d’Afrique Australe.

4.5. Temps de résidence des tortues simulées au niveau des habitats traversés

Cartographier la probabilité de présence de juvéniles permet de délimiter précisément les zones fortement utilisées par les tortues et donc les zones où la probabilité d'interaction avec les flottes de pêche est la plus forte. Comme précédemment, nous utilisons comme mesure de cette probabilité de présence le nombre de positions journalières simulées enregistrées dans des cellules de 1° x 1° au cours d'une simulation complète. Cette cartographie (Figure 41) montre une présence importante des tortues simulées de Masirah (passives et actives) en mer d'Arabie et, dans une moindre mesure, dans le golfe du Bengale. Les tortues caouannes de la population du nord-ouest de l'océan Indien pourraient donc être, au stade juvénile océanique, particulièrement exposées aux captures accidentelles dans ces zones. Par ailleurs, on constate, comme cela était attendu, que la prise en compte des mouvements de nage modifie très sensiblement la position des zones le plus utilisées le long du FSTI. Qu'il s'agisse des caouannes d'Afrique Australe ou d'Oman, les individus actifs se regroupent dans une bande latitude plus étroite (la bande de latitude dans laquelle ils migrent saisonnièrement) et plus à l'ouest que les individus passifs. STAMM prévoit que les risques d'interactions avec les flottes de pêche pourraient être nettement plus élevés au large de l'Afrique du Sud qu'au large de l'Australie.

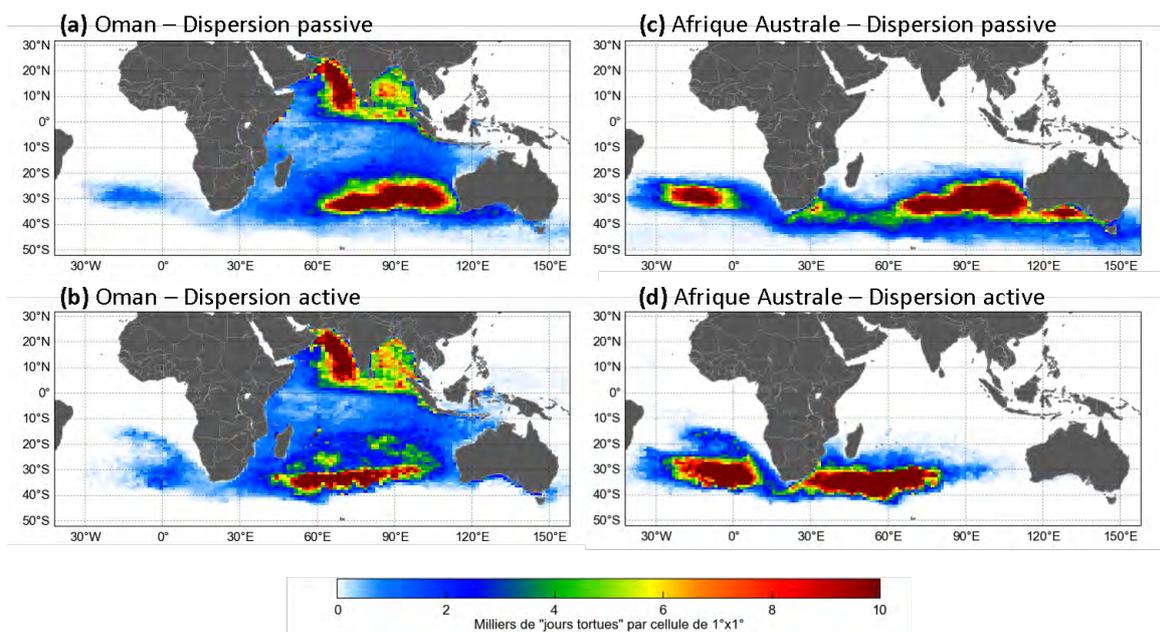


Figure 41 : Cartes de présence des tortues caouannes simulées à partir des sites des plages de Masirah et d'Afrique Australe. Densité de distribution des tortues passives (a, c) et actives (b, d) dans l'Atlantique Nord calculées à partir du nombre de positions journalières (ou « jour-tortues ») dans des cellules de 1°x1 (et exprimée en milliers de jours-tortues).

4.6. Synthèse du cycle spatial des tortues caouannes juvéniles de l'ouest de l'océan Indien.

L'analyse de nos simulations de dispersion actives au départ des plages de ponte de Masirah et d'Afrique Australe permet de présenter, pour la première fois, un schéma complet de la dispersion spatiale qui survient durant la phase océanique juvénile des tortues caouannes des deux populations de l'ouest de l'océan Indien (Figure 42). Comme nous le montrerons ensuite, ce schéma est cohérent avec les rares observations disponibles. La plupart d'entre elles proviennent du projet COCA LOCA lui-même.

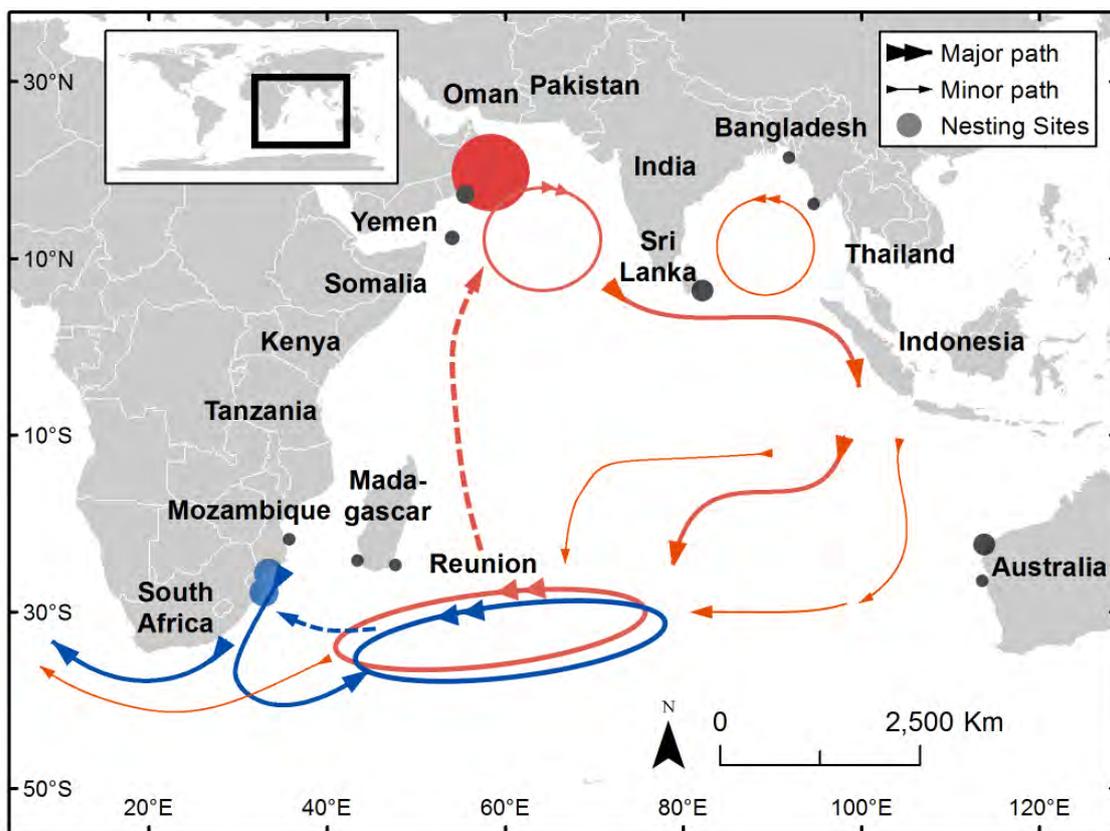


Figure 42 : Cycle spatial des tortues caouannes océaniques de l'ouest de l'océan Indien. Rouge : population « Oman » (Indien Nord-Ouest) ; Bleu : population « Afrique Australe » (Indien Sud-Ouest). Les cercles pleins localisent les principaux sites de ponte de *C. caretta* dans l'océan Indien (en gris les sites de ponte non étudiés dans COCA LOCA). Les flèches épaisses représentent les principales routes de dispersion ; les flèches plus fines correspondent aux routes de dispersion mineures. Les flèches en boucle localisent les zones d'agrégation (habitats de développement) identifiées dans cette étude. Les flèches tiretées représentent les trajets de retour probables des habitats de développement océaniques vers les habitats d'alimentation côtiers ou les sites de ponte. *Extrait et adapté de COCA LOCA R9.*

Juvéniles d'Oman : Sous l'influence des courants de moussons, alternativement d'Est ou d'Ouest selon la saison, les juvéniles originaires d'Oman « oscillent » d'abord pendant plusieurs années dans la partie nord de l'océan indien. Quelques uns (environ 10% selon la simulation de dispersion active) y restent mais la plupart d'entre eux finissent par s'en échapper, généralement par l'est en longeant les côtes indonésiennes. Une fois dans l'hémisphère Sud les juvéniles rejoindraient, par des routes diversifiées, leur zone de développement principale située en bordure nord du FSTI. Ils se concentreraient essentiellement à l'ouest du bassin, dans la partie la plus riche de cette zone frontale, entre la côte sud-africaine et 80°E. Il est très probable que les juvéniles ne quittent cette région que lorsqu'ils ont atteint une taille suffisante pour recruter en direction des habitats côtiers situés à proximité de leur plage de naissance (mer d'Arabie).

Juvéniles d'Afrique Australe : Le schéma de dispersion au départ des plages d'Afrique Australe est beaucoup plus simple, dominé par une connexion directe et rapide (via le courant des Aiguilles) vers la même zone de développement du sud de l'océan Indien que les juvéniles omanais. Au terme de leur phase de développement océanique, ces individus recrutent probablement en milieu néritique à proximité de leurs plages d'origine comme le font les tortues omanaises.

On notera avec intérêt que ces deux populations du nord-ouest et du sud-ouest de l'océan Indien :

- **Partagent probablement la même zone de développement le long du FSTI**, un résultat inattendu vu la distance qui sépare les deux sites de ponte.
- **Ont vraisemblablement une seconde zone de développement en Atlantique Sud** (au nord du front subtropical de l'Atlantique Sud). Cette zone serait particulièrement importante pour la population africaine (près de 50 % des juvéniles la visitent) mais moins pour la population omanaise.

4.7. *Éléments de validation des schémas de dispersion simulés*

Avant la mise en place du projet COCA LOCA les informations concernant l'écologie spatiale des tortues caouannes de l'océan Indien étaient extrêmement rares voire quasiment inexistantes en ce qui concerne la phase juvénile océanique. COCA LOCA est le premier projet d'envergure qui tente de combler ce manque d'information. C'est donc essentiellement grâce à ces données que nous pouvons valider certains éléments de nos résultats de simulation. Nous les discutons ci-dessous.

4.7.1. Développement des tortues omanaises dans l'hémisphère Nord

Dans nos simulations, environ 10 % des tortues actives restent dans l'hémisphère Nord, principalement en mer d'Arabie et dans le golfe du Bengale, tandis que la quasi-totalité des tortues passives sont entraînées dans l'hémisphère Sud. Les habitats modélisés en mer d'Arabie semblent être particulièrement propices ce qui ferait de cette zone un habitat de développement tout à fait favorable pour la population omanaise. Il en va de même pour le golfe du Bengale. Cependant, dans cette région la favorabilité est surtout élevée dans la bande côtière où les risques de prédation sont plus élevés qu'au large. Il semble alors probable que la mer d'Arabie, au moins, abrite une petite population de tortues juvéniles résidentes. Malheureusement, nous n'avons pu trouver aucune information accréditant ou contre-disant cette hypothèse.

4.7.2. Dispersion et développement des tortues omanaises dans le sud de l'océan Indien

La dispersion des tortues omanaises dans l'hémisphère Sud peut être discutée à la lumière des résultats récemment obtenus par Dalleau et al. (2014) puis par COCA LOCA grâce à des tortues caouannes juvéniles capturées accidentellement au large l'île de la Réunion. Comme indiqué précédemment, ces résultats proviennent d'analyses génétiques, d'analyses isotopiques et de suivis satellitaires pratiqués sur les individus capturés. On a ainsi appris que :

- 1) Sur un total de quarante individus capturés accidentellement puis suivis par **télémetrie satellitaire**, cinq descendent clairement dans l'hémisphère Sud (sous 30°S) après avoir été relâchés (Figure 43), vingt-huit remontent dans l'hémisphère Nord, la

plupart jusqu'à proximité des côtes de la péninsule arabique (dont celles d'Oman) et sept ont des trajectoires trop courtes pour que l'on puisse déterminer avec certitude leur destination.

- 2) Les **analyses génétiques** pratiquées sur cent huit individus capturés accidentellement au large de La Réunion (Figure 44) indiquent que (a) 83% d'entre-eux sont porteurs de l'haplotype mitochondrial CC-A11.6 très courant à Oman (présent chez 90 % des individus testés) et sur un seul individu du Mozambique, (b) 5 % sont porteurs de l'haplotype CC-A2.1, absent à Oman mais très largement majoritaire au Mozambique (99 %) et en Afrique du Sud (100%) , (c) 3 % sont porteurs de l'haplotype CC-A72.1 observé chez 10 % des individus d'Oman et enfin (d) les autres haplotypes sont d'origine incertaine. On estime donc que plus de 80 % des juvéniles capturés au large de La Réunion sont d'origine omanaise, 5 % proviennent d'Afrique Australe et les autres sont d'origine indéterminée.

- 3) Les **analyses isotopiques** suggèrent que les juvéniles capturés au large de La Réunion ont eu une stratégie d'alimentation océanique à des latitudes australes.

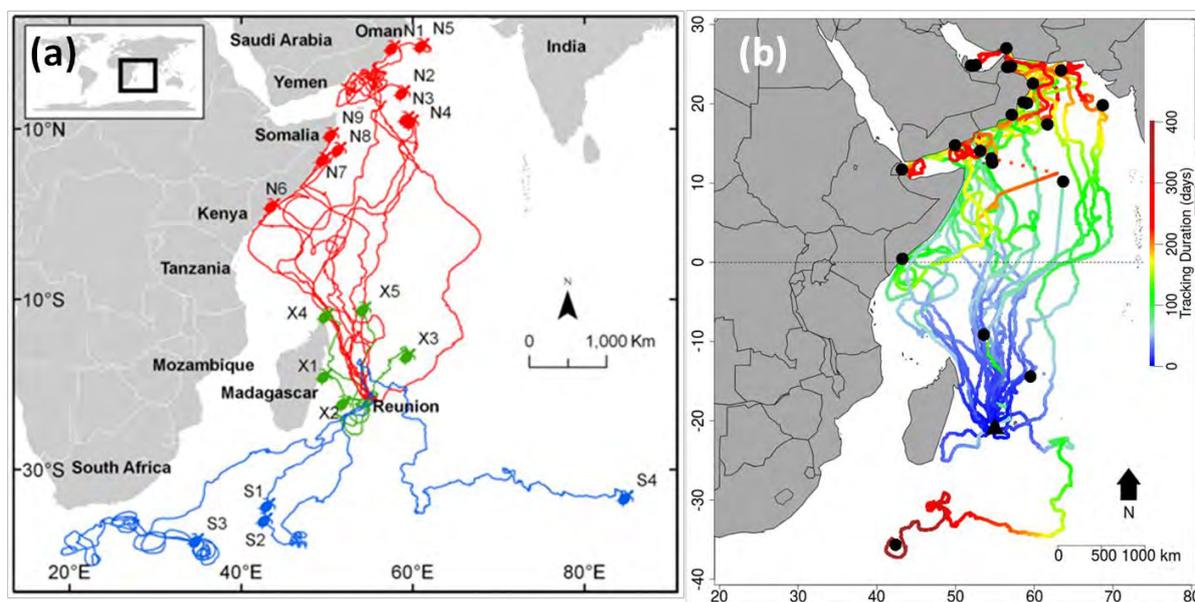


Figure 43 : Trajectoires de tortues caouannes juvéniles capturées dans la ZEE réunionnaise. (a) Tortues capturées et marquées entre 2009 et 2012 (n=18). La couleur de la trajectoire représente sa classification en fonction de la destination de la tortue (rouge : hémisphère Nord, bleu : Front Subtropical Indien, vert : indéterminé). *Extrait de Dalleau et al. (2014).* **(b)** Tortues capturées et marquées entre 2012 et 2015 (n=22). La couleur le long des trajectoires représente la durée (en jours) du suivi par télémétrie satellite. *Extrait de COCA LOCA R9.*

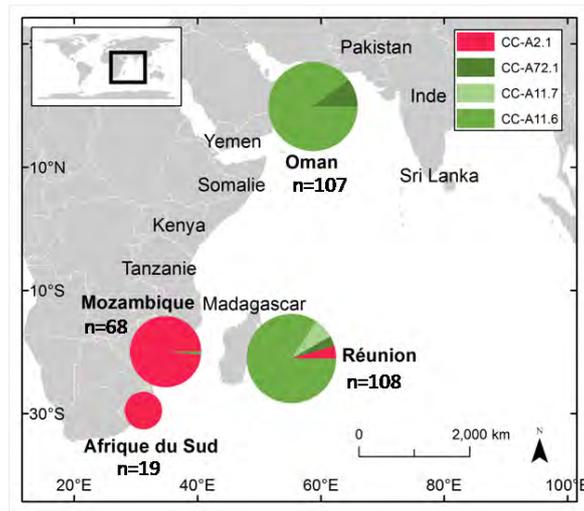


Figure 44 : Fréquences haplotypiques des femelles tortues caouannes en ponte à Oman, au Mozambique et en Afrique du Sud ainsi que des juvéniles capturés accidentellement par des pêcheurs réunionnais. La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'échantillons. *Extrait de COCA LOCA R9.*

Le recoupement de ces diverses informations suggère donc que :

- 1) La grande majorité (>80 %) des juvéniles capturés au large de la Réunion est d'origine omanaise. Les analyses isotopiques suggèrent qu'il s'agit de tortues revenant de l'Indien Sud et les suivis satellitaires montrent qu'elles retournent vers Oman. Leur taille (voisine de 70 cm) confirme qu'il s'agit très probablement d'individus proches de la maturité sexuelle qui retournent vers leur zone de reproduction. Même si cette phase de retour vers la zone de reproduction n'est pas simulée par STAMM, le passage de ces tortues omanaises au large de la Réunion, qui se dirigent vers la mer d'Arabie et viennent probablement du sud de l'océan Indien :
 - a) Montre que certaines tortues caouannes d'Oman ont bien un **cycle de développement transéquatorial** comme le suggèrent nos simulations.
 - b) Suggère que le **FSTI (ou au moins le sud de l'océan indien) est bien une zone de développement** pour les juvéniles originaires d'Oman.
 - c) Suggère également que les **tortues de la Réunion arrivent de la partie Ouest de l'Indien Sud**. En effet, un détour par la Réunion semble peu probable pour des tortues provenant de l'est du bassin et se dirigeant vers Oman. Ce résultat serait cohérent avec notre simulation de dispersion active qui indique que les

juvéniles en phase de développement dans l'Indien Sud se concentrent à l'ouest du bassin.

- 2) Le cas des quelques individus suivis qui redescendent vers le sud (n = 5 sur 40 au total) est moins clair : leur taille ne les distingue pas clairement des autres individus et les analyses isotopiques suggèrent qu'ils ont déjà visité le sud de l'océan Indien avant d'être capturés. Il pourrait s'agir d'individus qui transitent par la zone des Mascareignes au cours de leur phase de développement dans l'hémisphère Sud. Nos simulations actives montrent en effet que 9 % des juvéniles d'Afrique australe et 34 % des juvéniles d'Oman transitent par cette zone.

4.7.3. Connectivité Indo-Atlantique

Nos simulations montrent que des juvéniles simulés originaires d'Oman ou d'Afrique Australe pénètrent dans l'Atlantique Sud et s'y développent. Des analyses génétiques réalisées sur des caouannes juvéniles capturées en phase d'alimentation au large du Brésil montrent qu'un quart des individus capturés serait originaire de l'océan Indien. Parmi eux la moitié proviendrait des sites de ponte du sud-ouest de l'océan Indien (Afrique Australe ou Madagascar) et l'autre moitié du nord-ouest de l'océan Indien (très probablement de l'île de Masirah) (Shamblin et al., 2014). La connectivité indo-atlantique, suggérée par nos simulations, est donc clairement établie.

5. Implications pour la conservation

Le cycle trans-équatorial des juvéniles de la population du nord-ouest de l'océan Indien semble couvrir la quasi-totalité de la surface de l'océan Indien (Figure 42). Ce cycle dépasse largement les limites géographiques identifiées pour cette unité régionale de gestion (RMU) par le Marine Turtle Specialist Group (MTSG) de l'IUCN en 2011 (Wallace et al., 2010). Nos travaux de modélisation, et plus généralement les résultats du projet COCA LOCA, pourront servir de référence pour redéfinir l'étendue spatiale de cette RMU.

De plus, les principales menaces identifiées pour expliquer le déclin de la population du nord-ouest de l'océan Indien concernent l'interaction avec les pêches en mer d'Arabie (Oman, Somalie, Pakistan, Iran, Inde), notamment l'emmêlement dans les filets et les captures accidentelles de la pêche palangrière (Hamann et al., 2013). Nos travaux mettent en évidence que l'ensemble des pêcheries de l'océan Indien, artisanales comme industrielles, pourraient

avoir un impact sur la RMU du nord-ouest de l'océan Indien. En dehors de la mer d'Arabie, les tortues caouannes juvéniles de Masirah seraient confrontées à d'importantes flottilles de navires côtiers artisanaux dans le golfe du Bengale et le long des côtes indonésiennes (Stewart et al., 2010) (Figure 45). Il est aujourd'hui établi que ce genre de pêcheries peut avoir sur les populations de tortues marines, un impact aussi important - voire supérieur - à celui des pêcheries industrielles (Peckham et al., 2007 ; Alfaro-Shigueto et al., 2010, voir également chapitre précédent p.133).

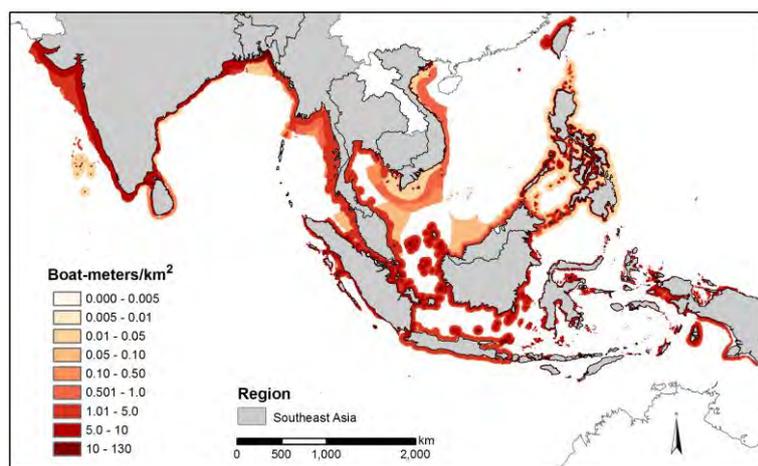


Figure 45 : Densité des flottilles artisanales côtières (mètre-navire/km²) en Asie du Sud-Est. Du clair au foncé, la couleur traduit une densité croissante. Extrait de Stewart et al., 2010.

Parmi les types de pêche industrielle, c'est sans conteste la pêche palangrière qui représente la menace la plus importante pour les tortues caouannes (Lewison et al., 2004 ont estimé qu'à l'échelle globale entre 246 000 et 361 000 individus aurait été capturées accidentellement par ces pêcheries au cours de l'année 2000). Même si l'activité palangrière autour de la Réunion n'entraîne qu'une faible mortalité de tortues caouannes (voir rapport COCALOCA-R10), ce n'est pas forcément le cas pour les autres pêcheries palangrières de l'océan Indien. L'impact des pêcheries palangrières sur les populations de tortues caouannes pourrait être important à proximité du front subtropical de l'Atlantique Sud et de l'Indien Sud où l'effort qu'elles déploient est élevé (Figure 46 ; Weimerskirch et al., 1997 ; Tuck et al., 2003 ; Cuthbert et al., 2005).

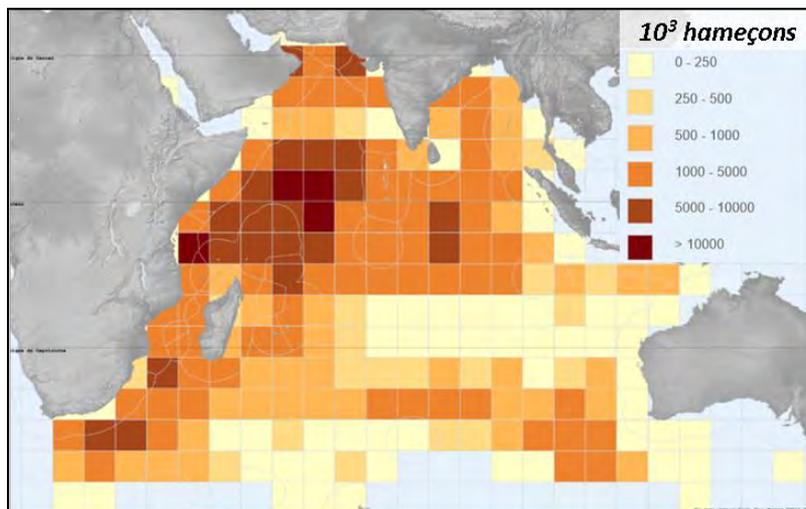


Figure 46 : Effort de pêche à la palangre de surface dans l’océan Indien. Milliers d’hameçons (moyenne annuelle) dans des cellules de 5°x5° entre 2005 et 2009. *Extrait de l’Atlas de la pêche palangrière de l’océan Indien (hébergé sur le site de Sextant <http://sextant.ifremer.fr/fr>)*

Il est donc primordial d’identifier plus précisément les zones géographiques et les pêcheries qui interagissent le plus avec les tortues caouannes à l’échelle de l’océan Indien et de l’Atlantique Sud (e.g. Bourjea et al., 2014), et notamment au voisinage du FSTI. Une meilleure compréhension de la dynamique spatiale des tortues marines dans cette zone devrait être considérée comme prioritaire en termes de connaissances et de conservation. Actuellement, des observateurs embarqués sur des navires palangriers portugais opérant à proximité du FSTI commencent à déployer des balises satellitaires sur des tortues caouannes capturées accidentellement (Bourjea com. perso.).

L’importance de la zone du front subtropical de l’océan Indien Sud et de l’océan Atlantique Sud comme habitat de développement partagé par les populations se reproduisant dans les deux hémisphères est une particularité unique du cycle juvénile de la tortue caouanne de l’océan Indien. Cette zone doit faire l’objet d’une attention particulière en termes de conservation pour l’espèce à l’échelle de cet océan. Outre l’interaction avec les pêcheries palangrières hauturières, l’accumulation importante de plastique dans ce secteur ainsi que dans le golfe du Bengale est une préoccupation majeure (Hoarau et al., 2014 ; Eriksen et al., 2014) (Figure 47), la tortue caouanne étant l’espèce ingérant la plus grande quantité de déchets plastiques (voir rapport COCA LOCA-R11).

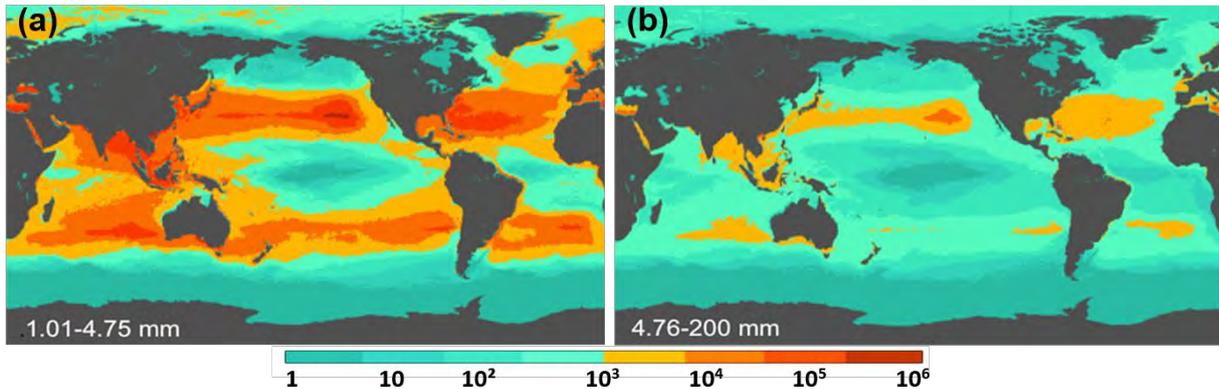


Figure 47 : Densité modélisée des déchets plastiques dans les océans. La couleur représente la densité des déchets (en morceau/km²) mesurant 1.01- 4.75 mm **(a)** et 4.76-200 mm **(b)**. Ces tailles correspondent à celles des débris ingérés par les tortues caouannes. *Extrait de Eriksen et al. (2014).6.*

7. Conclusion

7.1. Principaux résultats

Ce travail de modélisation donne un aperçu inédit de la dispersion spatiale des tortues caouannes juvéniles issues des populations de l'ouest de l'océan Indien. L'utilisation conjointe de quatre outils complémentaires (télémétrie satellite, génétique des populations, isotopes stables et modélisation) a permis (1) de renforcer les résultats individuels de chacun des outils en les recoupant entre eux et ainsi (2) de proposer un schéma crédible pour la dispersion spatiale des tortues caouannes juvéniles originaires d'Oman et d'Afrique Australe.

Les résultats des simulations réalisées avec le modèle STAMM adapté à la tortue caouanne sont plus probants que ceux des simulations réalisées sous l'hypothèse de dérive passive. **Les principaux résultats de la modélisation sont : la mise en évidence d'une route de dispersion trans-équatoriale ainsi qu'une grande diversité de trajectoires potentielles depuis le site de ponte de l'île de Masirah ; la confirmation d'une connectivité indo-atlantique non négligeable depuis les sites d'Afrique et d'Oman et enfin l'existence d'un habitat de développement dans la partie ouest du FSTI partagé par ces deux populations.** Les simulations de dispersion ont également permis d'identifier certaines des menaces pour les juvéniles océaniques de ces populations comme par exemple les interactions avec les

pêcheries côtières en mer d'Arabie, dans le golfe du Bengale et le long de l'archipel indonésien ou avec les pêcheries palangrières dans la zone proche du FSTI.

7.2. *Obstacles et perspectives techniques*

STAMM a donné de bons résultats sur les tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien. Il est cependant légitime de s'interroger sur la bonne représentation des courants de surface à une résolution spatiale de 0.25° dans certaines régions de l'océan Indien. Par exemple, cette résolution est trop grossière pour pouvoir simuler précisément la circulation dans le golfe Persique ou la mer Rouge. Ces zones peuvent piéger les tortues simulées qui y entrent et fausser ainsi les statistiques de dispersion. L'utilisation d'un modèle de circulation de plus haute résolution serait donc souhaitable. On peut aussi pointer l'absence d'analyse de sensibilité de nos résultats aux paramètres d'entrée du modèle. Ces analyses sont à inscrire dans la liste des travaux qu'il convient de mener rapidement.

L'utilisation de la PPN comme proxy de la densité de proies est également discutable dans l'application de STAMM à *C. caretta*. Au cours de sa phase de développement juvénile en milieu pélagique, l'espèce se nourrit de zooplancton mais n'est pas une consommatrice exclusive d'organismes gélatineux à l'inverse de la tortue luth. La tortue caouanne s'alimente plutôt de mollusques ou de crustacés pélagiques de plus haut niveau trophique et donc moins directement liés à la PPN. L'emploi de champs modélisés de biomasse de zooplancton (modèle SEAPODYM-LTL, Conchon et al., en prep.) est envisagé à court terme pour répondre à ce problème.

Outre les limites touchant à l'aspect technique de la modélisation, le **manque de connaissances** sur les tortues caouannes océaniques dans l'océan Indien constitue aussi un obstacle à la validation des résultats des simulations. Par exemple, on ne dispose d'aucune donnée de captures accidentelles de tortues caouannes dans le nord de l'océan Indien (mer d'Arabie, golfe du Bengale) alors même que les pêcheries palangrières y sont très développées (Wallace et al., 2013a) et que les résultats du modèle STAMM le désignent comme un habitat de développement potentiel. De même, il n'existe aucune donnée ou observation concernant des tortues caouannes au niveau des fronts subtropicaux de l'océan Indien Sud et de l'Atlantique Sud.

Il serait pourtant très intéressant (et crucial pour la conservation de l'espèce dans cet océan) de connaître, au sein de cette zone, la proportion des tortues originaires d'Oman, d'Afrique Australe mais aussi des autres plages de ponte de l'océan Indien. Pour cela il faudrait réaliser des analyses génétiques sur des tortues qui y seraient directement capturées. Les résultats permettraient d'évaluer le réalisme de la dispersion simulée des tortues omanaises jusque dans l'hémisphère Sud et du niveau de connectivité simulée entre l'Indien et l'Atlantique.

Il semble également important de pouvoir suivre des tortues caouannes par télémétrie satellite à proximité du front subtropical du sud de l'océan Indien (comme cela a été réalisé dans le Pacifique Nord : e.g. Polovina et al., 2006 ; Briscoe et al., 2016). Cela permettrait de documenter les mouvements individuels dans cette zone et de les comparer à nos trajectoires simulées. Les premiers marquages par des observateurs embarqués sont en cours dans cette région. Ces expériences mettront-elles en évidence que les tortues équipées ciblent effectivement l'ouest du FSTI comme le suggèrent nos simulations ?

Enfin, l'absence d'estimations précises de l'âge des tortues caouannes océaniques dans l'océan Indien empêche de connaître l'aspect temporel du cycle océanique mis en évidence dans cette étude. L'analyse squelettochronologique d'une trentaine d'humérus de tortues caouannes réunionnaises (qui n'ont pas survécu à leur capture) a débuté récemment et devrait fournir prochainement les premières estimations de l'âge des tortues caouannes dans cette zone (Bourjea com. perso.). Comme pour les analyses génétiques, il faudrait étendre ces analyses à la zone du FSTI pour pouvoir estimer le temps mis par les tortues de Masirah pour rejoindre cette région et la durée pendant laquelle elles s'y développent. En outre, la connaissance de l'âge des tortues caouannes autour de la Réunion (qui sont seraient le plus souvent à la fin de leur phase juvénile océanique) devrait faire avancer la compréhension du déclenchement de la migration ontogénique vers le milieu néritique. A terme, cela pourrait permettre d'étendre STAMM au-delà du stade juvénile océanique chez *C. caretta*.

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

1. Principaux résultats

Cette thèse nous a permis de développer une première version de STAMM (Sea Turtle Active Movement Model), un nouveau modèle individu-centré permettant de simuler la dispersion spatiale des tortues marines sous l'influence combinée de la circulation océanique et d'un mouvement de nage motivé par la recherche d'habitats favorables. Ce modèle représente une avancée importante par rapport aux modèles de dérive passive couramment utilisés jusqu'à présent.

Nous avons d'abord développé une version générique de STAMM puis nous l'avons calibrée spécifiquement pour simuler la dispersion océanique des juvéniles de deux espèces de tortues marines : la tortue luth (*Dermochelys coriacea*) et la tortue caouanne (*Caretta caretta*).

La dispersion de juvéniles de tortues luths a été étudiée (a) au départ de la plage de Jamursba-Medi (nord de l'île de Nouvelle-Guinée, Indonésie) dans l'océan Pacifique Nord et (b) au départ de la plage d'Awala-Yalimapo (Guyane Française) dans l'Atlantique Nord. Concernant les tortues caouannes juvéniles leur dispersion a été analysée au départ de plusieurs plages de pontes de l'ouest de l'océan Indien (île de Masirah et plages d'Afrique du Sud et du Mozambique).

Dans chacun des cas étudiés, nous avons constaté que c'était essentiellement les courants marins qui déterminaient, à grande échelle, les zones dans lesquelles les juvéniles se dispersaient. Ceci explique pourquoi l'hypothèse de dérive passive a souvent été utilisée avec succès pour identifier les zones de dispersion des juvéniles de différentes populations de tortues marines.

Néanmoins, nos résultats montrent clairement que les mouvements de nage induits par l'habitat influencent profondément la distribution spatiale et temporelle des juvéniles à l'intérieur de la zone de dispersion ainsi que leur mortalité par hypothermie et probablement les risques d'interaction avec les pêcheries.

1.1. Impact de la nage active sur la distribution spatiale et temporelle des juvéniles

Les différentes simulations de dispersion active réalisées dans ce travail de thèse montrent que :

- 1) Les tortues actives effectuent des **migrations saisonnières** régulières. Dans l'hémisphère Nord (resp. Sud) la migration est dirigée vers le sud (resp. nord) et les eaux chaudes à l'approche de l'hiver et en direction du nord (resp. sud) et des eaux plus productives au printemps. Ces migrations saisonnières, naturellement absentes des simulations de dérive passive, concentrent les individus simulés dans les zones qui leurs sont (saisonnièrement) les plus favorables. L'apparition de ce type de migration chez les tortues actives était un résultat attendu (Gaspar et al., 2012). De telles migrations sont effectivement observées (entre autres) chez les tortues caouannes juvéniles et adultes (Polovina et al., 2004 ; Hawkes et al., 2007 ; Mansfield et al., 2009) ainsi que chez les tortues luths adultes et sub-adultes (James et al., 2007 ; Benson et al., 2011).
- 2) Dans les zones frontales séparant le gyre subtropical du gyre subpolaire des différents bassins océaniques étudiés, les tortues actives nagent préférentiellement en direction des eaux chaudes et productives rencontrées à moyenne latitude sur les bords Ouest des grands bassins océaniques. Cette **nage vers l'ouest** s'oppose aux courants d'ouest que l'on retrouve dans ces zones (dans nos simulations il s'agit du Kuroshio et du courant Nord Pacifique, du Gulf Stream et du courant de Dérive Nord Atlantique et enfin du courant Indien Sud). Elle permet ainsi aux individus de s'éloigner plus lentement des zones productives trouvées sur les bords Ouest des bassins océaniques. De façon plus générale, cette nage vers l'ouest augmente les temps de résidence des individus dans ces zones frontales. Ce comportement de nage peut paraître surprenant. Cependant, les travaux de Polovina et al. (2000) et plus récemment de Briscoe et al. (2016) montrent que les tortues caouannes juvéniles suivies par satellite dans le Pacifique Nord, nagent également fréquemment vers l'ouest et ont, en conséquence, un temps de résidence important dans la partie centrale de la zone de transition du Pacifique Nord (NPTZ).
- 3) Cette nage vers l'ouest a pour effet secondaire d'augmenter le **temps de traversée** des bassins océaniques par rapport au temps de traversée de particules passives. Dans le Pacifique, la majorité des tortues nées à Jamursba-Medi arrivent au large de la Californie en 5 à 6 ans de dérive passive. Dans les simulations avec nage active, elles mettent par contre 11 à 15 ans pour arriver dans cette même zone, un résultat qui est plus cohérent avec les observations de taille des individus capturés accidentellement dans cette région. Un allongement du temps de traversée de l'Atlantique Nord est

également observé dans les simulations des tortues luths de Guyane et induit un âge d'arrivée au large des côtes européennes et africaines qui semble cohérent avec les tailles des individus capturés (voir Chapitre III, section 4.6.2., p140). Dans l'Indien Sud, cette nage vers l'ouest est suffisante pour maintenir les caouannes juvéniles originaires d'Afrique Australe dans la partie Ouest du bassin et ainsi supprimer le schéma de dispersion passive qui amènerait ces juvéniles au large de l'Australie.

- 4) Grâce à leurs mouvements de nage motivés par l'habitat, **les juvéniles actifs atteignent et s'accumulent dans certaines zones productives inaccessibles en dérive passive**. C'est le cas notamment dans l'Atlantique où les tortues luths actives s'agrègent dans le golfe du Mexique, la région des Açores, le golfe de Gascogne, au large du Portugal et de la Mauritanie et en Méditerranée Occidentale. Il s'agit là de zones où la présence des tortues passives est faible ou inexistante. De façon générale, les zones où s'accumulent les tortues actives sont caractérisées par une forte production primaire et **constituent donc des habitats de développement plausibles pour des tortues marines juvéniles**. La présence de tortues juvéniles est confirmée dans la plupart de ces secteurs, soit directement par des données de captures accidentelles, d'échouages ou d'observations en mer, soit indirectement par le biais de raisonnements s'appuyant sur les suivis satellitaires d'individus adultes ou la combinaison d'informations diverses (analyses génétiques ou isotopiques, suivis satellitaires de juvéniles).

Ces différentes observations montrent que la dispersion active simulée par STAMM produit des résultats plus proches des observations qu'un modèle de dispersion purement passive. En l'absence d'observations directes, l'utilisation de STAMM (ou du moins d'un modèle du même type) devrait donc, à l'avenir, être privilégiée pour inférer (a) les routes de dispersion des tortues marines juvéniles depuis leur plage de naissance et (b) déterminer leurs habitats préférentiels et plus largement leur distribution spatiale et temporelle.

1.2. Impact de la nage active sur la mortalité

La nage motivée par l'habitat, et les migrations saisonnières qu'elle engendre, ont clairement pour effet de soustraire les juvéniles aux zones trop froides qu'ils visiteraient en mode « dérive passive ». On a ainsi montré que les juvéniles de tortues luths qui dériveraient passivement dans l'Atlantique et le Pacifique Nord auraient un taux de mortalité par hypothermie

approchant ou excédant 50 %. La nage active réduit cette mortalité aux environs de 20%. Le réalisme de ces taux de mortalité estimés est cependant difficile à évaluer étant donné l'incertitude affectant l'estimation des taux de mortalité des tortues juvéniles et l'impossibilité de quantifier l'importance des différents facteurs en cause (prédation, froid, carence alimentaire, maladie, captures accidentelles...).

Si les mouvements de nage motivés par la recherche d'habitats favorables réduisent (très logiquement) la mortalité par hypothermie, il semble qu'ils pourraient augmenter, au contraire, la mortalité par capture. En effet, nous avons vu que la nage active rassemblait les juvéniles, et augmentait leur temps de résidence, dans des zones frontales productives où s'alimentent de nombreux prédateurs marins (Block et al., 2011) et où opèrent d'importantes flottes de pêche notamment palangrières (Bigelow et al., 1999 ; Chen et al., 2005 ; Zainuddin et al., 2006 ; Gardner et al., 2008 ; Mejuto et al., 2009). La nage active a donc tendance à concentrer les individus simulés dans des zones où le risque de capture accidentelle est accru. C'est sans doute dans ces zones que les efforts de conservation doivent se focaliser. Dans cette optique, STAMM pourrait servir d'outil de prévision de présence de tortues dans ces zones sensibles, en complément ou en remplacement d'outils tels que TurtleWatch (Howell et al., 2008 ; Howell et al., 2015).

2. Principaux obstacles et recommandations pour les surmonter

Arrivés au bout de cette thèse, nous avons une meilleure vision des problèmes qui se posent pour construire et valider un modèle simulant les mouvements de nage motivés par l'habitat chez la tortue marine. Le principal obstacle rencontré dans ce travail est le manque de données, à la fois pour la calibration et pour la validation du modèle. Nous en faisons la synthèse ci-dessous

2.1. Disponibilité des données de calibration

Le modèle STAMM s'appuie sur plusieurs relations allométriques classiques reliant l'âge, le poids, la taille et les taux métaboliques afin de gouverner l'évolution des caractéristiques des individus au cours de la croissance (capacité de nage et préférences thermiques en particulier). Des relations de ce type étaient disponibles pour les tortues luths et caouannes

à l'exception de la relation TMR-poids de la tortue caouanne. Nous avons utilisé dans ce dernier cas une relation générique adaptée aux reptiles et proche de celle utilisée pour la tortue luth.

La calibration de STAMM nécessite également de spécifier l'évolution de la ration alimentaire journalière en fonction de l'âge. Cette relation existe pour la tortue luth (Jones et al., 2012) et nous avons pu en estimer une pour la tortue caouanne (Chapitre IV, section 3.4.3., p168). Appliquer STAMM à d'autres espèces de tortues marines nécessitera donc de réaliser un travail de recherche bibliographique préliminaire pour établir les relations allométriques et la ration alimentaire journalière de chacune des espèces. Il ne sera probablement pas simple d'estimer la ration alimentaire journalière pour certaines espèces qui changent de régime alimentaire au cours de leur développement. C'est par exemple le cas de la tortue verte qui passe d'un régime essentiellement carnivore au stade juvénile pélagique à un régime essentiellement herbivore dès qu'elles recrutent en milieu néritique (Bjorndal et al., 1997).

Il est important de souligner l'incertitude qui peut affecter ces relations et, en particulier, les relations âge-taille-poids. Par exemple la croissance des tortues marines, comme celle de la plupart des reptiles et des poissons, varie en fonction de la qualité des habitats rencontrés. La croissance est forte lorsque les conditions (par exemple la température ou l'abondance de proie) sont favorables au développement des tortues mais peut être réduite lorsque ces conditions se dégradent (Bjorndal et al., 2003 ; Angilletta Jr et al., 2004). Cette croissance dite « compensatoire » est à l'origine de la forte variabilité interindividuelle dans les tailles de tortues du même âge (mais ayant connu des conditions environnementales différentes). Il est donc vraisemblable, qu'à terme, il deviendra nécessaire de complexifier le modèle en utilisant une courbe de croissance modulable en fonction de la qualité des habitats rencontrés.

2.2. Disponibilité des données de validation

La validation des résultats du modèle passe par leur recoupement avec différents types d'observations. Le projet COCA LOCA en est une bonne illustration.

Les données de suivi par satellite de tortues juvéniles sont irremplaçables, mais malheureusement, extrêmement rares. Les informations fournies par le suivi satellitaire de tortues caouannes juvéniles marquées dans le Pacifique (Polovina et al., 2000 ; Polovina et al., 2004 ; Polovina et al., 2006 ; Briscoe et al., 2016) et dans l'Indien (Dalleau et al., 2014 ; Dalleau et al. rapport COCA LOCA R9, 2016) se sont révélées extrêmement précieuses. Le marquage

de juvéniles capturés accidentellement est très certainement une approche qu'il conviendrait de généraliser.

En ce qui concerne les mesures « directes », ce sont les mesures de taille de tortues échouées ou capturées qui ont été utilisées. Elles permettent d'estimer grossièrement l'âge de ces tortues et en déduire, s'il s'agit de juvéniles, le temps qu'il leur a fallu pour atteindre la zone de capture ou d'échouage depuis leur plage de naissance. On peut ainsi vérifier si ce temps est cohérent avec celui mis, dans nos simulations, par les tortues juvéniles pour atteindre la zone concernée. On rencontre néanmoins (au moins) deux problèmes avec ce type de données :

- 1) La provenance (i.e. plage d'origine) des individus capturés peut être incertaine. C'est notamment le cas au niveau des différents habitats de développement de la tortue luth identifiés dans l'Atlantique (voir Chapitre III, section 4.6.2., p142). Il serait donc extrêmement utile de procéder systématiquement à des analyses génétiques sur les individus capturés afin de réduire cette incertitude
- 2) L'âge des individus capturés est également incertain s'il est déduit d'une relation âge-taille standard. Une détermination plus précise de l'âge (par exemple par squelettechronologie) serait donc précieuse.

3. Travaux à mener à court terme

Au cours de cette thèse nous avons pu concevoir et développer une version générique de STAMM puis calibrer et tester deux versions du modèle spécifiquement adaptées à la tortue luth et la tortue caouanne.

Nous n'avons malheureusement pas eu le temps de tester en détail **la sensibilité de STAMM** aux variations de ces paramètres. C'est un exercice qu'il va falloir mener rapidement afin de mieux connaître STAMM et de pouvoir, à terme, mieux le paramétrer. Cet exercice permettrait de mieux caractériser le niveau d'incertitude qui affecte les différents résultats obtenus.

Outre la sensibilité aux paramètres nous n'avons pas non plus testé **la sensibilité de STAMM aux données de forçage utilisées : la température de l'eau, les courants et la PPN.**

Température. Puisque la réanalyse GLORYS-1 assimile des observations satellitaires de la température de surface, il est peu probable que les températures de l'eau utilisées soient problématiques.

Courant. La question du courant est plus délicate. GLORYS-1 a une résolution spatiale à 0.25°, une résolution qui s'avère insuffisante pour représenter de façon fine la circulation dans des zones compliquées (archipel indonésien par exemple) ou au voisinage de passages étroits (détroit de Gibraltar, accès au golfe Persique et à la mer Rouge). Ce problème avait déjà été souligné par Gaspar et al. (2012) notamment au niveau du golfe de Tomini (dans l'ouest du Pacifique) dans lequel de nombreux individus simulés se retrouvaient artificiellement piégés. Le même problème de rétention a été observé au niveau de la mer Rouge et du golfe Persique pour les tortues caouannes de l'océan Indien. La résolution à 0.25° peut également être insuffisante pour simuler correctement des phénomènes de rétention à proximité des côtes. Ce peut être le cas pour la côte Est des Etats-Unis et du Canada, ce qui pourrait mener à une sous-estimation de la rétention des tortues luths dans l'ouest de l'Atlantique Nord (voir Chapitre III, section 4.6.1., p138).

Production Primaire Nette. La PPN est un proxy raisonnable de l'abondance de nourriture pour les tortues luths qui s'alimentent tout au long de leur vie d'organismes zooplanctoniques gélatineux de bas niveau trophique. En revanche, chez la tortue caouanne, une carnivore plus polyvalente que la tortue luth, l'usage de ce proxy est moins évident et surtout n'est valable que pour la phase de vie pélagique de l'espèce. L'utilisation de champs modélisés de biomasse de zooplancton (modèle SEAPODYM-LTL, Conchon et al., en prep.) est envisagée pour répondre à ce problème.

Enfin, il faut souligner que l'emploi de champs de forçage couvrant une **période plus longue que les 7 années de GLORYS-1** serait utile pour étudier **la variabilité interannuelle des schémas de dispersion**. Il serait, par exemple, très intéressant d'étudier la variabilité des routes de dispersion des tortues luths du Pacifique Ouest et son impact sur la mortalité par hypothermie (voir Chapitre II, p95) en relation avec la variabilité du phénomène El Niño. Une nouvelle réanalyse océanique réalisée par Mercator-Ocean, et couvrant la période 1992-2015, sera bientôt disponible. Elle inclut le El Niño majeur de 1997-1998 et permettra de réaliser ce genre d'études.

4. Perspectives à plus long terme

L'objectif ultime de STAMM est de couvrir la totalité du cycle de vie des tortues marines. Dans le cas de la tortue luth, la prochaine étape est directement de définir et de modéliser le cycle des migrations reproductrices ce qui implique de modéliser les mécanismes (1) qui déclenchent la migration vers les sites de reproduction depuis les sites d'alimentation, (2) qui gouvernent la nage pendant cette migration et (3) qui guident le choix des sites d'alimentation ciblés une fois la reproduction achevée. Dans le cas des tortues recrutant en milieu néritique avant la fin de la phase juvénile (e.g. tortue caouanne, tortue verte) il faudra modéliser, préalablement au cycle reproductif, la migration de recrutement ainsi que le comportement des juvéniles en milieu côtier. La modélisation de la migration de recrutement implique de répondre aux mêmes questions que celles soulevées par les migrations reproductrices (déclenchement, navigation). La modélisation du comportement des tortues juvéniles en milieu côtier suppose de pouvoir reproduire leurs mouvements à une échelle spatiale bien plus fine que celle utilisée dans cette thèse et implique certainement de revoir la définition des habitats en prenant en compte de nouveaux facteurs tels que la prédation, la bathymétrie ou la nature du substrat. Il y a là matière à de (très) nombreuses autres thèses !

ANNEXE

Schéma d'advection

Dans STAMM, les trajectoires individuelles des tortues simulées sont calculées à partir des champs de vitesses de courant et d'une vitesse de nage modélisée comme étant fonction de la favorabilité d'habitats modélisés. La vitesse des tortues simulées est simplement définie comme la somme de la vitesse du courant et de la vitesse de nage :

$$\mathbf{V}(x, y, t, a) = \mathbf{V}^{(C)}(x, y, t) + \mathbf{V}^{(N)}(x, y, t, a), \quad (1)$$

avec $\mathbf{V}(x, y, t, a)$ le vecteur vitesse d'un individu simulé d'âge a positionné en (x, y) à un instant t , $\mathbf{V}^{(C)}$ le vecteur vitesse des courants et $\mathbf{V}^{(N)}$ le vecteur vitesse de nage.

1. Modèle de nage fonction de l'habitat

Le mouvement de nage des tortues simulées est dirigé dans le sens des gradients d'habitat et sa vitesse est inversement proportionnelle à la favorabilité de l'habitat rencontré. Le modèle de mouvement utilisé dans STAMM est directement adapté de la marche aléatoire biaisée proposée par Faugeras & Maury (2007). La nage fonction des habitats y est exprimée comme suit (on a retiré les dépendances aux variables (x, y, t, a) pour plus de clarté) :

$$\mathbf{V}^{(N)} = V_m(1 - h) \mathbf{d}, \quad (2)$$

avec V_m la vitesse maximale soutenable d'un individu simulé, h l'indice de favorabilité de l'habitat ($0 \leq h \leq 1$) et \mathbf{d} le vecteur unitaire de la direction du mouvement qui s'écrit :

$$\mathbf{d} = (\cos \theta, \sin \theta), \quad (3)$$

avec θ le cap du mouvement (par rapport à l'ouest). Ce cap est tiré dans une loi de von Mises notée $vM(\mu, \kappa)$ où μ est le cap moyen et κ un paramètre de concentration (Figure 48). La distribution de vonMises est analogue à une loi normale circulaire. Elle tend vers une loi uniforme lorsque $\kappa \rightarrow 0$ et à une concentration étroite autour de μ lorsque $\kappa \rightarrow \infty$.

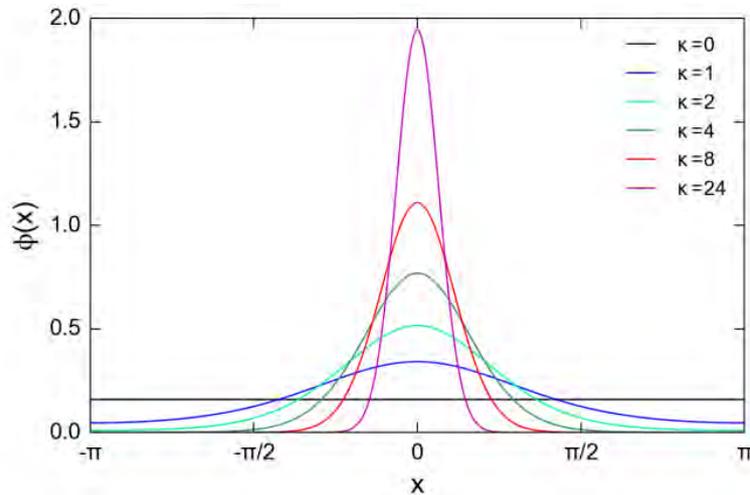


Figure 48 : Densités de probabilités de von Mises. Densité de probabilité de la loi de von Mises pour $\mu=0$ et différentes valeurs du paramètre de concentration κ .

Le facteur $(1-h)$ dans l'Eq. (1) garantit que la vitesse de nage $V^{(N)}$ (la norme du vecteur vitesse $\mathbf{V}^{(N)}$) tend à s'annuler dans les habitats très favorables ($h \rightarrow 1$) et atteint sa valeur maximale V_m dans les habitats les moins favorables ($h = 0$). La direction moyenne du mouvement correspond à la direction $\theta_{\nabla h}$ du vecteur du gradient d'habitat ∇h

$$\mu = \theta_{\nabla h}. \quad (4)$$

De ce fait les mouvements modélisés sont dirigés, en moyenne, le long de ce gradient d'habitat. De plus, le paramètre de concentration κ est choisi comme étant directement proportionnel à la norme de ∇h :

$$\kappa = \alpha \|\nabla h\|. \quad (5)$$

2. Le logiciel Ariane

Les trajectoires des tortues simulées sont calculées à l'aide du logiciel Ariane (<http://www.univ-brest.fr/lpo/ariane>). Ariane est un logiciel d'advection basé sur le schéma d'advection proposé par Blanke & Raynaud (1997) qui permet de calculer la trajectoire lagrangienne d'une particule soumise à un champ de vitesse. En deux dimensions, ce champ de vitesse \mathbf{V} est défini par ses deux composantes zonale et méridionale (\mathbf{u}, \mathbf{v}) . Par convention, les valeurs positives de \mathbf{u} (resp. de \mathbf{v}) indiquent que le vecteur est dirigé vers l'est (resp. vers le nord) et les valeurs négatives qu'il est dirigé vers l'ouest (resp. le sud).

Dans Ariane, le domaine spatial dans lequel sont advectées les particules est discrétisé sur une grille C. Dans celle-ci, les deux composantes du champ de vitesse (les vecteurs \mathbf{u} et \mathbf{v}) sont

définies au centre de la bordure des cellules. u est défini au milieu des bords verticaux tandis que v est défini au milieu des bord horizontaux. Les grandeurs scalaires, dans notre cas la température (T) et le proxy de la densité de proies (F), qui servent à calculer la favorabilité de l'habitat sont connues au centre des cellules (Figure 49).

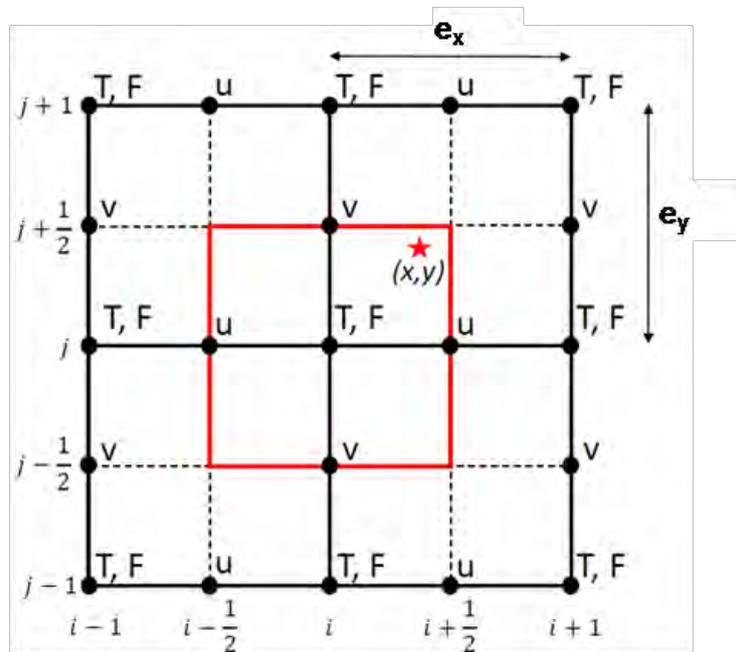


Figure 49 : Schéma de la grille C. Une cellule de la grille est délimitée par le cadre rouge. L'étoile rouge symbolise une particule positionnée aux coordonnées (x,y) du plan. u et v indiquent respectivement les points où sont définis la composante zonale et la composante méridionale de la vitesse ; T,F correspondent aux points où sont définis les variables environnementales de température de l'eau et du proxy de la densité de proies ; e_x et e_y représentent respectivement la largeur et la hauteur des cellules ; i et j sont les indices entiers de la grille.

Dans le schéma d'advection de Ariane il est supposé que le champ de vitesse est stationnaire (i.e. constant) au cours d'un pas de temps et qu'il est non divergent (il ne s'annule pas) au sein d'une même cellule. En faisant l'hypothèse que u et v varient linéairement entre les faces opposées d'une cellule il suffit de réaliser une simple interpolation pour connaître la vitesse d'une particule en tout point (x,y) de cette cellule. L'utilisation de la grille C simplifie la gestion des trajectoires au voisinage des côtes. La vitesse étant nulle sur la terre, la tortue simulée ne peut en aucun cas franchir le trait de côte.

En principe, l'hypothèse de non divergence est respectée si on utilise uniquement $V^{(C)}$. Cependant nous avons dû nous assurer qu'elle le soit toujours une fois $V^{(N)}$ introduite. Pour réduire au minimum le risque que la vitesse s'annule nous avons supposé que $V^{(N)}$ était

constante au sein d'une même cellule. Cette hypothèse garantit que les signes de $\mathbf{u}^{(N)}$ (resp $\mathbf{v}^{(N)}$) sont les même sur les deux faces verticales (resp. horizontales) opposées.

Les champs de vitesse du courant modélisés dans GLORYS-1 sont déjà définis à la bordure des cellules de la grille. Par contre, $\nabla \mathbf{h}$, et donc $\mathbf{V}^{(N)}$, sont calculés au centre des cellules puisque c'est ici que sont définies les variables environnementales T et F.

3. Calcul des vitesses au sein d'une cellule

Pour calculer la trajectoire d'une tortue simulée dans la cellule i,j , Ariane a besoin des deux couples de vitesses zonales ($\mathbf{u}_{i-\frac{1}{2},j}, \mathbf{u}_{i+\frac{1}{2},j}$) et méridionales ($\mathbf{v}_{i,j-\frac{1}{2}}, \mathbf{v}_{i,j+\frac{1}{2}}$).

Les vitesses du courant étant déjà définis en ces points il nous suffit d'y calculer la vitesse de nage. Pour cela il faut tout d'abord calculer $\nabla \mathbf{h}$. Il est défini au centre de la cellule selon ses composantes zonale ($\nabla_x \mathbf{h}$) et méridionale ($\nabla_y \mathbf{h}$). Elles sont calculées comme suit :

$$\nabla_x \mathbf{h}_{i,j} = \frac{\mathbf{h}_{i+1,j} - \mathbf{h}_{i-1,j}}{2dx}, \quad (6a)$$

$$\nabla_y \mathbf{h}_{i,j} = \frac{\mathbf{h}_{i,j+1} - \mathbf{h}_{i,j-1}}{2dy}. \quad (6b)$$

La norme ($\|\nabla \mathbf{h}_{i,j}\|$) et la direction ($\theta_{\nabla \mathbf{h}_{i,j}}$) du gradient d'habitat s'expriment alors :

$$\|\nabla \mathbf{h}_{i,j}\| = \sqrt{\nabla_x \mathbf{h}_{i,j}^2 + \nabla_y \mathbf{h}_{i,j}^2}, \quad (7)$$

$$\theta_{\nabla \mathbf{h}_{i,j}} = \arctan \frac{\nabla_y \mathbf{h}_{i,j}}{\nabla_x \mathbf{h}_{i,j}}. \quad (8)$$

Ce sont les deux paramètres utilisés par la loi de von Mises dans laquelle est tiré le cap de la nage (θ) (voir section précédente). Une fois θ déterminé, les deux composantes de $\mathbf{V}^{(N)}$, $\mathbf{u}_{i,j}^{(N)}$ et $\mathbf{v}_{i,j}^{(N)}$ sont calculés simplement selon l'Eq. (2) :

$$\mathbf{u}_{i,j}^{(N)} = V_m (1 - h_{i,j}) \cos \theta, \quad (9a)$$

$$\mathbf{v}_{i,j}^{(N)} = V_m (1 - h_{i,j}) \sin \theta. \quad (9b)$$

$V^{(N)}$ étant constante dans la cellule, $u^{(N)}$ (resp. $v^{(N)}$) est identique sur les deux bords verticaux (resp. horizontaux). C'est-à-dire :

$$u_{i,j}^{(N)} = u_{i-\frac{1}{2},j}^{(N)} = u_{i+\frac{1}{2},j}^{(N)}, \quad (10a)$$

$$v_{i,j}^{(N)} = v_{i,j-\frac{1}{2}}^{(N)} = v_{i,j+\frac{1}{2}}^{(N)}. \quad (10b)$$

On obtient ensuite directement la vitesse d'advection au milieu des quatre bords de la cellule en sommant les vitesses de nage et les vitesses du courant :

$$u_{i-\frac{1}{2},j} = u_{i,j}^{(N)} + u_{i-\frac{1}{2},j}^{(C)}, \quad (11a)$$

$$u_{i+\frac{1}{2},j} = u_{i,j}^{(N)} + u_{i+\frac{1}{2},j}^{(C)}, \quad (11b)$$

$$v_{i,j-\frac{1}{2}} = v_{i,j}^{(N)} + v_{i,j-\frac{1}{2}}^{(C)}, \quad (11c)$$

$$v_{i,j+\frac{1}{2}} = v_{i,j}^{(N)} + v_{i,j+\frac{1}{2}}^{(C)}. \quad (11d)$$

4. Calcul de la trajectoire à partir des vitesses

Ariane utilise ensuite ces quatre vitesses pour calculer la trajectoire de la tortue simulée au sein de la cellule. Le principe est simple : grâce à la variation linéaire de la vitesse le logiciel détermine l'endroit exact auquel la particule va quitter la cellule dans laquelle elle se trouve. Le temps qu'aura mis la particule pour sortir de la première cellule est retranché au pas de temps du modèle (journalier dans notre cas). Le procédé est ensuite répété dans la cellule suivante, et ainsi de suite, jusqu'à ce que la durée du pas de temps soit totalement écoulee. Dans le cas où la particule ne peut atteindre la bordure d'une cellule au cours du pas de temps (ou de ce qu'il en reste), elle est simplement advectée jusqu'à la fin de celui-ci dans la cellule qu'elle occupe.

Dans cette section nous allons reprendre les grandes étapes suivies par Ariane pour calculer la trajectoire d'une tortue simulée. Se référer à Blanke & Raynaud (1997) pour retrouver le raisonnement sur lequel repose le schéma d'advection ainsi que les démonstrations l'accompagnent.

Considérons le cas d'une particule se trouvant une cellule donnée au point (x,y) . Pour plus de clarté on s'affranchit des indices i,j et on suppose que la cellule s'étend entre $(i=0,j=0)$ et $(i=1,j=1)$.

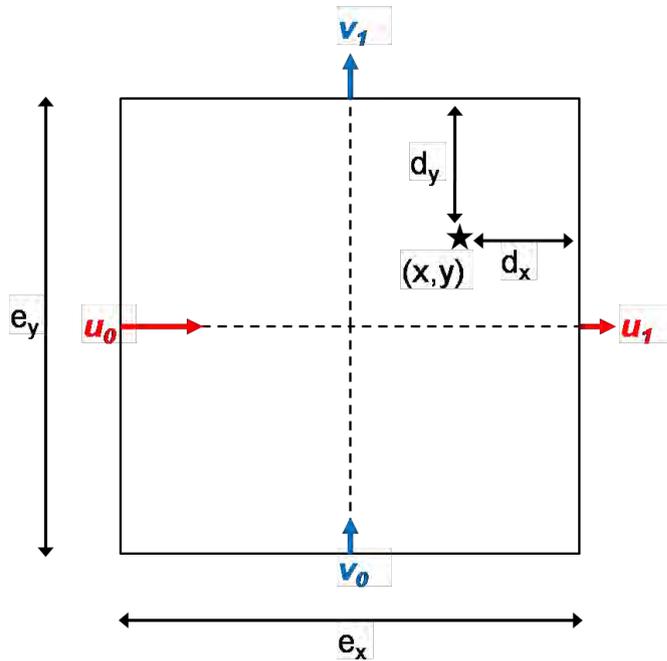


Figure 50 : Schéma de l'advection d'une particule dans une cellule. L'étoile symbolise une particule positionnée au point de coordonnées (x,y) . u_0 et u_1 sont les vitesses zonales sur les bordures gauche et droite de la cellule tandis que v_0 et v_1 sont les vitesses méridionales sur les bordures du bas et du haut. e_x et e_y représentent respectivement la largeur et la hauteur de la cellule. Enfin d_x et d_y correspondent aux distances qui séparent la particule des deux bordures vers lesquelles elle est advectée (dans le cas présent la bordure de droite et du haut).

Ariane va tout d'abord calculer par interpolation linéaire la vitesse dans les deux directions au point de position exact de la particule :

$$\mathbf{u}_x = \mathbf{u}_0 + r_x(\mathbf{u}_1 - \mathbf{u}_0), \quad (12a)$$

$$\mathbf{v}_y = \mathbf{v}_0 + r_y(\mathbf{v}_1 - \mathbf{v}_0). \quad (12b)$$

avec $r_x \in [0,1]$ (resp. r_y) la position de la particule relativement au bord gauche (resp. bas) ($r_x = (e_x - d_x)/e_x$). Le logiciel calcule ensuite le transport zonal (resp. méridional) F (resp. G), au point de position de la particule ainsi que sur la bordure verticale (resp. horizontale) vers laquelle elle est entraînée (les bordures de droite et du haut dans le cas représenté à la Figure 50) :

En (x,y) :

$$F_x = \mathbf{u}_x \times \mathbf{e}_y, \quad (13a)$$

$$G_y = \mathbf{u}_y \times \mathbf{e}_x. \quad (13b)$$

Et sur les bordures de droite et du haut :

$$F_1 = \mathbf{u}_1 \times \mathbf{e}_y, \quad (13c)$$

$$G_1 = \mathbf{v}_1 \times \mathbf{e}_x. \quad (13d)$$

À partir de ces transports, le logiciel détermine les temps de sortie hypothétiques de la particule le long de l'axe x (par les bords verticaux) et y (par les bords horizontaux) comme suit :

$$\Delta t_x = \frac{1}{\Delta F} \ln \left(\frac{F_1}{F_x} \right) d_x d_y , \quad (14a)$$

$$\Delta t_y = \frac{1}{\Delta G} \ln \left(\frac{G_1}{G_y} \right) d_x d_y , \quad (14b)$$

avec Δt_x (resp. Δt_y) le temps de sortie le long de l'axe x (resp. y) et ΔF (resp. ΔG) la différence du transport entre la position de la particule et la bordure à droite (resp. en haut) et d_x (resp. d_y) la distance qui sépare la particule et la bordure de droite (resp. du haut).

Il est important de préciser que les expressions des temps de sortie (14a et 14b) ne sont vérifiées qu'en cas de non divergence de la vitesse le long de l'axe considéré. Pour que cette condition soit respectée il faut que \mathbf{u} (resp. \mathbf{v}) ne s'annule pas sur l'intervalle $[x,1]$ (resp. $[y,1]$) et donc que u_x et u_1 (v_x et v_1) soient du même signe. **Pour qu'un temps de sortie puisse être calculé il est nécessaire que l'hypothèse de non-divergence soit vérifiée sur au moins l'un des axes.** C'est pour réduire le risque que les lignes de vitesse divergent que nous avons choisi de ne tirer qu'une fois la vitesse de nage dans une cellule (plutôt que de tirer une vitesse de nage sur chaque bordure de la cellule).

Une fois les deux temps de sortie théoriques calculés, le temps de trajet Δt de la particule dans la cellule s'exprime alors simplement :

$$\Delta t = \min(\Delta t_x, \Delta t_y, dt) , \quad (15)$$

avec dt le pas de temps du modèle (ou le reste du pas de temps si la particule a déjà transité par une ou plusieurs cellules). Si la particule ne change pas de cellule durant cette période (c'est-à-dire si $\Delta t_x > dt$ et $\Delta t_y > dt$) alors c'est dt qui est retenu comme temps de trajet.

La dernière étape consiste à calculer les déplacements Δx et Δy de la particule pendant la période Δt le long des deux axes grâce aux formules suivantes :

$$\Delta x = \left(\frac{F_x}{\Delta F} \right) \cdot \left(\exp^{\frac{\Delta u \Delta t}{e_x}} - 1 \right) d_x , \quad (16a)$$

$$\Delta y = \left(\frac{G_y}{\Delta G} \right) \cdot \left(\exp^{\frac{\Delta v \Delta t}{e_y}} - 1 \right) d_y . \quad (16b)$$

Si la particule a quitté la cellule, le temps de trajet est retranché du pas de temps du modèle et le processus est répété dans la cellule suivante avec de nouvelles valeurs de $V^{(C)}$. Etant donné que le pas de temps utilisé est journalier (ce qui est court) nous avons supposé que $V^{(N)}$ était constante sur l'intégralité de ce pas de temps. A l'inverse de $V^{(C)}$ qui change quand la tortue simulée change de cellule, $V^{(N)}$ est tirée au début du pas de temps mais n'est recalculée qu'au pas de temps suivant.

REFERENCES

- Abecassis, M., Senina, I., Lehodey, P., Gaspar, P., Parker, D., Balazs, G., and Polovina, J. (2013). A model of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) habitat and movement in the oceanic North Pacific. *PLoS One* *8*, e73274.
- Ackerman, R.A., Lutz, P., and Musick, J. (1997). The nest environment and the embryonic development of sea turtles. *Biol. Sea Turt.* *1*, 83–106.
- Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J.C., Pajuelo, M., Dutton, P.H., Seminoff, J.A., and Godley, B.J. (2010). Where small can have a large impact: structure and characterization of small-scale fisheries in Peru. *Fish. Res.* *106*, 8–17.
- Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J.C., Bernedo, F., Dutton, P.H., Seminoff, J.A., and Godley, B.J. (2011). Small-scale fisheries of Peru: a major sink for marine turtles in the Pacific. *J. Appl. Ecol.* *48*, 1432–1440.
- Almeida, A.P., Eckert, S.A., Bruno, S.C., Scalfoni, J.T., Giffoni, B., López-Mendilaharsu, M., and Thomé, J.C.A. (2011). Satellite-tracked movements of female *Dermochelys coriacea* from southeastern Brazil. *Endanger. Species Res.* *15*, 77–86.
- Anderson, O.R., Small, C.J., Croxall, J.P., Dunn, E.K., Sullivan, B.J., Yates, O., and Black, A. (2011). Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endanger. Species Res.* *14*, 91–106.
- Angilletta Jr, M.J., Steury, T.D., and Sears, M.W. (2004). Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle¹. *Integr. Comp. Biol.* *44*, 498–509.
- Arianoutsou, M. (1988). Assessing the impacts of human activities on nesting of loggerhead sea-turtles (*Caretta Caretta* L.) on Zakynthos island, western Greece. *Environ. Conserv.* *15*, 327–334.
- Ascani, F., Van Houtan, K.S., Di Lorenzo, E., Polovina, J.J., and Jones, T.T. (2016). Juvenile recruitment in loggerhead sea turtles linked to decadal changes in ocean circulation. *Glob. Change Biol.* *22*, 3529–3538.
- Avens, L., and Lohmann, K.J. (2003). Use of multiple orientation cues by juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *J. Exp. Biol.* *206*, 4317–4325.
- Avens, L., Taylor, J.C., Goshe, L.R., Jones, T.T., and Hastings, M. (2009). Use of skeletochronological analysis to estimate the age of leatherback sea turtles *Dermochelys coriacea* in the western North Atlantic. *Endanger. Species Res.* *8*, 165–177.
- Avens, L., Goshe, L.R., Pajuelo, M., Bjorndal, K.A., MacDonald, B.D., Lemons, G.E., Bolten, A.B., and Seminoff, J.A. (2013). Complementary skeletochronology and stable isotope analyses offer new insight into juvenile loggerhead sea turtle oceanic stage duration and growth dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *491*, 235–251.
- Avens, L., Goshe, L.R., Coggins, L., Snover, M.L., Pajuelo, M., Bjorndal, K.A., and Bolten, A.B. (2015). Age and size at maturation-and adult-stage duration for loggerhead sea turtles in the western North Atlantic. *Mar. Biol.* *162*, 1749–1767.
- Balazs, G.H., and Chaloupka, M. (2004). Thirty-year recovery trend in the once depleted Hawaiian green sea turtle stock. *Biol. Conserv.* *117*, 491–498.

- Baldwin, R., Hughes, G., and Prince, R. (2003). Loggerhead turtles in the Indian Ocean. *Loggerhead Sea Turt. Smithson. Books Wash. DC* 218–232.
- Benhardouze, W., Aksissou, M., and Tiwari, M. (2012). Incidental captures of sea turtles in the driftnet and longline fisheries in northwestern Morocco. *Fish. Res.* 127, 125–132.
- Benson, S.R., Dutton, P.H., Hitipeuw, C., Samber, B., Bakarbessy, J., and Parker, D. (2007). Post-nesting migrations of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) from Jamursba-Medi, Bird's Head Peninsula, Indonesia. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 150–154.
- Benson, S.R., Eguchi, T., Foley, D.G., Forney, K.A., Bailey, H., Hitipeuw, C., Samber, B.P., Tapilatu, R.F., Rei, V., and Ramohia, P. (2011). Large-scale movements and high-use areas of western Pacific leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Ecosphere* 2, 1–27.
- Bertignac, M., Lehodey, P., and Hampton, J. (1998). A spatial population dynamics simulation model of tropical tunas using a habitat index based on environmental parameters. *Fish. Oceanogr.* 7, 326–334.
- Bertrand, A., Josse, E., Bach, P., Gros, P., and Dagorn, L. (2002). Hydrological and trophic characteristics of tuna habitat: consequences on tuna distribution and longline catchability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1002–1013.
- Bigelow, K.A., Boggs, C.H., and He, X. (1999). Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fish. Oceanogr.* 8, 178–198.
- Birkenmeier, E. (1971). Juvenile leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* (Linnaeus), in captivity. *Brunei Mus J* 3, 160–172.
- Bjorndal, K.A. (1985). Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia* 736–751.
- Bjorndal, K.A., and Jackson, J. (2002). 10 Roles of Sea Turtles in Marine Ecosystems: Reconstructing the Past. *Biol. Sea Turt.* 2, 259.
- Bjorndal, K.A., Lutz, P., and Musick, J. (1997). Foraging ecology and nutrition of sea turtles. *Biol. Sea Turt.* 1, 199–231.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., and Chaloupka, M.Y. (2000). Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. *Ecol. Appl.* 10, 269–282.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Dellinger, T., Delgado, C., and Martins, H.R. (2003). Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: response to a stochastic environment. *Ecology* 84, 1237–1249.
- Blanke, B., and Raynaud, S. (1997). Kinematics of the Pacific equatorial undercurrent: An Eulerian and Lagrangian approach from GCM results. *J. Phys. Oceanogr.* 27, 1038–1053.
- Block, B.A., Jonsen, I., Jorgensen, S., Winship, A., Shaffer, S.A., Bograd, S., Hazen, E., Foley, D., Breed, G., and Harrison, A.-L. (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* 475, 86–90.
- Blumenthal, J., Abreu-Grobois, F., Austin, T., Broderick, A., Bruford, M.W., Coyne, M., Ebanks-Petrie, G., Formia, A., Meylan, P., and Meylan, A. (2009). Turtle groups or turtle soup: dispersal patterns of hawksbill turtles in the Caribbean. *Mol. Ecol.* 18, 4841–4853.

- Bolten, A.B. (2003). Variation in sea turtle life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages. *Biol. Sea Turt.* 2, 243–257.
- Bolten, A., Bjorndal, K., and Martins, H.R. (1995). Life history of the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta* (Reptilia: Cheloniidae), in the Atlantic.
- Bolten, A.B., Martins, H.R., Bjorndal, K.A., and Gordon, J. (1993). Size distribution of pelagic-stage loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the waters around the Azores and Madeira. *Arquipél. Ciênc. Biológicas E Mar. Life Mar. Sci.* 11, 49–54.
- Bolten, A.B., Bjorndal, K.A., Martins, H.R., Dellinger, T., Biscoito, M.J., Encalada, S.E., and Bowen, B.W. (1998). Transatlantic developmental migrations of loggerhead sea turtles demonstrated by mtDNA sequence analysis. *Ecol. Appl.* 8, 1–7.
- Bongaarts, J. (2009). Human population growth and the demographic transition. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 2985–2990.
- Bostrom, B.L., and Jones, D.R. (2007). Exercise warms adult leatherback turtles. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 147, 323–331.
- Bostrom, B.L., Jones, T.T., Hastings, M., and Jones, D.R. (2010). Behaviour and physiology: the thermal strategy of leatherback turtles. *PLoS One* 5, e13925.
- Bouchard, S.S., and Bjorndal, K.A. (2000). Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 81, 2305–2313.
- Boulon Jr, R., Dutton, P., and McDonald, D. (1996). Leatherback Turtles (*Dermochelys coriacea*) on St. Croix, U. S. Virgin Islands: Fifteen Years of Conservation. *Chelonian Conserv. Biol.* 2, 141–147.
- Bourjea, J. (2014). Structure et connectivité de la mégafaune marine à l'échelle d'une région océanique: enjeux pour la gestion durable des tortues vertes dans l'océan Indien occidental.
- Bourjea, J., Lapegue, S., Gagnevin, L., Broderick, D., Mortimer, J., Ciccione, S., Roos, D., Taquet, C., and Grizel, H. (2007). Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean. *Mol. Ecol.* 16, 175–186.
- Bourjea, J., Clermont, S., Delgado, A., Murua, H., Ruiz, J., Ciccione, S., and Chavance, P. (2014). Marine turtle interaction with purse-seine fishery in the Atlantic and Indian oceans: Lessons for management. *Biol. Conserv.* 178, 74–87.
- Bowen, B., Abreu-Grobois, F., Balazs, G., Kamezaki, N., Limpus, C., and Ferl, R. (1995). Trans-Pacific migrations of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92, 3731–3734.
- Bowen, B., Grant, W., Hillis-Starr, Z., Shaver, D., Bjorndal, K., Bolten, A., and Bass, A. (2007). Mixed-stock analysis reveals the migrations of juvenile hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean Sea. *Mol. Ecol.* 16, 49–60.
- Bowen, B.W., Nelson, W.S., and Avise, J.C. (1993). A molecular phylogeny for marine turtles: trait mapping, rate assessment, and conservation relevance. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 90, 5574–5577.

- Boyle, M., and Limpus, C. (2008). The stomach contents of post-hatchling green and loggerhead sea turtles in the southwest Pacific: an insight into habitat association. *Mar. Biol.* *155*, 233–241.
- Brill, R.W., and Lutcavage, M.E. (2001). Understanding environmental influences on movements and depth distributions of tunas and billfishes can significantly improve population assessments. (American Fisheries Society), pp. 179–198.
- Briscoe, D., Parker, D., Bograd, S., Hazen, E., Scales, K., Balazs, G., Kurita, M., Saito, T., Okamoto, H., and Rice, M. (2016). Multi-year tracking reveals extensive pelagic phase of juvenile loggerhead sea turtles in the North Pacific. *Mov. Ecol.* *4*, 23.
- Burger, J., Gochfeld, M., Rooney, A., Orlando, E., Woodward, A., and Guillette, J., LJ (2000). Metals and metalloids in tissues of American alligators in three Florida lakes. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* *38*, 501–508.
- Caldwell, D.K. (1962). Growth measurements of young captive Atlantic sea turtles in temperate waters (Los Angeles County Museum).
- Caldwell, D.K., Carr, A., and Hellier, T.R. (1955). Natural history notes on the Atlantic loggerhead turtle, *Caretta caretta caretta*. *Q. J. Fla. Acad. Sci.* *18*, 292–302.
- Caminas, J.A., and Valeiras, J. (2003). Critical areas for loggerhead and leatherback marine turtles in the western Mediterranean sea and the Gibraltar Strait region. pp. 80–85.
- Campbell, L.M. (2003). 12 Contemporary Culture, Use, and Conservation of Sea Turtles.
- Carr, A. (1962). Orientation problems in the high seas travel and terrestrial movements of marine turtles. *Am. Sci.* *50*, 286A–374.
- Carr, A. (1980). Some Problems of Sea Turtle Ecology. *Am. Zool.* *20*, 489–498.
- Carr, A. (1986). Rips, FADS, and little loggerheads. *Bioscience* *36*, 92–100.
- Carr, A.F. (1952). Handbook of Turtles: The Turtles of the United States, Canada and Baja California (Comstock Pub. Associates).
- Carr, M.-E. (2001). Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* *49*, 59–80.
- Carr, A., and Ogren, L. (1960). The ecology and migrations of sea turtles, 4. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* *121*, 1–48.
- Carr, A.F., and Caldwell, D.K. (1956). The ecology and migrations of sea turtles. 1, Results of field work in Florida, 1955. *American Museum novitates*; no. 1793.
- Carr, M.-E., and Kearns, E.J. (2003). Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* *50*, 3199–3221.
- Carreras, C., Pascual, M., Cardona, L., Aguilar, A., Margaritoulis, D., Rees, A., Turkozan, O., Levy, Y., Gasith, A., and Aureggi, M. (2007). The genetic structure of the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) in the Mediterranean as revealed by nuclear and mitochondrial DNA and its conservation implications. *Conserv. Genet.* *8*, 761–775.

- Casale, P. (2015). *Caretta caretta* (North West Indian Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T836444804A83646294.
- Casale, P., Nicolosi, P., Freggi, D., Turchetto, M., and Argano, R. (2003). Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in Italy and in the Mediterranean basin. *Herpetol. J.* 13, 135–140.
- Cezilly, F., and Benhammou, S. (1996). Les stratégies optimales d’approvisionnement.
- Chacón-Chaverri, D., and Eckert, K.L. (2007). Leatherback sea turtle nesting at Gandoca Beach in Caribbean Costa Rica: management recommendations from fifteen years of conservation. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 101–110.
- Chambault, P., Roquet, F., Benhamou, S., Baudena, A., Pauthenet, E., de Thoisy, B., Bonola, M., Dos Reis, V., Crasson, R., and Brucker, M. (2017). The Gulf Stream frontal system: a key oceanographic feature in the habitat selection of the leatherback turtle? *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.*
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9, 129–136.
- Chen, I., Lee, P., and Tzeng, W. (2005). Distribution of albacore (*Thunnus alalunga*) in the Indian Ocean and its relation to environmental factors. *Fish. Oceanogr.* 14, 71–80.
- Chevalier, J., Talvy, G., Lieutenant, S., Lochon, S., and Girondot, M. (1999). Study of a bimodal nesting season for leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in French Guiana. pp. 264–267.
- Chevalier, J., Girondot, M., Abreu-Grobois, F., and Briseño-Dueñas, R. (2000). Recent population trend for *Dermochelys coriacea* in French Guiana. pp. 56–57.
- Choromanski, J.M., George, R.H., and Bellmund, S.A. (1987). Nutritional benefit of a marine animal gelatin diet as measured by sea turtle blood chemistry values. pp. 501–511.
- Christiansen, F., Putman, N., Farman, R., Parker, D., Rice, M., Polovina, J., Balazs, G., and Hays, G. (2016). Spatial variation in directional swimming enables juvenile sea turtles to reach and remain in productive waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 557, 247–259.
- Code de l’environnement (2016). Limitation des sacs en matières plastiques à usage unique.
- Coelho, R., Santos, M.N., Fernandez-Carvalho, J., and Amorim, S. (2015). Effects of hook and bait in a tropical northeast Atlantic pelagic longline fishery: part I—incidental sea turtle bycatch. *Fish. Res.* 164, 302–311.
- Coste, B., Fiuza, A., and Minas, H. (1986). Conditions hydrologiques et chimiques associées à l’upwelling côtier du Portugal en fin d’été. *Oceanol. Acta* 9, 149–158.
- Crain, D.A., Bolten, A.B., and Bjorndal, K.A. (1995). Effects of beach nourishment on sea turtles: review and research initiatives. *Restor. Ecol.* 3, 95–104.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., and Caswell, H. (1987). A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68, 1412–1423.

- Cuthbert, R., Hilton, G., Ryan, P., and Tuck, G.N. (2005). At-sea distribution of breeding Tristan albatrosses *Diomedea dabbenena* and potential interactions with pelagic longline fishing in the South Atlantic Ocean. *Biol. Conserv.* *121*, 345–355.
- Dagorn, L., Petit, M., and Stretta, J.-M. (1997). Simulation of large-scale tropical tuna movements in relation with daily remote sensing data: the artificial life approach. *Biosystems* *44*, 167–180.
- Dalleau, M., Benhamou, S., Sudre, J., Ciccione, S., and Bourjea, J. (2014). The spatial ecology of juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the Indian Ocean sheds light on the “lost years” mystery. *Mar. Biol.* *161*, 1835–1849.
- Dalleau, M., Hoarau, L., Lalire, M., Gaspar, P., Céline, T., Jacquemet, S., Bossert, J., Ciccione, S., and Bourjea, J. (2016). Rapport Scientifique : COConnectivité des populations de tortues CAouannes (*Caretta caretta*) dans l’ouest de l’océan Indien : mise en place de mesures de gestion LOCAles et régionales.
- Davenport, J. (1998). Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: energetics of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*. *Bull.-Br. Herpetol. Soc.* 4–8.
- Davenport, J., Fraher, J., Fitzgerald, E., McLaughlin, P., Doyle, T., Harman, L., and Cuffe, T. (2009). Fat head: an analysis of head and neck insulation in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *J. Exp. Biol.* *212*, 2753–2759.
- Deraniyagala, P.E.P. (1939). The tetrapod reptiles of Ceylon (Dulau).
- Dingle, H., and Drake, V.A. (2007). What is migration? *Bioscience* *57*, 113–121.
- Do Sul, J.A.I., Santos, I.R., Friedrich, A.C., Matthiensen, A., and Fillmann, G. (2011). Plastic pollution at a sea turtle conservation area in NE Brazil: contrasting developed and undeveloped beaches. *Estuaries Coasts* *34*, 814–823.
- Dodd Jr, C.K. (1988). Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus 1758). (DTIC Document).
- Dodge, K.L., Galuardi, B., Miller, T.J., and Lutcavage, M.E. (2014). Leatherback turtle movements, dive behavior, and habitat characteristics in ecoregions of the Northwest Atlantic Ocean. *PloS One* *9*, e91726.
- Donoso, M., and Dutton, P.H. (2010). Sea turtle bycatch in the Chilean pelagic longline fishery in the southeastern pacific: opportunities for conservation. *Biol. Conserv.* *143*, 2672–2684.
- Doyle, T.K., Houghton, J.D., O’Súilleabháin, P.F., Hobson, V.J., Marnell, F., Davenport, J., and Hays, G.C. (2008). Leatherback turtles satellite-tagged in European waters. *Endanger. Species Res.* *4*, 23–31.
- Drake, D.L., and Spotila, J.R. (2002). Thermal tolerances and the timing of sea turtle hatchling emergence. *J. Therm. Biol.* *27*, 71–81.
- Duron, M. (1978). Contribution à l’étude de la biologie de *Dermochelys coriacea* (Linné) dans les Pertuis Charentais (Université de Bordeaux).

- Dutton, D.L., Dutton, P.H., Chaloupka, M., and Boulon, R.H. (2005). Increase of a Caribbean leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population linked to long-term nest protection. *Biol. Conserv.* *126*, 186–194.
- Dutton, P.H., Bowen, B.W., Owens, D.W., Barragan, A., and Davis, S.K. (1999). Global phylogeography of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *J. Zool.* *248*, 397–409.
- Dutton, P.H., Roden, S.E., Stewart, K.R., LaCasella, E., Tiwari, M., Formia, A., Thomé, J.C., Livingstone, S.R., Eckert, S., and Chacon-Chaverri, D. (2013). Population stock structure of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in the Atlantic revealed using mtDNA and microsatellite markers. *Conserv. Genet.* *14*, 625–636.
- Eckert, S.A. (2002). Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *230*, 289–293.
- Eckert, S.A. (2006). High-use oceanic areas for Atlantic leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) as identified using satellite telemetered location and dive information. *Mar. Biol.* *149*, 1257–1267.
- Eckert, K.L., and Eckert, S.A. (1988). Pre-reproductive movements of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in the Caribbean. *Copeia* 400–406.
- Eckert, K.L., and Hemphill, A.H. (2005). Sea turtles as flagships for protection of the wider Caribbean region. *Marit. Stud.* *3*, 4.
- Eckert, K.L., and Luginbuhl, C. (1988). Death of a giant. *Mar. Turt. Newsl.* *43*, 2–3.
- Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F.A., and Donnelly, M. (1999). Research and management techniques for the conservation of sea turtles. *CHELONIAN Conserv. Biol.* *3*, 538–538.
- Eckert, S.A., Nellis, D.W., Eckert, K.L., and Kooyman, G.L. (1986). Diving patterns of two leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) during internesting intervals at Sandy Point, St. Croix, US Virgin Islands. *Herpetologica* 381–388.
- Eckert, S.A., Bagley, D., Kubis, S., Ehrhart, L., Johnson, C., Stewart, K., and DeFreese, D. (2006). Internesting and postnesting movements and foraging habitats of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in Florida. *Chelonian Conserv. Biol.* *5*, 239–248.
- Eckert, S.A., Sammy, D., and Ronald, W. (2013). Trinidad's Leatherback Sea Turtles 2012 Field Report.
- Ehrhart, L. (1976). Studies of marine turtles at KSC and an annotated list of amphibians and reptiles of Merritt Island (Florida Technological University).
- Einoder, L.D. (2009). A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fish. Res.* *95*, 6–13.
- Encalada, S., Lahanas, P., Bjorndal, K., Bolten, A., Miyamoto, M., and Bowen, B. (1996). Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas*: a mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Mol. Ecol.* *5*, 473–483.

- Eriksen, M., Lebreton, L.C.M., Carson, H.S., Thiel, M., Moore, C.J., Borerro, J.C., Galgani, F., Ryan, P.G., and Reisser, J. (2014). Plastic Pollution in the World's Oceans: More than 5 Trillion Plastic Pieces Weighing over 250,000 Tons Afloat at Sea. *PLoS ONE* 9, e111913.
- Escribano, R., Daneri, G., Farías, L., Gallardo, V.A., González, H.E., Gutiérrez, D., Lange, C.B., Morales, C.E., Pizarro, O., and Ulloa, O. (2004). Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 51, 2389–2411.
- Evans, D., Ordonez, C., Troeng, S., Drews, C., and Rees, A. (2008). Satellite tracking of leatherback turtles from Caribbean Central America reveals unexpected foraging grounds. *NOAA Tech. Memo. NMFS SEFSC* 40.
- FAO (2017). *The State of World Fisheries and Aquaculture 2016*.
- Faugeras, B., and Maury, O. (2007). Modeling fish population movements: from an individual-based representation to an advection–diffusion equation. *J. Theor. Biol.* 247, 837–848.
- Ferraroli, S., Georges, J.-Y., Gaspar, P., and Le Maho, Y. (2004). Endangered species: where leatherback turtles meet fisheries. *Nature* 429, 521–522.
- Firdous, F. (1989). Male leatherback strands in Karachi. *Mar. Turt. Newsl.* 47, 14–15.
- Fish, M., Cote, I., Horrocks, J., Mulligan, B., Watkinson, A., and Jones, A. (2008). Construction setback regulations and sea-level rise: mitigating sea turtle nesting beach loss. *Ocean Coast. Manag.* 51, 330–341.
- Fossette, S., Kelle, L., Girondot, M., Goverse, E., Hilterman, M.L., Verhage, B., de Thoisy, B., and Georges, J.-Y. (2008). The world's largest leatherback rookeries: A review of conservation-oriented research in French Guiana/Suriname and Gabon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 356, 69–82.
- Fossette, S., Hobson, V.J., Girard, C., Calmettes, B., Gaspar, P., Georges, J.-Y., and Hays, G.C. (2010a). Spatio-temporal foraging patterns of a giant zooplanktivore, the leatherback turtle. *J. Mar. Syst.* 81, 225–234.
- Fossette, S., Girard, C., López-Mendilaharsu, M., Miller, P., Domingo, A., Evans, D., Kelle, L., Plot, V., Prosdocimi, L., and Verhage, S. (2010b). Atlantic leatherback migratory paths and temporary residence areas. *PLoS One* 5, e13908.
- Fossette, S., Witt, M., Miller, P., Nalovic, M., Albareda, D., Almeida, A., Broderick, A., Chacón-Chaverri, D., Coyne, M., and Domingo, A. (2014). Pan-Atlantic analysis of the overlap of a highly migratory species, the leatherback turtle, with pelagic longline fisheries. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20133065.
- Frair, W., Ackman, R.G., and Mrosovsky, N. (1972). Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science* 177, 791–793.
- Frazer, N.B., and Ehrhart, L.M. (1985). Preliminary growth models for green, *Chelonia mydas*, and loggerhead, *Caretta caretta*, turtles in the wild. *Copeia* 73–79.
- Fretey, J., Billes, A., and Tiwari, M. (2007). Leatherback, *Dermochelys coriacea*, nesting along the Atlantic coast of Africa. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 126–129.

- Frick, M.G., Williams, K.L., Bolten, A.B., Bjorndal, K.A., and Martins, H.R. (2009). Foraging ecology of oceanic-stage loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Endanger. Species Res.* *9*, 91–97.
- García, A., Ceballos, G., and Adaya, R. (2003). Intensive beach management as an improved sea turtle conservation strategy in Mexico. *Biol. Conserv.* *111*, 253–261.
- Gardner, B., Sullivan, P.J., Morreale, S.J., and Epperly, S.P. (2008). Spatial and temporal statistical analysis of bycatch data: patterns of sea turtle bycatch in the North Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* *65*, 2461–2470.
- Gaspar, P., Georges, J.-Y., Fossette, S., Lenoble, A., Ferraroli, S., and Le Maho, Y. (2006). Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *273*, 2697–2702.
- Gaspar, P., Benson, S.R., Dutton, P.H., Réveillère, A., Jacob, G., Meetoo, C., Dehecq, A., and Fossette, S. (2012). Oceanic dispersal of juvenile leatherback turtles: going beyond passive drift modeling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *457*, 265–284.
- Gaube, P., Barceló, C., McGillicuddy Jr, D.J., Domingo, A., Miller, P., Giffoni, B., Marcovaldi, N., and Swimmer, Y. (2017). The use of mesoscale eddies by juvenile loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the southwestern Atlantic. *PloS One* *12*, e0172839.
- George, R.H. (1996). 14 Health Problems and Diseases of Sea Turtles. *Biol. Sea Turt.* *1*, 363.
- Georges, J.-Y., and Fossette, S. (2006). Estimating body mass in the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*. *ArXiv Prepr. Q-Bio0611055*.
- Georges, J.-Y., Billes, A., Ferraroli, S., Fossette, S., Fretey, J., Grémillet, D., Maho, Y.L., Myers, A.E., Tanaka, H., and Hays, G.C. (2007). Meta-analysis of movements in Atlantic leatherback turtles during nesting season: conservation implications. *ArXiv Prepr. Q-Bio0701040*.
- Gilman, E. (2016). Biodegradable fishing gear: part of the solution to ghost fishing and marine pollution. *Anim. Conserv.* *19*, 320–321.
- Gilman, E., Suuronen, P., Hall, M., and Kennelly, S. (2013). Causes and methods to estimate cryptic sources of fishing mortality. *J. Fish Biol.* *83*, 766–803.
- Girondot, M., Godfrey, M.H., Ponge, L., and Rivalan, P. (2007). Modeling approaches to quantify leatherback nesting trends in French Guiana and Suriname. *Chelonian Conserv. Biol.* *6*, 37–46.
- Godley, B.J., Barbosa, C., Bruford, M., Broderick, A.C., Catry, P., Coyne, M.S., Formia, A., Hays, G.C., and Witt, M.J. (2010). Unravelling migratory connectivity in marine turtles using multiple methods. *J. Appl. Ecol.* *47*, 769–778.
- Goff, G.P., and Stenson, G.B. (1988). Brown adipose tissue in leatherback sea turtles: a thermogenic organ in an endothermic reptile? *Copeia* *1988*, 1071–1075.
- Greer, A.E. (1973). Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Nature* *244*, 181.

- Halpin, P.N., Read, A.J., Fujioka, E., Labrecque, E., and Crowder, L.B. (2009). OBIS-SEAMAP: the world data center for marine mammal, sea bird, and sea turtle distributions. *Oceanography* 22, 104.
- Hamann, M., Godfrey, M., Seminoff, J., Arthur, K., Barata, P., Bjorndal, K., Bolten, A., Broderick, A., Campbell, L., and Carreras, C. (2010). Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endanger. Species Res.* 11, 245–269.
- Hamann, M., Grech, A., Wolanski, E., and Lambrechts, J. (2011). Modelling the fate of marine turtle hatchlings. *Ecol. Model.* 222, 1515–1521.
- Hamann, M., Kamrowski, R., and Bodine, T. (2013). Assessment of the conservation status of the loggerhead turtle in the Indian Ocean and South-East Asia. *IOSEA Species Assess.* 2, 64.
- Hatase, H., Takai, N., Matsuzawa, Y., Sakamoto, W., Omuta, K., Goto, K., Arai, N., and Fujiwara, T. (2002). Size-related differences in feeding habitat use of adult female loggerhead turtles *Caretta caretta* around Japan determined by stable isotope analyses and satellite telemetry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233, 273–281.
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Godfrey, M.H., Lopez-Jurado, L.-F., Lopez-Suarez, P., Merino, S.E., Varo-Cruz, N., and Godley, B.J. (2006). Phenotypically linked dichotomy in sea turtle foraging requires multiple conservation approaches. *Curr. Biol.* 16, 990–995.
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Godfrey, M.H., and Godley, B.J. (2007). Only some like it hot—quantifying the environmental niche of the loggerhead sea turtle. *Divers. Distrib.* 13, 447–457.
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Godfrey, M.H., and Godley, B.J. (2009). Climate change and marine turtles. *Endanger. Species Res.* 7, 137–154.
- Hawkes, L.A., Witt, M.J., Broderick, A.C., Coker, J.W., Coyne, M.S., Dodd, M., Frick, M.G., Godfrey, M.H., Griffin, D.B., and Murphy, S.R. (2011). Home on the range: spatial ecology of loggerhead turtles in Atlantic waters of the USA. *Divers. Distrib.* 17, 624–640.
- Hays, G., and Marsh, R. (1997). Estimating the age of juvenile loggerhead sea turtles in the North Atlantic. *Can. J. Zool.* 75, 40–46.
- Hays, G.C., Hobson, V.J., Metcalfe, J.D., Righton, D., and Sims, D.W. (2006). Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology* 87, 2647–2656.
- Hays, G.C., Fossette, S., Katselidis, K.A., Mariani, P., and Schofield, G. (2010). Ontogenetic development of migration: Lagrangian drift trajectories suggest a new paradigm for sea turtles. *J. R. Soc. Interface* 7, 1319–1327.
- Heaslip, S.G., Iverson, S.J., Bowen, W.D., and James, M.C. (2012). Jellyfish support high energy intake of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*): video evidence from animal-borne cameras. *PloS One* 7, e33259.
- Heppell, S.S., Snover, M.L., and Crowder, L.B. (2002). 1 | Sea Turtle Population Ecology. *Biol. Sea Turt.* 2, 275.
- Hirayama, R. (1997). Distribution and diversity of Cretaceous chelonioids. *Anc. Mar. Reptil.* 225–241.

- Hoarau, L., Ainley, L., Jean, C., and Ciccione, S. (2014). Ingestion and defecation of marine debris by loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, from by-catches in the South-West Indian Ocean. *Mar. Pollut. Bull.* *84*, 90–96.
- Hochscheid, S., Bentivegna, F., and Hays, G.C. (2005). First records of dive durations for a hibernating sea turtle. *Biol. Lett.* *1*, 82–86.
- Hochscheid, S., Bentivegna, F., Bradhai, M.N., and Hays, G.C. (2007). Overwintering behaviour in sea turtles: dormancy is optional. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *340*, 287–298.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A.J., and Caldeira, K. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* *318*, 1737–1742.
- Holt, E.A., and Miller, S.W. (2011). Bioindicators: using organisms to measure environmental impacts. *Nat. Educ. Knowl.* *3*, 8.
- Howell, E.A., Kobayashi, D.R., Parker, D.M., Balazs, G.H., and Polovina, J.J. (2008). TurtleWatch: a tool to aid in the bycatch reduction of loggerhead turtles *Caretta caretta* in the Hawaii-based pelagic longline fishery. *Endanger. Species Res.* *5*, 267–278.
- Howell, E.A., Hoover, A., Benson, S.R., Bailey, H., Polovina, J.J., Seminoff, J.A., and Dutton, P.H. (2015). Enhancing the TurtleWatch product for leatherback sea turtles, a dynamic habitat model for ecosystem-based management. *Fish. Oceanogr.* *24*, 57–68.
- Hughes, G.R. (1974). The sea turtles of south-east Africa (Oceanogr. Research Inst.).
- Hughes, G.R. (2010). Loggerheads and leatherbacks in the Western Indian Ocean. *Indian Ocean Turt. Newsl.* *11*, 24–31.
- INE (2015). Estatísticas da Pesca 2014 (Instituto Nacional de Estatística).
- Iverson, R.L. (1990). Control of marine fish production. *Limnol. Oceanogr.* *35*, 1593–1604.
- Ivlev, V.S. (1966). The biological productivity of waters. *J. Fish. Board Can.* *23*, 1727–1759.
- Jackson, J.B. (2001). What was natural in the coastal oceans? *Proc. Natl. Acad. Sci.* *98*, 5411–5418.
- 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., and Estes, J.A. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* *293*, 629–637.
- James, I. (2002). Modelling pollution dispersion, the ecosystem and water quality in coastal waters: a review. *Environ. Model. Softw.* *17*, 363–385.
- James, M.C., and Mrosovsky, N. (2004). Body temperatures of leatherback turtles (*Dermodochelys coriacea*) in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Can. J. Zool.* *82*, 1302–1306.
- James, M.C., Andrea Ottensmeyer, C., and Myers, R.A. (2005). Identification of high-use habitat and threats to leatherback sea turtles in northern waters: new directions for conservation. *Ecol. Lett.* *8*, 195–201.

- James, M.C., Sherrill-Mix, S.A., Martin, K., and Myers, R.A. (2006). Canadian waters provide critical foraging habitat for leatherback sea turtles. *Biol. Conserv.* 133, 347–357.
- James, M.C., Sherrill-Mix, S.A., and Myers, R.A. (2007). Population characteristics and seasonal migrations of leatherback sea turtles at high latitudes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 337, 245–254.
- Jennings, S., and Kaiser, M.J. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv. Mar. Biol.* 34, 201–352.
- Jennings, S., Andersen, K.H., and Blanchard, J.L. (2012). Marine ecology and fisheries. *Metab. Ecol. Scaling Approach* 261.
- Jones, T.T. (2009). Energetics of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*.
- Jones, T.T., Salmon, M., Wyneken, J., and Johnson, C. (2000). Rearing leatherback hatchlings: protocols, growth and survival. *Mar. Turt. Newsl.* 90, 3–6.
- Jones, T.T., Hastings, M.D., Bostrom, B.L., Pauly, D., and Jones, D.R. (2011). Growth of captive leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, with inferences on growth in the wild: Implications for population decline and recovery. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 399, 84–92.
- Jones, T.T., Bostrom, B.L., Hastings, M.D., Van Houtan, K.S., Pauly, D., and Jones, D.R. (2012). Resource requirements of the Pacific leatherback turtle population. *PloS One* 7, e45447.
- Kaplan, I.C. (2005). A risk assessment for Pacific leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 1710–1719.
- Karaa, S., Jribi, I., Bouain, A., Girondot, M., and Bradai, M.N. (2013). On the occurrence of Leatherback Turtles *Dermochelys coriacea* (Vanelli, 1761), in Tunisian waters (Central Mediterranean Sea). *Herpetozoa* 26, 65–75.
- Karaa, S., Bradai, M.N., Mahmoud, S., and Jribi, I. (2016). Migration of the Mediterranean sea turtles into the Tunisian waters, importance of the tag recoveries as conservation management method. *Cah. Biol. Mar.* 57, 103–111.
- Kaufmann, R. (1975). Studies on the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta caretta* (Linne) in Colombia, South America. *Herpetologica* 323–326.
- Kinan, I., and Dalzell, P. (2005). Sea turtles as a flagship species. *Marit. Stud. MAST* 3, 195–212.
- King, F.W. (1982). Historical review of the decline of the green turtle and the hawksbill. *Smithson. Inst. Press Wash. DC* 183–188.
- Koch, V., Nichols, W.J., Peckham, H., and de la Toba, V. (2006). Estimates of sea turtle mortality from poaching and bycatch in Bahia Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Biol. Conserv.* 128, 327–334.
- Kraemer, J.E., and Bennett, S.H. (1981). Utilization of posthatching yolk in loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *Copeia* 406–411.

- Labat, J.-P., Gasparini, S., Mousseau, L., Prieur, L., Boutoute, M., and Mayzaud, P. (2009). Mesoscale distribution of zooplankton biomass in the northeast Atlantic Ocean determined with an optical plankton counter: relationships with environmental structures. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* *56*, 1742–1756.
- Lahanas, P., Bjorndal, K., Bolten, A., Encalada, S., Miyamoto, M., Valverde, R., and Bowen, B. (1998). Genetic composition of a green turtle (*Chelonia mydas*) feeding ground population: evidence for multiple origins. *Mar. Biol.* *130*, 345–352.
- Lamont, M.M., Putman, N.F., Fujisaki, I., and Hart, K.M. (2015). Spatial requirements of different life-stages of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) from a distinct population segment in the northern Gulf of Mexico. *Herpetol. Conserv. Biol.* *10*, 26–43.
- Lehodey, P., Senina, I., and Murtugudde, R. (2008). A spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM)—Modeling of tuna and tuna-like populations. *Prog. Oceanogr.* *78*, 304–318.
- León, Y.M., and Bjorndal, K.A. (2002). Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *245*, 249–258.
- Lescure, J., Delaugerre, M., and Laurent, L. (1989). La nidification de la tortue luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) en Méditerranée. *Bul Soc Herpétol Fr.* *50*, 9–18.
- Leslie, A., Penick, D., Spotila, J.R., and Paladino, F.V. (1996). Leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, nesting and nest success at Tortuguero, Costa Rica, in 1990–1991. *Tortuga baula, Dermochelys coriacea, anidamiento y éxito en el nido en Tortuguero, Costa Rica, en 1990–1991. Chelonian Conserv Biol* *2*, 159–168.
- Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., and Blanke, B. (2008). A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environ. Model. Softw.* *23*, 1210–1214.
- Lewison, R.L., and Crowder, L.B. (2003). Estimating fishery bycatch and effects on a vulnerable seabird population. *Ecol. Appl.* *13*, 743–753.
- Lewison, R.L., and Crowder, L.B. (2007). Putting longline bycatch of sea turtles into perspective. *Conserv. Biol.* *21*, 79–86.
- Lewison, R.L., Freeman, S.A., and Crowder, L.B. (2004). Quantifying the effects of fisheries on threatened species: the impact of pelagic longlines on loggerhead and leatherback sea turtles. *Ecol. Lett.* *7*, 221–231.
- Lewison, R.L., Crowder, L.B., Wallace, B.P., Moore, J.E., Cox, T., Zydelski, R., McDonald, S., DiMatteo, A., Dunn, D.C., and Kot, C.Y. (2014). Global patterns of marine mammal, seabird, and sea turtle bycatch reveal taxa-specific and cumulative megafauna hotspots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *111*, 5271–5276.
- Licandro, P., Conway, D., Yahia, M.D., De Puelles, M.F., Gasparini, S., Hecq, J.-H., Tranter, P., and Kirby, R. (2010). A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Biol. Lett.* [rsbl20100150](https://doi.org/10.1098/rsbl20100150).

- Livingstone, S.R. (2006). Sea turtle ecology and conservation on the North Coast of Trinidad, West Indies.
- Lohmann, K.J., Cain, S.D., Dodge, S.A., and Lohmann, C.M. (2001). Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science* 294, 364–366.
- Lombard, P., and Kyle, S. (2014). Marine turtle monitoring and conservation in southern Mozambique.
- López, A., Covelo, P., Valeiras, X., and Matínez-Cedeira, J. (2014). Tartarugas mariñas nas costas de Galicia, s. XVIII—2013. *Eubalena* 13: 1–36.
- López-Mendilaharsu, M., Rocha, C.F., Miller, P., Domingo, A., and Prosdocimi, L. (2009). Insights on leatherback turtle movements and high use areas in the Southwest Atlantic Ocean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 378, 31–39.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., and Jackson, J.B. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312, 1806–1809.
- Lum, L.L. (2006). Assessment of incidental sea turtle catch in the artisanal gillnet fishery in Trinidad and Tobago, West Indies. *Appl. Herpetol.* 3, 357–368.
- Lutcavage, M., Lutz, P., Bossart, G., and Hudson, D. (1995). Physiologic and clinicopathologic effects of crude oil on loggerhead sea turtles. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 28, 417–422.
- Lutcavage, M.E., Plotkin, P., Witherington, B., and Lutz, P.L. (1997). Human impacts on sea turtle survival. *Biol. Sea Turt.* 1, 387–409.
- Lutz, P.L., Lutz, P., and Musick, J. (1997). Salt, water and pH balance in sea turtles. *Biol. Sea Turt.* 1, 343–362.
- Lynam, C.P., Gibbons, M.J., Axelsen, B.E., Sparks, C.A., Coetzee, J., Heywood, B.G., and Brierley, A.S. (2006). Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Curr. Biol.* 16, R492.
- MacArthur, R.H., and Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603–609.
- Machu, E., and Garçon, V. (2001). Phytoplankton seasonal distribution from SeaWiFS data in the Agulhas Current system. *J. Mar. Res.* 59, 795–812.
- Mann, K.H. (1973). Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 182, 975–981.
- Mansfield, K.L., and Putman, N.F. (2013). Oceanic habits and habitat: *Caretta caretta*. In *The Biology of Sea Turtles*, pp. 189–205.
- Mansfield, K.L., Saba, V.S., Keinath, J.A., and Musick, J.A. (2009). Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic. *Mar. Biol.* 156, 2555–2570.

- Mansfield, K.L., Wyneken, J., Rittschof, D., Walsh, M., Lim, C.W., and Richards, P.M. (2012). Satellite tag attachment methods for tracking neonate sea turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 457, 181–192.
- Mansfield, K.L., Wyneken, J., Porter, W.P., and Luo, J. (2014). First satellite tracks of neonate sea turtles redefine the ‘lost years’ oceanic niche. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20133039.
- Marañón, E., Holligan, P.M., Varela, M., Mouriño, B., and Bale, A.J. (2000). Basin-scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 47, 825–857.
- Marchand, C. (2003). Origine et devenir de la matière organique des sédiments de mangroves de Guyane française. Précurseurs, Environnements de dépôt, Processus de décomposition et Relation avec les métaux lourds.
- Maury, O. (2010). An overview of APECOSM, a spatialized mass balanced “Apex Predators ECOSystem Model” to study physiologically structured tuna population dynamics in their ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 84, 113–117.
- Maximenko, N., Hafner, J., and Niiler, P. (2012). Pathways of marine debris derived from trajectories of Lagrangian drifters. *Mar. Pollut. Bull.* 65, 51–62.
- Mazaris, A.D., Fiksen, Ø., and Matsinos, Y.G. (2005). Using an individual-based model for assessment of sea turtle population viability. *Popul. Ecol.* 47, 179–191.
- McClellan, C.M., and Read, A.J. (2007). Complexity and variation in loggerhead sea turtle life history. *Biol. Lett.* 3, 592–594.
- McClenachan, L., Jackson, J.B., and Newman, M.J. (2006). Conservation implications of historic sea turtle nesting beach loss. *Front. Ecol. Environ.* 4, 290–296.
- Mejuto, J., García-Cortés, B., Ramos-Cartelle, A., and De la Serna, J. (2009). Scientific estimations of by-catch landed by the Spanish surface longline fleet targeting swordfish (*Xiphias gladius*) in the Atlantic Ocean with special reference to the years 2005 and 2006. *Collect Vol Sci Pap ICCAT* 64, 2455–2468.
- Mendonça, M.T. (1981). Comparative growth rates of wild immature *Chelonia mydas* and *Caretta caretta* in Florida. *J. Herpetol.* 15, 447–451.
- Milne, B.T., Turner, M.G., Wiens, J.A., and Johnson, A.R. (1992). Interactions between the fractal geometry of landscapes and allometric herbivory. *Theor. Popul. Biol.* 41, 337–353.
- Milton, S., and Lutz, P. (2003). Physiological and genetic responses to environmental stress. *Biol. Sea Turt.* CRC Press Boca Raton Fla.
- Montevecchi, W.A. (1993). Birds as indicators of change in marine prey stocks. In *Birds as Monitors of Environmental Change*, (Springer), pp. 217–266.
- Monzón-Argüello, C., Rico, C., Carreras, C., Calabuig, P., Marco, A., and López-Jurado, L.F. (2009). Variation in spatial distribution of juvenile loggerhead turtles in the eastern Atlantic and western Mediterranean Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 373, 79–86.

- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G., and Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol* 9, e1001127.
- Moran, K.L., and Bjorndal, K.A. (2005). Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305, 235–247.
- Mornière, P., and Dell’Amico, F. (2011). Synthèse des observations de tortues marines sur la façade Manche-Atlantique de 1988 à 2008. *Bull. Société Herpétologique Fr.* 131–141.
- Morreale, S.J. (1996). Migration corridor for sea turtles. *Nature* 384, 319–320.
- Mrosovsky, N. (1980). Thermal biology of sea turtles. *Am. Zool.* 20, 531–547.
- Mrosovsky, N., Ryan, G.D., and James, M.C. (2009). Leatherback turtles: the menace of plastic. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 287–289.
- Musick, J.A., and Limpus, C.J. (1997). Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. *Biol. Sea Turt.* 1, 137–163.
- Myers, R.A., and Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280–283.
- Narazaki, T., Sato, K., and Miyazaki, N. (2015). Summer migration to temperate foraging habitats and active winter diving of juvenile loggerhead turtles *Caretta caretta* in the western North Pacific. *Mar. Biol.* 162, 1251–1263.
- Naro-Maciel, E., Le, M., FitzSimmons, N.N., and Amato, G. (2008). Evolutionary relationships of marine turtles: a molecular phylogeny based on nuclear and mitochondrial genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49, 659–662.
- Naro-Maciel, E., Gaughran, S.J., Putman, N.F., Amato, G., Arengo, F., Dutton, P.H., McFadden, K.W., Vintinner, E.C., and Sterling, E.J. (2014). Predicting connectivity of green turtles at Palmyra Atoll, central Pacific: a focus on mtDNA and dispersal modelling. *J. R. Soc. Interface* 11, 20130888.
- Naro-Maciel, E., Hart, K.M., Cruciana, R., and Putman, N.F. (2016). DNA and dispersal models highlight constrained connectivity in a migratory marine megavertebrate. *Ecography*.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., and Smouse, P.E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 19052–19059.
- National Research Council (1990). *Decline of the sea turtles: causes and prevention* (National Academies Press).
- Nel, R., and Casale, P. (2015). *Caretta caretta* (South West Indian Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T84199475A84199755.
- Nel, R., Punt, A.E., and Hughes, G.R. (2013). Are coastal protected areas always effective in achieving population recovery for nesting sea turtles? *PloS One* 8, e63525.

- Nelms, S.E., Duncan, E.M., Broderick, A.C., Galloway, T.S., Godfrey, M.H., Hamann, M., Lindeque, P.K., and Godley, B.J. (2016). Plastic and marine turtles: a review and call for research. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* *73*, 165–181.
- Nicolau, L., Ferreira, M., Santos, J., Araújo, H., Sequeira, M., Vingada, J., Eira, C., and Marçalo, A. (2016). Sea turtle strandings along the Portuguese mainland coast: spatio-temporal occurrence and main threats. *Mar. Biol.* *163*, 1–13.
- Nixon, S., Oviatt, C., Frithsen, J., and Sullivan, B. (1986). Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *J. Limnol. Soc. South. Afr.* *12*, 43–71.
- Occhipinti-Ambrogi, A. (2007). Global change and marine communities: alien species and climate change. *Mar. Pollut. Bull.* *55*, 342–352.
- O’Hara, J. (1980). Thermal influences on the swimming speed of loggerhead turtle hatchlings. *Copeia* 773–780.
- Okunishi, T., Yamanaka, Y., and Ito, S. (2009). A simulation model for Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) migrations in the western North Pacific. *Ecol. Model.* *220*, 462–479.
- Okuyama, J., Kitagawa, T., Zenimoto, K., Kimura, S., Arai, N., Sasai, Y., and Sasaki, H. (2011). Trans-Pacific dispersal of loggerhead turtle hatchlings inferred from numerical simulation modeling. *Mar. Biol.* *158*, 2055–2063.
- Ordoñez, C., Troëng, S., Meylan, A., Meylan, P., and Ruiz, A. (2007). Chiriqui Beach, Panama, the most important leatherback nesting beach in Central America. *Chelonian Conserv. Biol.* *6*, 122–126.
- Paladino, F.V., O’Connor, M.P., and Spotila, J.R. (1990). Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature* *344*, 858–860.
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M.J., and Paredes, G. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* *301*, 955–958.
- Parham, J.F., and Zug, G.R. (1997). Age and growth of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) of coastal Georgia: an assessment of skeletochronological age-estimates. *Bull. Mar. Sci.* *61*, 287–304.
- Parker, D.M., Cooke, W.J., and Balazs, G.H. (2005). Diet of oceanic loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the central North Pacific. *Fish. Bull.* *103*, 142–152.
- Patino-Martinez, J., Marco, A., Quiñones, L., and Godley, B. (2008). Globally significant nesting of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) on the Caribbean coast of Colombia and Panama. *Biol. Conserv.* *141*, 1982–1988.
- Pauly, D. (1986). A simple method for estimating the food consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments. *Fish. Bull.* *84*, 827–840.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., and Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science* *279*, 860–863.

- Pauly, D., Christensen, V., and Walters, C. (2000). Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 57, 697–706.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R., and Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689–695.
- Pauly, D., Graham, W., Libralato, S., Morissette, L., and Palomares, M.D. (2009). Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia* 616, 67–85.
- Peckham, S.H., Diaz, D.M., Walli, A., Ruiz, G., Crowder, L.B., and Nichols, W.J. (2007). Small-scale fisheries bycatch jeopardizes endangered Pacific loggerhead turtles. *PloS One* 2, e1041.
- Péron, C., Weimerskirch, H., and Bost, C.-A. (2012). Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* rspb20112705.
- Plotkin, P.T. (2010). Nomadic behaviour of the highly migratory olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* in the eastern tropical Pacific Ocean. *Endanger. Species Res.* 13, 33–40.
- Plotkin, P., Wicksten, M., and Amos, A. (1993). Feeding ecology of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* in the Northwestern Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* 115, 1–5.
- Polovina, J., Uchida, I., Balazs, G., Howell, E.A., Parker, D., and Dutton, P. (2006). The Kuroshio Extension Bifurcation Region: a pelagic hotspot for juvenile loggerhead sea turtles. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 53, 326–339.
- Polovina, J.J., Kobayashi, D.R., Parker, D.M., Seki, M.P., and Balazs, G.H. (2000). Turtles on the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts, spanning longline fishing grounds in the central North Pacific, 1997–1998. *Fish. Oceanogr.* 9, 71–82.
- Polovina, J.J., Balazs, G.H., Howell, E.A., Parker, D.M., Seki, M.P., and Dutton, P.H. (2004). Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 13, 36–51.
- Pritchard, P.C.H. (1980). The conservation of sea turtles: practices and problems. *Am. Zool.* 20, 609–617.
- Putman, N.F., and Mansfield, K.L. (2015). Direct evidence of swimming demonstrates active dispersal in the sea turtle “Lost Years.” *Curr. Biol.* 25, 1221–1227.
- Putman, N.F., Verley, P., Shay, T.J., and Lohmann, K.J. (2012). Simulating transoceanic migrations of young loggerhead sea turtles: merging magnetic navigation behavior with an ocean circulation model. *J. Exp. Biol.* 215, 1863–1870.
- Putman, N.F., Abreu-Grobois, F.A., Broderick, A.C., Ciofi, C., Formia, A., Godley, B.J., Stroud, S., Pelembe, T., Verley, P., and Williams, N. (2014). Numerical dispersal simulations and genetics help explain the origin of hawksbill sea turtles in Ascension Island. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 450, 98–108.
- Rabon Jr, D.R., Johnson, S.A., Boettcher, R., Dodd, M., Lyons, M., Murphy, S., Ramsey, S., Roff, S., and Stewart, K. (2003). Confirmed leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) nests from North Carolina, with a summary of leatherback nesting activities north of Florida. *Mar. Turt. Newsl.* 101, 4–8.

- Rahmstorf, S. (2007). A semi-empirical approach to projecting future sea-level rise. *Science* 315, 368–370.
- Rakotonirina, B., and Cooke, A. (1994). Sea turtles of Madagascar—their status, exploitation and conservation. *Oryx* 28, 51–61.
- Rapport, D.J., Costanza, R., and McMichael, A. (1998). Assessing ecosystem health. *Trends Ecol. Evol.* 13, 397–402.
- Read, A.J. (2008). The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries. *J. Mammal.* 89, 541–548.
- Read, A.J., Drinker, P., and Northridge, S. (2006). Bycatch of marine mammals in US and global fisheries. *Conserv. Biol.* 20, 163–169.
- Rees, A.I., Al Saady, S., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Papathanasopoulou, N., and Godley, B.J. (2010). Behavioural polymorphism in one of the world’s largest populations of loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 418, 201–212.
- Reina, R.D., Mayor, P.A., Spotila, J.R., Piedra, R., Paladino, F.V., and Montgomery, W. (2002). Nesting ecology of the leatherback turtle, *Dermodochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: 1988–1989 to 1999–2000. *Copeia* 2002, 653–664.
- Rhodin, A.G. (1985). Comparative chondro-osseous development and growth of marine turtles. *Copeia* 752–771.
- Riskas, K.A., and Tiwari, M. (2013). An overview of fisheries and sea turtle bycatch along the Atlantic coast of Africa. *Munibe Monogr. Nat. Ser.* 1, 71–82.
- Rojo–Nieto, E., Álvarez–Díaz, P., Morote, E., Burgos–Martín, M., Montoto–Martínez, T., Sáez–Jiménez, J., and Toledano, F. (2011). Strandings of cetaceans and sea turtles in the Alboran Sea and Strait of Gibraltar: a long–term glimpse at the north coast (Spain) and the south coast (Morocco). *Anim. Biodivers. Conserv.* 34, 151–163.
- Ross, J.P., and Barwani, M. (1982). Historical decline of loggerhead, ridley, and leatherback sea turtles. *Biol. Conserv. Sea Turt. Smithson. Inst Press Wash. DC* 1995.
- RTMG (2014). Bilan des activités de suivi des pontes des tortues marines sur le littoral guyanais. Synthèse des données de comptage de 2002 à 2013.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., and Hines, A.H. (1997). Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool.* 37, 621–632.
- Ryther, J.H. (1969). Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *Sci. Wash.* 166, 72–76.
- Saba, V.S., Santidrián-Tomillo, P., Reina, R.D., Spotila, J.R., Musick, J.A., Evans, D.A., and Paladino, F.V. (2007). The effect of the El Niño Southern Oscillation on the reproductive frequency of eastern Pacific leatherback turtles. *J. Appl. Ecol.* 44, 395–404.

- Saba, V.S., Shillinger, G.L., Swithenbank, A.M., Block, B.A., Spotila, J.R., Musick, J.A., and Paladino, F.V. (2008a). An oceanographic context for the foraging ecology of eastern Pacific leatherback turtles: consequences of ENSO. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 55, 646–660.
- Saba, V.S., Spotila, J.R., Chavez, F.P., and Musick, J.A. (2008b). Bottom-up and climatic forcing on the worldwide population of leatherback turtles. *Ecology* 89, 1414–1427.
- Saba, V.S., Stock, C.A., Spotila, J.R., Paladino, F.V., and Tomillo, P.S. (2012). Projected response of an endangered marine turtle population to climate change. *Nat. Clim. Change* 2, 814–820.
- Sabarrós, P.S., Ménard, F., Lévénez, J.-J., Tew-Kai, E., and TERNON, J.-F. (2009). Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 395, 101–107.
- Sala, E., and Knowlton, N. (2006). Global marine biodiversity trends. *Annu Rev. Env. Resour.* 31, 93–122.
- Salmon, M., and Wyneken, J. (1987). Orientation and swimming behavior of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta* L. during their offshore migration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109, 137–153.
- Salmon, M., Todd Jones, T., and Horch, K.W. (2004). Ontogeny of diving and feeding behavior in juvenile sea turtles: leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea* L) and green sea turtles (*Chelonia mydas* L) in the Florida current. *J. Herpetol.* 38, 36–43.
- Salmon, M., Hamann, M., Wyneken, J., and Schauble, C. (2009). Early swimming activity by hatchling Flatback sea turtles (*Natator depressus*): a test of the “Predation Risk” hypothesis. *Endanger. Species Res.* 9, 41–47.
- Santidrián Tomillo, P., Vélez, E., Reina, R.D., Piedra, R., Paladino, F.V., and Spotila, J.R. (2007). Reassessment of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) nesting population at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: effects of conservation efforts. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 54–62.
- Santidrián-Tomillo, P., Saba, V.S., Piedra, R., Paladino, F.V., and Spotila, J.R. (2008). Effects of illegal harvest of eggs on the population decline of leatherback turtles in Las Baulas Marine National Park, Costa Rica. *Conserv. Biol.* 22, 1216–1224.
- Santidrián-Tomillo, P., Oro, D., Paladino, F.V., Piedra, R., Sieg, A.E., and Spotila, J.R. (2014). High beach temperatures increased female-biased primary sex ratios but reduced output of female hatchlings in the leatherback turtle. *Biol. Conserv.* 176, 71–79.
- Sato, K. (2014). Body temperature stability achieved by the large body mass of sea turtles. *J. Exp. Biol.* 217, 3607–3614.
- Sato, K., Sakamoto, W., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., and Naito, Y. (1994). Correlation between stomach temperatures and ambient water temperatures in free-ranging loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Mar. Biol.* 118, 343–351.
- Save Our Sea Turtle (2014). Summary of Sea Turtle Nesting Activity 2013.
- Schaefer, M.B. (1965). The potential harvest of the sea. *Trans. Am. Fish. Soc.* 94, 123–128.

- Scheffer, M., Carpenter, S., and de Young, B. (2005). Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends Ecol. Evol.* *20*, 579–581.
- Schlacher, T.A., Dugan, J., Schoeman, D.S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., and Defeo, O. (2007). Sandy beaches at the brink. *Divers. Distrib.* *13*, 556–560.
- Schmidt-Nielsen, K., and Fange, R. (1958). Salt glands in marine reptiles. *Nature* *182*, 783–785.
- Schulz, J.P. (1975). *Sea turtles nesting in Surinam* (Brill).
- Schwartz, F.J. (1978). Behavioral and tolerance responses to cold water temperatures by three species of sea turtles (Reptilia, Cheloniidae) in North Carolina. *Fla. Mar. Res. Publ.* *33*, 16–18.
- Schwartz, F.J. (1997). Growth, maturity, and reproduction of a long-term captive male loggerhead sea turtle, *Caretta caretta* (Chelonia, Reptilia) in North Carolina. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* *1*, 3.
- Scott, R., Marsh, R., and Hays, G.C. (2012). A little movement orientated to the geomagnetic field makes a big difference in strong flows. *Mar. Biol.* *159*, 481–488.
- Scott, R., Marsh, R., and Hays, G.C. (2014). Ontogeny of long distance migration. *Ecology* *95*, 2840–2850.
- Scott, R., Biastoch, A., Agamboue, P.D., Bayer, T., Boussamba, F.L., Formia, A., Godley, B.J., Mabert, B.D., Manfoumbi, J.C., and Schwarzkopf, F.U. (2017). Spatio-temporal variation in ocean current-driven hatchling dispersion: Implications for the world’s largest leatherback sea turtle nesting region. *Divers. Distrib.*
- Shamblin, B.M., Bolten, A.B., Abreu-Grobois, F.A., Bjorndal, K.A., Cardona, L., Carreras, C., Clusa, M., Monzón-Argüello, C., Nairn, C.J., and Nielsen, J.T. (2014). Geographic patterns of genetic variation in a broadly distributed marine vertebrate: new insights into loggerhead turtle stock structure from expanded mitochondrial DNA sequences. *PLoS One* *9*, e85956.
- Sherley, R.B., Ludynia, K., Dyer, B.M., Lamont, T., Makhado, A.B., Roux, J.-P., Scales, K.L., Underhill, L.G., and Votier, S.C. (2017). Metapopulation tracking juvenile penguins reveals an ecosystem-wide ecological trap. *Curr. Biol.* *27*, 563–568.
- Shillinger, G.L., Palacios, D.M., Bailey, H., Bograd, S.J., Swithenbank, A.M., Gaspar, P., Wallace, B.P., Spotila, J.R., Paladino, F.V., and Piedra, R. (2008). Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *PLoS Biol* *6*, e171.
- Short, F.T., and Neckles, H.A. (1999). The effects of global climate change on seagrasses. *Aquat. Bot.* *63*, 169–196.
- Siegel, D., Kinlan, B., Gaylord, B., and Gaines, S. (2003). Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *260*, 83–96.
- Smith, V.H. (2003). Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem. *Environ. Sci. Pollut. Res.* *10*, 126–139.
- Snover, M.L., and Rhodin, A. (2007). *Comparative ontogenetic and phylogenetic aspects of chelonian chondro-ossious growth and skeletochronology*. Biol. Turt. CRC Press Boca Raton.

- Sommer, U., Stibor, H., Katechakis, A., Sommer, F., and Hansen, T. (2002). Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. In *Sustainable Increase of Marine Harvesting: Fundamental Mechanisms and New Concepts*, (Springer), pp. 11–20.
- Sönmez, B., Sammy, D., Yalçın-Özdilek, Ş., Gönenler, Ö.A., Açıkbay, U., Ergün, Y., and Kaska, Y. (2008). A stranded Leatherback sea turtle in the Northeastern Mediterranean, Hatay, Turkey. *Mar. Turt. Newsl.* 119, 12–13.
- Spotila, J.R., and Standora, E.A. (1985). Environmental constraints on the thermal energetics of sea turtles. *Copeia* 694–702.
- Spotila, J.R., and Tomillo, P.S. (2015). *The Leatherback Turtle: Biology and Conservation* (JHU Press).
- Spotila, J., O’connor, M., and Paladino, F. (1997). Thermal biology. In *The Biology of Sea Turtles*, pp. 197–314.
- Spotila, J.R., Dunham, A.E., Leslie, A., Steyermark, A., Plotkin, P., and Paladino, F.V. (1996). Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: are leatherback turtles going extinct?. Reducción mundial de la población de *Dermochelys coriacea*: están las tortugas baula en vía de extinción?. *Chelonian Conserv. Biol.* 2, 209–222.
- Stewart, K., Johnson, C., and Godfrey, M.H. (2007). The minimum size of leatherbacks at reproductive maturity, with a review of sizes for nesting females from the Indian, Atlantic and Pacific Ocean basins. *Herpetol. J.* 17, 123–128.
- Stewart, K., Sims, M., Meylan, A., Witherington, B., Brost, B., and Crowder, L.B. (2011). Leatherback nests increasing significantly in Florida, USA; trends assessed over 30 years using multilevel modeling. *Ecol. Appl.* 21, 263–273.
- Stewart, K.R., Lewison, R.L., Dunn, D.C., Bjorkland, R.H., Kelez, S., Halpin, P.N., and Crowder, L.B. (2010). Characterizing fishing effort and spatial extent of coastal fisheries. *PloS One* 5, e14451.
- Suarez, A., and Starbird, C. (1996). Subsistence hunting of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, in the Kai Islands, Indonesia. *Chelonian Conserv. Biol.* 2, 190–195.
- Swingle, W.M., Warmolts, D.I., Keinath, J., and Musick, J. (1993). Exceptional growth rates of captive loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *Zoo Biol.* 12, 491–497.
- Talley, L., and McCartney, M. (1982). Distribution and circulation of Labrador Sea water. *J. Phys. Oceanogr.* 12, 1189–1205.
- Tapilatu, R.F., Dutton, P.H., Tiwari, M., Wibbels, T., Ferdinandus, H.V., Iwanggin, W.G., and Nugroho, B.H. (2013). Long-term decline of the western Pacific leatherback, *Dermochelys coriacea*: a globally important sea turtle population. *Ecosphere* 4, 1–15.
- Tapilatu, R.F., Wona, H., and Batubara, P.P. (2017). Status of sea turtle populations and its conservation at Bird’s Head Seascape, Western Papua, Indonesia. *Biodiversitas* 18, 129–136.
- Thomé, J.C., Baptistotte, C., Moreira, L.M.P., Scalfoni, J.T., Almeida, A.P., Rieth, D.B., and Barata, P.C. (2007). Nesting biology and conservation of the Leatherback Sea Turtle

- (*Dermochelys coriacea*) in the State of Espírito Santo, Brazil, 1988-1989 to 2003-2004. *Chelonian Conserv. Biol.* **6**, 15–27.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., and Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**, 281–284.
- Tiwari, M., Wallace, B., and Girondot, M. (2013a). *Dermochelys coriacea* (West Pacific Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T46967817A46967821.
- Tiwari, M., Wallace, B.P., and Girondot, M. (2013b). *Dermochelys coriacea* (Southwest Atlantic Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T46967838A46967842.
- Tiwari, M., Wallace, B.P., and Girondot, M. (2013c). *Dermochelys coriacea* (Southeast Atlantic Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T46967848A46967852.
- Tiwari, M., Wallace, B.P., and Girondot, M. (2013d). *Dermochelys coriacea* (Northwest Atlantic Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T46967827A46967830.
- Touzri, C., Daly Yahia, M., and Goy, J. (2004). Le plancton gélatineux de la baie de Sousse (Méditerranée Méridionale): Systématique et écologie. *Bull. Société Zool. Fr.* **129**, 379–392.
- Troëng, S., and Rankin, E. (2005). Long-term conservation efforts contribute to positive green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at Tortuguero, Costa Rica. *Biol. Conserv.* **121**, 111–116.
- Troëng, S., Chacón, D., and Dick, B. (2004). Possible decline in leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting along the coast of Caribbean Central America. *Oryx* **38**, 395–403.
- Tu, C.-Y., Tseng, Y.-H., Chiu, T.-S., Shen, M.-L., and Hsieh, C.-H. (2012). Using coupled fish behavior–hydrodynamic model to investigate spawning migration of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, from the East China Sea to Taiwan. *Fish. Oceanogr.* **21**, 255–268.
- Tuck, G.N., Polacheck, T., and Bulman, C.M. (2003). Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. *Biol. Conserv.* **114**, 1–27.
- Uchida, I. (1967). Growth of the loggerhead turtle.
- Valiela, I., Bowen, J.L., and York, J.K. (2001). Mangrove Forests: One of the World's Threatened Major Tropical Environments: At least 35% of the area of mangrove forests has been lost in the past two decades, losses that exceed those for tropical rain forests and coral reefs, two other well-known threatened environments. *Bioscience* **51**, 807–815.
- Vermeer, M., and Rahmstorf, S. (2009). Global sea level linked to global temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 21527–21532.
- Wallace, B.P., and Jones, T.T. (2008). What makes marine turtles go: a review of metabolic rates and their consequences. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **356**, 8–24.

- Wallace, B.P., Kilham, S.S., Paladino, F.V., and Spotila, J.R. (2006). Energy budget calculations indicate resource limitation in Eastern Pacific leatherback turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *318*, 263–270.
- 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., and Bjorndal, K.A. (2010a). Regional management units for marine turtles: a novel framework for prioritizing conservation and research across multiple scales. *PLoS One* *5*, e15465.
- Wallace, B.P., Lewison, R.L., McDonald, S.L., McDonald, R.K., Kot, C.Y., Kelez, S., Bjorkland, R.K., Finkbeiner, E.M., and Crowder, L.B. (2010b). Global patterns of marine turtle bycatch. *Conserv. Lett.* *3*, 131–142.
- Wallace, B.P., Kot, C.Y., DiMatteo, A.D., Lee, T., Crowder, L.B., and Lewison, R.L. (2013a). Impacts of fisheries bycatch on marine turtle populations worldwide: toward conservation and research priorities. *Ecosphere* *4*, 1–49.
- Wallace, B.P., Tiwari, M., and Girondot, M. (2013b). *Dermochelys coriacea* (East Pacific Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T46967807A46967809.
- Watson, R.A., Cheung, W.W., Anticamara, J.A., Sumaila, R.U., Zeller, D., and Pauly, D. (2013). Global marine yield halved as fishing intensity redoubles. *Fish Fish.* *14*, 493–503.
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., and Hughes, A.R. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *106*, 12377–12381.
- Weimerskirch, H., Brothers, N., and Jouventin, P. (1997). Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biol. Conserv.* *79*, 257–270.
- Wilcox, C., Hardesty, B., Sharples, R., Griffin, D., Lawson, T., and Gunn, R. (2013). Ghostnet impacts on globally threatened turtles, a spatial risk analysis for northern Australia. *Conserv. Lett.* *6*, 247–254.
- Wildermann, N., Critchell, K., Fuentes, M.M., Limpus, C.J., Wolanski, E., and Hamann, M. (2017). Does behaviour affect the dispersal of flatback post-hatchlings in the Great Barrier Reef? *R. Soc. Open Sci.* *4*, 170164.
- Wilkinson, C. (2006). Status of coral reefs of the world: summary of threats and remedial action. *Coral Reef Conserv.* 3–39.
- Wilson, C., and Tisdell, C. (2001). Sea turtles as a non-consumptive tourism resource especially in Australia. *Tour. Manag.* *22*, 279–288.
- Wilson, C., and Tisdell, C. (2003). Conservation and economic benefits of wildlife-based marine tourism: sea turtles and whales as case studies. *Hum. Dimens. Wildl.* *8*, 49–58.
- Witherington, B. (2002). Ecology of neonate loggerhead turtles inhabiting lines of downwelling near a Gulf Stream front. *Mar. Biol.* *140*, 843–853.

Witherington, B.E. (1992). Behavioral responses of nesting sea turtles to artificial lighting. *Herpetologica* 31–39.

Witt, M.J., Baert, B., Broderick, A.C., Formia, A., Fretey, J., Gibudi, A., Mounguengui, G.A.M., Moussounda, C., Nguouessono, S., and Parnell, R.J. (2009). Aerial surveying of the world's largest leatherback turtle rookery: A more effective methodology for large-scale monitoring. *Biol. Conserv.* 142, 1719–1727.

Witt, M.J., Bonguno, E.A., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Formia, A., Gibudi, A., Mounguengui, G.A.M., Moussounda, C., NSafou, M., and Nougessono, S. (2011). Tracking leatherback turtles from the world's largest rookery: assessing threats across the South Atlantic. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 278, 2338–2347.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B., Lotze, H.K., Micheli, F., and Palumbi, S.R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314, 787–790.

Wyneken, J. (2013a). Anatomy of the leatherback turtle. In *The Leatherback Turtle*, pp. 32–48.

Wyneken, J. (2013b). The Skeleton: An In Vivo View of Structure. In *The Biology of Sea Turtles*, pp. 79–96.

Wyneken, J., and Witherington, D. (2001). The anatomy of sea turtles (National Marine Fisheries Service).

Yáñez, E., Barbieri, M., Silva, C., Nieto, K., and Espindola, F. (2001). Climate variability and pelagic fisheries in northern Chile. *Prog. Oceanogr.* 49, 581–596.

Zainuddin, M., Kiyofuji, H., Saitoh, K., and Saitoh, S.-I. (2006). Using multi-sensor satellite remote sensing and catch data to detect ocean hot spots for albacore (*Thunnus alalunga*) in the northwestern North Pacific. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 53, 419–431.

Zaldua-Mendizabal, N., Uranga, R.C., and García-Soto, C. (2013). The leatherback turtle *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) in the Bay of Biscay and the North East Atlantic. *Munibe Monogr. Nat. Ser.* 1, 35–41.

Zug, Ge.R., and Parham, Jame.F. (1996). Age and growth in leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae): a skeletochronological analysis. *Chelonian Conserv. Biol.* 2, 244–249.

**STAMM : un modèle individu-centré de la dispersion active des tortues marines
juvéniles. Applications aux cas des tortues luths du Pacifique Ouest et de l'Atlantique
Nord-Ouest et aux tortues caouannes de l'ouest de l'océan Indien**

AUTEUR : Maxime LALIRE
DIRECTEURS : Philippe GASPARD - Patrick LEHODEY
DISCIPLINE : Biologie Marine
SOUTENANCE : Le 26 juin 2017 à CLS
LABORATOIRE : CLS – Direction Océanographie Spatiale, Département Ecosystèmes Marins
11 rue Hermès, 31520 Ramonville Saint-Agne

Résumé : Les tortues marines, espèces emblématiques des écosystèmes marins, sont de plus en plus menacées par les effets directs et indirects des activités humaines. Leur cycle de vie est complexe, partagé entre divers habitats, souvent très éloignés les uns des autres. Leur conservation nécessite donc d'identifier les habitats occupés à chaque stade de vie et les routes migratoires empruntées entre ces différents habitats. Si l'écologie spatiale des tortues adultes est relativement bien connue, notamment grâce au suivi par satellite, il n'en va pas de même pour les juvéniles qui se développent plusieurs années en milieu pélagique sans pouvoir être suivis. Dans ce contexte, les simulations numériques constituent un outil adapté pour explorer la dispersion des tortues juvéniles à partir de leurs plages de naissance. Jusqu'à présent il a le plus souvent été supposé dans ces simulations que les juvéniles dérivent passivement avec les courants marins. Dans ce travail de thèse nous présentons STAMM (*Sea Turtle Active Movement Model*), un nouveau modèle de dispersion active des tortues juvéniles qui s'attache à dépasser l'hypothèse initiale d'une dérive purement passive. Dans STAMM, les juvéniles simulés se déplacent sous l'influence de la circulation océanique et d'une nage motivée par la recherche d'habitats favorables. Ce modèle est appliqué ici à l'étude de la dispersion des juvéniles de trois populations de tortues marines : les tortues luths (*Dermochelys coriacea*) du Pacifique Ouest et de l'Atlantique Nord-Ouest puis les tortues caouannes (*Caretta caretta*) de l'ouest de l'océan Indien. Nos résultats montrent que, même si la circulation océanique détermine, à grande échelle, les zones de dispersion, la prise en compte des mouvements motivés par l'habitat augmente considérablement le réalisme des simulations et impacte profondément la distribution spatiale et temporelle des individus simulés à l'intérieur de leur zone de dispersion. Les mouvements motivés par l'habitat induisent notamment des migrations saisonnières en latitude qui réduisent la mortalité par hypothermie. Ces mouvements induisent également une concentration des individus simulés dans des zones productives (comme les *upwellings* de bord Est) inaccessibles en dérive passive. Ces résultats questionnent la vision classique des juvéniles circulant passivement autour des gyres océaniques et devraient rapidement être pris en compte pour la mise en place de mesures de conservation ciblées visant les tortues marines juvéniles.

Mots clés : courants marins, dispersion, écologie spatiale, modélisation lagrangienne, modèles de mouvement, modèles d'habitat, simulations numériques, tortues marines juvéniles, tortue luth, tortue caouanne.

Abstract: Sea turtles are increasingly threatened by the direct and indirect effects of human activities. Their life cycle is complex, shared between various, and often very distant, habitats. Their conservation therefore requires identifying the habitats occupied at each stage of life and the migration routes between these different habitats. While the spatial ecology of adult turtles is relatively well known, particularly through satellite monitoring, the situation is not the same for juveniles which pelagic development phase remains largely unobserved. In that context, numerical simulation constitutes an appropriate tool to explore the dispersal of juvenile sea turtles from their natal beaches. Until now, simulations were mostly performed under the assumption that juveniles disperse passively with oceanic currents. In this PhD thesis we present STAMM (*Sea Turtle Active Movement Model*), a new model of active dispersal that aims to go beyond the initial hypothesis of passive drift. In STAMM, juvenile sea turtles move under the influence of ocean currents and swimming movements motivated by the search for favorable habitats. This model is applied here to the study of the dispersal of juveniles from three sea turtle populations: leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) of the Western Pacific and the Northwest Atlantic Oceans, and loggerhead turtles (*Caretta caretta*) of the Western Indian Ocean. Our results show that, although ocean currents broadly shape juvenile dispersal areas, simulations including habitat-driven movements provide more realistic results than passive drift simulations. Habitat-driven movements prove to deeply structure the spatial and temporal distribution of juveniles. In particular, they induce seasonal latitudinal migrations that reduce cold induce mortality. They also push simulated individuals to concentrate in productive areas that cannot be accessed through pure passive drift. These results challenge the classical view of juveniles circulating passively around oceanic gyres. They should rapidly be taken into account for the implementation of targeted conservation measures concerning juvenile sea turtles.

Keywords: oceanic currents, dispersal, spatial ecology, lagrangian modelling, movement modelling, habitat modelling, numerical simulations, juvenile sea turtles, leatherback turtle, loggerhead turtle.
