



HAL
open science

Identification automatique des comportements à partir de bio-loggers : une solution pour améliorer les connaissances sur l'écologie des tortues marines ?

Lorène Jeantet

► To cite this version:

Lorène Jeantet. Identification automatique des comportements à partir de bio-loggers : une solution pour améliorer les connaissances sur l'écologie des tortues marines ?. *Ecologie, Environnement*. Université de Strasbourg, 2021. Français. NNT : 2021STRAJ081 . tel-03751557

HAL Id: tel-03751557

<https://theses.hal.science/tel-03751557>

Submitted on 15 Aug 2022

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

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

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

CNRS – Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien UMR 7178

Département Ecologie, Physiologie et Ethologie

THÈSE présentée par :

Lorène Jeantet

soutenue le : **17 décembre 2021**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Ecologie - Éthologie

**Identification automatique des
comportements à partir de bio-loggers : une
solution pour améliorer les connaissances
sur l'écologie des tortues marines ?**

THÈSE dirigée par :

M. CHEVALLIER Damien

Ingénieur de recherche CNRS, Université de Strasbourg, BOREA

RAPPORTEURS :

M. GASPARD Philippe

Chercheur Senior, Mercator-Ocean, Toulouse

M. LIGNOT Jehan-Hervé

Professeur, Université de Montpellier, MARBEC

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Mme LE BOHEC Céline

Chargée de recherche CNRS, Université de Strasbourg, DEPE

M. CHARRASSIN Jean-Benoît

Professeur, MNHN, Sorbonne Université, Paris

Mme JEANNIARD DU DOT Tiphaine

Chargée de recherche CNRS, Université La Rochelle, CEBC

A notre planète,

Remerciements

Je remercie pour commencer les membres du jury qui ont accepté la tâche fastidieuse d'évaluer ce travail de thèse ; Philippe Gaspar, Jehan-Hervé Lignot, Jean-Benoît Charrassin, Céline Le Bohec et Tiphaine Jeanniard du Dot. Je les remercie également pour leur compréhension et soutien dans ces dernières épreuves que j'ai pu affronter avant le rendu de manuscrit.

Je remercie particulièrement mon directeur de thèse, Damien Chevallier, qui m'a fait découvrir le monde de la recherche et des tortues marines et a cru en mes compétences depuis le début. J'espère avoir été à la hauteur. Ta passion et ton investissement dans ces beaux projets que tu portes ont été source d'exemplarité et d'inspiration. Je te remercie pour m'avoir permis de découvrir la magie de la Guyane et accepté de me laisser arpenter les plages à tes côtés. Te suivre sur les traces des tortues luths et vertes a été un beau challenge pour la traileuse amoureuse de la nature qui sommeille en moi, et sûrement un des entraînements d'endurance les plus difficiles. Je garde en mémoire, la magie de ces nuits, le spectacle des tortues luths et vertes, ce ciel étoilé qu'on a pu contempler maintes fois, les dangers que nous avons pu affronter, le soutien de Jean et ses connaissances sur l'astronomie, les longues discussions à refaire le monde, et la découverte de ma capacité à dormir debout. Ma pensée également pour la Martinique, dans un autre registre, que tu m'as permis de découvrir au cours de cette thèse. Je te remercie donc pour ton soutien depuis plus de 5 ans, ta confiance et pour m'encourager à poursuivre dans cette voie difficile que peut-être la recherche. Tu m'as fait découvrir des compétences que je ne soupçonnais pas avec lesquelles j'espère encore pourvoir œuvrer pour les tortues marines à tes côtés.

Je remercie Jean-Benoît Charrassin et Christophe Guinet pour avoir suivi l'évolution de cette thèse et apporté leurs expertises et conseils lors de mes comités de suivi de thèse.

Cette thèse a été financée par la DEAL Guyane, le CNES et l'OFB. Je remercie ainsi tous les acteurs qui ont rendu ce financement possible et pour avoir cru en notre projet. Je remercie en particulier Hélène Delvaux, Christelle Guyon, François Korysko et Sandrine Richard pour leur soutien, le suivi personnel qu'ils ont pu réaliser et leur intérêt dans ces beaux projets de recherche.

Je tiens également à remercier l'association POEMM, qui par son implication et son soutien rend tous ces projets réalisables. Leur passion pour la nature et le devenir des tortues marines est également source d'inspiration et d'exemplarité. Je remercie donc Wahé pour s'investir autant à nos côtés pour améliorer les connaissances des tortues marines.

Car sans tortue il n'y aurait pas de thèse, je remercie bien évidemment cette fidèle équipe d'apnéistes qui ne cesse de m'impressionner par leurs prouesses et nous permettent de plonger dans le monde des tortues marines. C'est grâce à vous et à votre grande expérience que nous pouvons approcher les tortues marines en Martinique et améliorer les connaissances. Votre bonne humeur et cohésion ont été des forces motrices pour chaque mission que j'ai pu réaliser en Martinique.

Je remercie également Plongée Passion, Wahé, les plongeurs et bénévoles qui constituent cette équipe, présents tous les jours à nos côtés en Martinique, prêts à donner de leur temps, pour nous aider à réaliser ces projets de recherche.

Merci aux acteurs du Plan National d'Action en faveur des tortues marines de Guyane. Notamment Anaële, Rachel, Nicolas, pour être venus patrouiller avec nous sur les plages de Yalimapo et œuvrer tous les jours pour la préservation des tortues. Votre compagnie et soutien nous ont été précieux et c'était toujours avec un réel plaisir que je vous retrouvais en Guyane.

Je remercie également tous les acteurs engagés à nos côtés: la DEAL Martinique et Guyane, le CNES, l'ODE Martinique, l'OFB Martinique et Guyane, l'ONEMA Martinique et Guyane, le SMPE Martinique et Guyane, la réserve naturelle de l'Amana, l'ONF Martinique, le PNR Martinique, Surfrider Foundation, le Carbet des Sciences, le Collège Cassien Sainte-Claire et le Collège Petit Manoir pour leur soutien technique et leur assistance sur le terrain. Je remercie également l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, la Fondation EDF, la Fondation de France, la Mission pour l'Interdisciplinarité (Anne Renault, CNRS), l'INEE, France Grilles, EGI, l'équipe informatique de l'IPHC, l'Université de Strasbourg et l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé qui ont permis la réalisation de cette thèse.

Je remercie la structure d'accueil qu'a été le Département d'Ecologie, Physiologie et Ethologie (DEPE) de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien à Strasbourg. Merci à Caroline Hibold et Céline Le Bohec, directrice de ce laboratoire et de l'équipe AVEC, et qui se sont assurées du bon déroulement de cette thèse. Merci à cette grande équipe de chercheurs qui compose le DEPE. Merci en particulier à Thierry Raclot, pour sa bonne humeur (enfin pas toujours de bonne humeur !) et accompagnement lors de mes journées de travail un peu trop longues. Merci pour tes conseils, ils ont été précieux et sont arrivés dans les moments où j'en avais le plus besoin. Merci également à Jean-Patrice Robin pour sa bienveillance et son souci d'égayer les journées. Je remercie Yves Handrich pour avoir posté cette offre de stage sur les manchots en 2016 et pour m'avoir proposé un entretien. Il me semble que cette rencontre avec Damien, je te la dois. Tu m'as également accompagnée dans la découverte de l'accélérométrie et challengée dans mes débuts de thèse. J'ai pu grâce à ça, découvrir très vite le monde la recherche.

Je remercie bien sûr mes collègues doctorants avec qui j'ai pu partager mes inquiétudes, mes questionnements. Merci pour ces repas, ces soirées, ces instants détente ou encore ces footings que nous avons pu partager, toujours accompagnés de votre bonne humeur et humour. Je remercie particulièrement Martin, pour sa bienveillance, son souci d'aider les autres et toutes les connaissances/conseils qu'il a pu m'apporter. Je remercie Flora pour sa folie et sa joie de vivre, son soutien et son accueil en Martinique. Etudier les tortues marines à tes côtés a été un plaisir. Je remercie également Isaac, avec qui j'ai apprécié avoir ses longues conversations philosophiques. Ton soutien, ton aide et ton savoir m'ont été précieux tout le long de cette thèse.

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont pu aboutir grâce à de nombreuses collaborations. Je remercie ainsi l'investissement de Simon Benhamou. Ta franchise et ta rigueur ont été autant de sources de frustration qu'elles m'ont permis de me dépasser et produire un travail de qualité. La rédaction d'un papier à tes côtés a été très formateur et j'espère pouvoir continuer à travailler à tes côtés. Merci également à Marie-Amélie Forin et Victor Planas-Bielsa, qui ont su m'accompagner dans mes débuts en machine learning.

Un énorme merci à Vincent Vigon, pour qui sa passion pour la nature et les tortues marines l'ont poussé à nous aider, humblement, dans le développement du V-net. L'utilisation du deep learning n'aurait pas été possible sans cette collaboration. En plus d'avoir accepté de partager ton savoir et expériences dans le deep learning, tu as également pris le temps de me former et de m'expliquer toute la complexité du deep learning, toujours avec simplicité et bonne humeur. Donc je te remercie encore pour tout ce temps et investissement que tu as bien voulu accorder à notre projet.

Je remercie également Sébastien Geiger, dont la motivation et son intérêt dans ce projet de recherche ont été une force motrice. C'est grâce à toi que nous avons pu rencontrer Vincent Vigon et intégrer le deep learning dans notre projet. C'est également grâce à toi qu'autant de logiciels ont pu voir le jour au cours de cette thèse. Merci pour ces idées toujours aussi nombreuses et sans limites, merci pour ces nombreuses heures passées à travailler sur nos projets, merci pour ton encadrement et merci également pour ton soutien et bienveillance qui m'ont accompagnée au cours de cette thèse.

Merci également à tous les stagiaires, Victor, Vadym, Pierre, Clément et ceux que je n'ai pu rencontrer en Martinique, qui permettent également la réalisation de ces travaux de recherche.

Je tiens également à remercier la famille de Damien, Pascale et Tao, pour m'avoir accueillie toujours avec une grande gentillesse et générosité lors de mes missions en Martinique. Merci à toi Muriel, pour ton investissement, ta bonne humeur, ton soutien et ta présence permanente dans ces projets de recherche. Merci d'avoir toujours été à nos côtés, et de l'être encore, afin que les missions se réalisent

dans les meilleures conditions. J'espère avoir la possibilité de nager à nouveau à tes côtés dans ces eaux magnifiques qu'offre la Martinique.

Merci à Philippine, pour m'avoir ouvert la voie et que j'essaye de suivre avec admiration.

Merci également à mon fidèle 'groupe d'escalade', Mathieu, Seb, François et Lorène qui ont toujours été là pour moi et m'ont permis de m'évader. Merci à Mathieu de m'avoir fait découvrir l'escalade, un sport qui a pris beaucoup de place dans ma vie. Merci pour toutes ces sorties falaises et ski de rando, qui ont été précieuses pour moi, notamment pendant la crise Covid, et m'ont permis de garder le moral.

Un énorme merci à François, qui m'a conseillée avec sagesse tout le long de cette thèse. Ton aide et tes conseils m'ont été précieux lors de la rédaction du manuscrit. Tu m'as aidé à y voir clair, à me questionner et à ne pas lâcher. Merci pour le gros travail de relecture et de correction que tu as bien voulu entreprendre sur ton temps libre.

Merci également à ma très chère tante et marraine Anne-marie, qui a toujours été là pour me rassurer, me conseiller et m'orienter. Tu as su sentir ma détresse sur la dernière ligne droite et m'apporter tout le soutien que tu pouvais. Merci pour l'énorme travail de relecture que tu as effectué en une après-midi, pour me rassurer et m'encourager à finir.

Merci à mes amis de Strasbourg sans qui la course à pied n'aurait pas beaucoup de sens.

Merci à mes amis d'enfance, Camille, Clémence, Lucie d'être toujours là à mes côtés et sur qui je peux compter en toute circonstance.

Merci à ma famille, qui me soutient des 4 coins du monde et reste toujours présente pour moi.

Et enfin merci à Adrien, à qui incombe cette lourde tâche de me supporter au quotidien. Merci pour ton soutien et ta présence permanente, notamment dans les moments difficiles, qui m'ont aidé à aller jusqu'au bout de cette thèse. Merci de m'encourager à poursuivre mes rêves et de croire en moi.

Un grand merci à vous tous, et à ceux que je n'ai pu citer, pour avoir permis la réalisation de cette thèse et œuvrer à cet effort collectif que représente la conservation des tortues marines.

Avant-Propos

Cette thèse s'inscrit dans un contexte de pandémie mondiale par laquelle tous les pays développés ont été touchés et le rythme de la recherche perturbé. Cette crise a révélé ainsi les fragilités de nos systèmes face à des événements qui nous dépassent. A ceci s'ajoutent les rapports du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), publié en 2021, et de la Plateforme Intergouvernementale scientifique et politique sur la Biodiversité et les Services Ecosystémiques (IPBES), publié en 2019, qui alarment sur le dérèglement climatique et l'effondrement de la biodiversité. Ainsi nous vivons actuellement une période trouble où l'équilibre de notre planète est menacé et où les défis à relever sont grands. Néanmoins, c'est dans un état d'esprit optimiste que je souhaite présenter les travaux de recherche réalisés au cours de cette thèse. Car en effet, si ces crises montrent les dangers que nous faisons peser sur les écosystèmes, elles mettent également en lumière la place des scientifiques dans les actions à entreprendre. Les experts du GIEC et de l'IPBES sont unanimes, il est encore temps d'agir. Et la science a son rôle à jouer dans ce défi.

*« Le risque est que le désespoir devienne en soi un facteur dans la disparition des organismes
et des écosystèmes des océans »*

Nancy Knowlton, dans Annual Review of Marine Science

Sigles et Abréviations

ANAD : Anse Noire / Anse Dufour

ANTIDOT : Association of News Tools to Improve the understanding of the Dynamic Of threatened marine Turtles

ACC : Accelerometer

AUC : Area Under the Curve

BM : Body Masse

CART : Classification And Regression Tree

CATS : Customized Animal Tracing Solutions

CCCW : Central Curved Carapace Width

CCL : Curved Carapace Length (Longueur Centrale de la Carapace)

CLS : Collecte Localisation Satellite

CMR : Capture-Marquage-Recapture

CNES : Centre National d'Etudes Spatiales

CNRS : Centre National de Recherche Scientifique

DBA : Dynamic Body Acceleration

DEAL : Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement

DEPE : Département Ecologie, Physiologie et Ethologie

EGB : Extreme Gradient Boosting

FM : Frequency-Modulation

FMS : Frequency-Modulated Sounds

FN : False Negative

FP : False Positive

GA : Grande Anse

GIEC : Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat

GYR : Gyroscope

GPS : Global Positioning System

IPBES : Plateforme Intergouvernementale scientifique et politique sur la Biodiversité et les Services Ecosystémiques

IPCC : Intergovernmental Panel on Climate Change

IPHC : Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien

IRLS : Interrogation Recording Location System
LAC : Low-Amplitude Calls
LDA: Linear Discriminant Analysis
MEMS : MicroElectroMechanical Systems
MIBE : Métrologie et Instrumentation Biologie et Environnement
NASA : National Aeronautics and Space Administration
NOAA : National Oceanic and Atmospheric Administration
ODBA : Overall dynamic body acceleration
ODE : l'Office De l'Eau
OOB : Out-Of-Bag error
PDT : capteur de vitesse, profondeur et température
PELT : Pruned Exact Linear Time
PIT : Passive Integrated Transponder
RA : Rotational activity
Rblt : R Bio-Logging Toolbox
RF : Random Forest
RFID : Radio Frequency Identification
RMS : Root Mean Square
SCL : Straight carapace length
SRDL : Satellite Relay Data Logger
SVM : Support Vector Machine
TDR : Time-Depth Recorder
TIT : Total Identified Time
TP : True Postive
TN : True Negative
UD : Utilization Distribution
UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature
VE : Voting Ensemble
VeDBA: Vectorial Dynamic Body Aceleration
VHF : Very High Frequency
WACU : Wilog Acquisition Control Unit
WE : Weighted Ensemble
WS : Window Size

Publications

Articles publiés dans des revues scientifiques

- **Jeantet L.**, Vigon V., Geiger S., Chevallier D. *Fully Convolutional Neural Network: a powerful tool to infer the behaviours from multi-sensor data.* [Ecological Modelling]. Publié (2021) doi: 10.1016/j.ecolmodel.2021.109555
- Debache I., **Jeantet L.**, Chevallier D., Bergouignan A., Sueur C. *A lean and performant hierarchical model for human activity recognition using body-mounted sensors.* [Sensors] Publié (2020) doi: 10.3390/s20113090
- Siegwalt F., Benhamou S., Girondot M., **Jeantet L.**, et al. *High site fidelity of immature green turtles (*Chelonia mydas*) to their foraging grounds revealed by satellite tracking and capture-mark-recapture and consequences for key marine conservation areas.* [Biological Conservation]. Publié (2020). doi: 10.1016/j.biocon.2020.108742
- **Jeantet L.**, Planas-Bielsa V., Benhamou S., Geiger S., et al. *Behavioural inference from signal processing using animal-borne multi-sensor loggers: a novel solution to extend the knowledge of sea turtle ecology.* [Royal Society Open Science] Publié (2020) doi: 10.1098/rsos.200139
- Bonola M., Girondot M., Robin J.P., Martin J., Siegwalt F., **Jeantet L.**, et al. *Fine scale geographic residence and annual primary production drive body condition of wild immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles).* [Journal of Experimental Biology]. Publié (2019) doi: 10.1242/jeb.177378
- **Jeantet L.**, Dell'Amico F., Forin-Wiart M.A., et al. *Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data.* [Journal of Experimental Biology]. Publié (2018) doi : 10.1242/jeb.177378

Articles en révision

- Charrier I. **Jeantet L.** et al. *First evidence of underwater vocal production in marine turtle: New perspectives to improve knowledge about their ecology.* [Endangered Species]. En revision.

Articles en cours de rédaction

- **Jeantet L.**, Hadetskyi V., Vigon V., Korysko F., Paranthoen N., Chevallier D. *Estimation of the maternal investment of sea turtles by automatic identification of nesting behaviour and number of eggs laid from a tri-axial accelerometer*. [Biology Open]. A resoumettre
- **Jeantet L. et al.** *Automatic identification of the time budget of immature green turtles (*Chelonia mydas*) from bio-loggers in Martinique in a context of environmental change; the expansion of the exotic plant *Halophila stipulacea**. En préparation
- Siegwalt F, **Jeantet L** et al. *Foraging ecology of immature green turtles (*Chelonia mydas*) on Caribbean seagrass beds dominated by the alien species *Halophila stipulacea**. En préparation

Conférences & Formations

Présentations lors de congrès nationaux et internationaux

- **Jeantet L.**, Vigon V., Geiger S., Chevallier D, *Fully Convolutional Neural Network: a solution to infer animal behaviours from multi-sensor data*. Oral. 7th International Bio-logging Symposium. 18-22 Octobre 2021. Virtuel
- **Jeantet L.**, Planas-Bielsa V, Benhamou S, Geiger S., Delvaux H., Guyon C., Richard S., Chevallier D., *Behavioural inference from signal processing using animal-borne multi-sensor loggers: a novel solution to improve the knowledge on ecology of sea turtle*. Oral & Poster. 19e Editions des journées CNES jeunes chercheurs. 13-15 Novembre 2019, Toulouse, France.
- **Jeantet L.**, Planas-Bielsa V, Benhamou S, Geiger S., Delvaux H., Guyon C., Richard S., Chevallier D., *Automatic identification of free-ranging green turtle behaviors by supervised learning algorithms from combined acceleration-depth data*. Oral. 39th Annual Sea Turtle Symposium. 2-9 Février 2019, Charleston USA.
- **Jeantet L.**, Delvaux H., Guyon C., Richard S., Chevallier D., *Stratégies alimentaires et optimisation du comportement de plongée chez les tortues marines en lien avec les conditions océanographiques*. Oral. 3eme Colloque du Groupe Tortues Marines France. 12-16 Novembre 2018, La Rochelle, France
- **Jeantet L.**, Delvaux H., Guyon C., Richard S., Chevallier D., *Food strategy and diving behaviour optimization of sea turtle*. Oral. Behaviour, Evolution, Ecology and Physiology Seminar. 5 Juillet 2018. Strasbourg, France.

Formations

- Formation ‘Premiers secours en milieu isolé’, délivrée par le CNRS à l’écogite du Loubatas, octobre 2021
- Formation *For Women in Science*, délivrée par la Fondation l’Oréal à Paris, octobre 2021
- Bio-acoustique Winter School, Equipe de Neuro-Ethologie Sensorielle, Université de St Etienne, Janvier 2021
- Formation ‘Traitement du signal avancé - Deep learning’, Université de Strasbourg, septembre-décembre 2019
- Formation à la conception de projet utilisant les animaux (niveau 1), Université de Strasbourg, 2018.

Enseignement

- TD Statistiques L2 – Septembre à Décembre 2018 – Université de Strasbourg (25h)
- TD Statistiques L2 – Septembre à Décembre 2019 – Université de Strasbourg (64h)
- TD Statistiques L2 – Septembre à Décembre 2020 – Université de Strasbourg (50h)

Subventions et Prix

- Prix de la meilleure présentation orale étudiante - 7th International Bio-logging Symposium, 2021 (Virtuel)
- France Grilles 2021 : Financement de ressources informatiques et de stockage CLOUD de la plateforme SCIGNE (projet ANTIDOT)
- Bourse l’Oréal-Unesco Jeunes Talents – For Women In Science - 2020

Table des matières

Remerciements	I
Avant-Propos.....	V
Sigles et Abréviations.....	VI
Publications	VIII
Conférences & Formations.....	IX
Subventions et Prix.....	X
Table des figures	XIII
Liste des Tableaux.....	XVI
Partie I : Introduction	1
Chapitre 1 : Pourquoi étudier le comportement des animaux dans leur milieu naturel ? ..	2
1.1 Changement climatique et effondrement de la biodiversité.....	3
1.2 Importance d'étudier le comportement en milieu naturel	4
Chapitre 2 : Méthodes actuelles pour étudier le vivant dans son milieu naturel.....	6
2.1 La 'radiotélémetrie' et le suivi satellitaire.....	7
2.2 Le Bio-logging	13
2.3 Du capteur de pression à l'accéléromètre	14
2.4 L'accéléromètre en écologie comportementale.....	15
2.5 Identification automatique des comportements.....	19
Chapitre 3 : Des espèces difficiles à étudier : les tortues marines	21
3.1 Bio-indicatrices des océans	22
3.2 Etat des populations	24
3.3 Identification des menaces	26
3.4 Un cycle de vie complexe	27
3.5 Le bio-logging chez les tortues marines.....	29
3.6 L'utilisation de l'accéléromètre chez les tortues marines	32
3.7 Enjeux de la thèse.....	35
Partie II : Développement d'une méthode d'identification automatique des comportements	37
Chapitre 4 : Validation des signaux accélérométriques des tortues marines en bassin....	38
Chapitre 5 : Validation des signaux accélérométriques des tortues marines en liberté ..	53
Chapitre 6 : Utilisation du deep learning dans l'identification automatique des comportements.....	73
Chapitre 7 : Application du V-net sur les tortues vertes immatures de Martinique.....	89

7.1	Introduction	91
7.2	Matériels et Méthodes	93
7.3	Résultat.....	99
7.4	Discussion	111
7.5	Conclusion.....	117
Partie III	Projets en relation avec le bio-logging chez les tortues marines	118
Chapitre 8 :	Mesure de l'investissement maternel en Guyane Française.....	119
8.1	Introduction	122
8.2	Materials and Methods	125
8.3	Results	131
8.4	Discussion	134
8.5	Authors contributions	137
8.6	Funding.....	137
8.7	Acknowledgement.....	138
Chapitre 9 :	Etude acoustique des tortues vertes en Martinique	139
9.1	Introduction	142
9.2	Materials and methods	144
9.3	Results	147
9.4	Discussion	153
9.5	Conclusions	156
Chapitre 10 :	Développement de logiciels pour la démocratisation du bio-logging....	160
10.1	Analyse Vidéo	161
10.2	R Bio-Logging Toolbox	163
10.3	ANTIDOT	167
Partie IV	Discussion	168
11.1	Première utilisation du deep learning dans l'identification des comportements en écologie	169
11.2	Amélioration des connaissances sur les tortues marines.....	175
11.3	Limites du bio-logging dans l'étude des comportements.....	180
11.4	Perspectives	182
Conclusion.....		184
Bibliographie.....		185
Annexes		202

Table des figures

Partie I

Figure 2-1 : Exemple d'un déploiement de radio transmetteur sur un insecte large, le scarabée rhinocéros européen (<i>Oryctes nasicornis</i>).....	9
Figure 2-2 : Collier IRLS avec panneaux solaire déployé sur une Wapiti femelle en 1970....	10
Figure 2-3 : Schéma explicatif du principe de fonctionnement du système Argos.....	11
Figure 2-4 Schéma descriptif du premier bio-logger, un capteur de pression, déployé en 1963 sur un phoque de Weddell (<i>Leptonychotes weddellii</i>)..	14
Figure 2-5 : Représentation simplifiée d'un accéléromètre piézo-électrique ainsi que la disposition de trois accéléromètres placés de manière orthogonale sur un mammifère terrestre, le Tamandua du Mexique (<i>Tamandua mexicana</i>).	16
Figure 2-6 : Nombre d'articles publiés utilisant des accéléromètres afin d'étudier le comportement animal entre 1998 et 2012 (A) et représenté en fonction des taxons (B)..	17
Figure 3-1 : Cycle de vie des tortues marines représentant les différents habitats utilisés par les tortues marines..	29
Figure 3-2 : Nombre annuel d'articles utilisant des capteurs de pression implantés dans des balises Argos (Satellite Relay Data Logger, SRDL) et des capteurs de pression sans transmission satellite (Time Depth Recorder, TDR) pour étudier l'activité en mer des tortues marines..	31
Figure 3-3 : Représentation des 6 types de plongée des tortues marines (panneau du haut) associé à un profil de plongée obtenu à partir d'un TDR déployé sur une tortue caouanne montrant les 6 types de plongées.....	32
Figure 3-4 : Profondeur associée aux données accélérométriques mesurées sur l'axe antéro-postérieur (direction non informée) d'une tortue verte en période d'intra-ponte.....	33
Figure 3-5 : Frise chronologique du développement du bio-logging dans l'étude des comportements des animaux dans leur milieux naturel..	34

Partie II

Figure 7-1 : Localisation de la zone d'étude, dans le sud-ouest de l'île de la Martinique, dans les Caraïbes françaises.	94
Figure 7-2 : Visualisation des comportements prédits par le V-net associés aux enregistrements issus d'un accéléromètre, gyroscope et capteur de pression d'une tortue verte immature en Martinique avec l'utilisation du package R rblt..	98
Figure 7-3 : Budget temps moyen de tortues vertes immatures (n=21) estimé automatiquement à partir de données multi-capteurs.....	101
Figure 7-4 : Diagramme du pourcentage de temps alloué aux 7 catégories comportementales par les tortues vertes immatures durant les heures de soleil (6h -18h) du 3 ^{ème} jour de déploiement des bio-loggers.....	101
Figure 7-5 Temps d'activité de différents comportements exprimés par les tortues vertes immatures (n=21) le 3 ^{ème} jour de déploiement des bio-loggers en fonction de leur taille.	102
Figure 7-6 : Comparaison des budgets temps moyen globaux de tortues vertes immatures résidentes à Anse noire (ANAD, n=11) et Grande Anse (GA, n=10).....	102
Figure 7-7 : Représentation des plongées au cours du temps pour 3 tortues vertes immatures à Grande Anse et à Anse Noire.	104
Figure 7-8 : Représentation des plongées au cours du temps pour 3 tortues vertes immatures à Grande Anse et à Anse Noire.	105
Figure 7-9 : Identification des zone principales d'alimentation (vert) et de repos diurne (orange) et de nuit (blanc) des tortues vertes immatures à Grande Anse.	108
Figure 7-10 : Identification des zone principales d'alimentation (vert) et de repos diurne (orange) et de nuit (blanc) des tortues vertes immatures à Anse Noire..	109
Figure 7-11 : Longueur Centrale des Carapaces (CCL) moyenne des tortues vertes immatures suivies à Grande Anse (GA) en comparaison à celles suivies à Anse Noire, Anse Dufour (ANAD).....	110
Figure 7-12 : Zone d'alimentation des tortues vertes immatures associée à la carte algorithme floristique de Grande Anse.....	116

Partie III

Figure 8-1 : Acceleration signals corresponding to the five behavioural categories of nesting green turtle: Digging (A), Covering (B), Sand-sweeping (C), Walking (D) and Egg laying (E).	127
Figure 8-2 : Visualisation of the surge acceleration axis (back-to-front or X-axis, in blue) of one green turtle associated with the number of laid egg counted on the field (in orange). ..	129
Figure 8-3 : Representation of each step of the extraction of the Egg laying period from the predictions of the V-net for the individual #11.	129
Figure 8-4 : Visualisation of the surge acceleration axis (back-to-front or X-axis, in blue) of the laying process of two green turtles with the peaks detected from a rolling window with width of 200.	130
Figure 8-5 : Confusion matrix of the predictions obtained from the V-net for the three green turtles of the validation dataset.....	132
Figure 8-6 : Activity budget of the three green turtles of the validation dataset showing the behaviours inferred by the V-net (in red) compared to actual behaviours (in blue).	133
Figure 9-1 : Spectrograms of the different sounds detected on juvenile green turtles' recordings.	148
Figure 10-1 : Fenêtre interactive du logiciel TurtleCap permettant la labélisation des comportements ici exprimés par une tortue verte immature en Martinique à partir d'enregistrements vidéos.....	162
Figure 10-2 : Fenêtre interactive associée au package rblt permettant la visualisation des données issues d'un accéléromètre combiné à un gyroscope, magnétomètre et capteur de pression déployé sur une tortue verte immature en Martinique pendant 5 jours. (A). Visualisation adaptée de ces mêmes données associées aux comportements prédits par le V-net (B).	164
Figure 10-3 : Interface web rblt Sea Turtle permettant de visualiser les données enregistrées par un bio-logger déployé sur une tortue verte associées aux points GPS et aux comportements prédits par le V-net.	166
Figure 10-4 : Reconstruction en 3D des plongées réalisées par une tortue verte immature à partir des points GPS et des données de pression visualisées sur la plateforme web rblt Sea Turtle.	166

Partie IV

Figure 11-1 : Identification des comportements en mer d'une tortue verte adulte en intra-ponte à Yalimapo (Guyane Française) associée au budget temps (données collectées sur 15 jours).....	174
Figure 11-2 : Comparaison du budget temps des tortues vertes immatures à Grande Anse obtenu à partir d'observations directes (n=124) avec le budget temps estimé automatiquement à partir des enregistrements de bio-loggers (n=10).....	176
Figure 11-3 : Frise chronologique recontextualisant les principales méthodes développées au cours de cette thèse.	183

Liste des Tableaux

Tableau 1-1 : La biologie comportementale est pertinente dans de multiples contextes de conservation..	5
Tableau 7-1 : Caractéristiques des tortues vertes immatures équipées d'accéléromètre, gyroscope, capteur de pression et GPS et temps d'enregistrement obtenus à Grande Anse (GA) et Anse Noire/Anse Dufour (AN).....	99
Tableau 7-2 : Durée et profondeur moyennes des plongées réalisées par les tortues vertes immatures (n=21) en fonction du comportement majoritairement exprimé.	103
Tableau 7-3 : Longueur Centrale des Carapaces (CCL) moyenne et nombre de tortues vertes immatures capturées à Grande Anse (GA) et Anse Noire Anse Dufour (ANAD) en fonction de l'année de capture.....	110
Table 8-1 : Summary of the nesting green turtles measures and the observed number of laid eggs.....	126
Table 8-2 : Recall and Precision indexes obtained for the six behaviours of the three green turtles of the validation dataset from the predictions of the V-net.	133
Table 8-3 : Estimations of the number of laid eggs for eight green turtles from the Egg laying period identified by the V-net and/or manually extracted from the acceleration visualisation compared to the actual observed numbers on the field.	134

Table 9-1 : Acoustic variables (average \pm SD) in both temporal and frequency domains measured on the 10 call types described for juvenile green sea turtles from CATS cam recordings. 149

Table 9-2 : Estimated received levels of the 10 call types, their frequency characteristics (frequency for pulses and Fmax for others), and the hearing threshold measured in juvenile green sea turtles. 151

Table 9-3 : Acoustic characteristics of sounds detected during control recordings showing similarities with sounds described on embedded recordings. 152

Partie I : Introduction

Chapitre 1 : Pourquoi étudier le comportement des animaux dans leur milieu naturel ?



© Lorène Jeantet

1.1 Changement climatique et effondrement de la biodiversité

Le dernier rapport du Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) est formel ; la cause du réchauffement climatique enregistré depuis 1850 est principalement d'origine anthropique (IPCC, 2021). Ainsi, de par nos émissions de gaz à effet de serre, nous avons réussi à modifier le climat de notre planète et entraîné une augmentation totale de la température à la surface du globe de 1,07 C° (meilleure estimation sur une fourchette allant de 0,8 à 1,3 °C). Or, cette modification bouleverse l'équilibre de la planète. Les experts du GIEC alarment sur les conséquences de ce réchauffement climatique: augmentation de la fréquence et de l'intensité des phénomènes extrêmes (cyclones tropicaux, vagues de chaleur, sécheresses, inondations), montée des eaux, fonte de la banquise, des glaciers et du pergélisol. Ce dérèglement impacte ainsi directement les écosystèmes terrestres et océaniques et menace leur fonctionnement ainsi que la biodiversité qui les compose. Dans le cadre d'un scénario de réchauffement planétaire de 1,5°C par rapport à la température globale moyenne prémoderne, 6 % des insectes, 8 % des plantes et 4 % des vertébrés devraient perdre plus de la moitié de leur aire de répartition géographique (Pörtner et al., 2021). Sans une capacité d'adaptation rapide au réchauffement climatique, des espèces pourraient être vouées à disparaître. Or, cette biodiversité connaît déjà actuellement un déclin sans précédent avec un taux d'extinction qui s'accélère (IPBES, 2019). Ainsi le rapport de la Plateforme Intergouvernementale scientifique et politique sur la Biodiversité et les Services Ecosystémiques (IPBES) alerta : « depuis 1900, l'abondance moyenne des espèces locales dans la plupart des grands habitats terrestres a diminué d'au moins 20 % en moyenne. Plus de 40 % des espèces d'amphibiens, près de 33 % des récifs coralliens et plus d'un tiers de tous les mammifères marins sont menacés ». Les experts de l'IPBES estiment qu'environ 1 million d'espèces animales et végétales sont aujourd'hui menacées d'extinction. Au-delà du changement climatique, cette perte de la biodiversité est liée directement aux activités humaines, responsables notamment de la destruction des habitats et de la surconsommation des ressources naturelles (Gao and Tian, 2016; Krauss et al., 2010; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). En 2020, la masse des infrastructures construites par l'homme a dépassé la masse de la biomasse sur Terre (Elhacham et al., 2020).

Or cette biodiversité est vitale au bon fonctionnement des écosystèmes et à la réalisation de nombreux services écosystémiques dont dépend la société humaine. Elle a également un impact sur le climat et son déclin pourrait accélérer le changement climatique (Korn et al., 2019; Pörtner et al., 2021). Le premier rapport commun de l'IPBES et le GIEC alerte sur l'importance

de traiter ces deux crises majeures de manière conjointe. Ainsi tout comme il est urgent de réduire nos émissions de CO₂ pour limiter le réchauffement climatique, la préservation de la biodiversité est un enjeu mondial qui doit être considéré au même niveau. Or, la protection et le maintien de la biodiversité passent en tout premier lieu par une bonne connaissance des espèces menacées afin d'identifier les menaces et élaborer des mesures de protection les plus adaptées possibles. Ces crises du XXI^{ème} siècle mettent en lumière la nécessité, plus que jamais, d'étudier le vivant pour mieux le protéger.

1.2 Importance d'étudier le comportement en milieu naturel

L'avenir d'une espèce dépend de sa capacité à survivre et à se reproduire pour générer la descendance et donc assurer le devenir de la population, Ainsi, par un travail de sélection naturelle, chaque espèce a su adapter sa physiologie et ses stratégies énergétiques pour répondre aux contraintes environnementales. Aujourd'hui, les modifications rapides de leur habitat par les activités humaines et/ou le changement climatique sont telles que nous avons perturbé cette capacité de survie et de reproduction, menant à l'érosion de la biodiversité. Ainsi pour tenter de préserver cette biodiversité et protéger les espèces en voie de disparition, il est important dans un premier temps de comprendre comment ces espèces s'intègrent dans leur environnement et identifier les interactions qui régissent cet écosystème.

Le comportement joue un rôle prépondérant dans les capacités de survie et de reproduction d'une espèce (Campan and Scapini, 2002). Tout comme les traits physiologiques, il a évolué au sein même des espèces afin de maximiser la survie de l'individu en fonction des conditions environnementales. Il représente également un des moyens les plus rapides à répondre aux modifications des conditions environnementales (Beever et al., 2017). Ainsi l'étude des comportements est un élément important pour comprendre comment les individus utilisent leur habitat, identifier leurs capacités à s'adapter au changement climatique et identifier les facteurs qui menacent l'équilibre des écosystèmes (Berger-Tal et al., 2016; Buchholz, 2007; Sutherland, 1998). De nombreuses études ont montré aujourd'hui l'importance d'étudier les comportements pour la conservation des espèces en voie de disparition (**Tableau 1-1**, Buchholz, 2007). Une nouvelle discipline, 'Conservation Behaviour', a même été créée en 1997 (Berger-Tal et al., 2011; Clemmons and Buchholz, 1997) intégrant le champ de la 'Conservation Biology', inter discipline apparue en 1985 (Soulé, 1985).

Ainsi, l'étude des comportements joue un rôle important pour la préservation des espèces en voie de disparition et/ou impactées par le changement climatique. Cela repose généralement sur une observation des comportements des individus et de préférence dans leur milieu naturel, les études en captivité ne permettant pas de recréer la complexité et l'ensemble des interactions présentes dans leur environnement (Campan and Scapini, 2002). S'ajoute à cela que certaines espèces ne peuvent être maintenues en captivité. Néanmoins cette observation des comportements en milieu naturel reste un procédé difficile selon les conditions environnementales, et la présence d'un observateur impacte généralement le comportement de l'espèce étudiée. Ainsi, il est important de développer des méthodes permettant d'étudier les comportements des espèces dans leur milieu naturel, tout en limitant l'impact de cette observation.

Tableau 1-1 : La biologie comportementale est pertinente dans de multiples contextes de conservation. Ce tableau a été traduit tel quel de Buchholz, (2007).

Contexte de Conservation	Outil de Conservation	Exemple d'utilisation
Prévenir la perte de biodiversité	Conception de réserve ^a	(Riley et al., 2006)
	Gestion des écosystèmes ^b	(Fortin et al., 2005)
	Analyse de la viabilité des populations ^b	(Morjan, 2003)
Compromis avec le développement économique	Utilisation durable ^b	(Rode et al., 2006)
Restauration des espèces et des habitats	Rétablissement du site des espèces menacées ^a	(Shier and Owings, 2006)
	Reproduction en captivité et réintroduction ^a	(Kelley et al., 2006)
	Restauration des écosystèmes ^a	(Berger, 2007)

^aoutil avec utilisation actuellement du comportement

^boutil qui nécessitera davantage de contributions comportementales à mesure que la dégradation de l'habitat se poursuivra (selon Beissinger, 1997)

Chapitre 2 : Méthodes actuelles pour étudier le vivant dans son milieu naturel



© Jody Amiet-GreenPeace France

L'étude des animaux dans leur milieu naturel représente un challenge. En effet, l'habitat, la distance parcourue ainsi que le caractère nocturne de certaines espèces, sont autant de barrières physiques qui permettent rarement l'observation directe et en continu de leurs comportements dans la nature. Les avancées technologiques (pièges photo, caméras infrarouges, écholocation, lecteur RFID (Radio Frequency Identification), etc ...) ont permis d'élargir les observations au-delà de notre seul champ de vision, mais ne permettent d'obtenir que des informations ponctuelles, limitées dans l'espace et dans le temps. Pour pallier ces limites physiques et obtenir des suivis des individus en continu, une solution fut de les rendre acteurs en les utilisant comme supports des capteurs d'enregistrement. L'utilisation et le développement de capteurs embarqués a représenté une innovation majeure dans l'étude du vivant conduisant à la création de deux domaines scientifiques : la télémétrie et le bio-logging.

La télémétrie est une branche de la science où des mesures faites « in situ » sont transmises à distance. De manière plus appliquée, la bio-télémétrie regroupe un large éventail de techniques qui permettent la transmission de données environnementales, physiologiques, comportementales ou encore de position, à distance par ondes acoustiques, radio ou satellitaires (Amlaner and Macdonald, 1980; Cooke et al., 2004). Le bio-logging se caractérise par un enregistrement en continu des mesures en stockant ces dernières directement dans la balise (Naito, 2004; Ropert-coudert and Wilson, 2005). A la différence de la bio-télémétrie, le bio-logging nécessite la récupération de la balise.

Pour comprendre le rôle joué par l'utilisation et le développement des capteurs embarqués dans l'étude du comportement animal en milieu naturel, nous nous concentrerons par la suite sur la présentation, non exhaustive, des méthodes référant à la télémétrie, et en particulier à l'identification de la position des animaux, ainsi qu'au bio-logging. Nous évaluerons les connaissances qu'elles ont pu apporter ainsi que leurs limites. L'aspect historique de ces méthodes sera également évoqué, mettant en relief l'importance des avancées technologiques dans leur évolution.

2.1 La 'radiotélémétrie' et le suivi satellitaire

En 1948, dans une volonté de réduire l'impact de l'expérimentateur lors de la mesure du rythme cardiaque du chien, Fuller et Gordon décrivent le premier appareil de mesure adapté à un animal en liberté utilisant la radiocommunication (Fuller and Gordon, 1948). Le principe est le suivant : un transmetteur émet des ondes radios modulées par l'activité physiologique mesurée, captées par une antenne et traduites en signal par un récepteur. Si cette première

utilisation de radiocommunication permettait de transmettre des informations sur la périodicité de mouvements fins, comme le mouvement respiratoire du chien, cette méthode sera par la suite principalement utilisée pour localiser des animaux dans leur milieu naturel, sous le nom de radiotélémétrie (radiotracking en anglais, radiopistage ou radiotélémésure). En 1959, LeMunyan et al. élaborèrent un transmetteur radio pouvant être implanté dans le corps d'une marmotte (LeMunyan et al., 1959). Ce dernier, émettant des ondes VHF ('Very High Frequency') en permanence, pouvait ainsi être détecté par un radar et/ou une antenne, et permettre la localisation de l'animal (méthode de triangulation, Amlaner and Macdonald, 1980) aussi bien sur terre que sous terre ; portée au-dessus du sol estimée à 25 mètres et à 16 mètres sous terre. A partir de là, et avec des distances de portée de plus en plus importantes, il devint possible d'équiper des individus, par des implants sous-cutanés ou via des systèmes de fixation externes, de les localiser via une antenne et de suivre leurs déplacements dans leur milieu au cours du temps. A partir de ces données, le domaine vital et la sélection d'habitat à l'échelle de l'individu ou de la population sont estimés (Aebischer et al., 1993; Cochran and Lord, 1963; White and Garrott, 1990). La radiotélémétrie présente l'avantage de pouvoir être utilisée dans des zones où la canopée est dense (Gillespie, 2001; Priede and Swift, 1992). Elle a pu être adaptée aux mammifères, aux oiseaux et aux reptiles de tailles de plus en plus petites, allant même jusqu'aux insectes, grâce à une miniaturisation croissante des transmetteurs (**Figure 2-1**, Kenward, 2001). Les animaux marins qui viennent respirer à la surface ont également été équipés de radio-transmetteur. Ce dernier était placé au niveau de la dorsale et suivi par bateau (Martin et al., 1971). Pour les animaux qui ne remontent pas à la surface, la télémétrie acoustique sera privilégiée (Donaldson et al., 2014). Ainsi, la radiotélémétrie permet de localiser à distance des animaux dans leur milieu naturel en s'affranchissant des contraintes physiques que représente l'observation visuelle. Elle nécessite néanmoins un suivi continu sur le terrain où une antenne doit être déployée afin de capter les ondes émises. L'émission de ces dernières peuvent s'étendre de 0,1 à 100 km en fonction du milieu et du transmetteur et nécessite généralement l'utilisation de véhicules (voitures, bateaux, ou même avions) pour suivre les animaux équipés. Les études utilisant la radiotélémétrie restent donc limitées pour des suivis long-terme et sur de grandes distances. La conquête de l'espace et le développement d'instruments de télécommunication et de localisation embarqués sur des satellites contribuèrent à contourner ces limites.

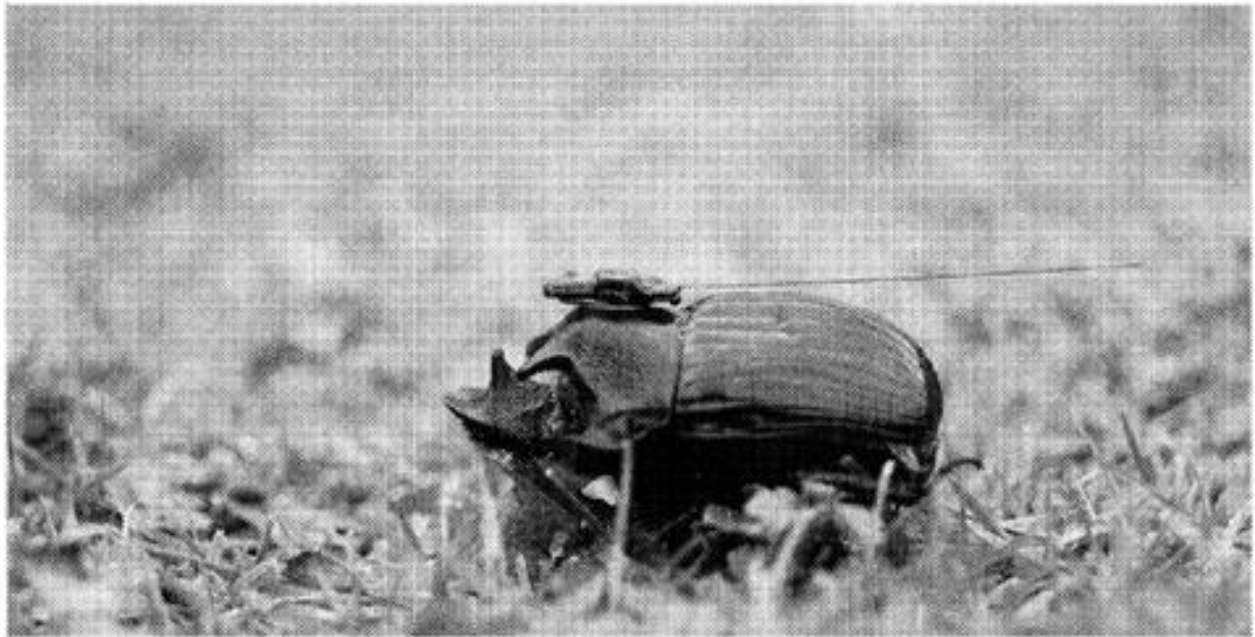


Figure 2-1 : Exemple d'un déploiement de radio transmetteur sur un insecte large, le scarabée rhinocéros européen (*Oryctes nasicornis*). Photo issue du livre 'A Manual for Wildlife Radio Tagging' (Kenward, 2001).

Le premier suivi satellitaire d'un animal dans son milieu naturel a été effectué en 1969 sur une Wapiti femelle (*Cervus canadensis*), basé sur 'Interrogation Recording Location System' (IRLS) et les satellites météorologiques Nimbus (Craighead et al., 1972). Différentes mesures (température corporelle de surface, température ambiante, intensité lumineuse et état de la batterie) ont ainsi pu être transmises par satellite et la localisation de l'animal estimée. L'animal a été suivi sur une période de 30 jours et l'imposante balise déployée pesait alors 11,3 kg, équipée de panneaux solaires (**Figure 2-2**).



Figure 2-2 : Collier IRLS avec panneaux solaire déployé sur une Wapiti femelle en 1970 (Craighead et al., 1972).

Dès lors, les enjeux de conservation que représente cette avancée technologique émergent avec une volonté d'étudier les espèces menacées d'extinction pour lesquelles les suivis par radiotélémétrie sont impossibles (Buechner et al., 1971). En 1978, le système Argos fut créé par le Centre National d'Etudes Spatiales (CNES, France), le 'National Aeronautics and Space Administration' (NASA, USA) et le 'National Oceanic and Atmospheric Administration' (NOAA, USA), reposant sur des satellites équipés de récepteurs radio qui transmettent les informations reçues des balises à des stations de réception au sol (**Figure 2-3**). Il deviendra le système de référence pour le suivi satellitaire d'animaux. Dans un premier temps, la masse importante des balises (5kg) permettra d'étudier uniquement les animaux de grande taille, comme les ours, les loups, les élans ou encore les bisons (voir rapport d'Harris et al., 1990). Pour les espèces marines, les premiers déploiements furent réalisés à l'aide d'un fil attaché à l'animal permettant à la balise de flotter en surface et communiquer avec les satellites (Priede, 1984; Timko and Kolz, 1982). Par la suite, des balises adaptées pour les fortes pressions et programmées pour que la transmission s'active uniquement en surface, seront développées, permettant ainsi de les déployer sur le dos ou sur la nageoire dorsale des animaux marins

effectuant des remontées en surface (Kenward, 2001). Les premiers oiseaux furent équipés en 1983 grâce à un travail important de miniaturisation et d'optimisation des batteries, permettant d'alléger la balise à 170 g (Strikwerda et al., 1985). Descendant à 20g puis à 5g, des balises ont pu rapidement être utilisées pour étudier les mouvements de faucons et d'oiseaux de poids proche des 100 g (Bridge et al., 2011; Fuller et al., 1998; Seegar et al., 1996). Aujourd'hui, le site de Collecte Localisation Satellite (CLS), filiale du CNES destinée à la gestion et au traitement des données Argos, recense 4 500 oiseaux, 2 000 mammifères terrestres et 1 800 animaux marins suivis chaque mois par des balises Argos (Argos, 2021).



Figure 2-3 : Schéma explicatif du principe de fonctionnement du système Argos. Cette image est issue du site argos-mission.cnes.fr.

Les suivis satellitaires représentent une avancée technologique importante dans l'étude des animaux dans leur milieu naturel, puisqu'ils permettent de s'affranchir des frontières et de suivre des individus sur l'ensemble de la planète. Ne nécessitant plus une triangulation de terrain approfondie, il devient possible d'étudier des espèces à large répartition. Ainsi les

migrations entières d’oiseaux et d’espèces marines ont pu être enregistrées, mettant en lumière les capacités de déplacement de certaines espèces (Houghton et al., 2008; Vissing et al., 2020). Ces découvertes ouvrent le champ des possibles à de nouvelles questions sur la physiologie et les adaptations évolutives des individus à l’origine de telles prouesses. Outil précieux dans l’élaboration de plans de conservation, le suivi satellitaire permet d’identifier les zones clés à protéger pour l’espèce étudiée et les menaces liées aux activités humaines (Louzao et al., 2021; Morreale et al., 1996; Queiroz et al., 2019). En fonction de la connaissance de l’espèce, les comportements peuvent être déduits à partir des types de mouvements obtenus (ligne droite, boucle, chemins sinueux) et les zones d’alimentation, de repos et/ou reproductions identifiées (Harcourt et al., 2019; Jonsen et al., 2005). La transmission de données environnementales par satellite, en plus d’accroître la couverture spatiale et temporelle des systèmes d’observations océanographiques et terrestres (Harcourt et al., 2019), apporte des informations supplémentaires pour comprendre l’influence du milieu sur les déplacements, le comportement ou encore la répartition d’une espèce (Biuw et al., 2007; Chambault et al., 2017; Heerah et al., 2013). Des modèles prédictifs ont pu être réalisés à partir de suivis satellitaires afin de simuler les comportements et la dispersion d’une espèce en fonction des variables environnementales (Jonsen et al., 2019).

Ainsi grâce au suivi satellitaire, l’étude des animaux dans leur milieu naturel n’est plus limitée dans l’espace et des comportements peuvent en être déduits. Néanmoins, le nombre d’informations transmises reste limité par la bande passante établie entre la balise et les satellites. Cette connexion, coûteuse en énergie, est dépendante de la position des satellites, de la programmation intégrée à la balise pour préserver son temps de vie, de la puissance des batteries et de l’accessibilité de l’animal. Par exemple, la connexion balise-satellite pour les animaux marins n’est possible que lorsque ces derniers remontent à la surface, et ce temps de surface doit être suffisamment long pour permettre l’établissement de la connexion. Ainsi, les balises Argos transmettent généralement des données résumées à une fréquence allant de 1 à 10 par jour pour le milieu marin (Baudouin et al., 2015; Chambault et al., 2017). De plus la précision de localisation des balises Argos (allant de 100 m à 50 km, Bridge et al., 2011) ne permet pas une étude fine de l’utilisation de l’habitat. Avec une logistique moins importante que la radiotéléométrie, le suivi satellitaire peut également représenter un coût financier important. Si des comportements peuvent être déduits à partir des données spatiales, ces derniers ne peuvent être identifiés de manière précise, pouvant mener à certains biais dans l’interprétation des résultats. Comme il l’a été suggéré pour les requins : « most satellite tagging studies have only been able to describe the “what” rather than the “why” aspects of shark

behavior and ecology » (Hammerschlag et al., 2011). Ainsi, alors que la localisation Argos ne permet pas toujours d'obtenir le contexte comportemental avec précision, l'émergence du bio-logging contribuera à pallier les limites temporelles du suivi satellitaire via un enregistrement continu des données.

2.2 Le Bio-logging

2.2.1 Emergence du bio-logging

Le mot « Bio-logging » a été utilisé pour la première fois en 2003 dans le cadre du symposium “International symposium Bio-logging science” » à l'Institut national de la recherche polaire à Tokyo (Naito, 2004). Une première définition de la science du bio-logging a été proposée par Boyd et al. en 2004 telle que: “*the investigation of phenomena in or around free-ranging organisms that are beyond the boundary of our visibility or experience*”. Si l'expression bio-logging n'apparaît qu'en 2003, le premier déploiement de bio-loggers a été réalisé en 1963 par Kooyman sur des phoques de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) équipés de capteurs de pression (Kooyman, 1965). Le logger disposait d'une capacité d'enregistrement d'une heure et était constitué d'une sonde à tube de Bourdon et d'un disque en verre teinté pour enregistrer les différentes pressions (**Figure 2-4**). Pour effectuer ce déploiement, le choix de la saison en fonction des caractéristiques de l'environnement et la connaissance des comportements de plongée des phoques de Weddell étaient primordiaux afin d'assurer la récupération des loggers. L'évolution du bio-logger étant principalement dépendante des progrès technologiques, c'est en 1976 qu'une version améliorée du capteur de pression embarqué fut proposée par Kooyman et ses collaborateurs, avec une capacité d'enregistrement de 8 jours. La technologie reposait sur un transducteur de pression et un papier d'enregistrement transféré d'une bobine à l'autre par un moteur électrique (Kooyman et al., 1976). L'appareil mesurait alors 5x17 cm et pesait 650g. Dans les années 80, Naito et ses collaborateurs réussirent à diminuer la taille et le poids du logger tout en augmentant ses capacités d'enregistrement, notamment grâce à l'utilisation d'une aiguille en diamant reliée à un capteur de pression à soufflet capable de tracer des lignes fines sur un papier de moins de dix à douze millimètres d'épaisseur. Avec un logueur mesurant 25x80 mm et pesant 80g dans l'air, ils ont pu étudier les manchots Adélie (*Pygoscelis adeliae*) pendant plus de 20 jours et les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*) pendant plus de 80 jours (Boeuf et al., 1989; Naito et al., 1990, 1989). Entre la fin des années 1980 et le début des années 1990, l'émergence des microprocesseurs permit le développement de bio-loggers électroniques et mit fin à la

conversion des enregistrements analogiques issus des premiers capteurs de pression « mécaniques » en données numériques. Un premier logger numérique a été déployé par l'équipe de Hill en 1986 sur des phoques de Weddell afin de mesurer leur température corporelle, leur vitesse, leur profondeur de plongée et réaliser des prélèvements sanguins en profondeur (Hill, 1986; Hill et al., 1987). Par la suite, les progrès technologiques ont permis une miniaturisation des loggers de plus en plus importante, tout en augmentant leur capacité de stockage ainsi que la possibilité des données mesurées. A partir des années 90, le bio-logging connaît un véritable essor et s'étend à une grande variété d'espèces, de plus en plus petites et aussi bien terrestres que marines (Portugal and White, 2018; Ropert-Coudert et al., 2010).

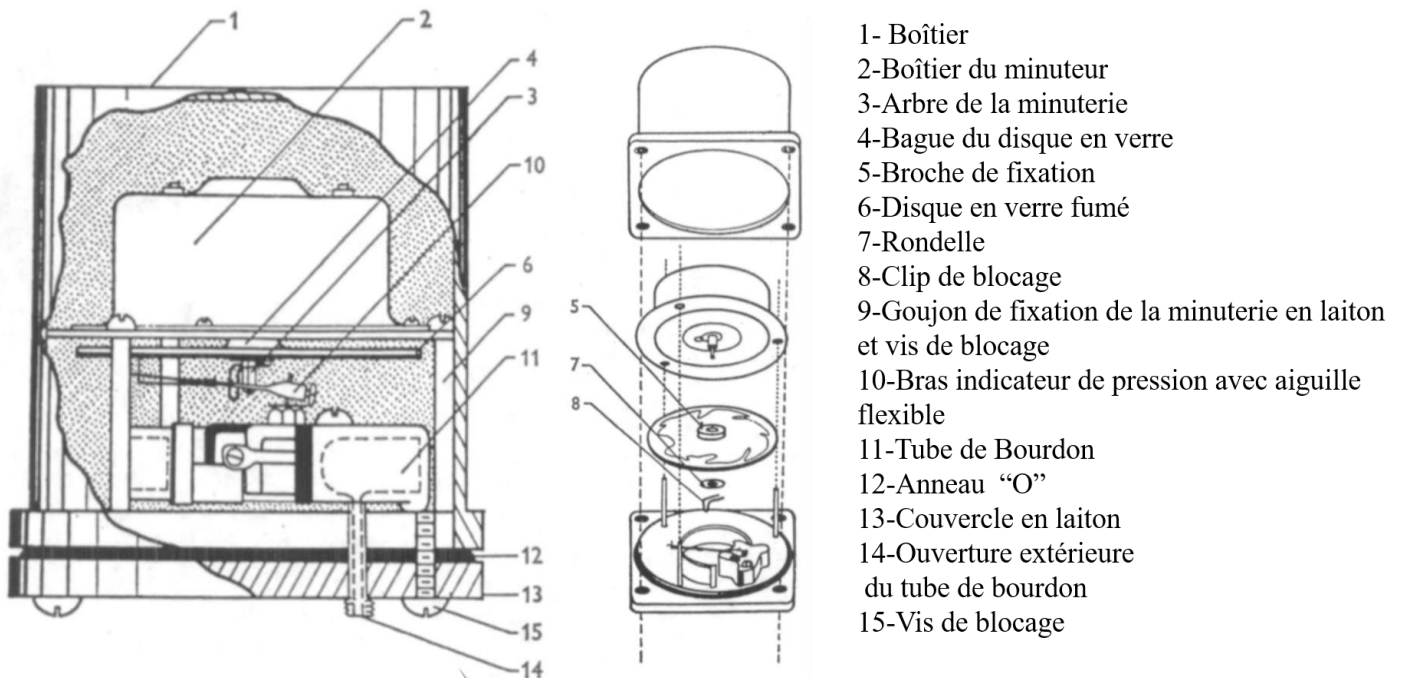


Figure 2-4 Schéma descriptif du premier bio-logger, un capteur de pression, déployé en 1963 sur un phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellii*). Schéma traduit de Kooyman, 1965.

2.3 Du capteur de pression à l'accéléromètre

Le bio-logging est né d'une volonté d'étudier le monde marin (Boyd et al., 2004; Kooyman, 2004). Les premiers loggers déployés, les capteurs de pression (TDR : *time-depth recorder*) ont émergé dans l'objectif d'identifier les performances de plongée des animaux marins dans leur milieu naturel ; profondeurs maximales de plongée, temps d'immersion,

vitesse de descente et de remontée, profondeurs et vitesse de croisière (Kooyman, 1965). Naturellement, les scientifiques se sont en premier lieu tournés vers des animaux de taille importante, pour supporter le poids du matériel d'étude non négligeable dans ses débuts, et facilement accessibles pour permettre la récupération des loggers (Ropert-Coudert et al., 2010). De plus, la précision des premiers appareils ne dépassait pas les 2% de la pleine échelle après les 10 premiers mètres de profondeur, les capacités d'apnée importantes de l'espèce étudiée étaient une condition préalable à l'essor des loggers. Ainsi les phoques de Webbels ont été les premiers animaux marins pour lesquels des profils de plongée ont pu être enregistrés (Kooyman et al., 1976). Une première interprétation de ces données a été d'y associer un comportement en fonction des profondeurs enregistrées. Aujourd'hui et grâce aux avancées technologiques, les capteurs de pression sont massivement déployés pour étudier les comportements de plongée d'une grande variété d'animaux marins, moyennant la récupération du logger. Les données enregistrées, généralement couplées à des variables environnementales, apportent des informations supplémentaires aux suivis satellitaires en retraçant de manière précise et continue dans le temps, les déplacements verticaux des individus. Les comportements sont alors généralement déduits de cette utilisation de l'espace. Ainsi, un indice de chasse a pu être développé pour les éléphants de mer (Heerah et al., 2014), et des budgets temps (temps alloués à chaque activités) estimés à partir de ces données pour les oiseaux marins ou encore les pinnipèdes (Guinet et al., 2005; Ropert-Coudert et al., 2004; Tremblay et al., 2005). Néanmoins, si les données de pression permettent une identification à distance des comportements, cette utilisation reste limitée au milieu marin et aux espèces avec des caractéristiques comportementales très spécifiques reflétées par les données de pression. De plus, des études couplant caméras embarquées et TDR ont montré que les données de pression ne sont pas assez précises pour estimer le comportement de certaines espèces marines et doivent être utilisées avec prudence dans le calcul des budgets temps (Linnebjerg et al., 2014; Seminoff et al., 2006). Le développement et l'utilisation des accéléromètres va permettre d'aller plus loin dans l'étude des comportements en milieu naturel en mesurant spécifiquement le mouvement du corps de l'animal équipé.

2.4 L'accéléromètre en écologie comportementale

Un accéléromètre, utilisé en écologie comportementale, est un capteur piézoélectrique à ressort (**Figure 2-5**, Brown et al., 2013). De manière simplifiée, cela correspond à une masse posée sur un élément piézoélectrique, soit un corps capable de se polariser électriquement suite

à une contrainte mécanique. Ce dernier va alors délivrer une charge électrique proportionnelle à la contrainte mécanique exercée par la masse. La tension est ensuite convertie en une valeur numérique. Ainsi, le capteur est déformé à la fois par l'accélération dite statique, liée à la force gravitationnelle et donc à la posture du corps, et par l'accélération inertielle (appelée aussi dynamique) due au mouvement. En général, un accéléromètre est composé en lui-même de trois accéléromètres placés de manière orthogonale afin de représenter la posture et les mouvements en trois dimensions (**Figure 2-5**). Comme la plupart des comportements sont définis par des mouvements et/ou des schémas posturaux, il devient possible de les déduire à partir des données accélérométriques.

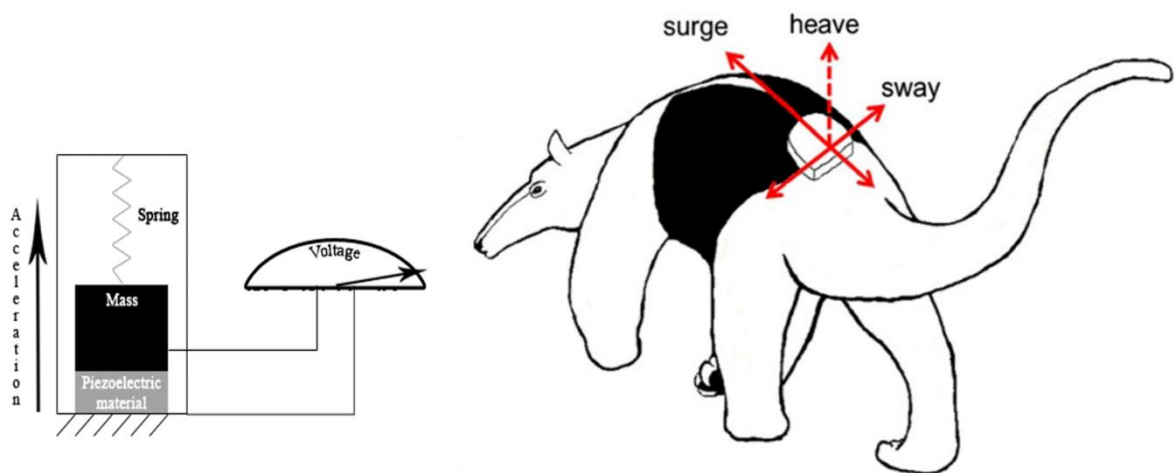


Figure 2-5 : Représentation simplifiée d'un accéléromètre piézo-électrique ainsi que la disposition de trois accéléromètres placés de manière orthogonale sur un mammifère terrestre, le Tamandua du Mexique (*Tamandua mexicana*). Image issue de Brown et al., 2013.

Les accéléromètres embarqués ont en premier lieu été utilisés dans l'étude biomécanique du mouvement chez l'humain (Cavagna et al., 1961; Morris, 1973; Saunders et al., 1953). Aujourd'hui encore, l'étude des activités et de la dépense énergétique de l'Homme via l'accéléromètre est très plébiscitée à des fins scientifiques, médicales et industrielles (l'épidémiologie de l'activité physique, la détection des chutes chez les personnes âgées, les applications des montres intelligentes, etc., Debache et al., 2020, **Annexe 1**). Pour le monde animal, le premier accéléromètre fut déployé afin d'étudier les mouvements du poisson tassergal (*Pomotamus saltatrix*, DuBois et al., 1976). Le logger était alors placé dans l'estomac du poisson et un câble permettait d'enregistrer les données. L'expérience était réalisée en conditions contrôlées dans un tunnel d'eau. Par la suite, l'arrivée des MEMS (*MicroElectroMechanical Systems*; microsystème fabriqué à partir de matériaux semi-

conducteurs) sur le marché et des airbags dans les voitures (reposant sur des MEMS) a conduit au développement d'accéléromètres, relativement bon marché, à très basse consommation d'énergie (Awais et al., 2015; Sellers and Crompton, 2004). Ces derniers ont ainsi été rapidement adoptés pour étudier les animaux dans leur milieu naturel, sous forme de capteur embarqué. Les premières publications relatant l'utilisation d'accéléromètre, sans câble, sur des animaux, datent de 1998. Des moutons (*Ovis sp.*), des mouflons (*Ovis ammon musimon*), des chevaux de Przewalski (*Equus caballus przewalskii*) et des lémurs mongos (*Eulemur mongoz*) ont été équipés d'accéléromètre, parallèlement à d'autres méthodes d'observation, afin de vérifier la précision de l'accéléromètre dans l'estimation des comportements (Scheibe et al., 1998; Sellers et al., 1998). La transmission d'information était réalisée dans un premier temps par télémesure. La première utilisation en milieu naturel, avec des données stockées dans la balise, fut réalisée par Yoda et ses collaborateurs en 1999 sur des manchots Adéliques (*Pygoscelis adeliae*, Yoda et al., 1999). Ils ont étudié les comportements de 'marsouinage' grâce à des accéléromètres couplés à des PDT (capteur de vitesse, profondeur et température). L'accéléromètre connaîtra un véritable essor à partir de 2008 et sera majoritairement utilisé pour étudier des mammifères terrestres domestiques ou en captivité entre 1998 et 2012 (**Figure 2-6**, Brown et al., 2013). Ces hautes capacités de stockage, ajoutées à la performance des batteries, permettent ainsi des enregistrements haute résolution, de 3 Hz à 2000 Hz, sur des périodes s'étendant de plusieurs jours à plusieurs mois, pour un poids inférieur à 1g (Brown et al., 2013; Holland et al., 2009).

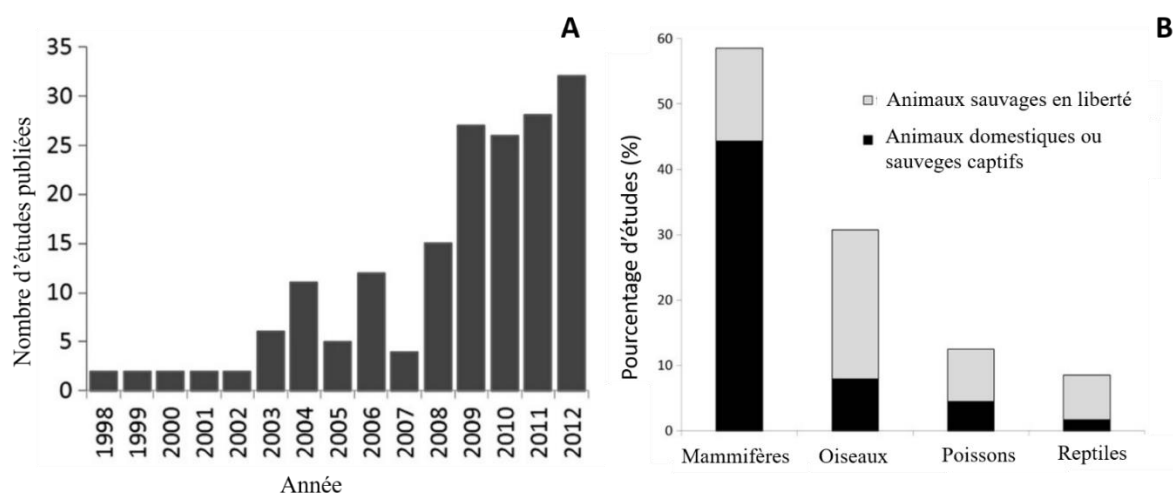


Figure 2-6 : Nombre d'articles publiés utilisant des accéléromètres afin d'étudier le comportement animal entre 1998 et 2012 (A) et représenté en fonction des taxons (B). Les graphiques sont issus de Brown et al., 2013.

La principale utilisation de l'accéléromètre concerne ainsi l'étude des mouvements et de la position du corps de l'animal afin d'en déduire le comportement. Une connaissance de la mécanique du mouvement et/ou une validation du signal accélérométrique est nécessaire (section 2.3) afin d'interpréter les données et identifier le bon comportement. L'identification permet par la suite de calculer les budgets temps (temps alloués à différentes activités) d'espèces dans leur milieu naturel. Ce budget temps peut être confronté à différents paramètres (spatiales, environnementales, physiologiques) et nous pouvons ainsi comprendre le contexte écologique plus large des comportements déterminés par l'accéléromètre. Une seconde approche de l'accélérométrie est son utilisation comme indicateur de la dépense énergétique. Rory Wilson, Lewis Halsey et leurs collaborateurs ont établi des corrélations entre l'accélération et l'oxygène consommé pour plusieurs espèces marines et terrestres (Halsey et al., 2008; L. G. Halsey et al., 2011, 2009; Wilson et al., 2006). Ainsi à partir d'une relation estimée et validée en conditions contrôlées, il est possible par la suite d'estimer la dépense énergétique d'animaux évoluant dans leur milieu naturel et ce sur une période importante (Enstipp et al., 2011; Hindle et al., 2010; Wilson et al., 2010). La détermination de la dépense énergétique constitue une mesure de l'effort fourni par les animaux pour survivre, s'alimenter ou encore se reproduire, qui peut varier en fonction des circonstances environnementales. Cette méthode ne nécessite pas l'identification des comportements mais repose sur une relation spécifique pour chaque espèce et dépendante de nombreux facteurs. La limite soulevée par cet indicateur est sa faible représentativité des comportements immobiles qui sont coûteux en énergie (thermorégulation, gestation, etc... ,Wilson et al., 2020). Enfin l'accéléromètre peut aussi être utilisé pour reconstruire avec précision des trajectoires. Cette méthode, dite de repérage à l'aveugle ('dead-reckoning'), nécessite de connaître la vitesse, la direction (mesurée par un magnétomètre) et les déplacements verticaux (altitudes/profondeurs mesurées par un capteur de pression) afin de déduire les nouvelles positions à partir d'un point de départ (Bidder et al., 2015; Wilson et al., 2008). Généralement utilisée en supplément d'un GPS, elle permet de recréer la trajectoire exacte en 3D entre des positions GPS successives recueillies à intervalles rapprochés. Cette reconstruction de la trajectoire, qui peut être ajoutée à l'identification du comportement, permet d'identifier de manière précise l'utilisation du milieu par l'animal.

Ainsi, le déploiement d'un accéléromètre triaxial permet d'obtenir à distance des indications sur la position du corps et les mouvements associés, et ce de façon continue. Il devient donc le capteur le plus adapté et utilisé pour identifier à distance les comportements d'animaux dans leur milieu naturel. Cependant, la très haute résolution de ces données et la multiplicité des capteurs utilisés constituent les nouveaux défis de l'écologie comportementale.

Les fichiers très volumineux générés par les bio-loggers, représentant des milliards de lignes, dépassent généralement les capacités de traitement des tableurs et des programmes statistiques de base et nécessitent l'adaptation et/ou le développement de nouvelles méthodes pour permettre leurs visualisation, interprétation et analyse.

2.5 Identification automatique des comportements

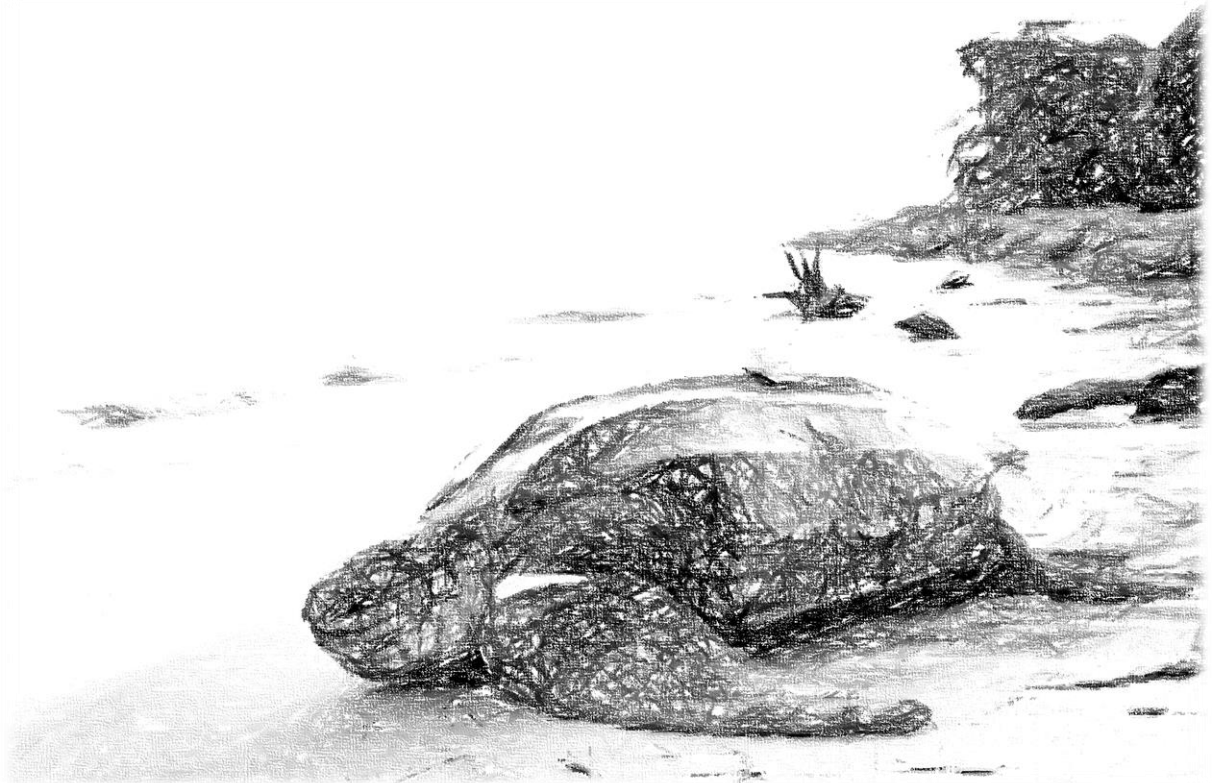
L'analyse du signal accélérométrique nécessite en premier lieu sa visualisation. Cette étape requiert l'utilisation de programmes spécialisés due à la longueur des enregistrements et la lourdeur des fichiers. Il est possible de trouver des programmes en libre accès (Resheff et al., 2014) mais une grande majorité reste payante ou exclusivement pour des utilisations en interne dans les laboratoires, chacun développant ainsi son propre outil de visualisation. Par la suite, à partir de la visualisation des signaux, une première analyse visuelle peut être effectuée.

Une des premières difficultés de l'étude des comportements à partir d'accéléromètre réside dans l'interprétation des signaux obtenus. En effet, une maîtrise des principes de l'accélérométrie et une bonne connaissance des mouvements impliqués dans un comportement peuvent permettre d'identifier intuitivement des comportements à partir des signaux accélérométriques (comme le repos, la nage ou le vol). Néanmoins, des signaux complexes associés à des comportements fins sont généralement plus difficiles à identifier et limitent l'exploitation des données. Une validation des signaux est donc nécessaire afin d'associer à chaque signal accélérométrique un comportement précis. Cette étape repose sur une observation visuelle des comportements en parallèle d'un déploiement d'accéléromètre. Cette étape peut être réalisée en captivité (Graf et al., 2015; Lewis G. Halsey et al., 2009; Yoda et al., 1999) ou nécessiter l'utilisation de caméras embarquées (Davis et al., 2004; Watanabe and Takahashi, 2013). Enfin, pour surmonter les difficultés liées à l'observation d'animaux sauvages insaisissables, il a été suggéré d'utiliser des congénères en captivité pour identifier les comportements des animaux (Dickinson et al., 2021; Rast et al., 2020). Ainsi, lorsque des individus captifs ne sont pas disponibles pour la validation des signaux, des homologues domestiques ont pu être utilisés comme indicateur (Campbell et al., 2013; Pagano et al., 2017). Ainsi la validation des signaux est une étape précieuse dans l'interprétation des séquences enregistrées. Néanmoins, sa réalisation requiert des moyens importants (animaux disponibles en captivité ou capturés, matériels de pointe, partenariat avec centre d'élevage ou de soin, zoo, etc.) et peut s'avérer difficile à mettre en place. Toutes les études n'incluent donc pas de

validation des signaux accélérométriques et différentes méthodes d'analyse se sont développées pour pallier ces difficultés.

La visualisation et la validation des signaux accélérométriques sont importantes pour une pleine exploitation des données. Par la suite, une analyse exclusivement visuelle peut être réalisée reposant sur l'interprétation des signaux et/ou une validation en amont. Néanmoins, en fonction du nombre de comportements exprimés et de la durée de l'enregistrement, cette méthode, très chronophage, devient difficilement applicable sur les déploiements longue durée. L'automatisation du traitement est rapidement devenue un enjeu majeur en accélérométrie afin de faciliter l'analyse de ces données très volumineuses et étendues dans le temps. Nous pouvons distinguer alors deux grandes catégories de méthodes d'analyses automatiques ; les algorithmes d'apprentissage non supervisé et les algorithmes d'apprentissage supervisé. Comme le nom l'indique, les algorithmes d'apprentissage non supervisé prennent en entrée des données non labélisées et vont être capables de trouver par eux-mêmes des caractéristiques communes entre les différentes séquences accélérométriques pour les regrouper en classes. Un comportement peut être associé à chaque classe par la suite. L'algorithme le plus utilisé en écologie comportementale correspond au K-mean (Chimienti et al., 2016; Jouma'a et al., 2017; Sakamoto et al., 2009, se reporter à l'**Annexe 2** pour plus d'information). A l'inverse, les algorithmes d'apprentissage supervisé reposent sur des données labélisées (notamment grâce à une validation) où une phase d'entraînement va être réalisée en amont afin de former l'algorithme à identifier les caractéristiques discriminantes des séquences accélérométriques. Le RandomForest, qui repose sur un ensemble d'arbres décisionnels est le plus couramment utilisé en écologie (DeSantis et al., 2020; Graf et al., 2015; Nathan et al., 2012; Resheff et al., 2014, se reporter à l'**Annexe 2** pour plus d'information). Les avantages de ces algorithmes sont la facilité de leur mise en œuvre grâce au développement de bibliothèques informatiques gratuites basées sur les langages de programmation R et Python, et qu'ils produisent rapidement de bons résultats sans nécessiter de compétences avancées. Cependant, leur efficacité reste limitée dans l'identification des comportements fins et ils ne prennent pas en compte la dimension temporelle des données.

Chapitre 3 : Des espèces difficiles à étudier : les tortues marines



© Jodie Amiet-GreenPeace France

Dès les années 70, Jacques Cousteau alarmait déjà dans le New York Times sur l'état des océans et sur les pressions anthropiques qui pesaient alors sur la biodiversité (Cousteau, 1971). En 2019, le rapport de l'IPBES affirme que « 66% du milieu marin a été significativement modifié par l'action humaine, 33% des stocks de poissons marins ont été exploités à des niveaux non durables, et près de 33% des récifs coralliens et plus d'un tiers des mammifères marins sont menacés » (IPBES, 2019). Ainsi les océans sont particulièrement menacés par les activités humaines et également par le réchauffement climatique (IPCC, 2021). Alors qu'ils jouent un rôle clef dans la lutte contre le réchauffement climatique (en absorbant 26% des émissions anthropiques de CO₂, Friedlingstein et al., 2020) et dans la perte de la biodiversité (en constituant 90% de l'espace habitable pour le monde vivant avec 240 000 espèces décrites, Ifremer, 2017), leur préservation est essentielle. Cela passe notamment par une meilleure connaissance du milieu et des écosystèmes qui le façonnent. Dans ce contexte, certaines espèces sont particulièrement intéressantes à étudier puisqu'elles reflètent l'état de santé d'un écosystème. C'est le cas des tortues marines qui sillonnent les océans depuis 110 millions d'années. Il existe aujourd'hui 7 espèces de tortues marines : la tortue verte (*Chelonia mydas*), la tortue caouanne (*Carreta caretta*), la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*), la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*), la tortue de Kemp (*Lepidochelys kempii*), la tortue à dos plat (*Natator depressus*) et enfin la tortue luth (*Dermochelys coriacea*). Elles sont toutes aujourd'hui concernées par le déclin de la biodiversité.

3.1 Bio-indicatrices des océans

Les tortues marines reflètent la santé du milieu marin et peuvent être considérées comme bio-indicatrices des océans. Espèces longévives à maturité sexuelle tardive, elles présentent la particularité d'avoir des aires de répartition étendues caractérisées par des migrations longues distances (Miller, 1997). Ainsi, parcourant une grande diversité d'environnement dans le temps, elles sont exposées à de nombreuses menaces d'origine anthropique. De plus, les tortues marines sont ectothermes, à l'exception de la tortue luth, et dotées d'un mode de déterminisme sexuel thermo-dépendant (Mrosovsky et al., 1984). Elles sont donc particulièrement sensibles aux variations thermiques et menacées par le changement climatique. Des changements de comportements, de lieu de ponte mais également des changements démographiques ont pu être observés en conséquence du réchauffement de certaines régions (Hawkes et al., 2009). Ainsi l'état des populations de tortues marines reflète l'importance des pressions anthropiques et

naturelles qui pèsent sur l'ensemble du monde marin et les impacts du réchauffement climatique.

Les tortues marines sont en particulier de bonnes bio-indicatrices de la pollution de l'eau. Positionnées en haut de la chaîne alimentaire, les tortues marines accumulent les contaminants ingérés par les organismes de niveau trophique inférieur. Ainsi, des métaux lourds, d'abord assimilés par le phytoplancton puis incorporés dans la chaîne trophique, sont retrouvés dans les tissus des tortues marines ainsi que dans leurs œufs (Storelli and Marcotrigiano, 2003). Leur présence et leur quantité sont utilisées pour témoigner d'une pollution aux métaux lourds des milieux marins à une plus large échelle (Çelik et al., 2006; Novillo et al., 2017). De plus les tortues marines sont sensibles à la qualité de leur habitat. En témoigne l'épidémie mondiale à laquelle elles font face aujourd'hui: la fibropapillomatose. Cet Herpèsvirus, qui affecte principalement les tortues vertes mais également présentes chez d'autres espèces de tortue marine, se caractérise par des tumeurs cutanées et viscérales. Les observations sur le terrain montrent que la prévalence de la maladie est associée aux zones côtières fortement polluées, aux zones à forte densité humaine, aux ruissellements agricoles et/ou aux algues productrices de biotoxines (Aguirre and Lutz, 2004). Ainsi la présence de cette maladie témoigne d'une qualité dégradée de leur écosystème et les tortues marines deviennent alors d'excellentes sentinelles de la santé de l'écosystème dans ces environnements côtiers. Plus récemment, le nombre élevé de débris plastiques retrouvés dans les estomacs et fèces des tortues marines, particulièrement en Méditerranée, font des tortues marines également des bonnes bio-indicatrices de la pollution plastique (Bonanno and Orlando-Bonaca, 2018; Lynch, 2018). Les tortues caouannes, espèce de tortue marine la plus abondante en mer Méditerranée, ont un régime alimentaire carnivore qui les conduit à ingérer par accident le plastique. Elles sont donc particulièrement touchées par cette pollution et sont donc de potentielles candidates pour devenir un index de la pollution plastique en Méditerranée (Bonanno and Orlando-Bonaca, 2018; Hanke et al., 2013). L'étude de la quantité de plastique retrouvée dans leur estomac a largement participé à la prise de conscience de l'ampleur de la pollution plastique et permis de sensibiliser le grand public.

En effet, les tortues marines sont également considérées comme des espèces 'porte-drapeaux' (Eckert and Hemphill, 2005; Frazier, 2005). Appréciables du grand public, elles sont une des icônes les plus populaires de l'environnement marin. Cette image positive est ainsi utilisée pour sensibiliser sur la dégradation du milieu marin. De même, cette image peut être utilisée auprès des décideurs politiques, pour favoriser la création d'aires marines protégées et le développement économique de certaines régions via le tourisme (Wilson and Tisdell, 2003).

Les tortues marines sont également qualifiées d'espèces parapluies; les aires marines protégées qui correspondent aux domaines vitaux étendus des tortues marines protègent également un grand nombre d'espèces partageant leurs habitats (Eckert and Hemphill, 2005).

Au-delà de ces qualifications, les tortues marines ont avant tout un rôle écologique important dans les écosystèmes marins et côtiers. Avec une aire de répartition importante, les tortues marines favorisent le transfert de nutriments et d'énergie, au sein même de la colonne d'eau mais également entre les différents habitats. Ainsi, les pontes réalisées sur la plage permettent d'enrichir le milieu et sont sources d'énergie pour de nombreuses espèces (prédateurs des nids et des émergences, détritivores, décomposeurs et plantes) (Bouchard and Bjorndal, 2000). Elles sont également des hôtes pour des parasites et pathogènes et des transporteurs pour les plantes (Bjorndal and Jackson, 2003; Riaux-Gobin et al., 2021). Ainsi, plus de 100 espèces d'animaux et 37 sortes d'algues vivent sur le dos des tortues caouannes (Spotila, 2004). Les tortues marines ont aussi une place centrale dans la chaîne alimentaire due à la diversité de leurs proies et au rôle régulateur qu'elles peuvent jouer (Bjorndal and Jackson, 2003; Sommer et al., 2002). De même que les tortues vertes, herbivores, structurent et maintiennent le bon fonctionnement des herbiers (Christianen et al., 2018, 2012; Moran and Bjorndal, 2005), les tortues imbriquées, consommatrices d'éponges marines, ont un rôle clef dans le maintien des récifs coralliens (León and Bjorndal, 2002).

Ainsi, dans ce contexte de changement climatique et de déclin de la biodiversité, l'étude des tortues marines révèle l'état de santé de nos océans tout en améliorant nos compréhensions sur les écosystèmes marins et les interactions qui les façonnent. Il est d'autant plus important d'étudier ces espèces que les tortues marines connaissent aujourd'hui un déclin important qui menace leur devenir.

3.2 Etat des populations

Parmi les 7 espèces de tortues marines, 6 d'entre elles sont inscrites sur la liste rouge des espèces menacées élaborée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN, 2020). Les tendances des populations de tortues marines restent un paramètre difficile à estimer à cause de leur aire de répartition importante et de l'impossibilité de les suivre sur l'ensemble de leur cycle. La taille de la population des tortues marines est donc principalement estimée à partir du nombre moyen de femelles nichant par an (Seminoff, 2004). Or les femelles nichant ne représentent qu'une petite proportion des populations de tortues marines dont le nombre dépend de nombreux paramètres démographiques encore difficiles à estimer : l'âge de

maturité sexuelle, durée des générations, fréquence de reproduction, sexe ratios à l'éclosion, les taux de survie à travers les différentes étapes du cycle de vie, etc. (Broderick and Patricio, 2019; Seminoff and Shanker, 2008) De plus, ces paramètres présentent une variabilité entre les populations contribuant à l'incertitude des estimations globales de l'abondance et des tendances des populations. Egalement, en raison d'un âge de maturité tardif chez les tortues marines (estimé entre 17-50 ans chez les tortues vertes par exemple, Piacenza et al., 2019), la mortalité juvénile impact (négativement ou positivement) le nombre de femelles nichant avec un décalage temporel important qui peut rendre difficile l'évaluation de l'état de la population (Piacenza et al., 2019).

Ainsi les tortues imbriquées, classées « En danger critique », représentent aujourd'hui moins de 10% de la population présente il y a une centaine d'années (Spotila, 2004). L'analyse des suivis des populations de tortues imbriquées a révélé un déclin de 84 à 87% du nombre de femelles matures nichant annuellement au cours des 3 dernières générations (Mortimer et al., 2008). Proches de l'extinction, le nombre de tortues de Kemp femelles s'élevait à 300 en 1980 dans le golfe du Mexique, unique lieu de ponte de cette espèce (Spotila, 2004). Un travail de conservation a permis de rétablir la population qui compte actuellement plus de 22 000 individus matures en 2019 (Wibbels and Bevan, 2019). Aujourd'hui l'espèce est toujours considérée « En danger critique » par la liste rouge de l'UICN. La population de tortues vertes a diminué de 50% dans l'Atlantique et l'Océan Indien et un déclin supérieur à 80% a été noté en mer Méditerranée et dans l'Océan Pacifique (Seminoff, 2004). Les tortues vertes sont considérées comme espèces « En danger » tout comme les tortues caouannes. Les tortues luths, classées « Vulnérables », ont vu leur nombre de femelles reproductrices passer de 90 000 en 1980 à moins de 5000 en 2004 dans l'Océan Pacifique (Spotila, 2004). La sous-population du sud-ouest de l'Océan Indien est ainsi classée « en danger critique » (Wallace et al., 2013b). En Guyane Française, alors que la Réserve Naturelle de l'Amana abritait une des plus importantes populations de tortues luths de la planète (40% de la population mondiale dans les années 90), le nombre de pontes par saison est passé de 50 000 pontes dans les années 90 à moins de 200 pontes en 2019 (Chevallier et al., 2020). La sous-population de l'Océan Atlantique Nord-Ouest de tortues luths a récemment été reclassée « En danger » (The Northwest Atlantic Leatherback Working Group, 2019).

De manière générale, l'UICN estime que les populations globales des 7 espèces sont en diminution, à l'exception de la tortue à dos plat où les données ne sont pas suffisantes pour établir une estimation. La majorité des menaces qui pèsent actuellement sur les tortues marines sont d'origines anthropiques.

3.3 Identification des menaces

L'homme cohabite avec les tortues marines depuis des milliers d'années. Des recherches archéologiques ont révélé que des peuples du Golfe Persique utilisaient déjà les tortues marines comme source de nourriture il y a 7 000 ans (Frazier, 2003). Le commerce de tortues marines s'est rapidement établi dans la société et des échanges d'écailles s'opéraient déjà il y a 2000 ans dans les ports méditerranéens, africains ou encore indiens. La tortue marine est chassée depuis longtemps pour sa viande, sa peau, sa carapace et sa graisse. Capturées facilement sur la plage lors de la saison des pontes, les tortues sont ensuite acheminées dans des ports et aéroports pour alimenter un commerce mondial. Les œufs sont aussi très convoités, entraînant des pillages des nids la nuit lors de la ponte. La consommation des tortues marines a causé une chute importante des populations (Calcagno, 2017). Plusieurs dizaine d'années sont nécessaires aux tortues marines pour atteindre la maturité sexuelle, ainsi le prélèvement d'un grand nombre de tortues reproductrices limite la régénération de la population (Spotila, 2004). Aujourd'hui la consommation de tortues marines est interdite dans de nombreux pays, néanmoins elle reste autorisée dans certaines régions et des marchés parallèles illégaux d'œufs et de viande menacent encore le devenir des populations.

En mer, les tortues marines sont victimes des activités humaines, notamment la pêche où les prises accidentelles sont courantes. Il est estimé que 50 000 tortues caouannes et 5 000 tortues de Kemp meurent chaque année dans les eaux américaines à cause de la pêche des crevettes au chalut (Spotila, 2004). Les filets qui restent en profondeur une heure ou plus, capturent les tortues fréquentant les mêmes eaux que ces crustacés et les empêchent de remonter à la surface. Dans le Pacifique, au cours de l'année 2000, 20 000 tortues luths auraient été capturées accidentellement par des palangriers (Lewison et al., 2004). Ces derniers utilisent des longues lignes de fil de pêche sur lesquelles sont fixés des hameçons, appelées palangre. Les filets maillants, filets flottants avec un maillage adapté à l'espèce de poisson recherchée, ne sont pas en reste et sont probablement la deuxième cause de captures accidentelles mortelles des tortues marines (Spotila, 2004). De nombreuses tortues marines sont également blessées ou tuées chaque années par des hélices de bateaux à moteur ; par exemple, entre 1986 et 2014, plus de 10 000 tortues de mer échouées ont été blessées par des navires en Floride (Fuentes et al., 2021). Si les activités humaines en mer impactent directement les tortues marines, les activités sur terre représentent également une menace via la pollution qu'elles génèrent. Ainsi les rejets

en mer de divers déchets, de résidus de pesticides et de métaux lourds touchent directement les tortues marines, qui sont particulièrement sensibles aux agressions biologiques et chimiques (Lutcavage et al., 1997) et indirectement via l'ingestion de proies contaminées. Cette pollution pourrait être à l'origine d'une immunosuppression chez les tortues marines et favoriser ainsi l'apparition de maladie comme la fibropapillomatose décrite plus haut (Calcagno, 2017).

La destruction des habitats joue aussi un rôle majeur dans le déclin des populations des tortues marines. L'urbanisation des littoraux et le développement des activités humaines ont conduit à la destruction de certains sites de ponte de tortues marines ou à un dérangement local. Alors que les véhicules et la présence humaine sont source de stress pour les femelles lors de la ponte, le bruit et la lumière générés par les activités humaines à proximité des sites de ponte peuvent désorienter les émergences qui n'arrivent plus à retrouver la mer (Spotila, 2004).

Malgré le statut d'espèce protégée dans certains pays et les nombreux plans de conservation mis en place pour sauvegarder les tortues marines, qui ont donné des résultats très positifs dans certaines régions, de nombreuses menaces pèsent toujours sur les populations. L'étude de leurs comportements et de l'utilisation de leurs habitats est dès lors important pour comprendre leur fonctionnement, identifier ces menaces et élaborer des mesures de protection adaptées pour chaque population. Néanmoins, cette étude peut s'avérer difficile en raison du cycle de vie complexe qui caractérise les tortues marines.

3.4 Un cycle de vie complexe

Le cycle de vie des tortues marines est considéré complexe car il comprend une multitude d'habitats. Il est caractérisé par des changements ontogénétiques abrupts dans le comportement et l'habitat (Figgener et al., 2019). Ainsi au cours des différents stades de vie (émergence, juvénile, subadulte et adulte, définis en fonction de la taille), les tortues marines évoluent entre les milieux néritique et océanique et adaptent ainsi leur régime alimentaire (**Figure 3-1**). Alors que les mâles restent exclusivement en mer, les femelles sont amenées à revenir sur terre afin d'y pondre leurs œufs, perpétuant le cycle de vie (**Figure 3-1**).

La maturité sexuelle est estimée entre 7 et 28 ans pour les tortues luths, et cette extrême plasticité de l'âge de la maturité sexuelle a également été démontrée chez les tortues vertes et caouannes (Chevallier et al., 2020; Tucek et al., 2014). Une migration est alors entreprise par la femelle pour atteindre le site de ponte, correspondant généralement à la plage où elle est née (Awise and Bowen, 1994). Les tortues marines peuvent ainsi parcourir plusieurs milliers de

kilomètres depuis leur site d'alimentation (Chambault et al., 2015; Reina et al., 2005). Des suivis satellitaires ont enregistré des distances de migration de tortues luths allant de 5000 km à 13000 km (Chambault et al., 2017; Dodge et al., 2014; Hays et al., 2004) Cette migration postnuptiale entreprise par les tortues reproductrices a lieu tous les 1 à 5 ans en fonction des espèces (Miller, 1997).

L'accouplement en mer avec les mâles à proximité des sites de ponte abouti à la formation interne d'œufs que la femelle déposera deux mois plus tard dans le sable. L'oviposition est le seul moment où la tortue retourne sur terre moyennant de grands efforts pour creuser le trou où elle déposera les œufs. L'incubation durera entre 42 et 91 jours en fonction de la température (Miller, 1997). Une fois la ponte réalisée, la femelle retournera dans l'eau pour permettre la maturation de nouveaux œufs avant de renouveler le processus. La saison de reproduction se caractérise par deux à sept pontes selon l'espèce, qui ont lieu à des dizaines de jours d'intervalle selon l'espèce, appelés intra-pontes. Les tortues marines pondent ainsi plusieurs nids de 50 à 130 œufs, par saison de reproduction, selon l'espèce (Miller et al., 2003).

La température du sable va déterminer la rapidité de développement des embryons, ainsi que le sexe ratio des juvéniles. Les températures basses entraîneront le développement de mâles alors que les températures plus élevées donneront des femelles, la température pivot étant entre 28°C et 30°C pour les espèces pour lesquelles il existe des données avec une variabilité entre les espèces et entre les populations d'une même espèce (Ackerman, 1997; Standora and Spotila, 1985). Après un effort de 48h pour émerger du sable (sortie de la « cheminée »), les émergences rejoignent l'océan (Spotila, 2004).

Il existe très peu d'informations sur les juvéniles entre le moment où ils accèdent à la mer et leurs arrivées sur les zones de développement, période appelée les années perdues (« the lost years »). Ainsi après avoir grandi pendant plusieurs années en plein océan, ils rejoignent les zones de développement, en milieu néritique, afin de poursuivre leur croissance jusqu'à la maturité sexuelle. La tortue luth est la seule espèce de tortue marine à réaliser cette phase de croissance en milieu océanique. Une fois la maturité sexuelle atteinte, les individus rejoindront les zones d'alimentation et/ou de reproduction des adultes (Chambault et al., 2018; Siegwalt et al., 2020).

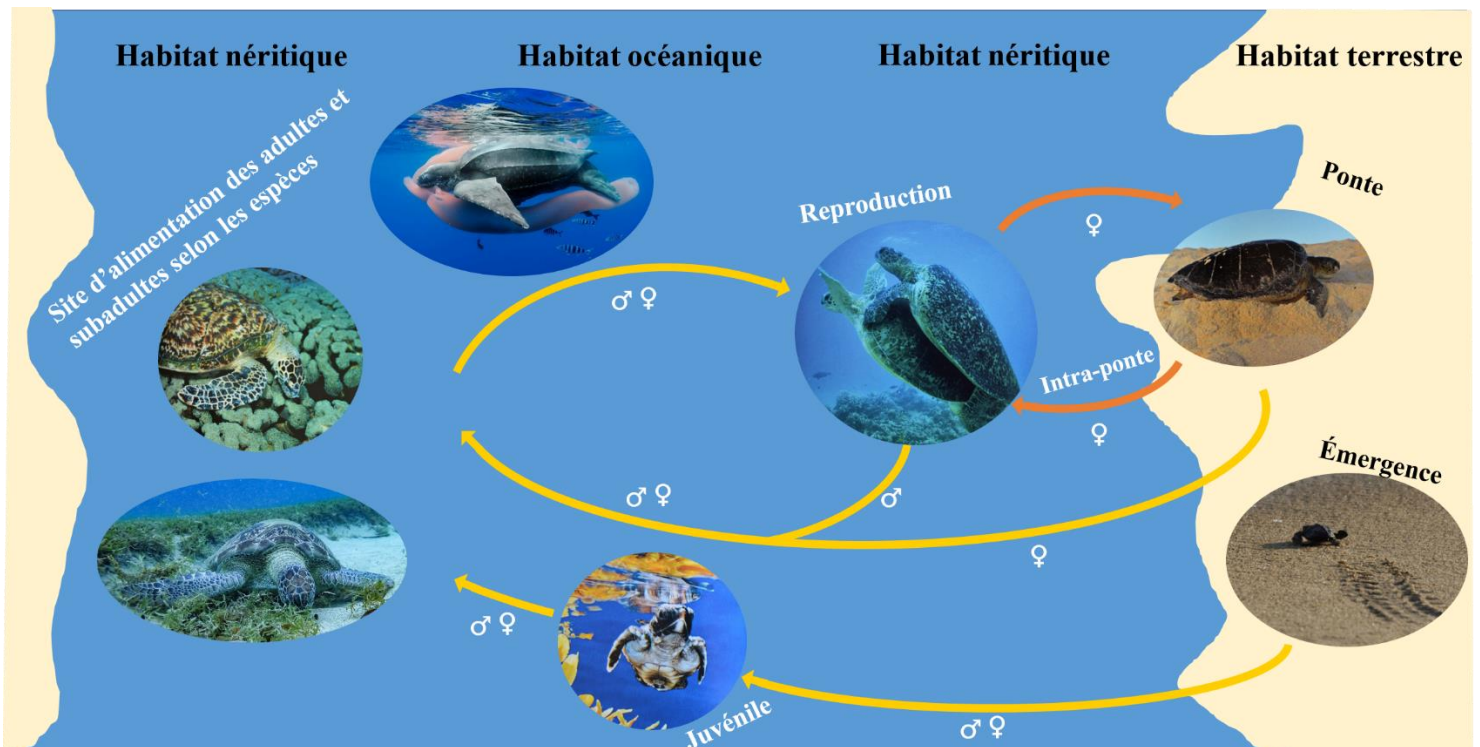


Figure 3-1 : Cycle de vie des tortues marines représentant les différents habitats utilisés par les tortues marines. Modifié d'après Bjorndal et al., 2010; Calcagno, 2017. Les images sont tirées de livres (Calcagno, 2017; Spotila, 2004) ou personnelles.

Les milieux parcourus et le cycle de vie des tortues marines rendent leur suivi difficile limitant nos connaissances sur ces espèces en voie de disparition. L'utilisation des balises Argos a représenté une révolution majeure dans l'étude des tortues marines. En communiquant, via les satellites, la position des individus équipés, les migrations, dont certaines de plusieurs milliers de kilomètres, ont pu être identifiées de manière précise et l'étendue des habitats utilisés estimée. Le déploiement de bio-loggers a ensuite été entrepris afin d'accéder aux comportements des tortues marines avec un objectif commun d'améliorer notre compréhension de l'espèce.

3.5 Le bio-logging chez les tortues marines

3.5.1 Le capteur de pression

En 1984, le capteur de pression (TDR : *time-depth recorder*) fut le premier bio-logueur à être déployé sur des tortues marines (Eckert et al., 1986). Trois tortues luths ont été équipées de la sonde de Bourbon en intra-ponte grâce à l'adaptation d'un harnais constitué de sangles en coton et de cordes élastiques. Avec deux tortues retrouvées sur trois, ceci a permis de tracer les

premiers profils de plongée de tortue luth et d'identifier les profondeurs moyennes par jour et par nuit. Le même dispositif sera déployé par la suite sur 6 tortues luths en 1985 par Eckert et ses collaborateurs afin de consolider ces résultats (Eckert et al., 1989). Dans cette étude, un individu dépassera la portée maximale en profondeur du TDR (315 m) et effectuera deux plongées estimées à plus de 1000m de profondeur. L'utilisation de TDR digital pour l'étude du comportement de plongée des tortues marines connaîtra par la suite un essor important à partir des années 2000 (**Figure 3-2**). L'utilisation du TDR nécessitant sa récupération, la période d'intra-ponte mobilisera la majorité des études utilisant des bio-loggers.

Une avancée majeure concernant l'évolution du capteur de pression fut son implémentation dans des balises Argos ; Satellite Relay Data Logger (SRDL). Sa première utilisation date de 2003 par Polovina et ses collaborateurs qui ont équipé deux tortues caouannes et deux tortues olivâtres à la suite de captures accidentelles (Polovina et al., 2003). L'envoi d'information nécessite que le signal soit capté par les satellites, procédé qui ne peut se réaliser que lors d'un phénomène de respiration marqué, associé à une bonne disposition des satellites. Le signal enregistré par le TDR est traité dans la balise et des informations résumées sont alors envoyées aux satellites. Par exemple, les SRDL déployés sur des tortues olivâtres par Chambault et ses collaborateurs en Guyane Française en 2013 et 2014 enregistraient la profondeur de plongée (4 points par plongée), la durée de la plongée, le temps passé en profondeur et la durée des intervalles de surface (Philippine Chambault et al., 2016a). Par ce système, ils ont pu recevoir des données résumées à une fréquence moyenne de 5/jour. Cette méthode, qui ne nécessite pas de récupérer la balise après déploiement, permettra des avancées majeures dans l'étude des migrations des tortues marines et sera privilégiée dans les études de leurs comportements de plongée à partir de 2014 (**Figure 3-2**).

Sur les 130 études recensées, l'espèce de tortue la plus étudiée à partir de TDR et SRDL est en 2020, la tortue verte (28%) suivie par les tortues luth (27%) et caouanne (25%). La tortue imbriquée et la tortue olivâtre ne représentent respectivement que 10% et 6% des études impliquant un capteur de pression.

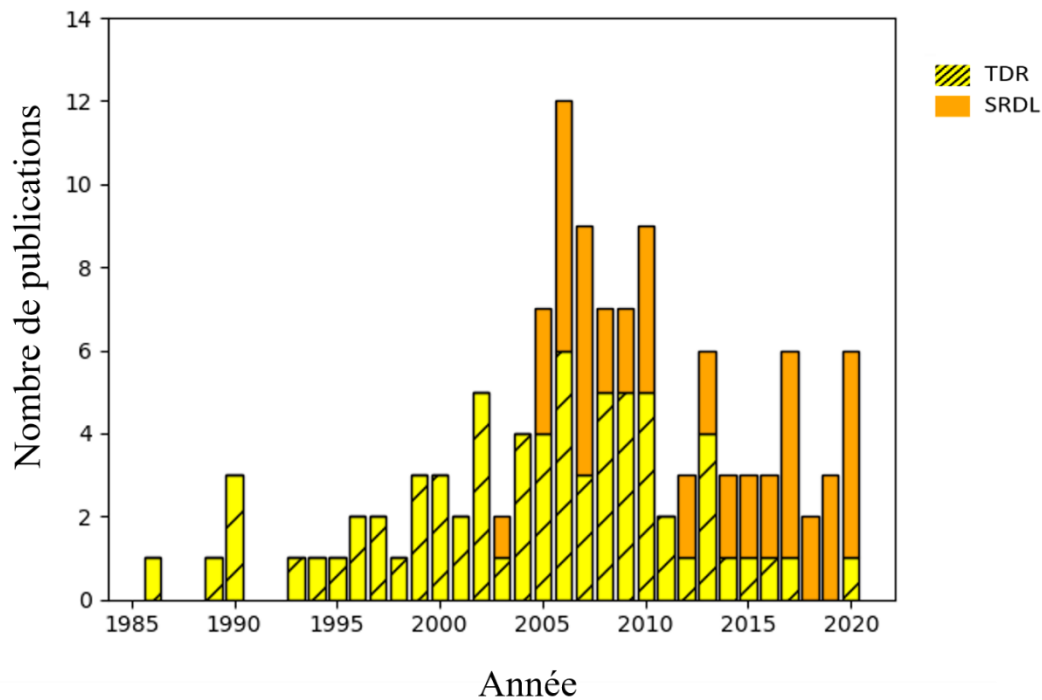


Figure 3-2 : Nombre annuel d'articles utilisant des capteurs de pression implantés dans des balises Argos (Satellite Relay Data Logger, SRDL) et des capteurs de pression sans transmission satellite (Time Depth Recorder, TDR) pour étudier l'activité en mer des tortues marines. Ce graphique a été réalisé à partir d'une synthèse bibliographique réalisée sur Web Of Science (TS=((“div* behavio*”) and (“marine turtle” or “sea turtle”))), suivant la méthodologie décrite par Hochscheid, 2014.

Les profils de plongée étaient alors le seul moyen pour estimer les activités en mer des tortues marines. Ainsi 6 à 8 profils de plongée distincts ont été identifiés, décrits et associés à un comportement selon l'espèce (**Figure 3-3**, Hochscheid, 2014; Houghton et al., 2002). Néanmoins, un certain nombre d'auteurs ont souligné les limites de l'utilisation exclusive du profil de plongée pour identifier les comportements, car l'activité de recherche de nourriture ne peut être distinguée des phases de transit ou de repos (Philippine Chambault et al., 2016a; Hochscheid, 2014). De plus, l'utilisation conjointe de TDR et de vidéo-enregistreurs a révélé que les types de plongée décrits précédemment ne pouvaient être associés à des activités spécifiques telles que le déplacement, le repos ou la recherche de nourriture (Blumenthal et al., 2009; Seminoff et al., 2006; Thomson and Heithaus, 2014). Ainsi l'étude des déplacements horizontaux (via le GPS ou balise Argos) et verticaux (via le TDR et SRDL) donne des informations précieuses sur les déplacements horizontaux et verticaux, mais n'est pas assez précise pour estimer les comportements en mer des tortues marines.

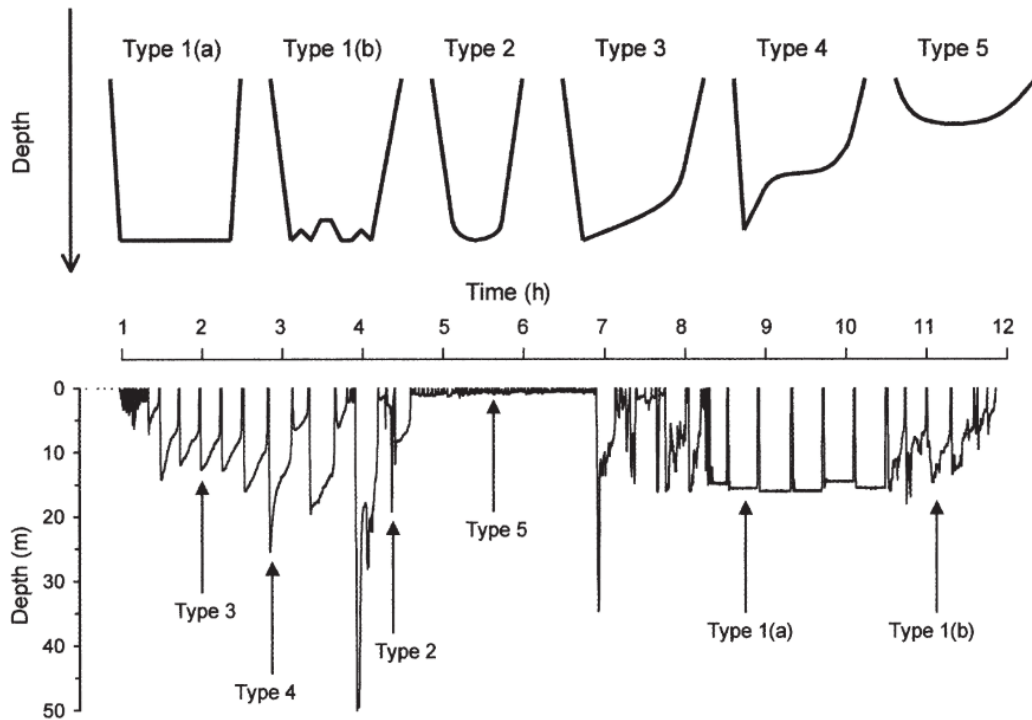


Figure 3-3 : Représentation des 6 types de plongée des tortues marines (panneau du haut) associé à un profil de plongée obtenu à partir d'un TDR déployé sur une tortue caouanne montrant les 6 types de plongées. Graphique tiré de Houghton et al., 2002.

3.6 L'utilisation de l'accéléromètre chez les tortues marines

Une première étude en 1999, réalisée en bassin par Rory Wilson et Sandre Hochscheid, a permis d'identifier l'activité d'une tortue caouanne à partir d'une boussole 3D (Hochscheid et al., 1999; Hochscheid and Wilson, 1999). L'appareil sera remplacé 10 années plus tard par un accéléromètre (Narazaki et al., 2009; Yasuda and Arai, 2009). Dans un premier temps, l'accéléromètre permet d'étudier avec précision les comportements de nage et de respiration, facilement identifiables à partir d'une séquence accélérométrique (**Figure 3-4**, Fossette et al., 2010; Narazaki et al., 2009; Okuyama et al., 2012; Yasuda and Arai, 2009). L'inclinaison du corps et les fréquences de battement ont alors été estimées respectivement à partir de l'accélération gravitationnelle et dynamique, permettant d'étudier la flottabilité des tortues marines et l'optimisation des plongées via leur comportement respiratoire. Par la suite, l'index de la dépense énergétique globale, développé par Wilson et ses collaborateurs (Wilson et al., 2006) fut testé pour les tortues marines en bassin et une relation liant cet index à la consommation d'oxygène fut établie (Enstipp et al., 2011; Lewis G. Halsey et al., 2011). Les stratégies énergétiques d'individus en liberté ont ainsi pu être estimées à partir de cet indicateur

(Enstipp et al., 2016; Fossette et al., 2012). Le comportement de repos est également facilement identifiable à partir d'une séquence accélérométrique (**Figure 3-4**). Cette identification permet d'analyser les phases de repos vs activité des tortues marines et ainsi d'identifier l'impact de pression anthropique, comme le bruit, ou climatique, comme des tempêtes tropicales, sur l'activité générale des tortues marines (Hart et al., 2016; Tyson et al., 2017; Wilson et al., 2017). La stratégie alimentaire des tortues marines a également pu être étudiée à partir d'accéléromètres. Néanmoins, cela reposait sur le déploiement des loggers soit sur le bec de l'animal soit sur la tête (Fossette et al., 2008; Okuyama et al., 2013, 2009). Ces méthodes invasives sont ainsi difficilement envisageables sur le long terme sans occasionner le dérangement de l'animal. Enfin, un accéléromètre couplé à un magnétomètre est également un outil puissant pour réaliser des reconstructions 3D des plongées des tortues marines (Narazaki et al., 2013; Shiomi et al., 2010). En effet, le magnétomètre, mesurant la direction d'un champ magnétique, permet de connaître le cap suivi par l'animal, c'est -à-dire la direction suivie selon les points cardinaux. Cette information, couplée à l'inclinaison du corps (obtenu grâce à l'accéléromètre) et à la vitesse de déplacement, permet de retracer de manière précise les déplacements en 3D de l'animal.

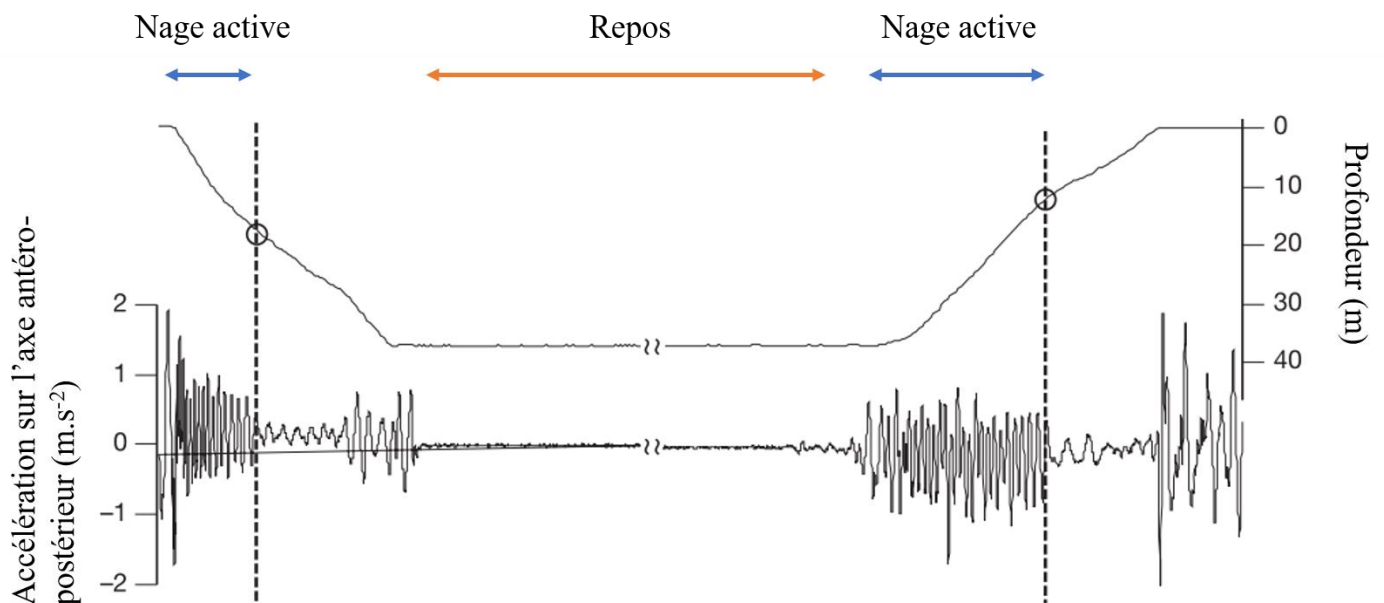


Figure 3-4 : Profondeur associée aux données accélérométriques mesurées sur l'axe antéro-postérieur (direction non informée) d'une tortue verte en période d'intra-ponte. Graphique issu de l'article Yasuda and Arai, 2009. Les étiquettes comportementales ont été ajoutées extérieurement à l'article.

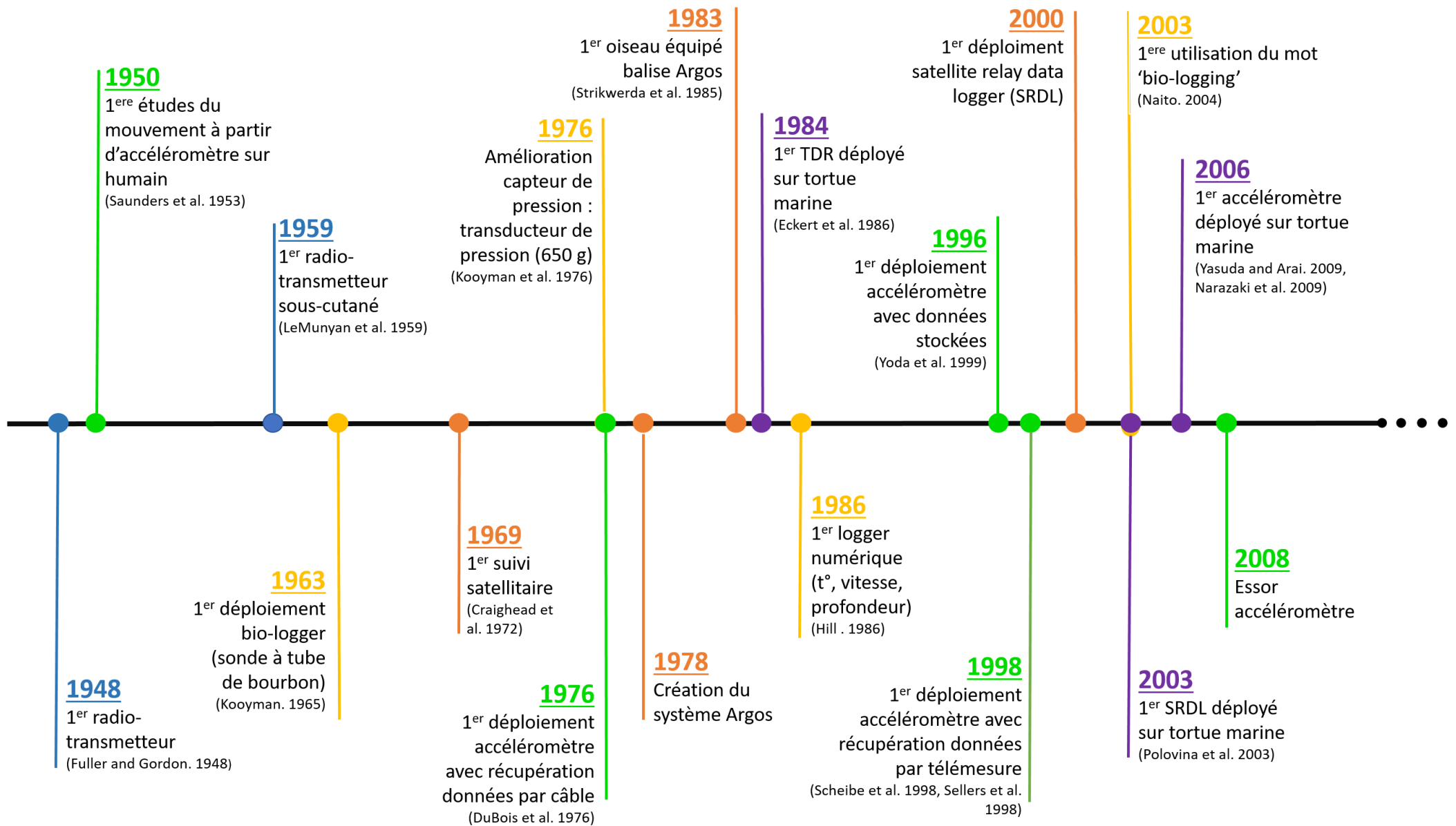


Figure 3-5 : Frise chronologique du développement du bio-logging dans l'étude des comportements des animaux dans leur milieu naturel. La couleur bleue indique les dates relatives à la télémétrie, le vert à l'accélérométrie, le jaune au bio-logging, l'orange au suivi satellitaire, et le vert aux tortues marines.

3.7 Enjeux de la thèse

Nous montrons dans les parties précédentes l'évolution des méthodes utilisées dans l'étude des comportements des animaux dans leur milieu naturel ainsi que leur application en particulier pour les tortues marines (**Figure 3-5**). Ainsi le bio-logging, et notamment l'accéléromètre, s'avère être un moyen efficace pour étudier à distance les comportements d'espèces difficiles à observer dans leur milieu naturel. Cette innovation technologique a connu un essor important en 2008 qui s'est accompagné d'un développement et d'une démocratisation des méthodes d'analyse adaptées aux jeux de données importants avec une automatisation du traitement.

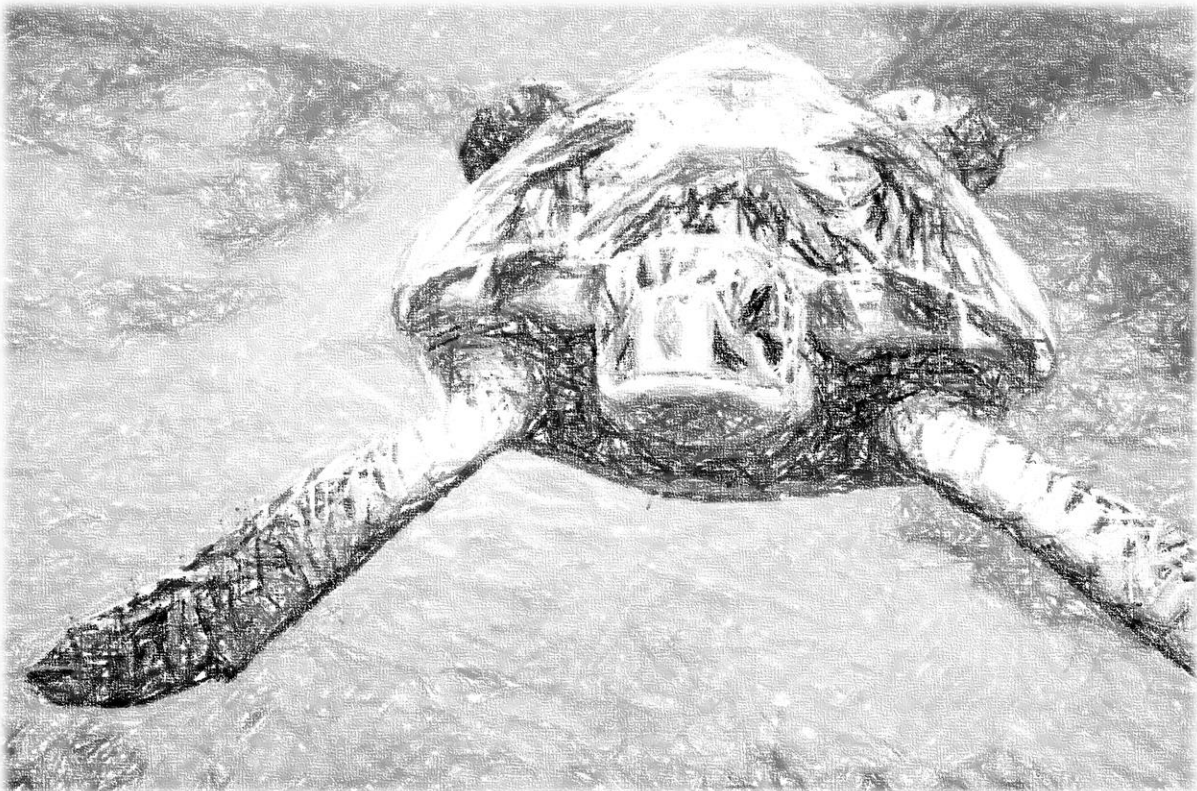
Malgré cet essor, l'accéléromètre est encore peu utilisé dans l'étude des tortues marines. A ma connaissance, en 2021, nous dénombrons seulement 20 articles scientifiques publiés (hors articles présentés dans cette thèse), faisant référence à l'utilisation d'accéléromètre dans l'étude des tortues marines (**Annexe 3**). Dans ces études, les comportements sont estimés à partir d'une interprétation visuelle du signal accélérométrique (à l'exception des études d'Okuyama et ses collaborateurs où le logger est placé sur la tête de l'animal), et seulement une partie de l'information contenue dans la séquence accélérométrique est utilisée. Cette limitation dans l'utilisation des accéléromètres chez les tortues marines est imputable à la difficulté d'interpréter les signaux issus d'un accéléromètre placé sur la carapace de la tortue sur un suivi de plusieurs jours en milieu naturel. Pour pallier cette difficulté, il est primordial de réaliser en amont une **validation du signal accélérométrique des différents comportements des tortues marines** (c'est-à-dire confrontation des données accélérométriques à des observations visuelles, voir **2.3**).

Cette validation permettra par la suite de détecter les différents comportements d'une tortue marine et d'en estimer son budget temps. Actuellement, nous disposons à notre connaissance que des budgets temps ponctuels, issus d'observations directes des individus, ou des budgets temps estimés à partir des profils de plongée dont nous connaissons désormais l'imprécision pour estimer avec certitude les comportements des tortues marines. Or la connaissance des activités dans le temps des tortues marines est primordiale afin d'appréhender leur rôle dans le fonctionnement d'un écosystème, déterminer (à minima) leurs zones d'alimentation et de repos et ainsi être en mesure d'élaborer des mesures de conservation adaptées. Il est donc nécessaire de développer une **méthode de traitement automatique des signaux accélérométriques** permettant de déterminer avec exactitude les différents comportements des tortues marines au niveau spatio-temporel.

C'est dans ce contexte que s'inscrit cette thèse, dans une volonté d'améliorer les connaissances sur les tortues marines. Pour cela, nous présentons dans la **Partie II** le développement d'une méthode d'identification automatique des comportements des tortues marines à partir de bio-loggers, basée sur une validation robuste du signal en amont (**Chapitre 4 : Chapitre 5 : Chapitre 6** :). Cette partie est constituée de 3 articles scientifiques publiés (Jeantet et al., 2021, 2020, 2018) où la chronologie illustre le cheminement et l'évolution de cette méthode. Afin d'évaluer la méthode développée, nous proposons son application sur une population de tortues vertes immatures en Martinique (**Chapitre 7** :). Enfin, nous présentons dans la **Partie III**, les projets qui ont pu être développés au cours de cette thèse, en relation avec le bio-logging et l'identification automatique des comportements, avec l'objectif commun d'améliorer nos connaissances sur les tortues marines. Dans la dernière partie (**Partie IV**), nous tenterons de répondre à la question soulevée par cette thèse : l'identification automatique des comportements à partir de bio-loggers : une solution pour améliorer les connaissances en écologie des tortues marines ?

Partie II : Développement d'une méthode d'identification automatique des comportements

Chapitre 4 : Validation des signaux accélérométriques des tortues marines en bassin



©Fabien Lefebvre

Les accéléromètres sont encore très peu utilisés dans l'étude des comportements des tortues marines en partie à cause de la difficulté à en interpréter les signaux. Ainsi une validation du signal accélérométrique est plus que nécessaire pour mettre fin à ces limites et faciliter l'utilisation des accéléromètres dans l'étude de ces comportements. Nous proposons dans cette étude une première validation des signaux accélérométriques des tortues marines réalisée en bassin à l'Aquarium de La Rochelle. Trois individus ont pu être équipés d'accéléromètres associés à des capteurs de pression et filmés simultanément. La labélisation des séquences accélérométriques par un comportement précis nous a permis de développer une première méthode d'identification automatique des comportements reposant sur des algorithmes d'apprentissage supervisé tels que le CART et le RandomForest. (Définitions **Annexe 2**).

RESEARCH ARTICLE

Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data

L. Jeantet^{1,*}, F. Dell'Amico², M.-A. Forin-Wiart¹, M. Coutant², M. Bonola¹, D. Etienne³, J. Gresser⁴, S. Regis¹, N. Lecerf¹, F. Lefebvre¹, B. de Thoisy⁵, Y. Le Maho¹, M. Brucker¹, N. Châtelain¹, R. Laesser¹, F. Crenner¹, Y. Handrich¹, R. Wilson⁶ and D. Chevallier¹

ABSTRACT

Accelerometers are becoming ever more important sensors in animal-attached technology, providing data that allow determination of body posture and movement and thereby helping to elucidate behaviour in animals that are difficult to observe. We sought to validate the identification of sea turtle behaviours from accelerometer signals by deploying tags on the carapace of a juvenile loggerhead (*Caretta caretta*), an adult hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) and an adult green turtle (*Chelonia mydas*) at Aquarium La Rochelle, France. We recorded tri-axial acceleration at 50 Hz for each species for a full day while two fixed cameras recorded their behaviours. We identified behaviours from the acceleration data using two different supervised learning algorithms, Random Forest and Classification And Regression Tree (CART), treating the data from the adult animals as separate from the juvenile data. We achieved a global accuracy of 81.30% for the adult hawksbill and green turtle CART model and 71.63% for the juvenile loggerhead, identifying 10 and 12 different behaviours, respectively. Equivalent figures were 86.96% for the adult hawksbill and green turtle Random Forest model and 79.49% for the juvenile loggerhead, for the same behaviours. The use of Random Forest combined with CART algorithms allowed us to understand the decision rules implicated in behaviour discrimination, and thus remove or group together some 'confused' or under-represented behaviours in order to get the most accurate models. This study is the first to validate accelerometer data to identify turtle behaviours and the approach can now be tested on other captive sea turtle species.

KEY WORDS: Accelerometry, Endangered species, Supervised learning algorithms

INTRODUCTION

The study of animal behaviour has historically been limited by the difficulty of observing individuals in the wild, and also because human presence can change animal behaviour (Schneirla, 1950; Jack

et al., 2008). In fact, direct observation is often considered impossible in far-ranging, shy or nocturnal species. These limitations have, in part, catalysed the development of 'biotelemetry', where study animals wear systems that transmit data to remote receiving stations (Cagnacci et al., 2010; Tomkiewicz et al., 2010). Such systems can help researchers determine animal location, and therefore space use, and movement without bias due to disturbance related to human observation (Kooyman, 2003; Hart and Hyrenbach, 2010; Hubel et al., 2016). Beyond this, when treated with state-space models, location data can also lead to powerful inferences relating to behaviour (Chevallier et al., 2010; Dodge et al., 2014; Chambault et al., 2015, 2017). A development over the last 20 years, however, has been the use of tag-linked accelerometers, which can be used to produce a recording of the change in body velocity, and this has proven particularly powerful in providing data that enable us to elucidate animal behaviour over temporal scales of seconds (Yoda et al., 1999; Shepard et al., 2008; Brown et al., 2013). Indeed, many now regard the use of accelerometers in animal-attached tags as pivotal in allowing us to understand how animals change behaviour as a function of space (Narazaki et al., 2009) and time (Watanabe et al., 2004, 2012; Fossette et al., 2012; Shamoun-Baranes et al., 2012), a concept that was considered impossible just three decades ago.

Sea turtles are long-distance migrants, with some travelling several thousand kilometres from their nesting sites to their foraging grounds (Spotila, 2004; Baudouin et al., 2015; Chambault et al., 2017). This lifestyle, which also involves them exploiting considerable depths (leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, may dive to depths in excess of 1230 m; Spotila, 2004), makes visual observation problematic. Given that some sea turtle populations are subject to substantial anthropogenic pressures, with drastic declines being apparent in six of the seven extant species (International Union for Conservation Nature, 2018), any information pertaining to their ecology is valuable. Indeed, the expectation is that high-resolution behavioural data, especially those linked to habitat, could be pivotal in making informed conservation decisions (Baudouin et al., 2015).

In this context, accelerometers have been used to identify and classify different animal behaviours (Brown et al., 2013; Collins et al., 2015; Graf et al., 2015). However, to our knowledge, only a limited number of studies have examined sea turtle behaviour using accelerometric data. For example, turtle feeding and breathing behaviours have been well described by accelerometers placed on the lower beaks (Okuyama et al., 2009), although normally acceleration loggers are attached to the turtle shell. Signals from these tags have allowed researchers to study turtle energy expenditure in relation to diving (Enstipp et al., 2011; Fossette et al., 2012), and have also been used in general descriptions of behaviours (Hochscheid et al., 1999; Yasuda and Arai, 2009; Fossette et al., 2010). However, as the accelerometric signals used in these studies to identify sea turtle behaviours in water were not

¹DEPE-IPHC, UMR 7178, CNRS, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg cedex 2, France. ²Aquarium La Rochelle, quai Louis Prunier, 17000 La Rochelle, France. ³Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Martinique, BP 7217, 97274 Schoelcher cedex, Martinique. ⁴Office de l'Eau Martinique, 7 avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique. ⁵Institut Pasteur de la Guyane, 23 avenue Pasteur, BP 6010, Cayenne cedex, Guyane. ⁶Biological Sciences, Institute of Environmental Sustainability, Swansea University, Swansea SA2 8PP, UK.

*Author for correspondence (lorene.jeantet@iphc.cnrs.fr)

L.J., 0000-0001-7317-3154; M.-A.F., 0000-0002-1996-1907; M.B., 0000-0001-7857-909X; S.R., 0000-0002-9348-4520; F.L., 0000-0003-3678-6984; R.W., 0000-0003-3177-0107; D.C., 0000-0002-2232-6787

validated by simultaneous observation of the tag-equipped animals, there is room for significant bias in the interpretation of the results.

In this experimental study, we examined how behaviours observed in three species of sea turtle (*Chelonia mydas*, *Eretmochelys imbricata* and *Caretta caretta*), living in captivity, relate to the signals from tri-axial accelerometers incorporated into turtle-attached tags.

This study should provide tools for scientists in future studies to determine turtle behaviour with greater confidence and constitutes an important step in defining the behaviours and ecological needs of these enigmatic animals. The ultimate aspiration is that this will help inform conservation decisions.

MATERIALS AND METHODS

Data collection

The study was carried out in February 2015 at Aquarium La Rochelle, France. Tri-axial accelerometers [Wilog Acquisition Control Unit (WACU), size 21×13×4 mm, mass 2 g; conceived, built and calibrated by the Métrologie et Instrumentation Biologie et Environnement (MIBE) team, CNRS-IPHC, Strasbourg, France] were attached to three species of sea turtle: one adult green turtle, *Chelonia mydas* (Linnaeus 1758) [mass 58.60 kg, straight carapace length (SCL) 72.50 cm, curved carapace length (CCL) 76.00 cm], one adult hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus 1766) (mass 58.30 kg, SCL 70.90 cm, CCL 74.00 cm) and one juvenile loggerhead turtle, *Caretta caretta* (Linnaeus 1758) (mass 9.23 kg, SCL 39.60 cm, CCL 43.00 cm). The green turtle and the hawksbill were held in the same tank with a water volume of 150 m³ (7 m length×5.6 m width×4.1 m depth) while the loggerhead was in a separate tank of 56 m³ (5.6 m length×4.8 m width×2.5 m depth). Each WACU recorded acceleration at 50 Hz in each of the three orthogonal axes of the animal: the anterior–posterior axis (AccX, surge), the lateral axis (AccY, sway) and the dorso-ventral axis (AccZ, heave) (Fig. 1). In addition to acceleration, pressure, luminosity and temperature were measured at 1 Hz. Each WACU was placed in a structure attached to the turtle carapace using waterproof double-backed adhesive tape (Fig. 1). Data collection lasted 1 day per individual; turtles were caught and equipped the morning before the Aquarium La Rochelle opened and then released



Fig. 1. Accelerometer attachment. A captive loggerhead turtle equipped with a bio-logger (WACU) attached to the carapace using waterproof double-backed adhesive tape. The three arrows indicate the axes measured by the accelerometers.

into their respective tanks. During the day, two fixed cameras (Sony and JVC) were placed to record turtle behaviours, while a third (Samsung) was used spontaneously by an operator for detailed documentation of particular behaviours such as food intake. Devices were removed from the turtles at the end of the day.

Identification of behaviours

Videos were manipulated using Kinovea software (Association Kinovea 2015). A shared ethogram of the three sea turtles was derived following a preliminary video analysis (Table 1). All labelled behaviours were placed into one of 10 categories: ‘breathing’, ‘feeding on prey’ (termed ‘prey’ hereafter), ‘flipper-beating without translocation’ (termed ‘swimming in place’ hereafter), ‘grazing’, ‘half-immersed’, ‘interaction’, ‘resting’, ‘swimming horizontally’, ‘U-turn’ and ‘vertical transition’. The sea turtles were fed once during the experiment with hake fillets, sardines, prawns and lettuce distributed at the surface. The behavioural category ‘prey’ was intended to simulate normal feeding. ‘Grazing’ was used when a turtle was apparently looking for plant food on the rocks of the tank. The category ‘interaction’ included the social behaviours expressed between the hawksbill and the green turtle. Some of the categories were subdivided according to the inclination of turtle body (e.g. horizontal versus vertical; Table 1). Footage was time stamped manually to allow further synchronization with sensor data (e.g. acceleration, pressure).

The loggerhead exhibited movements in different proportions to those of the hawksbill and green turtle. For this reason, two different models were constructed.

Acceleration data analysis

Tri-axial acceleration data were downloaded from the loggers by the MIBE team (CNRS-IPHC). Acceleration data analysis required several calculations in order to obtain the variables needed for behaviour discrimination. These calculations were made using custom-written scripts (Y.H. and M.-A.F.-W.).

The raw acceleration data (Acc) recorded by the logger are considered to have two components: the static acceleration (St) due to the gravity and the dynamic body acceleration (DBA) stemming from the movement of the animal (Shepard et al., 2008; Wilson et al., 2008; Brown et al., 2013). For the three different axes (x , y and z) these can be summarized as;

$$\text{AccX} = \text{StX} + \text{DBAX}, \quad (1)$$

$$\text{AccY} = \text{StY} + \text{DBAY}, \quad (2)$$

$$\text{AccZ} = \text{StZ} + \text{DBAZ}. \quad (3)$$

The static acceleration was isolated by subjecting the raw acceleration to a low-pass Butterworth filter (Matlab function ‘filtfilt’, using a threshold of 0.8 s) (Willener et al., 2015). The resulting data were then used to derive the body pitch angle (pitch) and roll angle (roll) using the following equations (Wilson et al., 2008; Collins et al., 2015; Willener et al., 2015; Wilson et al., 2008; Forin-Wiart et al., 2014; Collins et al., 2015):

$$\text{Pitch} = \arcsin\left(\frac{-\text{StX}}{\sqrt{\text{StX}^2 + \text{StY}^2 + \text{StZ}^2}}\right) \times \frac{180}{\pi}, \quad (4)$$

$$\text{Roll} = 2 \arctan\left(\frac{\text{StZ}}{\text{StY} + \sqrt{\text{StY}^2 + \text{StZ}^2}}\right) \times \frac{180}{\pi}. \quad (5)$$

The dynamic acceleration was obtained by subtracting the static acceleration from the raw acceleration. A proxy for energy

Table 1. Shared ethogram of the three turtles

Behavioural category	Behaviour	Description
Breathing		Turtle is breathing at the surface.
Grazing (G)	G downward	Turtle is 'looking for food' around the rocks, giving the impression of grazing.
	G upward	Turtle is grazing with the head lower than the rear of the body.
	G hori	Turtle is grazing with the head higher than the rear of the body. Turtle is grazing with the head in line with the rear of the body.
Half-immersed		The half of the turtle body is out of the water.
Interaction (INT)	INT victim	Turtle is aggressed by a second turtle.
	INT peck	Turtle is executing head lunges at a second turtle.
	INT escape	Turtle is escaping to avoid aggression from another turtle.
	INT pursuit	Turtle is pursuing a second turtle.
Prey		Turtle is opening its beak to feed.
Resting (R)	RB upward	Turtle is resting at the bottom of the tank with the body front tilted slightly down.
	RB hori	Turtle is resting at the bottom of the tank with the body held horizontally.
	RR downward	Turtle is stuck between two rocks with the head lower than the rear of the body.
	RR upward	Turtle is stuck between two rocks with the head higher than the rear of the body.
	RR hori	Turtle is stuck between two rocks with the body horizontal.
Swimming horizontally (SH)	SH downward	Turtle is swimming horizontally with the head lower than the rear of the body.
	SH upward	Turtle is swimming horizontally with the head higher than the rear of the body.
	SH hori	Turtle is swimming horizontally with the body positioned horizontally.
Swimming in place (SIP)	SIP downward	Turtle is swimming actively in order to hold its position in the water column. Turtle is swimming in place, keeping its head lower than the rear of its body.
	SIP upward	Turtle is swimming in place, keeping its head higher than the rear of its body.
U-turn		Turtle is executing a 180 deg turn.
Vertical transition (VT)	AVTB downward	Movement upward and/or downward. Turtle is swimming actively toward the bottom with the head lower than the rear of its body
	AVTB upward	Turtle is swimming actively toward the bottom with its head higher than the rear of its body.
	AVTS downward	Turtle is swimming actively toward the surface with its head lower than the rear of its body.
	AVTS upward	Turtle is swimming actively toward the surface with its head higher than the rear of its body.
	PVTB	Turtle is swimming passively towards the bottom with the body pitch parallel to its trajectory.
	PVTB drift	Turtle is swimming passively towards the surface with the body pitch not parallel to its trajectory.
	PVTS	Turtle is swimming passively towards the bottom with the body pitch parallel to its trajectory.
	PVTS drift	Turtle is swimming passively towards the surface with the body pitch not parallel to its trajectory.
	VTB window	Turtle is swimming towards the bottom, with its carapace against the window.
	VTS window	Turtle is swimming towards the surface, with its belly against the window.

expenditure (metabolic power), called overall dynamic body acceleration (ODBA), can be obtained by summing the absolute values of dynamic acceleration across the three axes (Wilson et al., 2006; Gleiss et al., 2011; Halsey et al., 2011). Halsey et al. (2011) showed that ODBA was a reliable indicator of the overall energy expenditure of sea turtles. More recently, a similar indicator was proposed, vectorial dynamic body acceleration (VeDBA) (Walker et al., 2015), which represents the vectorial sum of the dynamic body acceleration:

$$\text{VeDBA} = \sqrt{\text{DBAX}^2 + \text{DBAY}^2 + \text{DBAZ}^2}. \quad (6)$$

ODBA and VeDBA are both reliable indicators of oxygen consumption and thus energy expenditure, and are tightly correlated (Qasem et al., 2012). In this study, we used VeDBA, which is less susceptible to errors in the variation of the angle at which the tag is placed on the animal (Qasem et al., 2012). Thus, we extracted nine variables from the raw acceleration data (StX, StY, StZ, DBAX, DBAY, DBAZ, pitch, roll and VeDBA) (Fig. 2).

Time matching and labelled dataset

The various behaviours obtained from the video analysis were synchronized with the accelerometer data using time-specific calibrations (a defined repetitive motion was performed on each accelerometer at a precise time at the beginning and end of the experiment). The behavioural sequences were then cut into segments. The behaviours 'prey', 'breathing' and 'interaction', were termed 'brief behaviours', because they were performed rapidly and apparently opportunistically by the turtles. Accordingly, 'brief behaviours' were cut into segments of 2 s (this period corresponded to our observation of the minimum execution time). In contrast, the time step of the 'long behaviours' corresponded to the mean time taken for the study turtles to execute two flipper beats, and thus effectively represent the beat frequency. In order to determine this explicitly, 20 sequences of each of the 'long behaviours' were randomly selected and analysed to measure the time corresponding to two flipper beats. A mean was obtained from these measures for each turtle. Thus, the sequences of 'long behaviours' were divided into 6 s segments for the green and

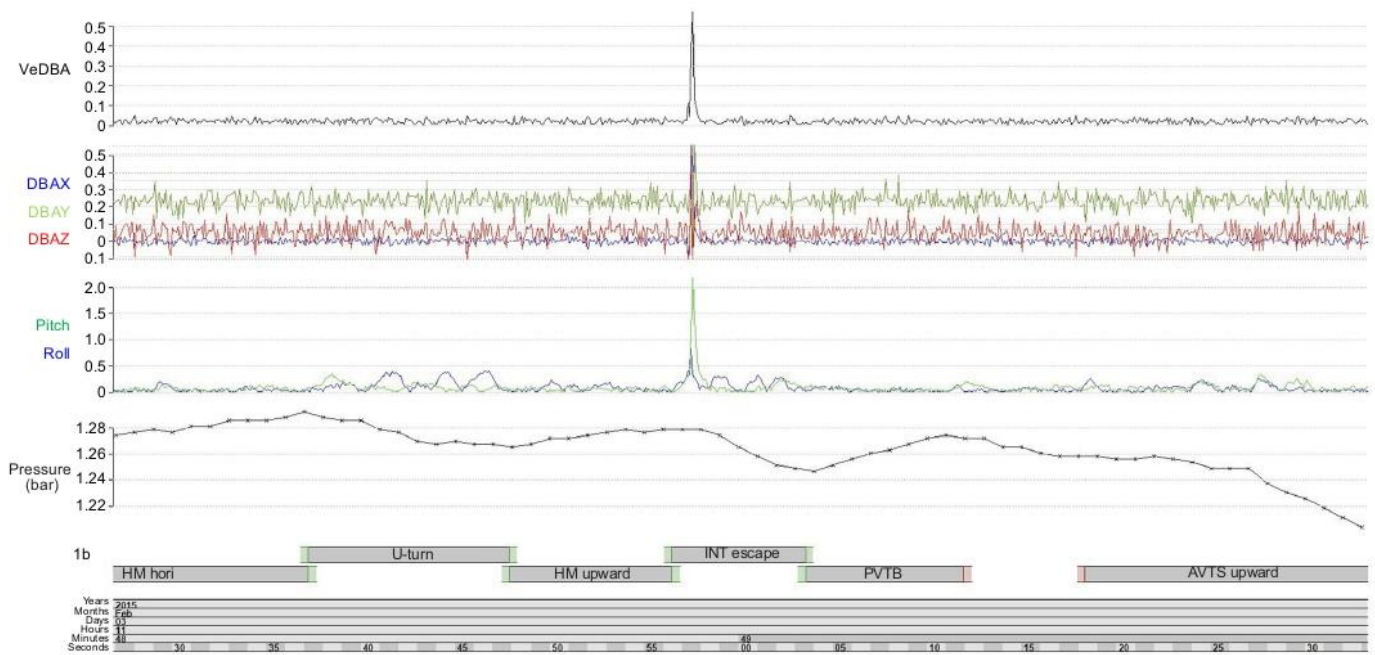


Fig. 2. Accelerometer and pressure data from the tag attached to the green turtle. Vectorial dynamic body acceleration (VeDBA) and dynamic body acceleration (DBA) variables in the x-, y- and z-direction (DBAX, DBAY and DBAZ; **g**) were extracted from the raw acceleration data, and the body pitch angle and roll angle (deg) were calculated from the static acceleration data. For definitions of behaviours in the lower panel (HM, INT, PVTB, AVTS), see Table 1.

hawksbill turtles and 4 s segments for the loggerhead turtle. In order to describe the labelled behaviours precisely, descriptive statistics (means, minimum values, maximum values, ranges, variances and standard deviations) were computed from the extracted segments over 2, 4 or 6 s for the nine acceleration-derived variables using the software R version 3.3.1 (R Core Team 2016). In addition, the difference between the pressure at the beginning and at the end of the segment was calculated ('Diff_Deep') as well as the variance, the range and the standard deviation of the pressure. Thus, every behavioural segment was described by 57 variables. The two datasets (one for the green and hawksbill turtles and one for the loggerhead turtle) were subdivided so that 70% was used as a training dataset and 30% was used as a validation dataset (Nathan et al., 2012).

Classification And Regression Tree (CART) and Random Forest modelling

Supervised learning algorithms typically use descriptive variables in order to discriminate behaviours. Among the most used supervised algorithms, Random Forest was shown to be the most accurate for classifying different behaviours from accelerometer data (Nathan et al., 2012). However, it is difficult to determine and interpret the precise decision rules used to classify behaviour as many distinct decision trees are built by the model based on the CART method (Nathan et al., 2012). We thus decided to first use a CART approach (Breiman et al., 1984; R package *rpart*) and then a Random Forest approach (Breiman, 2001; R package *randomForest*, *n*=500 trees, *mtry*=28). This is because the first algorithm displays the decision rules and highlights inconsistencies and this information can be used to improve the Random Forest model.

A confusion matrix was constructed from the test sample showing the well-identified behaviours (true positive, TP, and true negative, TN) and those considered misclassified (false negative, FN and false positive, FP). Three indices were calculated from the matrix to

test the accuracy and the sensitivity of each model (Powers, 2007), given by:

$$\text{Recall} = \frac{TP}{TP + FN}, \tag{7}$$

$$\text{Precision} = \frac{TP}{TP + FP}, \tag{8}$$

$$\text{Accuracy} = \frac{TP + TN}{TP + TN + FP + FN}. \tag{9}$$

RESULTS

Thirty-one different behaviours were identified and ranked into 10 different categories defined in the ethogram (Table 1) in the first analysis. In total, 22 h 47 min of recorded videos were analysed and 2922 behavioural sequences were identified for the three turtles.

Hawksbill and green turtle models

Video analysis

In total, 1842 sequences were identified during 850 min of video analysis; 77.28% of the analysed time was characterized by one of the defined behaviours, which represented 656.92 min (referred to as 'total identified time', TIT). Among the 30 behaviours exhibited by the hawksbill and green turtles, the resting behaviours 'RR hori' and 'RR downward' comprised most of the time (20.06% and 19.21% of TIT, respectively) (Table 2), with the hawksbill spending 71.57% of its TIT asleep compared with only 13% for the green turtle. However, the most commonly observed active behaviours were active vertical transition towards the surface ('AVTS upward') and horizontal movement ('SH hori') (comprising 8.99% and 8.46% of TIT for the adult turtles, respectively).

In order to build the models, behaviours expressed for less than 3% of TIT were considered to be under-represented and were removed from the analysis. These behaviours included 'G downward', 'G hori', 'SH downward', 'SIP downward', 'SIP

upward', 'prey', 'AVTB upward', 'AVTS downward', 'PVTB', 'PVTB drift', 'PVTS', 'PVTS drift', 'VTB window' and 'VTS window'. Similar resting behaviours were grouped together in order to increase their representation: these were 'RB upward' and 'RB hori', grouped as 'RB' (resting on the bottom), and 'RR upward' and 'RR hori', grouped as 'RR' (resting between the rocks). Similarly, the four interaction behaviours were grouped under 'Interaction' ('INT') to facilitate recognition of general interaction behaviours. Considered as 'brief behaviours', the number of sequences of 'interaction' and 'breathing' (which were 46 and 143, respectively) associated with a 2 s window allowed us to keep both behaviours for the models.

The first tests of the model building highlighted the inability of the CART algorithms to discriminate 'U-turn' (recall and precision both <20%) and 'SH upward' (recall <30%). The latter was mostly exhibited by the green turtle before the food was distributed and was considered unnatural anyway. In order to get the most accurate models, both these behaviours were discarded.

Finally, 1055 sequences of 6 different behavioural categories were used to build the models with a time window of 2 s for 'breathing' and 'interaction' and 6 s for all others. We obtained 4469 segments in total: 227 associated with the category 'grazing', 501 with 'swimming horizontally', 171 with 'interaction', 176 with 'breathing', 2796 with 'resting' and 598 with 'vertical transition'. In order to balance the sample used by the algorithms, the number of segments of over-expressed behaviours had to be limited. Following preliminary tests, we found that 350 segments chosen randomly from the over-expressed behaviours gave the best outcome.

CART model

A decision tree discriminating 10 behaviours ('AVTB downward', 'AVTS upward', 'breathing', 'G upward', 'SH downward', 'SH hori', 'interaction', 'RB', 'RR downward', 'RR') from 6 different categories was constructed using the CART method (Fig. 3). The decision tree was relatively easy to understand, with resting

behaviours being discriminated within the first level (Fig. 3). 'RR' was characterized by the low range of StY variables while 'RB' was discriminated from the active behaviours by the low standard deviation of the pitch variable (Fig. 3). For the active behaviours, the mean of the StX variable was important in discrimination of posture (either 'upward-facing' or 'downward-facing') while the difference in pressure ('Diff_Deep') provided information about the nature of the movement (whether vertical or horizontal). The sign of the 'Diff_Deep' also indicated whether the vertical movement was directed towards the surface or the bottom.

The associated confusion matrix indicated a global accuracy of 81.30% (Table S1). The recall index varied from 48.98% to 97.14% and the precision index from 47.06% to 99.03% (Fig. 4A). All resting behaviours were well identified by the model, with 'RR downward' having the highest recall and precision indices. By contrast, the model struggled to discriminate 'breathing' and 'interaction', as manifest in their low recall and precision indices. 'Breathing' had the lowest recall and precision indices, due mainly to confusion with 'G upward' (Table S1).

Random Forest model

The Random Forest model was built using the same behaviours employed in the CART model. As this algorithm tested 28 variables randomly sampled at each split (mtry=28), we took the first 28 most important variables to construct the model (Fig. 5A). The variables associated with pressure were the most important for discriminating turtle behaviours in the Random Forest model, with 'Diff_Deep' being notably discerning. The mean of the StX variable, which defined the different turtle postures (upward-facing and downward-facing), was also particularly discerning, while the dynamic acceleration variable 'min_VEDBA' was the fourth most important variable for discriminating behaviours.

The global accuracy for the discrimination of the 10 behaviours ('AVTB downward', 'AVTS upward', 'breathing', 'G upward', 'SH downward', 'SH hori', 'interaction', 'RB', 'RR downward', 'RR')

Table 2. Number of hawksbill and green turtle behavioural sequences

Conserved behaviours				Grouped behaviours				Discarded behaviours			
Category	Behaviour	Sequence no.	% TIT	Category	Behaviour	Sequence no.	% TIT	Category	Behaviour	Sequence no.	% TIT
Breathing	Breathing	143	1.34	Interaction	INT	46	0.92	Grazing	G downward	34	1.44
Grazing	G upward	86	4.35		INT victim	9	0.16		G hori	29	0.88
Resting	RR downward	14	19.21		INT peck	15	0.27	Prey	Prey	10	0.3
Swimming horizontally	SH downward	90	3.22		INT escape	12	0.31	Swimming in place	SIP downward	41	1.66
Vertical transition	SH hori	262	8.46		INT pursuit	10	0.18	Swimming horizontally	SIP upward	23	0.78
	AVTB downward	113	3.55	Resting	RB	12	6.29		SH upward	211	6.57
	AVTS upward	280	8.99		RB upward	8	5.72	U-turn	U-turn	242	5.95
					RB hori	4	0.57	Vertical transition	AVTB upward	88	2.9
					RR	9	20.08		AVTS downward	11	0.32
					RR upward	1	0.02		PVTB	47	1.34
					RR hori	8	20.06		PVTB drift	25	0.81
									PVTS	17	0.4
									PVTS drift	6	0.13
									VTB window	1	0.05
									VTS window	2	0.07

Behaviours with percentage of the total identified time (% TIT) >3% were conserved for modelling and are shown in the 'Conserved behaviours' column. Behaviours with % TIT <3% were removed from further analysis (although they are shown in the 'Discarded behaviours' column). Similar under-represented behaviours were grouped together in order to keep them in the analysis (shown in the 'Grouped behaviours' column; bold indicates the grouped data). 'Breathing' and 'INT', highlighted in orange, were 'brief behaviours' and their number of sequences associated with a 2 s window allowed us to keep them in the models. Behaviours highlighted in dark grey showed recall or/and precision indices that were too small in first tests and were therefore discarded from the final model. Light grey indicates discarded behaviors; blue and green indicate grouping of behaviours.

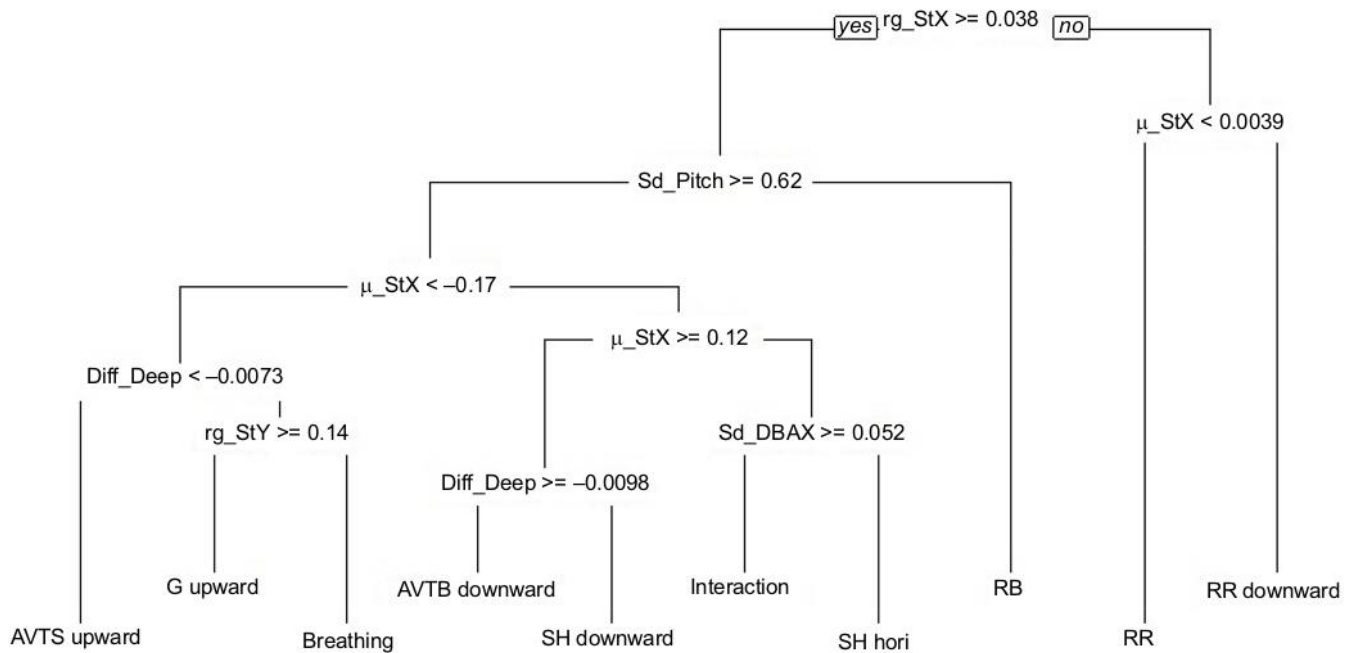


Fig. 3. Decision tree built from the Classification And Regression Tree (CART) algorithm, discriminating 10 behaviours of the hawksbill and green turtles. See Table 1 for explanation of terms. μ , mean; sd, standard deviation; rg, range.

was 86.96% (Table S2). All the precision indices obtained from the CART algorithm were improved in the Random Forest model except for 'AVTB downward' and 'RB', both of which showed a slight decrease (Fig. 4B). The lowest recall index occurred for 'interaction' (70.21%) while 'breathing' had the lowest precision index (71.25%). As with the CART algorithm, inactive behaviours had the highest precision and recall indices.

Loggerhead turtle models

Video analysis

In total, 517 min of recorded video was analysed and 927 behavioural sequences were identified with a TIT of 212.56 min (41.11% of the analysed time). The loggerhead executed 22 behaviours, with 'AVTB downward', 'RB hori' and 'SH downward' being the most common (comprising 20.41%, 15.36% and 15.32% of TIT, respectively) (Table 3). All behaviours that

accounted for more than 3% of TIT were maintained for the models. As with the hawksbill and green turtle models, 'breathing' was kept within the model (see above). The first test of the CART model returned a very low recall value (<30%) for 'SH hori'. In order to get the most accurate models, we decided to exclude this behaviour from the final model to leave 12 behaviours ('AVTB downward', 'AVTS upward', 'Breathing', 'G upward', 'Half-immersed', 'SH downward', 'prey', 'RB hori', 'RR hori', 'U-turn', 'VTB window' and 'VTS window').

We had 739 behavioural sequences, which were cut into 2 s sections for 'prey' and 'breathing' and 4 s sections for the others. We then obtained 2111 segments: 66 placed in the category 'breathing', 86 in 'grazing', 97 in 'half-immersed', 408 in 'swimming horizontally', 91 in 'prey', 563 in 'resting', 107 in 'U-turn' and 693 in 'vertical transition'; 110 segments were chosen randomly from the over-expressed behaviours (see above).

Table 3. Number of loggerhead turtle behavioural sequences

Conserved behaviours				Discarded behaviours			
Category	Behaviour	Sequence no.	% of TIT	Category	Behaviour	Sequence no.	% of TIT
Breathing	Breathing	66	2.22	Grazing	G downward	17	2.06
Grazing	G upward	15	3.75		G hori	19	2.67
Half-immersed	Half-immersed	14	3.55	Swimming horizontally	SH hori	43	3.33
Prey	Prey	9	3.72	Swimming in place	SIP downward	31	2.09
Resting	RB hori	4	15.36		SIP upward	5	0.3
	RR hori	1	3.59	Vertical transition	AVTS downward	44	2.95
Swimming horizontally	SH downward	169	15.32		PVTB	3	0.22
U-turn	U-turn	84	4.45		PVTB drift	1	0.04
Vertical transition	AVTB downward	180	20.41		PVTS	9	0.47
	AVTS upward	65	4.49		PVTS drift	16	0.84
	VTB window	47	4.59				
	VTS window	85	4.45				

Behaviours with percentage of the total identified time (% TIT) >3% were conserved for modelling and are shown in the 'Conserved behaviours' column. Behaviours with % TIT <3% were removed from further analysis (shown in the 'Discarded behaviours' column). 'Breathing' and 'prey', highlighted in orange, were 'brief behaviours' and their number of sequences associated with a 2 s window allowed us to keep them in the models. Behaviours highlighted in dark grey showed recall indices that were too small in first tests and were therefore discarded from the final model. Orange indicates brief behaviors; light grey indicates discarded behaviors.

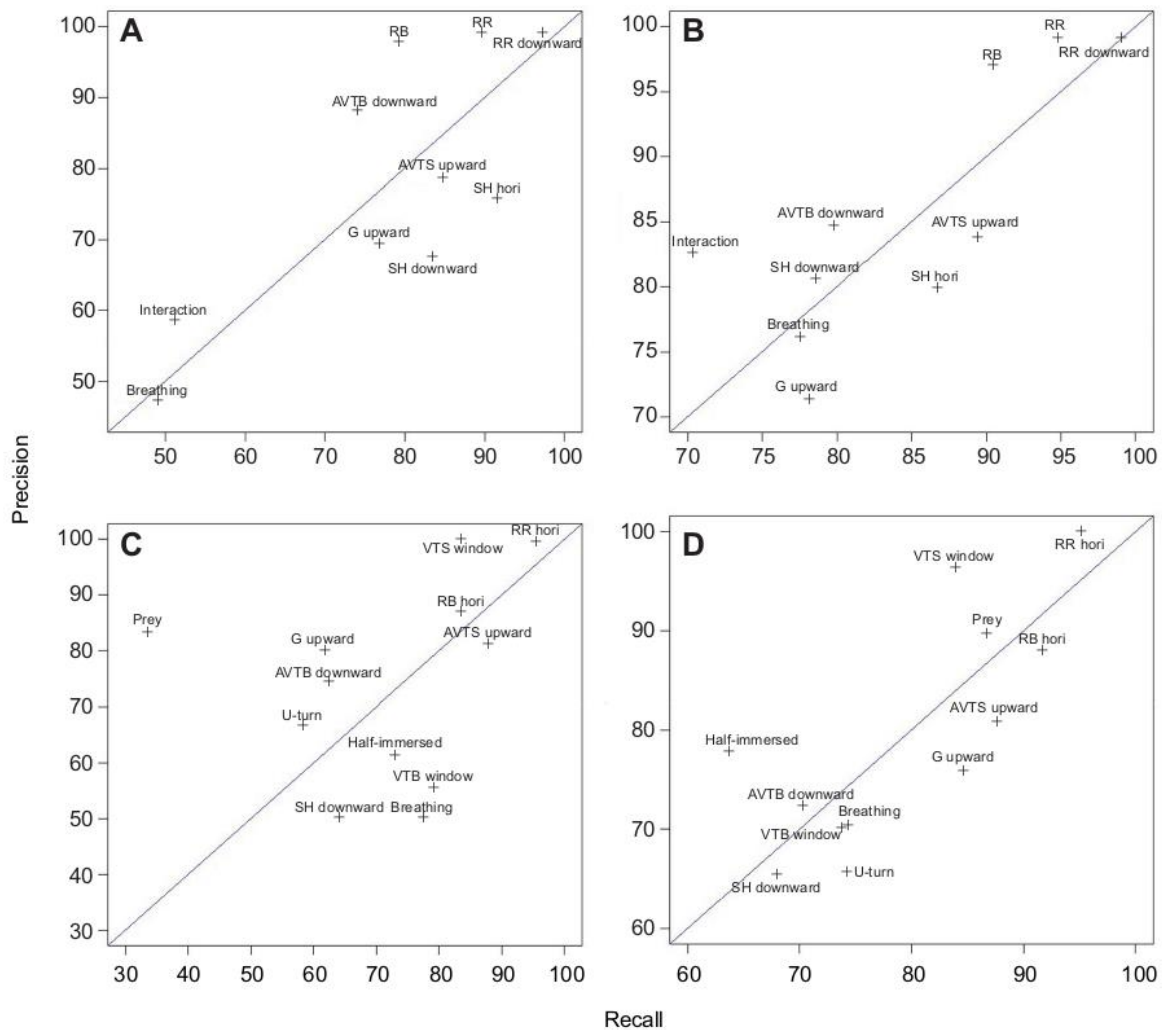


Fig. 4. Plot of precision indices versus recall indices. (A) Plot obtained with the CART algorithm for 10 behaviours of the hawksbill and green turtles. (B) Plot obtained with the Random Forest algorithm for 10 behaviours of the hawksbill and the green turtles. (C) Plot obtained with the CART algorithm for 12 behaviours of the loggerhead turtle. (D) Plot obtained with the Random Forest algorithm for 12 behaviours of the loggerhead turtle. See Table 1 for explanation of terms.

CART model

The decision tree built using the CART method discriminated 12 behaviours ('AVTB downward', 'AVTS upward', 'breathing', 'G upward', 'Half-immersed', 'SH downward', 'prey', 'RB hori', 'RR hori', 'U-turn', 'VTB window' and 'VTS window'). Resting behaviours were the first to be discriminated from the active behaviours by a low range of the StY variable (Fig. 6). Following this, the algorithm identified the vertical transitions towards the surface due to a negative 'Diff_Deep', while movements in the opposite direction were characterized by a positive 'Diff_Deep' value. 'VTB window' differentiated itself from 'AVTB downward' by the higher standard deviation in the DBAY variable. The discrimination of the other categories by the algorithm involved several decision rules based on the static acceleration variables. Only 'SH downward' and 'prey' were separated from one another by the standard deviation of the DBAX variable.

The global accuracy of this model was 71.63% (Table S3). The behaviours identified from the second and third level of discrimination in the CART decision tree ('RR hori', 'RB hori' and 'VTS window') had the highest recall and precision indices

(Fig. 4C). Several 'prey' segments were identified wrongly as 'breathing', leading to a very low 'prey' recall index (33.33%) and a poor 'breathing' precision index (50.00%) (Table S3).

Random Forest model

A Random Forest model was constructed using the 12 highlighted behaviours ('AVTB downward', 'AVTS upward', 'breathing', 'G upward', 'Half-immersed', 'SH downward', 'prey', 'RB hori', 'RR hori', 'U-turn', 'VTB window' and 'VTS window').

'Diff_Deep' was the most important variable used to build the model (Fig. 5B). The mean, the minimum and the maximum of both pitch and StX appeared within the 8 most important variables. The first variable associated with dynamic acceleration ('var_DBAX') was the 14th most important variable in the model.

The loggerhead Random Forest model was associated with a global accuracy of 79.49% (Table S4). 'RR hori' and 'VTS window' had the highest recall and precision indices (Fig. 4D). The identification of 'prey' was significantly increased, with a precision index of 89.66% and a recall index of 86.67%. 'Half-immersed' had the lowest recall index (63.64%) while 'SH downward' had the lowest precision index (65.38%).

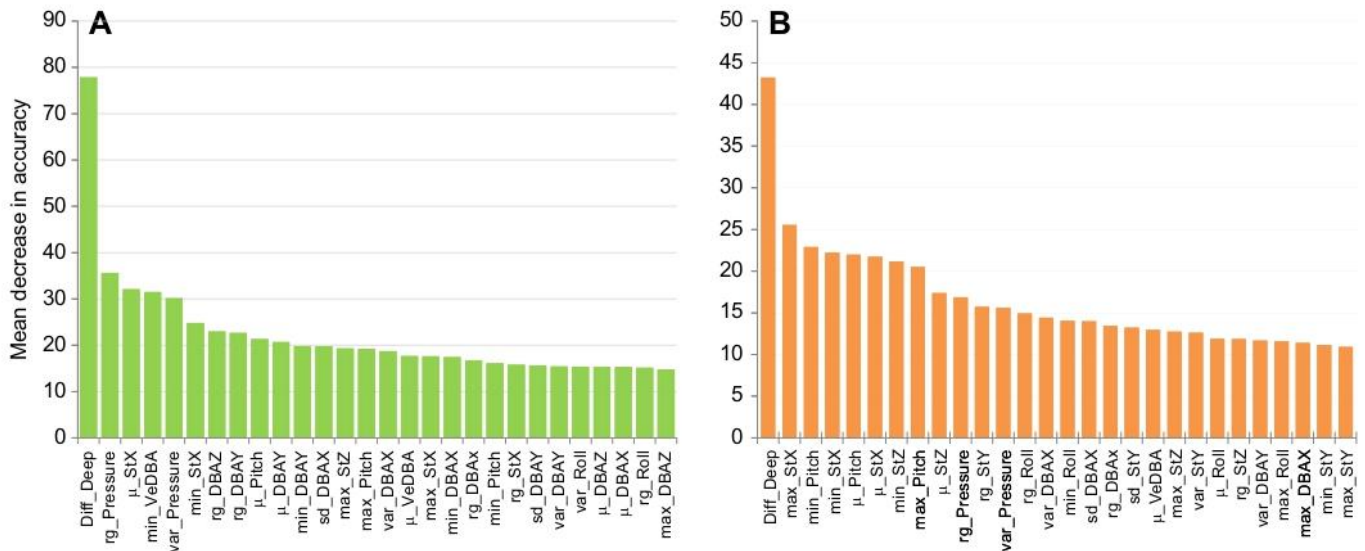


Fig. 5. Importance plot of the first 28 variables used in the discrimination processes. The mean decrease in accuracy was calculated from the decrease of the forecast quality due to a permutation of the variable averaged over all trees. The higher the value, the greater the importance of the variable. (A) The importance plot for the hawkbill and green turtle behaviours. (B) The importance plot for the loggerhead turtle behaviours. μ , mean; sd, standard deviation; rg, range; min, minimum; max, maximum; var, variance.

DISCUSSION

The main goal of this study was to relate underwater sea turtle behaviours to accelerometer signals. Our approach was successful in that the models from the CART algorithms had a global accuracy of 81.30% for the hawksbill and green turtles and 71.63% for the loggerhead turtle, identifying 10 and 12 different behaviours, respectively. This concurs with other studies using this approach. For example, there was 86.21% global accuracy in the discrimination of five behaviours manifest during the nesting process of green turtles, *C. mydas* (Nishizawa et al., 2013), 70.00% for five behaviours exhibited by African elephants, *Loxodonta africana* (Soltis et al., 2012), 85.95% for seven griffon vultures,

Gyps fulvus, behaviours (Nathan et al., 2012), 84.26% for 10 behaviours exhibited by humans (Bao and Intille, 2004) and 67.00% for 13 behaviours used by domestic cats, *Felis sylvestris catus* (Forin-Wiart et al., 2014).

In order to build an accurate model able to predict many underwater behaviours of sea turtles, the Random Forest algorithm was used in addition to the CART method. The Random Forest approach is a powerful classification algorithm (Nathan et al., 2012; Graf et al., 2015), which uses several decision trees in order to improve the model accuracy (Breiman, 2001). However, the specific difficulty is how to find the best compromise between global accuracy and the number of discriminated behaviours. Our results, with a

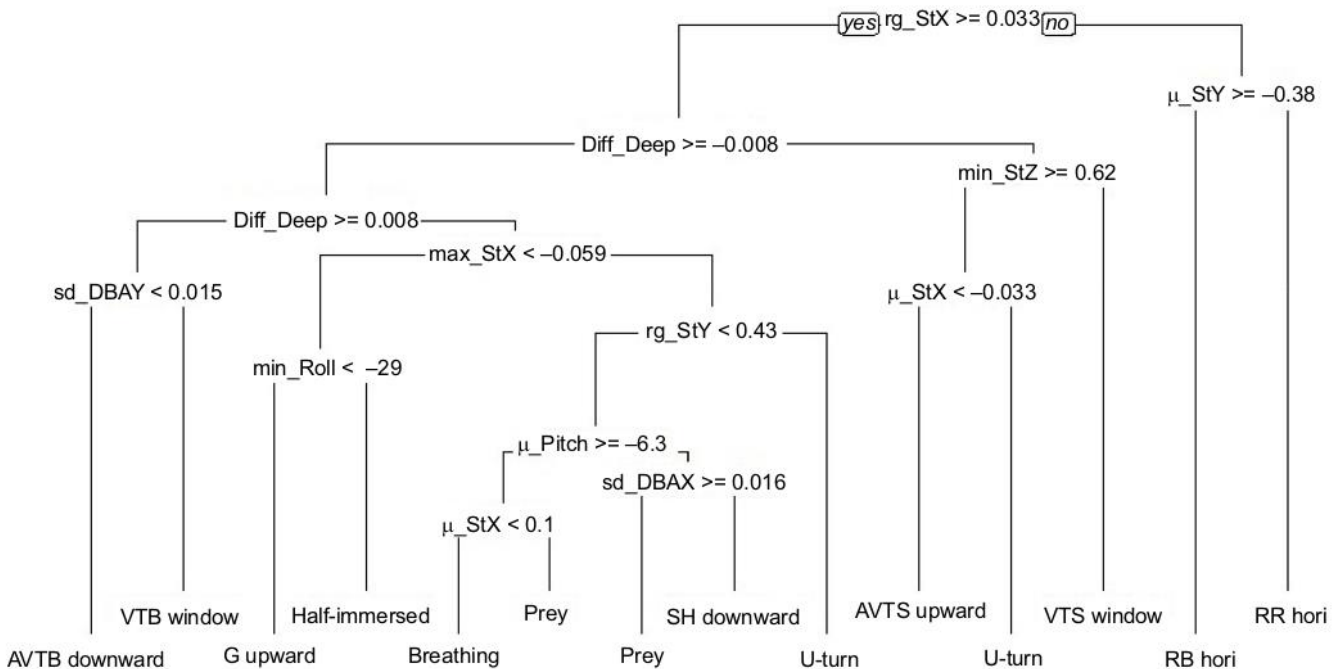


Fig. 6. Decision tree built from the CART algorithm, discriminating 12 behaviours of the loggerhead turtle. See Table 1 for explanation of terms.

global accuracy of 86.96% for the hawksbill and green turtle model and 79.49% for the loggerhead turtle model, demonstrate the value of this approach. Few studies have used the Random Forest algorithm to discriminate behaviours from accelerometer data despite its convincing results. For example, Casale et al. (2011) reported 94.00% accuracy for five behaviours in humans, Resheff et al. (2014) reported 84.02% accuracy for six behaviours in griffon vultures, Graf et al. (2015) reported 94.99% accuracy for six behaviours in Eurasian beavers, *Castor fiber*, and Nathan et al. (2012) reported 90.88% accuracy for seven behaviours in griffon vultures.

As in previous comparative studies (Nathan et al., 2012; Ellis et al., 2014; Resheff et al., 2014; Ladds et al., 2017), the Random Forest algorithm performed better than the CART algorithm, with specific improvement being manifest in the precision and recall indices of the behaviours: here, the global accuracy was 5.66 points higher with the Random Forest algorithm in the hawksbill and green turtle model, and 7.2 points higher in the loggerhead turtle model. In both cases, the behaviours that showed some difficulty in identification by the CART algorithm were associated with a greater increase of one, or both, of the indices in the Random Forest model. In fact, with the exception of the 'SH downward' behaviour in the loggerhead turtle model, these behaviours had the smallest number of segments available for analysis. However, the use of several decision trees by the Random Forest algorithm allowed us to compensate for such low representation, increasing the precision of the model to identify them.

In this study, we used the CART algorithm as a first step in order to understand the main decision rules for identifying behaviours. In fact, the variables that emerged from the CART decision tree were also the first 10 most important variables used to build the random forest model. Of particular note is that the inactive behaviours (within the category 'resting') were rapidly discriminated using two or three decision rules based on static acceleration variables or posture-related parameters (see Fehlmann et al., 2017). This contrasts with other studies that have noted the value of dynamic acceleration (in some ways the polar opposite of static acceleration) in differentiating inactive from active behaviours (Shamoun-Baranes et al., 2012; Soltis et al., 2016). With specific regard to active locomotion behaviours, the direction (or sign) of the 'Diff_Deep' value was used by both algorithms, indicating the direction of movement and demonstrating the value of non-accelerometer sensors in helping differentiate behaviours, while negative or positive values of StX gave information about the inclination of the body (upward-facing or downward-facing). Dynamic acceleration was particularly useful in the hawksbill and green turtle CART model to help discriminate 'interaction' and 'SH hori'. The interactions between the two adult turtles were brief and fast, leading to high values for dynamic acceleration as one of the turtles attacked or escaped (Fig. 2).

In our attempt to create a shared ethogram, we described as much behavioural detail as possible in order to make models most applicable to free-living turtles. However, as the three turtles expressed the behaviours with different frequencies, we were obliged to build two distinct models, both of which sought to conserve the observed behavioural characteristics (body posture, activity, direction, etc.) as closely as possible. This difference in the expression of behaviours might be primarily due to the size/age difference between the animals, the juvenile loggerhead being half the size of the other two (adult) species. In addition, turtle buoyancy also determines dynamic acceleration signals (Yasuda and Arai, 2009; Fossette et al., 2010) and this may have led to different behavioural expressions between the juvenile and the adults. The

loggerhead turtle models notably gave a global accuracy that was about 10 points lower than the adult models due to a higher number of behaviours, and this concurs with other studies that have shown a similar decrease of CART accuracy with the addition of behaviours (Shamoun-Baranes et al., 2012; Nishizawa et al., 2013). Again, as we obtained data from only one loggerhead individual, our sample size prohibits proper consideration of this. Our first CART model building tests showed clearly, however, that an increase of the available segment number (110) in both algorithms led to a rapid decline in the precision and recall indices of poorly represented behaviours. Thus, this model currently does not seem particularly compelling for use on free-living individuals and should be consolidated with extra data.

Limits of using captive animals

As with other wild animal species (Hogan et al., 1988; Birke, 2002; Montaudouin and Le Pape, 2004), captivity is expected to profoundly affect the extent and type of behaviours exhibited by sea turtles by virtue of the restricted space and poorly enriched environment. However, the environment for the turtles of Aquarium La Rochelle is conceived to encourage them to conserve their natural behaviours, such as resting in various hiding places within their aquarium and searching for food in the water column and on the bottom. For this reason, the food-searching behaviour 'grazing' was identified in both the adult and juvenile models while 'prey' was discriminated only in the loggerhead turtle model. It was, however, problematic that there was a very low incidence of such behaviour in our study. Nonetheless, the success of identification of 'prey' and 'grazing' behaviours indicates that tags such as ours deployed on free-living animals could point towards food ingestion events, an important part of turtle ecology.

An obvious limitation of our system was manifest in our models being unable to discriminate passive movements (notably gliding up and/or down the water column), behaviours that have been noted from free-living turtles (Yasuda and Arai, 2009; Fossette et al., 2010). This was because these phases are highly transitory in captivity and, anyway, particular pressure conditions (associated with depth) are necessary for the overall turtle body density to differ enough from that of seawater for these to take place. For example, Yasuda and Arai (2009) estimated that wild green turtles can glide down passively at depths of between 12 and 20 m. Our 4 m deep tanks were, therefore, inadequate in this respect.

Of particular note is that the decision trees obtained from the CART algorithm, as well as the importance of variables indicated by the Random Forest algorithm, showed that dynamic acceleration values were used little to discriminate behaviours, with models being primarily reliant on posture and pressure differences. This contrasts with results obtained from accelerometers deployed on free-living turtles, where dynamic acceleration values figure extensively in activity budget quantification and in discussing the energy management strategies of these animals (Hochscheid et al., 1999; Lagarde et al., 2008; Fossette et al., 2012). In fact, dynamic acceleration did not vary significantly between sea turtle behaviours in our study, which we assume was a consequence of the constraints of captivity. This is not just related to the limited space per se but also reflects the amount of 'effort' invested in any movement by captive animals compared with their wild counterparts (Shepherdson et al., 1993; Veasey et al., 1996). Interestingly, in the CART models, 'interaction' and 'prey', were among the few behaviours discriminated by dynamic acceleration, both of which are expected in wild animals and elicited some vigour in the captive animals, for obvious reasons.

Sea turtle flipper beating during travelling produces a clear, regular waveform in the heave axis (Shepard et al., 2008), a pattern that is also characteristic in swimming penguins and flying birds (Watanabe et al., 2005; Lagarde et al., 2008; Shamoun-Baranes et al., 2012; Nishizawa et al., 2013). Given the low flipper beat frequency of turtles (Yasuda and Arai, 2009) and the limited dimensions of our study tanks, it proved challenging to obtain clear flipper-beat signals of our turtles during swimming (noting that a temporal window of >6 s and >4 s is needed for 2 flipper beats for the adult and juvenile animals, respectively), which also correspondingly reduced the number of segments used to build the models.

Perspectives and conclusions

The development of remote sensors, such as 3D accelerometers, allows us to acquire new information about the behavioural ecology of enigmatic species in the wild. This is particularly germane for threatened species. For this reason, studies seeking to validate sensor signals for turtle behaviours are important in helping conservation efforts (Sutherland, 1998). This study is the first to validate accelerometer data to identify the behaviours of turtles in water. For this, we suggest using two supervised algorithms in order to combine the advantages of both. While the Random Forest algorithm is a powerful classification algorithm, upstream use of the CART algorithm highlighted 'confused' behaviours and allowed us to refine our analysis in order to build the most accurate Random Forest model. Despite the obvious limitations of studies on captive animals, our work indicates that this approach is a promising first step in helping to identify the suite of behaviours exhibited by sea turtles. We hope that this study will help catalyse the next stage in the process, which is to have the derived models tested on other watchable captive sea turtle species, with a view to taking the system into the wild. Ultimately, the aspiration is to use this approach to provide data that will improve management plans for these endangered species.

Acknowledgements

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique and Guyane. The authors would like to thank the DEAL Martinique et Guyane, the ODE Martinique, the ONCFS Martinique and Guyane, the ONEMA Martinique and Guyane, the SMPE Martinique and Guyane, the ONF Martinique, the PNR Martinique and Guyane, The Reserve Naturelle de l'Amana, the WWF French Guiana, the Surfrider Foundation, Carbet des Sciences, Aliotisplongée, Plongée-Passion, the Collège Cassien Sainte-Claire and the Collège Petit Manoir for their technical support and field assistance.

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

Conceptualization: F.D., M.C., M. Bonola, D.E., J.G., B.D., F.C., D.C.; Methodology: L.J., F.D., M.-A.F.-W., M. Bonola, Y.H.; Software: M.-A.F.-W., Y.H.; Validation: M.-A.F.-W., Y.H., R.W., D.C.; Formal analysis: L.J., M.-A.F.-W., Y.H.; Investigation: L.J., M.-A.F.-W., Y.H.; Resources: F.D., M.C., M. Bonola, S.R., N.L., F.L., M. Brucker, N.C., R.L., F.C., D.C.; Data curation: M. Bonola, S.R., N.L., F.L., M. Brucker, N.C., R.L., F.C.; Writing - original draft: L.J.; Writing - review & editing: L.J., F.D., M.-A.F.-W., B.D., Y.L., Y.H., R.W., D.C.; Supervision: F.D., M.C., D.E., J.G., Y.L., F.C., R.W., D.C.; Project administration: F.D., D.C.; Funding acquisition: F.D., M.C., D.E., J.G., B.D., D.C.

Funding

This study was co-financed by the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Guyane and Centre National d'Etudes Spatiales, Fonds Européens de Développement Régional Martinique (European Union), Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Martinique, the Office De l'Eau Martinique, the Mission Interdisciplinarité Centre National de la Recherche Scientifique, the Fondation Electricité De France, the Aquarium La Rochelle and the Fondation de France. The authors also appreciate the support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité,

Centre National de la Recherche Scientifique). Lorène Jeantet's PhD scholarship was supported by Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Guyane and Centre National d'Etudes Spatiales.

Supplementary information

Supplementary information available online at <http://jeb.biologists.org/lookup/doi/10.1242/jeb.177378.supplemental>

References

- Bao, L. and Intille, S. S. (2004). Activity recognition from user-annotated acceleration data. In *Pervasive Computing* (ed. A. Ferscha and F. Mattern). Pervasive 2004. Lecture Notes in Computer Science, vol. 3001. Berlin: Springer.
- Baudouin, M., de Thoisy, B., Chambault, P., Berzins, R., Entraygues, M., Kelle, L., Turmy, A., Le Maho, Y. and Chevallier, D. (2015). Identification of key marine areas for conservation based on satellite tracking of post-nesting migrating green turtles (*Chelonia mydas*). *Biol. Conserv.* **184**, 36-41.
- Birke, L. (2002). Effects of browse, human visitors and noise on the behavior of captive orangutans. *Anim. Welf.* **11**, 189-202.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Mach. Learn.* **45**, 5-32.
- Breiman, L., Friedman, J., Stone, C. J. and Olshen, R. (1984). *Classification and Regression Trees*. Berlin: Springer (Wadsworth and Brooks).
- Brown, D. D., Kays, R., Wikelski, M., Wilson, R. and Klimley, A. P. (2013). Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Anim. Biotelemetry* **1**, 20.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A. and Boyce, M. S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 2157-2162.
- Casale, P., Pujol, O. and Radeva, P. (2011). Human activity recognition from accelerometer data using a wearable device. *Pattern Recognit. Image Anal.* **6669**, 289-296.
- Chambault, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins, R., Bilo, K., Gaspar, P., de Thoisy, B. et al. (2015). Dispersal and diving adjustments of the green turtle *Chelonia mydas* in response to dynamic environmental conditions during post-nesting migration. *PLoS ONE* **10**, e0137340.
- Chambault, P., Roquet, F., Benhamou, S., Baudena, A., Pauthenet, E., de Thoisy, B., Bonola, M., Dos Reis, V., Crasson, R., Brucker, M. et al. (2017). The Gulf Stream frontal system: a key oceanographic feature in the habitat selection of the leatherback turtle? *Deep Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **123**, 35-47.
- Chevallier, D., Handrich, Y., Georges, J.-Y., Baillon, F., Brossault, P., Aurouet, A., Le Maho, Y., Massemin, S. (2010). Influence of weather conditions on the flight of migrating black storks. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**:2755-2764.
- Collins, P. M., Green, J. A., Warwick-Evans, V., Dodd, S., Shaw, P. J. A., Arnould, J. P. Y. and Halsey, L. G. (2015). Interpreting behaviors from accelerometry: a method combining simplicity and objectivity. *Ecol. Evol.*
- 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.
- Ellis, K., Godbole, S., Marshall, S., Lanckriet, G., Staudenmayer, J. and Kerr, J. (2014). Identifying active travel behaviors in challenging environments using GPS, accelerometers, and machine learning algorithms. *Front. Public Heal.* **2**, 36.
- Entstipp, M. R., Ciccione, S., Gineste, B., Milbergue, M., Ballorain, K., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Plot, V. and Georges, J.-Y. (2011). Energy expenditure of freely swimming adult green turtles (*Chelonia mydas*) and its link with body acceleration. *J. Exp. Biol.* **214**, 4010-4020.
- Fehlmann, G., O'Riain, M. J., Hopkins, P. W., O'Sullivan, J., Holton, M. D., Shepard, E. L. C. and King, A. J. (2017). Identification of behaviours from accelerometer data in a wild social primate. *Anim. Biotelemetry* **5**, 6.
- Forin-Wiart, M.-A., Pouille, M. L., Hubert, P., Chevallier, D., Georges, J. and Handrich, Y. (2014). Use of tri-axial accelerometers: towards the identification of when and how often cats hunt? The 5th International Bio-logging Science Symposium. Strasbourg, France.
- Fossette, S., Gleiss, A. C., Myers, A. E., Garner, S., Liebsch, N., Whitney, N. M., Hays, G. C., Wilson, R. P. and Lutcavage, M. E. (2010). Behaviour and buoyancy regulation in the deepest-diving reptile: the leatherback turtle. *J. Exp. Biol.* **213**, 4074-4083.
- Fossette, S., Schofield, G., Lilley, M. K. S., Gleiss, A. C. and Hays, G. C. (2012). Acceleration data reveal the energy management strategy of a marine ectotherm during reproduction. *Funct. Ecol.* **26**, 324-333.
- Gleiss, A. C., Wilson, R. P. and Shepard, E. L. C. (2011). Making overall dynamic body acceleration work: on the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure. *Methods Ecol. Evol.* **2**, 23-33.
- Graf, P. M., Wilson, R. P., Qasem, L., Hackländer, K. and Rosell, F. (2015). The use of acceleration to code for animal behaviours: a case study in free-ranging Eurasian beavers *Castor fiber*. *PLoS ONE* **10**, e0136751.
- Halsey, L. G., Jones, T. T., Jones, D. R., Liebsch, N. and Booth, D. T. (2011). Measuring energy expenditure in sub-adult and hatchling sea turtles via accelerometry (Y Ropert-Coudert, Ed.). *PLoS ONE* **6**, e22311.

- Hart, K. M. and Hyrenbach, K. D. (2010). Satellite telemetry of marine megavertebrates: the coming of age of an experimental science. *Endanger. Species Res.* **10**, 9-20.
- Hochscheid, S., Godley, B. J., Broderick, A. C. and Wilson, R. P. (1999). Reptilian diving: highly variable dive patterns in the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **185**, 101-112.
- Hogan, E. S., Houpt, K. A. and Sweeney, K. (1988). The effect of enclosure size on social interactions and daily activity patterns of the captive Asiatic wild horse (*Equus przewalskii*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **21**, 147-168.
- Hubel, T. Y., Myatt, J. P., Jordan, N. R., Dewhirst, O. P., McNutt, J. W. and Wilson, A. M. (2016). Additive opportunistic capture explains group hunting benefits in African wild dogs. *Nat. Commun.* **7**, 11033.
- Iucnredlist.org. (2018). The IUCN Red List of Threatened Species. [online] Available at: <http://www.iucnredlist.org/> [Accessed 12 Jan 2018].
- Jack, K. M., Lenz, B. B., Healan, E., Rudman, S., Schoof, V. A. M. and Fedigan, L. (2008). The effects of observer presence on the behavior of *Cebus capucinus* in Costa Rica. *Am. J. Primatol.* **70**, 490-494.
- Kooyman, G. L. (2003). Genesis and evolution of bio-logging devices: 1963-2002. *Mem. Natl. Polar Res. Inst.* **5**, 15-22.
- Ladds, M. A., Thompson, A. P., Kadar, J.-P., Slip, D., Hocking, D. and Harcourt, R. (2017). Super machine learning: improving accuracy and reducing variance of behaviour classification from accelerometry. *Anim. Biotelemetry* **5**, 8.
- Lagarde, F., Guillon, M., Dubroca, L., Bonnet, X., Ben Kaddour, K., Slimani, T. and El Mouden, E. H. (2008). Slowness and acceleration: a new method to quantify the activity budget of chelonians. *Anim. Behav.* **75**, 319-329.
- Montaudouin, S. and Le Pape G. (2004). Comparison of the behaviour of European brown bears (*Ursus arctos arctos*) in six different parks, with particular attention to stereotypies. *Behav. Processes* **67**, 235-244.
- Narazaki, T., Sato, K., Abemathy, K. J., Marshall, G. J. and Miyazaki, N. (2009). Sea turtles compensate deflection of heading at the sea surface during directional travel. *J. Exp. Biol.* **212**, 4019-4026.
- Nathan, R., Spiegel, O., Fortmann-Roe, S., Harel, R., Wikelski, M. and Getz, W. M. (2012). Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *J. Exp. Biol.* **215**, 986-996.
- Nishizawa, H., Noda, T., Yasuda, T., Okuyama, J., Arai, N. and Kobayashi, M. (2013). Decision tree classification of behaviors in the nesting process of green turtles (*Chelonia mydas*) from tri-axial acceleration data. *J. Ethol.* **31**, 315-322.
- Okuyama, J., Kawabata, Y., Naito, Y., Arai, N. and Kobayashi, M. (2009). Monitoring beak movements with an acceleration datalogger: a useful technique for assessing the feeding and breathing behaviors of sea turtles. *Endanger. Species Res.* **10**, 39-45.
- Powers, D. M. W. (2007). Evaluation: from precision, recall and F-factor to ROC, informedness, markedness and correlation. *Int. J. Mach. Learn. Tech.* **2**, 37-63.
- Qasem, L., Cardew, A., Wilson, A., Griffiths, I., Halsey, L. G., Shepard, E. L. C., Gleiss, A. C. and Wilson, R. (2012). Tri-axial dynamic acceleration as a proxy for animal energy expenditure; should we be summing values or calculating the vector? *PLoS ONE* **7**, e31187.
- Resheff, Y. S., Rotics, S., Harel, R., Spiegel, O. and Nathan, R. (2014). AcceleRater: a web application for supervised learning of behavioral modes from acceleration measurements. *Mov. Ecol.* **2**, 27.
- Schneirla, T. C. (1950). The relationship between observation and experimentation in the field study of behavior. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **51**, 1022-1044.
- Shamoun-Baranes, J., Bom, R., van Loon, E. E., Ens, B. J., Oosterbeek, K. and Bouten, W. (2012). From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example (GG de Polavieja, Ed.). *PLoS ONE* **7**, e37997.
- Shepard, E. L. C., Wilson, R. P., Quintana, F., Gómez Laich, A., Liebsch, N., Albareda, D. A., Halsey, L. G., Gleiss, A., Morgan, D. T., Myers, A. E. et al. (2008). Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endanger. Species Res.* **10**, 47-60.
- Shepherdson, D. J., Carlstead, K., Mellen, J. D. and Seidensticker, J. (1993). The influence of food presentation on the behavior of small cats in confined environments. *Zoo Biol.* **12**, 203-216.
- Soltis, J., Wilson, R. P., Douglas-Hamilton, I., Vollrath, F., King, L. E. and Savage, A. (2012). Accelerometers in collars identify behavioral states in captive African elephants *Loxodonta africana*. *Endanger. Species Res.* **18**, 255-263.
- Soltis, J., King, L., Vollrath, F. and Douglas-Hamilton, I. (2016). Accelerometers and simple algorithms identify activity budgets and body orientation in African elephants *Loxodonta africana*. *Endang. Species Res.* **31**, 1-12.
- Spotila, J. R. (2004). *Sea Turtles: A Complete Guide to their Biology, Behavior, and Conservation*. Baltimore, MA: The John Hopkins University Press.
- Sutherland, W. J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Anim. Behav.* **56**, 801-809.
- Tomkiewicz, S. M., Fuller, M. R., Kie, J. G. and Bates, K. K. (2010). Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 2163-2176.
- Veasey, J. S., Waran, N. K. and Young, R. J. (1996). On comparing the behaviour of zoo housed animals with wild conspecifics as a welfare indicator. *Animal Welfare* **5**, 139-153.
- Walker, J. S., Jones, M. W., Laramée, R. S., Holton, M. D., Shepard, E. L. C., Williams, H. J., Scantlebury, D. M., Marks, N. J., Magowan, E. A., Maguire, I. E. et al. (2015). Prying into the intimate secrets of animal lives; software beyond hardware for comprehensive annotation in 'Daily Diary' tags. *Mov. Ecol.* **3**, 1-16.
- Watanabe, Y., Baranov, E. A., Sato, K., Naito, Y. and Miyazaki, N. (2004). Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **279**, 283-289.
- Watanabe, S., Izawa, M., Kato, A., Ropert-Coudert, Y. and Naito, Y. (2005). A new technique for monitoring the detailed behaviour of terrestrial animals: a case study with the domestic cat. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **94**, 117-131.
- Watanabe, S., Sato, K., Ponganis, P. J., Groscolas, R. and Ponganis, P. (2012). Activity time budget during foraging trips of emperor penguins (A Chiaradia, Ed.). *PLoS ONE* **7**, e50357.
- Willener, A. S. T., Handrich, Y., Halsey, L. G. and Strike, S. (2015). Effect of walking speed on the gait of king penguins: an accelerometric approach. *J. Theor. Biol.* **387**, 166-173.
- Wilson, R. P., White, C. R., Quintana, F., Halsey, L. G., Liebsch, N., Martin, G. R. and Butler, P. J. (2006). Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: the case of the cormorant. *J. Anim. Ecol.* **75**, 1081-1090.
- Wilson, R. P., Shepard, E. L. C. and Liebsch, N. (2008). Prying into the intimate details of animal lives: use of a daily diary on animals. *Endanger. Species Res.* **4**, 123-137.
- Yasuda, T. and Arai, N. (2009). Changes in flipper beat frequency, body angle and swimming speed of female green turtles *Chelonia mydas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **386**, 275-286.
- Yoda, K., Sato, K., Niizuma, Y., Kurita, M. and Naito, Y. (1999). Precise monitoring of porpoising behaviour of Adélie penguins. *J. Exp. Biol.* **3126**, 3121-3126.

SUPPLEMENTARY

Table.S1: The hawksbill and green turtle CART confusion matrix showing Precision and Recall indices of 10 behaviours and the global accuracy of the model (highlighted in green)

Predicted	Observed										Predicted Positive	Precision (%)
	AVTB downward	AVTS upward	Breathing	G upward	SH downward	SH hori	Interaction	RB	RR	RR downward		
AVTB downward	51	0	0	0	6	1	0	0	0	0	58	87.93
AVTS upward	0	88	9	8	0	0	7	0	0	0	112	78.57
Breathing	0	2	24	5	0	4	2	4	10	0	51	47.06
G upward	0	6	10	56	0	2	5	0	2	0	81	69.14
SH downward	6	1	1	0	35	2	5	0	0	2	52	67.31
SH hori	12	7	5	4	1	96	1	0	0	1	127	75.59
Interaction	0	0	0	0	0	0	24	17	0	0	41	58.54
RB	0	0	0	0	0	0	2	83	0	0	85	97.65
RR	0	0	0	0	0	0	0	1	102	0	103	99.03
RR downward	0	0	0	0	0	0	1	0	0	102	103	99.03
Real Positive	69	104	49	73	42	105	47	105	114	105		
Recall (%)	73.91	84.62	48.98	76.71	83.33	91.43	51.06	79.05	89.47	97.14		81.30

Table.S2: The hawksbill and green turtle Random Forest confusion matrix showing Precision and Recall indices of 10 behaviours and the global accuracy of the model (highlighted in green)

Predicted	Observed										Predicted Positive	Precision (%)
	AVTB downward	AVTS upward	Breathing	G upward	SH downward	SH hori	Interaction	RB	RR	RR downward		
AVTB downward	55	0	0	0	7	3	0	0	0	0	65	84.62
AVTS upward	0	93	5	10	0	2	1	0	0	0	111	83.78
Breathing	0	0	38	2	0	2	6	1	1	0	50	76.00
G upward	0	4	5	57	0	5	3	1	5	0	80	71.25
SH downward	3	1	0	0	33	2	1	0	0	1	41	80.49
SH hori	11	5	1	4	2	91	0	0	0	0	114	79.82
Interaction	0	0	0	0	0	0	33	7	0	0	40	82.50
RB	0	1	0	0	0	0	2	95	0	0	98	96.94
RR	0	0	0	0	0	0	0	1	108	0	109	99.08
RR downward	0	0	0	0	0	0	1	0	0	104	105	99.05
Real Positive	69	104	49	73	42	105	47	105	114	105		
Recall (%)	79.71	89.42	77.55	78.08	78.57	86.67	70.21	90.48	94.74	99.05		86.96

Partie II : Développement d'une méthode d'identification automatique des comportements

Table.S3: The loggerhead CART confusion matrix showing Precision and Recall indices of 12 behaviours and the global accuracy of the model (highlighted in orange)

Predicted	Observed												Predicted Positive	Precision (%)
	AVTB downward	AVTS upward	Breathing	G upward	Half immersed	SH downward	Prey	RB hori	RR hori	U-turn	VTB window	VTS window		
AVTB downward	23	0	0	0	0	3	0	0	0	1	4	0	31	74.19
AVTS upward	0	21	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	26	80.77
Breathing	0	1	27	2	3	1	16	0	0	4	0	0	54	50.00
G upward	0	1	0	16	1	0	0	0	2	0	0	0	20	80.00
Half immersed	0	0	6	7	24	0	2	0	0	0	0	0	39	61.54
SH downward	5	0	2	0	0	16	2	3	0	4	0	0	32	50.00
Prey	0	0	0	0	0	1	10	0	0	1	0	0	12	83.33
RB hori	0	0	0	0	3	0	0	20	0	0	0	0	23	86.96
RR hori	0	0	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0	39	100.00
U-turn	0	1	0	1	2	3	0	1	0	18	0	1	27	66.67
VTB window	9	0	0	0	0	1	0	0	0	2	15	0	27	55.56
VTS window	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	26	100.00
Real Positive	37	24	35	26	33	25	30	24	41	31	19	31		
Recall (%)	62.16	87.50	77.14	61.54	72.73	64.00	33.33	83.33	95.12	58.06	78.95	83.87		71.63

Table.S4: The loggerhead Random Forest confusion matrix showing Precision and Recall indices of 12 behaviours and the global accuracy of the model (highlighted in orange).

Predicted	Observed												Predicted Positive	Precision (%)
	AVTB downward	AVTS upward	Breathing	G upward	Half immersed	SH downward	Prey	RB hori	RR hori	U-turn	VTB window	VTS window		
AVTB downward	26	0	0	0	0	3	0	0	0	2	5	0	36	72.22
AVTS upward	0	21	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	26	80.77
Breathing	0	1	26	1	3	1	3	0	0	2	0	0	37	70.27
G upward	0	1	2	22	2	0	0	0	2	0	0	0	29	75.86
Half immersed	0	0	3	2	21	0	1	0	0	0	0	0	27	77.78
SH downward	5	0	0	0	0	17	0	1	0	3	0	0	26	65.38
Prey	0	0	2	0	0	1	26	0	0	0	0	0	29	89.66
RB hori	0	0	0	0	3	0	0	22	0	0	0	0	25	88.00
RR hori	0	0	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0	39	100.00
U-turn	0	0	2	1	4	3	0	1	0	23	0	1	35	65.71
VTB window	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	20	70.00
VTS window	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	27	96.30
Real Positive	37	24	35	26	33	25	30	24	41	31	19	31		
Recall (%)	70.27	87.50	74.29	84.62	63.64	68.00	86.67	91.67	95.12	74.19	73.68	83.87		79.49

Chapitre 5 : Validation des signaux accélérométriques des tortues marines en liberté



©Fabien Lefebvre

La validation des signaux accélérométriques en bassin nous a permis de mettre en place une première méthode d'identification des comportements des tortues marines. Néanmoins, dus à la captivité, certains comportements étaient absents ou exprimés sur un temps très court. Il était alors important pour nous d'aller plus loin dans la validation des signaux accélérométriques chez les tortues marines et réaliser cette dernière sur des individus en liberté. Nous avons pour cela déployé des caméras embarquées sur des tortues vertes immatures en Martinique, couplées à des accéléromètres, gyroscopes, magnétomètres et capteurs de pression. La labélisation des données réalisées à partir des séquences vidéos nous a permis d'identifier les signaux de comportements fins, c'est-à-dire difficiles à identifier visuellement à partir des séquences accélérométriques, comme l'alimentation. Nous avons par la suite perfectionné notre méthode d'identification automatique des comportements afin de permettre la détection du comportement d'alimentation, particulièrement difficile à identifier de manière automatique, mais primordiale pour comprendre l'écologie des tortues vertes.

ROYAL SOCIETY
OPEN SCIENCE

royalsocietypublishing.org/journal/rsos

Research



Cite this article: Jeantet L *et al.* 2020
Behavioural inference from signal processing using
animal-borne multi-sensor loggers:
a novel solution to extend the knowledge of sea
turtle ecology. *R. Soc. Open Sci.* **7**: 200139.
<http://dx.doi.org/10.1098/rsos.200139>

Received: 30 January 2020

Accepted: 17 April 2020

Subject Category:

Ecology, conservation, and global change biology

Subject Areas:

behaviour/ecology/bioinformatics

Keywords:

supervised learning algorithms, accelerometer,
sea turtle, animal-borne camera, behavioural
classification, marine ecology

Author for correspondence:

Lorène Jeantet

e-mail: lorene.jeantet@iphc.cnrs.fr

Electronic supplementary material is available
online at <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.4971233>.

THE ROYAL SOCIETY
PUBLISHING

Behavioural inference from signal processing using animal-borne multi-sensor loggers: a novel solution to extend the knowledge of sea turtle ecology

Lorène Jeantet¹, Víctor Planas-Bielsa²,
Simon Benhamou³, Sebastien Geiger¹, Jordan Martin¹,
Flora Siegwalt¹, Pierre Lelong¹, Julie Gresser⁴,
Denis Etienne⁴, Gaëlle Hiélard⁵, Alexandre Arque⁵,
Sidney Regis¹, Nicolas Lecerf¹, Cédric Frouin¹,
Abdelwahab Benhalilou⁶, Céline Murgale⁶,
Thomas Maillet⁶, Lucas Andreani⁶, Guilhem Campistron⁶,
Hélène Delvaux⁷, Christelle Guyon⁷, Sandrine Richard⁸,
Fabien Lefebvre¹, Nathalie Aubert¹, Caroline Hibold¹,
Yvon le Maho^{1,2} and Damien Chevallier¹

¹Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS–Unistra, 67087 Strasbourg, France

²Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, 8 quai Antoine 1er, MC 98000 Monaco

³Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, Montpellier, France & Cogitamus Lab

⁴DEAL Martinique, Pointe de Jaham, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France

⁵Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique, France

⁶Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, Martinique

⁷DEAL Guyane, Rue Carlos Finley, CS 76003, 97306 Cayenne Cedex, France

⁸Centre National d'Études Spatiales, Centre Spatial Guyanais, BP 726, 97387 Kourou Cedex, Guyane

LJ, 0000-0001-7317-3154; VP-B, 0000-0003-0903-7603;
FS, 0000-0002-5067-5896; CH, 0000-0002-6881-6546; DC, 0000-0002-2232-6787

The identification of sea turtle behaviours is a prerequisite to predicting the activities and time-budget of these animals in their natural habitat over the long term. However, this is

© 2020 The Authors. Published by the Royal Society under the terms of the Creative Commons Attribution License <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>, which permits unrestricted use, provided the original author and source are credited.

hampered by a lack of reliable methods that enable the detection and monitoring of certain key behaviours such as feeding. This study proposes a combined approach that automatically identifies the different behaviours of free-ranging sea turtles through the use of animal-borne multi-sensor recorders (accelerometer, gyroscope and time-depth recorder), validated by animal-borne video-recorder data. We show here that the combination of supervised learning algorithms and multi-signal analysis tools can provide accurate inferences of the behaviours expressed, including feeding and scratching behaviours that are of crucial ecological interest for sea turtles. Our procedure uses multi-sensor miniaturized loggers that can be deployed on free-ranging animals with minimal disturbance. It provides an easily adaptable and replicable approach for the long-term automatic identification of the different activities and determination of time-budgets in sea turtles. This approach should also be applicable to a broad range of other species and could significantly contribute to the conservation of endangered species by providing detailed knowledge of key animal activities such as feeding, travelling and resting.

1. Introduction

It is essential to assess the feeding behaviours of free-ranging animals in order to estimate their time budgets, and thus understand how these animals maximize their fitness [1,2]. However, investigating the foraging behaviour of sea turtles in their natural environment remains a significant challenge, as it is impossible to obtain long-term behavioural data through visual observations alone. Although some studies have provided relevant information on sea turtle diet through post-mortem stomach content analysis or the deployment of animal-borne video-recorders [3–5], the proportion of time that sea turtles allocate to feeding activities in the long term remains unknown. Time-depth recorders (TDR) have been used to record the dive profiles and durations of free-ranging sea turtles and have provided insights into their underwater activities [6–8]. However, a number of authors have underlined the limits of focusing on dive profile, as foraging activity cannot be distinguished from transit or resting phases [9,10]. The joint use of TDR and video-recorders revealed that the typical dive types described in [11,12] could not be associated with specific activities such as travelling, resting or foraging [13,14].

Devices combining miniaturized tri-axial accelerometers and TDR were described as a powerful tool to improve the identification of fine-scale behaviours in animals that cannot be easily monitored by visual observation [15–17]. Such devices have been deployed to study the behaviour and dive patterns of loggerheads (*Caretta caretta*, [18]), green turtles (*Chelonia mydas*, [19]) and leatherbacks (*Dermochelys coriacea*, [20]) during the inter-nesting period. However, the interpretation of the acceleration signals used in these studies to identify sea turtle behaviours in water was not validated by simultaneous visual observation, possibly resulting in misidentification and significant biases in the interpretation of the data.

A new approach was therefore necessary to reliably identify the underwater behaviours of free-ranging sea turtles without using direct visual observation (which is usually impossible) or video recordings, which are limited to short-term studies (a few hours) because of their high power consumption. Accelerometers permit the identification of feeding activity and time budget in marine animals such as seals and penguins by recording head movements that are likely to correspond to prey captures [21–23]. For the same purpose, accelerometers have been placed on the beak [24–27] or the top of the head [28] of sea turtles to record beak-openings and capture attempts. However, placing the device in this way is likely to result in a significant disturbance for the individuals and cannot be considered for long-term use (up to several weeks). It was therefore crucial to develop a protocol for the long-term recording and identification of sea turtle feeding activities that minimizes disturbance to the animals while making optimal use of the subtle variations in data acquired by loggers that are mounted on the carapace rather than the head.

Further work is needed to validate the identification of sea turtle underwater behaviours by data acquired by animal-borne sensors. In particular, before attempting to provide new insights about the at-sea behaviours of sea turtles in natural conditions, one needs to automatically and correctly identify these behaviours, including those that are hard to detect but play a key role such as feeding, from data acquired in a way that minimizes the disturbance of the equipped animal. The aim of our study is therefore to develop a new approach fulfilling this need. In this framework, we will use the results we obtained about turtles' behaviours only to illustrate the output of our approach without attempting to give them any biological significance. Although sea turtle behaviours have mainly been inferred from combined acceleration and depth data, the additional use of a gyroscope (which records angular velocity)

can provide further relevant information in remote behavioural identification [29–31]. Thus, we deployed loggers combining an accelerometer, a gyroscope and a TDR on the carapace of free-ranging immature green turtles. This equipment was linked to a video-recorder that was mounted in the logger device to provide visual evidence that could validate logger interpretations of behaviours, given that our approach ultimately aims to infer behaviours solely through logger use. Surface behaviours were identified separately from depth data. The study tested a set of methods to infer diving behaviours from the signals provided by the accelerometer, gyroscope and TDR, including automatic segmentation and supervised learning algorithms. The validity of our approach was tested through the use of confusion matrices and by comparing the inferred activity budgets with those obtained from video recordings.

2. Material and methods

2.1. Data collection from free-ranging green turtles

The fieldwork was carried out from February 2018 to May 2019 in Grande Anse d'Arlet (14°50' N, 61°09' W), Martinique, France. We deployed CATS (Customized Animal Tracking Solutions, Germany) devices for periods ranging from several hours to several days on free-ranging immature green turtles. A CATS device comprises a video-recorder (1920 × 1080 pixels at 30 frames s⁻¹) combined with a tri-axial accelerometer, a tri-axial gyroscope and a TDR (electronic supplementary material, figure S1). The maximum battery capacity was considered to provide a recording capacity of 18 h of video footage and 48 h for other data. These devices were programmed to record acceleration and angular velocity (gyroscope) at a frequency of 20 or 50 Hz according to the recording capacity of the logger (the 50 Hz data were subsampled at 20 Hz using a linear interpolation to homogenize the sample). Depth was recorded at 1 Hz using a pressure sensor with a range from 0 to 2000 m and 0.2 m accuracy.

The relatively shallow depths of the area allowed free divers to capture the turtles manually, as described in Nivière *et al.* [32]. Once an individual had been caught, it was placed on a boat and identified by scanning its passive integrated transponder (PIT) or tagged with a new PIT if it was unknown. It was then weighed and its carapace length was measured (electronic supplementary material, table S1). The device was attached to the carapace using four suction cups. Air was manually expelled from the cups, which were held in place by the use of a galvanic timed-release system. The dissolving of these releases by seawater and the positive buoyancy of the device (23.3 × 13.5 × 4 cm for 0.785 kg) led to the remote release of the device several hours later. Devices were recovered by geolocation of an Argos SPOT-363A tag (MK10, Wildlife Computers Redmond, WA, USA), which was glued to the CATS device, with a goniometer (RXG-134, CLS, France). Instruments were deployed on 37 individuals, but complete datasets including video, acceleration, gyroscope and depth values were only recovered for 13 individuals (electronic supplementary material, table S1).

2.2. Processing of video data and behavioural labelling

The video footage was watched to identify the various behaviours and determine their starting and ending times to the closest 0.1 s. Acceleration, angular velocity and depth data corresponding to each behavioural phase were visualized using R software (version 3.5.3) and the package *rbtl* (figures 1 and 2; [33]). The 46 resulting behaviours were clustered into categories according to their similarities (the definition of the various behaviours is available in electronic supplementary material, table S2). We retained seven main expressed categories for the multi-sensor signals, namely 'Breathing', 'Feeding', 'Gliding', 'Swimming', 'Resting', 'Scratching' and 'Staying at the surface'. All other behaviours were very infrequent and were grouped in an eighth category labelled 'Other'.

2.3. Analysis of the angular velocity and acceleration data

The device was installed on the carapace in a tilted position along a longitudinal axis to obtain video images of the head. This results in biased values of accelerations and angular speeds for the surge (i.e. back-to-front) and heave (bottom-to-top) body axes, which therefore had to be corrected (see R-script in electronic supplementary material). The static acceleration vector (i.e. the component due to gravity) $\bar{\mathbf{a}} = (\bar{a}_x, \bar{a}_y, \bar{a}_z)$ was obtained by separately averaging the acceleration values (a_x , a_y and a_z) on the surge, sway (right-to-left) and heave axes, respectively, over a centred running temporal window set to $\Delta t = 2$ s, which was the smallest window resulting in a norm $\|\bar{\mathbf{a}}\|$ that remains close to

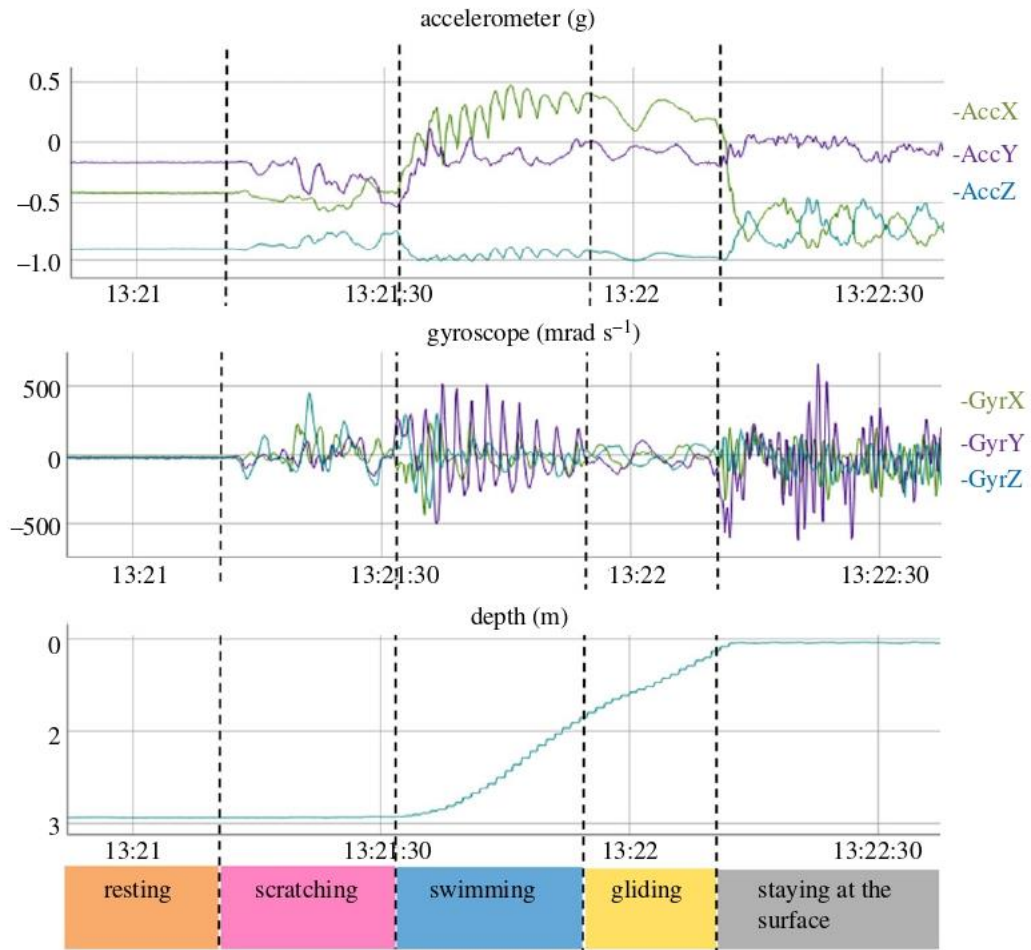


Figure 1. Raw acceleration, gyroscope and depth profiles for several behaviours expressed by turtle #12.

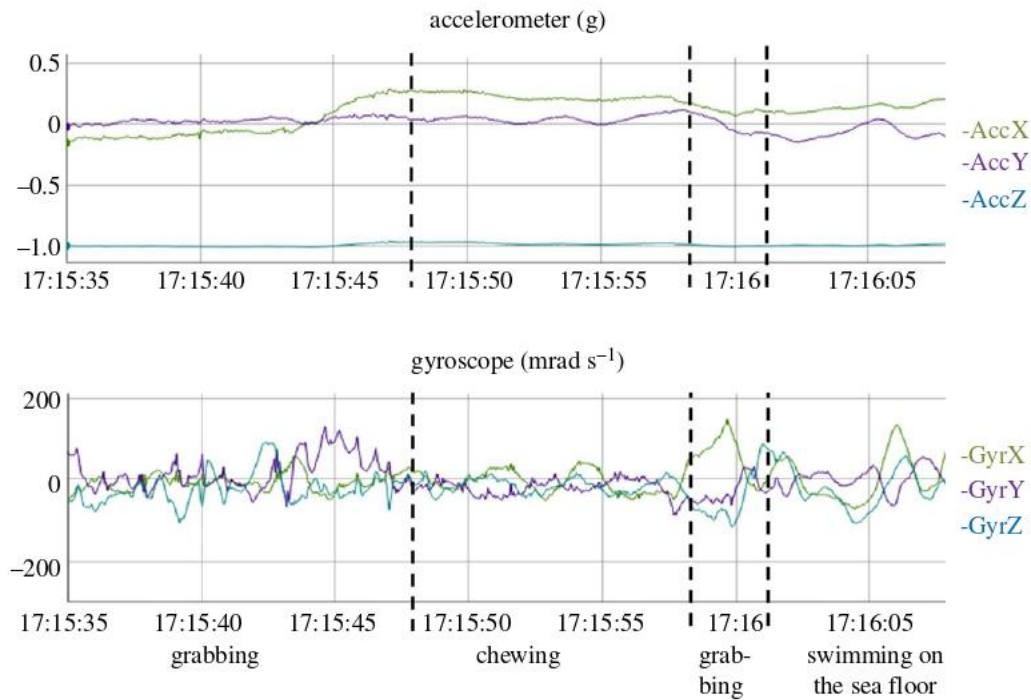


Figure 2. Raw acceleration and gyroscope signals obtained for the feeding behaviours expressed by turtle #6. The definitions of the behaviours are available in electronic supplementary material, table S2).

$1g$ (9.98 m s^{-2}) for almost all measures. The dynamic body acceleration was then computed as $\text{DBA} = \sqrt{\mathbf{d}^2}$, where $\mathbf{d} = \mathbf{a} - \bar{\mathbf{a}}$ is the dynamic acceleration vector [34]. Similarly, the rotational activity was computed as $\text{RA} = \sqrt{\mathbf{g}^2}$, where $\mathbf{g} = (g_x, g_y, g_z)$ is the angular velocity (g_x , g_y , and g_z correspond, respectively, to the values of roll, pitch and yaw per unit time provided by the gyroscope).

2.4. Segmentation of the multi-sensor dataset

The automatic identification of the labelled behaviours from the multi-sensor signals required the segmentation of the dataset into homogeneous behavioural bouts. We started by relying on the depth data to distinguish the dives, defined as depths exceeding 0.3 m for at least 5 s, from the surface periods. We attributed the surface periods to either 'Breathing' or 'Staying at the surface', according to whether the turtle remained at the surface for less or more than 6 s, respectively. We then distinguished between the various possible diving behaviours by using a changepoint algorithm, the pruned exact linear time (PELT) algorithm (R package *changepoint*; [35]), in which the 'pen.value' parameter, which corresponds to the additional penalty in the cost function for each additional partition of the data, can be manually adjusted. We tested different values and retained those which resulted in the best balance between obtaining homogeneous behavioural bouts and limiting over-segmentation. We first detected depth changes over 3 s of each dive (function *cpt.mean*, penalty = 'Manual', pen.value = 5) to obtain segments which were labelled as 'ascending', 'descending' or 'flat' depending on whether the vertical speed was greater than 0.1 m s^{-1} , less than -0.1 m s^{-1} or between these two values, respectively. These ascending and descending segments were further segmented based on the DBA mean and variance (function *cpt.meanvar*, penalty = 'Manual', pen.value = 50) in order to distinguish between the swimming and gliding phases of these segments. The green turtle is a grazing herbivore which mainly feed on seagrass and algae [36]. The head movements occurring during feeding activities are easily detected by gyroscopes and/or accelerometers set directly on the head, but are rarely detected when these sensors are placed on the carapace. We did, however, note that the carapace tended to display pitch oscillations when the turtle pulled on the seagrass, an activity that we refer to hereafter as 'Grabbing' (figure 2). Accordingly, we further segmented the 'flat' segments based on the variance of g_y (angular speed in the animal's sagittal plane; function *cpt.var*, penalty = 'Manual', pen.value = 20) to pinpoint this behaviour. Each segment was then labelled as either the behavioural category that was expressed for at least 3/5 of its duration, or as 'Transition' if several behaviours were involved with none of them occurring for 3/5 of the behavioural bout. Thus, the overall procedure classified multi-sensor signals into nine categories comprised surface behaviours (Breathing and Staying at the surface) which were identified using depth data alone, diving behaviours (Feeding, Gliding, Resting, Scratching and Swimming) and also 'Other' and 'Transition', for which supervised learning algorithms were required.

2.5. Identification of the diving behaviours by supervised learning algorithms

We trained five supervised machine learning algorithms—(i) classification and regression trees (CART), (ii) random forest (RF), (iii) extreme gradient boosting (EGB), (iv) support vector machine (SVM), and (v) linear discriminant analysis (LDA)—to associate the seven diving behaviour categories with the corresponding patterns of different input variables. They are the most commonly used classifiers in behaviour recognition and are considered to be relevant in ecology studies [17,37,38]. These algorithms were applied to our data using the R packages *rpart* [39] for CART, *randomForest* [40] for RF ($n = 300$, $mtry = 14$), *xgboost* [41] for EGB ($\text{num_class} = 7$, $\text{eta} = 0.3$, $\text{max_depth} = 3$), *e1071* [42] for SVM and *MASS* [43] for LDA.

For each segment, the algorithms were fed with four descriptive statistics (mean, minimum, maximum and variance) computed for the three linear acceleration values (a_x , a_y and a_z), for the three angular speeds values (g_x , g_y and g_z), and for DBA and RA. We also included the difference between the last and first depth values, and the duration of each segment. The fact that 'Feeding' was characterized by high-frequency oscillations, in particular in terms of pitch speed (figure 2), but also (although less obviously) in terms of roll speed and surge/sway accelerations, enabled us to distinguish this behaviour from the others. We characterized these oscillations as follows: (i) we smoothed the high-frequencies values of g_x , g_y , a_x and a_y (after correction for the inclination) using a centred running mean over a 1 s window; (ii) for each of these four variables, we computed the differences d between the raw values and their respective running means; (iii) we computed the mean value of these differences for the whole segment $m(d)$; (iv) we computed the mean and the maximum value of the squared differences $(d - m(d))^2$ and we added these two parameters to the list of variables used to feed the algorithms, i.e. 42 variables for each segment. Such a number of variables may be characterized by numerous correlations. However, machine learning algorithms are less sensitive than

classical regression methods to correlation in the explanatory variables. Nevertheless, for a simpler interpretation purpose, we looked for some possible reduced set of variables that may reach the same accuracy as the full dataset, but we did not find any convincing one. As the focus was more on predictability than interpretability (as is usual the case in machine learning), we kept all the 42 variables.

2.6. Validation of the automatic behavioural inferences

To estimate the ability of our procedure to correctly infer the behaviours of sea turtles based on acceleration, angular velocity and depth data, we repeatedly performed 2/3:1/3 splits of the sample of 13 individuals, with nine individuals retained for the learning phase and the remaining four individuals used to validate the outcome. From the 715 possible combinations, we retained the 376 combinations in which 'Feeding' and 'Scratching' were not under-represented in the training dataset (i.e. when more than 60% of total feeding and scratching segments were present, i.e. 898 and 714, respectively). Nevertheless, the number of 'Feeding' and 'Scratching' segments was much lower than those attributed to 'Resting' and 'Swimming' (11 168 and 10 293 segments, respectively). As an unbalanced training dataset can hinder the performance of supervised learning algorithms [44], we set an upper limit at 1000 segments per behaviour for the training dataset. These segments were randomly selected for the over-expressed categories at each training trial.

For each trial, we evaluated the efficiency of the different methods by computing the number of well-identified behaviours (true positive, TP, and true negative, TN) and of behaviours considered to be misclassified (false negative, FN, and false positive, FP) into a confusion matrix. We calculated three indicators for each behaviour: (i) 'Sensitivity' = $TP/(TP + FN)$, also called *true positive rate*, *hit rate* or *recall*, measures the ability of a method to detect the target behaviour among other behaviours; (ii) 'Precision' = $TP/(TP + FP)$, also called *positive predictive value*, measures the ability of a method to correctly identify the target behaviour; and (iii) 'Specificity' = $TN/(TN + FP)$, also called *selectivity* or *true negative rate*, measures the ability of a method to avoid wrongly considering other behaviours as the target behaviour. We also computed 'Accuracy' = $(TP + TN)/(TP + TN + FP + FN)$, which measures the ability of a method to correctly identify all behaviours as a whole.

Furthermore, to possibly improve the performance and/or minimize the variance of behavioural inferences, we also relied on the 'Ensemble Methods' [45,46], which consisted of combining the results obtained with the five supervised machine learning algorithms. We tested two such methods. The first was the 'Voting Ensemble' (VE), which retained the most frequently predicted behaviour. The second involved a 'Weighted Sum' (WS), where weights were given to the different predicted behaviours, based on 'Precision' (weighting based on Sensitivity and Specificity was also tested but gave poor results). In order to highlight the best method to automatically identify the diving behaviours and particularly the feeding behaviours, we used ANOVA to compare the mean global accuracy obtained for the 376 combinations of the seven classifiers (CART, SVM, LDA, RF, EGB, VE and WS). As the result of the ANOVA showed significant effects, we ran pairwise comparisons of mean performance using the Tukey HSD test.

Finally, the individual activity budgets were inferred by computing the proportion of time involved in the various surface behaviours (Breathing and Staying at the surface) inferred from depth data, and the proportion of time dedicated to diving behaviours (Feeding, Gliding, Other, Resting, Scratching and Swimming), inferred using the best classifier (figure 3). The inferred activity budgets were compared to those obtained with video recordings.

3. Results

A total of 66.2 h of video were recorded, with a maximum of 14.6 h for one individual (table 1). The seven specific behavioural categories retained for the analysis (Breathing, Feeding, Gliding, Resting, Scratching, Staying at the surface and Swimming) represented 99% of the total duration. Only the two shortest deployments were not associated with a feeding event while the maximum duration of feeding represented only 8% of the recording time of the individual. The catching of jellyfish was observed only occasionally in three individuals. This behaviour represented only 0.1% of the total feeding duration of the 13 individuals, whilst the rest of the feeding time for those individuals was used for grazing on seagrass. For the others, feeding consisted only of grazing on seagrass. 'Scratching' was particularly expressed by one turtle, and represented 13% of its observation time.

The seven classifiers identified the five specific behavioural categories on which we focused (Feeding, Gliding, Resting, Scratching and Swimming) and two additional categories, 'Transition' and 'Other', with an accuracy ranging from 0.91 to 0.95. The highest score was obtained with WS and the lowest one with

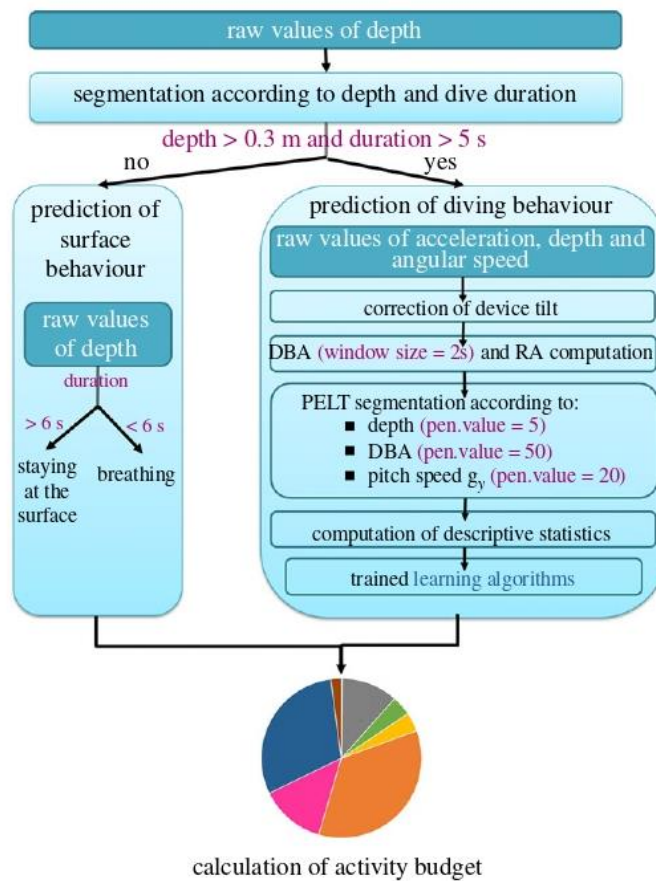


Figure 3. Workflow of automatic behavioural identification using acceleration, angular speed and depth data, as adapted to the green turtle. The hyper-parameters set-up specifically for green turtle data are highlighted in pink. The application of this workflow for other marine species would necessitate the identification of the optimal hyper-parameter values for each species.

SVM. The Tukey HSD test indicated that the RF, VE and EGB outputs were not significantly different (0.935, 0.932 and 0.932, respectively). All classifiers identified the behavioural category with a low false positive rate (less than 0.1 for the best classifiers; figure 4). Few segments were wrongly identified as 'Feeding' with the WS method, which thus obtained the lowest false positive rate (with respect to other classifiers) for this behaviour. The best true positive rates, for the seven classifiers, were obtained in the 'Scratching' category despite its low occurrence in the dataset, meaning that this behaviour was relatively well identified when it occurred.

The activity budget, representing the percentage of the total mean time allocated to each behavioural category, showed similar proportions between the predictions and the observations (figures 5 and 6). This result highlights the ability of our method and the WS model to predict the behaviours of immature green turtle in natural conditions. The main differences between the observed and predicted activity budgets were seen in the 'Resting' and 'Swimming' behaviours (figure 5 and 6). These differences were small and represented less than 3% of the total observed time (table 2). 'Feeding' and 'Scratching' were under-represented in our models and consequently their difference between predicted–actual time represent roughly 1% of the total observed time. Their low expression for some individuals led to an important percentage difference with respect to the observed time of the behaviour even if they were predicted in small proportion. The results obtained for each individual are available in electronic supplementary material, table S3. With a very low true positive rate, the predicted time of 'Transition' represented on average 0.2% of the total observation time. Thus the overall procedure was able to reliably infer the seven mainly expressed behaviours of the immature green turtles.

4. Discussion

This is the first study to validate the use of acceleration, gyroscope and TDR signals for inferring free-ranging green turtle behaviours. In previous studies, carapace-mounted accelerometers were used to

Table 1. Total duration (seconds) of the observed sequences of behavioural categories for the 13 free-ranging immature green turtles.

behaviour	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9	#10	#11	#12	#13	total	relative importance (%)
breathing	36	301	37	20	66	87	89	6	57	27	132	75	293	1226	0.51
feeding	—	1499	162	540	152	1955	70	—	1030	661	6	28	178	6281	2.64
gliding	—	896	366	524	211	284	1054	102	1257	129	609	372	2271	8075	3.39
resting	—	10 134	7747	4760	5807	11 302	19 502	711	7190	602	17 579	3814	27 441	116 590	48.95
scratching	—	512	574	1789	8	903	136	—	64	21	177	94	218	4496	1.89
staying at the surface	—	898	1396	1546	1394	2541	2955	573	1032	818	1485	582	3246	18 465	7.75
swimming	5279	6522	3801	4082	6421	6005	4800	2026	6354	5493	7739	2760	18 895	80 178	33.66
other	—	258	169	283	148	818	136	45	261	209	233	140	188	2887	1.21

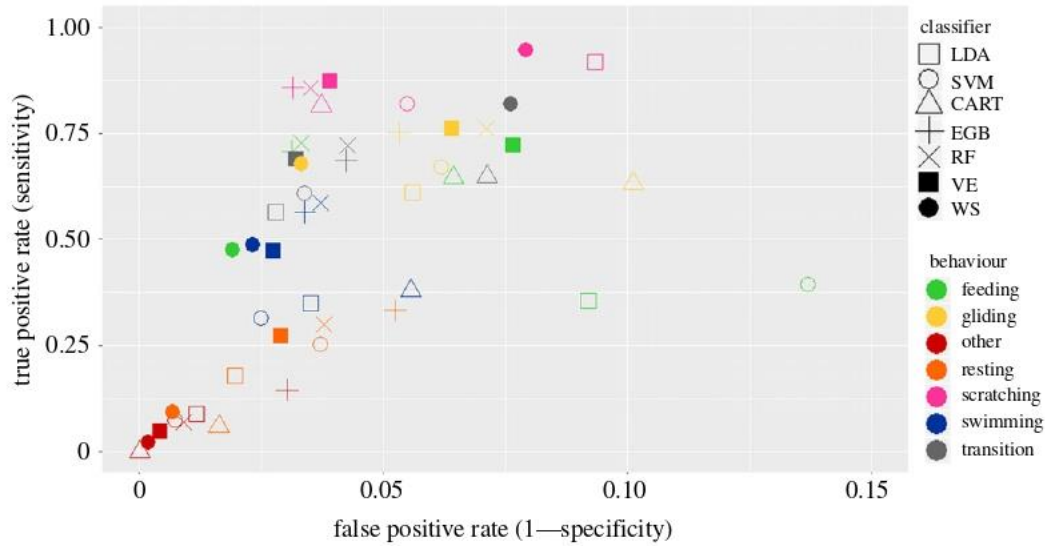


Figure 4. True positive rate versus the false positive rate obtained with the seven classifiers for the seven diving categories. The symbols show the mean values obtained from 371 combinations of splitting the sample of 13 individuals into two sub-groups (one of nine individuals for learning and one of four individuals for testing).

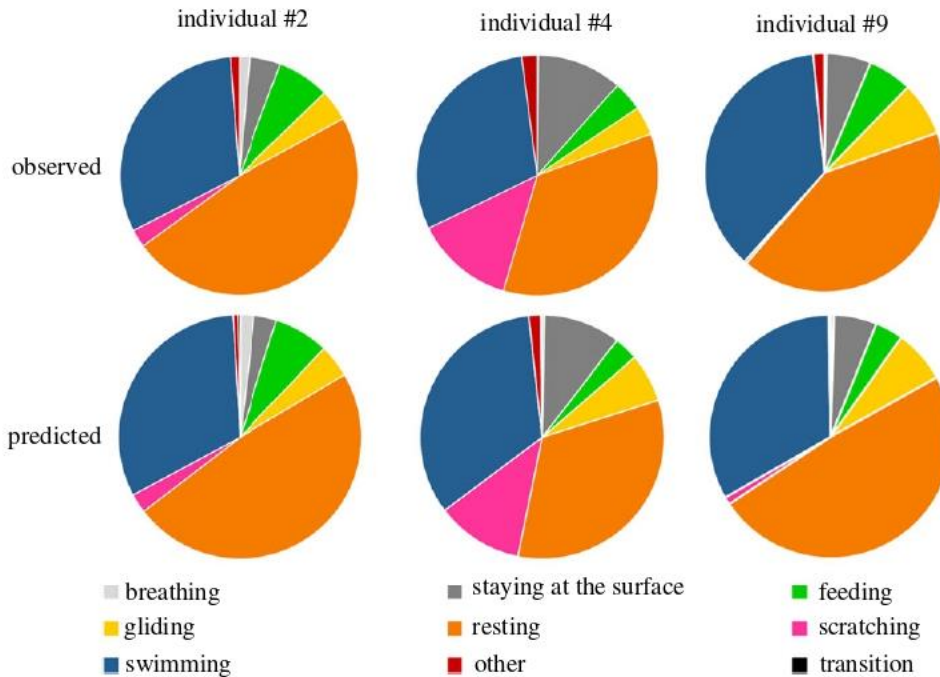


Figure 5. Pie chart of the actual (determined from the video) versus predicted mean durations of the various behaviours displayed by three free-ranging immature green turtles. The predicted durations of the diving behaviours were obtained using the WS classifier.

describe swimming behaviours and buoyancy regulation in sea turtles [19,20,47,48] in specific contexts where signals associated with ‘Swimming’ and ‘Gliding’ could be visually identified, or were used to estimate sea turtle activity levels in terms of DBA [18,49]. The possibility to rely on accelerometers and other carapace-mounted sensors such as TDRs and gyroscopes to infer behaviours of free-ranging sea turtles had not been explored in detail until now due to the lack of a validation process, which is critically important for this kind of approach [50]. The validation process described in the present study has enabled us to elaborate an overall procedure to reliably infer the seven most commonly expressed behaviours of the free-ranging green turtle (namely ‘Breathing’, ‘Feeding’, ‘Gliding’, ‘Resting’, ‘Scratching’, ‘Staying at the surface’ and ‘Swimming’), and thus to infer the fine-scale activity budgets of animals whose populations are currently under anthropogenic pressures which jeopardize their future [51,52]. This inference is essential if we wish to compare how these animals

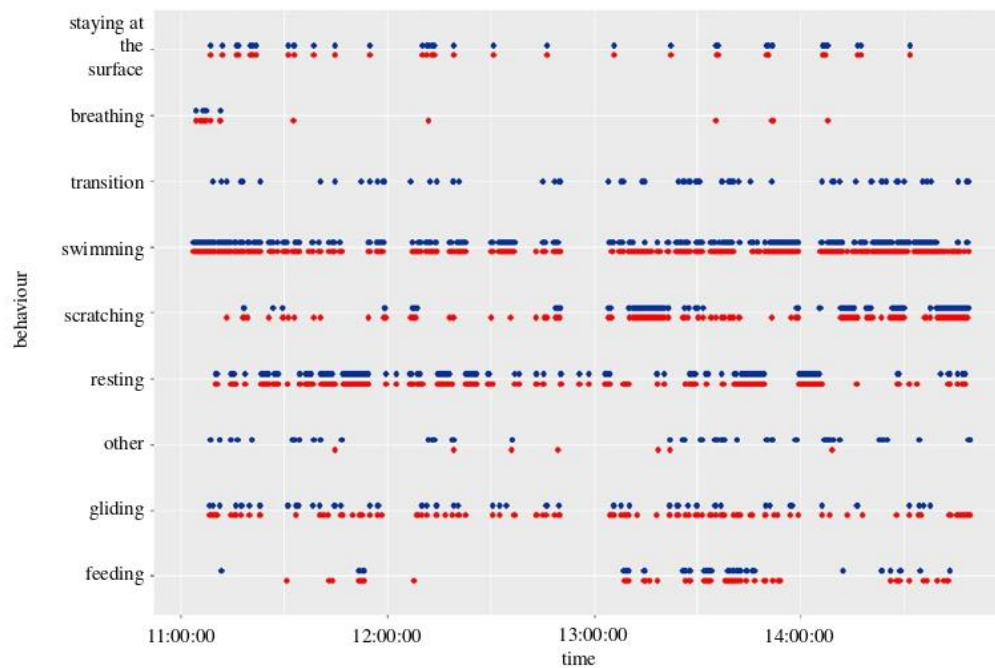


Figure 6. Comparison of the nine main inferred behavioural categories (in red) and of the actually observed ones (in blue) for a few hours for immature green turtle #1. The predicted occurrences of the diving behaviours were obtained using the WS classifier.

Table 2. Average duration of each behaviour shown by the 13 immature green turtles' predicted time versus actual time. The percentages are expressed with respect to the total individual recorded video duration or to the time the behaviour in question was expressed. The predicted durations of the diving behaviours were obtained using the WS method, and the surfacing behaviours were predicted using depth values.

behaviour	predicted (s)	observed (s)	difference (s)	%_total	%_behaviour
breathing	99	94	32 ^a	0.2 ^a	46.9
feeding	432	497	207	1,1	180.1
gliding	936	651	326	1.0	39.1
other	92	235	143	0.8	60.2
resting	9175	9640	747 ^b	2.7 ^b	6.6
scratching	437	354	118	0.7	311.8 ^b
staying at the surface	1435	1477	151	0.8	10.8
swimming	6206	6256	441	2.4	6.9 ^a
transition	48	—	48	0.2 ^a	—

^aThe lowest difference obtained among the nine behavioural categories.

^bThe highest difference obtained among the nine behavioural categories.

allocate their time between different activities according to natural and anthropogenic pressures such as available resources, environmental changes or tourism. When combined with GPS data, this protocol may help to identify the areas where sea turtles concentrate their activities and thus help to delineate protected areas in order to limit human disturbances.

We tested seven classifiers (LDA, SVM, CART, RF, EGB, VE and WS) to compare their strengths and weaknesses in automatic behavioural identification based on TDR, acceleration and gyroscopic data. The classifiers identified the seven behavioural classes with a global accuracy ranging from 0.91 to 0.95, which is comparable to the accuracy reached in other similar studies [17,53,54]. The WS classifier performed better than the base and VE classifiers: clearly, assigning precision-based weights to the base classifier predictions improved the behavioural classification. The decrease we observed in the false positive rate for the rare behaviours through the use of an ensemble method in this study has also been highlighted by Brewster *et al.* [37]. Ensemble methods are mainly used because they reduce the

variance of behaviour classification [53,55] and thus increase the global accuracy. However, they involve a higher computational cost and require a reliable setting-up of base learners.

The use of supervised machine-learning has become common to automatically identify behaviours from data provided by animal-borne loggers [17,50,56]. Indeed, the development of fast personal computers and of free user-friendly computing libraries made it possible to easily apply these 'black box' algorithms to huge amounts of data. The machine-learning approach has thus turned out to be a very powerful tool for identifying well-characterized behaviours (in terms of signal) such as locomotion [56–58] and resting [59–61]. However, it appears to be rather inefficient when seeking to identify behaviours with confusing signal characteristics. Examples include feeding and grooming in pumas [62], pecking in plovers [63] or foraging in fur seals [64]. Although one could expect that feeding machine-learning algorithms with big data should provide the most accurate predictive rules [16,65,66], Wilson *et al.* [67] showed that a classification method based on a good understanding and careful examination of the acceleration signal actually gives better results in terms of computational time and of accuracy than non-optimized machine learning. Accordingly, the mixed approach developed in this study fed machine-learning algorithms with a number of derived signals which were specifically elaborated to pinpoint specific hard-to-detect behaviours when alternative simpler means based on a single or a few parameters appeared to be effective. This method allowed us to identify key behaviours such as feeding and scratching, which had previously been either misidentified or not identified at all due to the lack of discriminative signals in the raw data obtained from raw acceleration and/or gyroscopic data obtained with loggers fixed to the carapace of the turtle. Although our choice of derived signals makes our approach specific to sea turtles, this principle can be applied to numerous species if the different signals are considered with care before the study.

When carrying out automatic behavioural identification from multi-sensor data using supervised learning algorithms, one of the main difficulties is the segmentation of the multi-sensor data to obtain homogeneous segments that are representative of the various behavioural categories. To date, most studies divided the multi-sensor data into segments using fixed-time segments [68–70] or a sliding sample window with a fixed length [38,71]. However, several studies testing the size of the window showed that it influences classification accuracy and the identification of short behaviours [53,72–74]. Indeed, an individual can express both short and long behaviours, such as burst swimming in lemon sharks or a prey capture in Adélie penguins compared to normal swimming behaviour [37,75]. While the use of long fixed segments dramatically increases the proportion of inhomogeneous segments, using short segments may prevent the detection of certain key signals such as low-frequency oscillations. A hierarchical, adapted segmentation procedure therefore seems to be a more judicious choice. This consists of splitting behaviours into groups based on signals that are easily interpretable in a dichotomic way (variables such as depth were used to attain this in our study). A change-point algorithm can be used to achieve a more specific segmentation based on other signals, with a possible *ad hoc* adjustment of the contrast required to evaluate whether two successive values do or do not belong to the same segment (such as the manual penalty of the PELT algorithm). In this paper, we demonstrate this approach for the green turtle (figure 3, R-script in electronic supplementary material), but there is no reason it could not be easily adapted for other species. This will certainly necessitate the identification of the optimal hyper-parameters as well as the informative signals for the segmentation according to the species, but the approach of combining automated segmentation and machine learning methods with well-thought-out descriptive variables should apply as well.

The approach we proposed thus offers promising perspectives for inferring behaviours of animals that cannot be easily observed in the wild through the automatic analysis of large amounts of raw data acquired over long periods by miniaturized (low-disturbance) loggers such as high-frequency tri-axial accelerometers and gyroscopes. It provides a number of adaptable principles that enable the efficient use of machine learning algorithms to automatically identify fine-scale behaviours in sea turtles, and may be used for a wide range of species. The automated and reliable identification of the various behaviours permits a rapid inference of the time budget of the animals under study. Identifying how much time the studied animals dedicate to activities such as feeding, travelling and resting can be of relevance when seeking to understand how individuals attempt to maximize their fitness in a given environment. This approach should therefore be a key tool in understanding the ecology of endangered species and make a significant contribution to their conservation.

Ethics. This study meets the legal requirements of the countries in which the work was carried out and follows all institutional guidelines. The protocol was approved by the 'Conseil National de la Protection de la Nature' (<http://www.avis-biodiversite.developpement-durable.gouv.fr/bienvenue-sur-le-site-du-cnppn-et-du-cnb-a1.html>), and the

French Ministry for Ecology, Sustainable Development and Energy (permit no. 2013154-0037), which acts as an ethics committee in Martinique. The fieldwork was carried out in strict accordance with the recommendations of the Prefecture of Martinique in order to minimize the disturbance of animals (authorization no. 201710-0005). Data accessibility. The R-script to visualize the raw acceleration, gyroscope and depth profile associated with the observed behaviours of the immature green turtles have been uploaded as part of the electronic supplementary material. The same is true for the R-script to automatically identify sea turtle behaviour from the labelled data. The datasets containing the acceleration, gyroscope and depth recordings of the 13 immature green turtles as well as their observed behaviours are available within the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.hhmgqnd9> [76].

Authors' contributions. D.C., H.D. and S.R. contributed conception and design of the study. L.J., D.C., J.M., F.S., P.L., J.G., D.E., C.H., Y.L.M., G.H., A.A., S.R., N.L., C.F., C.M., T.M., L.A., G.C., F.L., N.A. and A.B. contributed to data acquisition. L.J., S.G. and S.B. performed the data acceleration analysis and L.J. and V.P.B. the statistical analysis. L.J. wrote the first draft of the manuscript and S.B., V.P.B., F.S. and D.C. contributed critically to subsequent versions. Competing interests. We declare we have no competing interests.

Funding. This study was co-financed by the FEDER Martinique (European Union, Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31882 and 2014/DEAL/0008/4-4/32947), DEAL Martinique (Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31882 and 2014/DEAL/0008/4-4/32947), the ODE Martinique (Convention 014-03-2015), the CNRS (Subvention Mission pour l'Interdisciplinarité), the ERDF fund (Convention CNRS-EDF- juillet2013) and the Fondation de France (Subvention Fondation Ars Cuttoli Paul Appell). Lorène Jeantet's PhD scholarship was supported by DEAL Guyane and CNES Guyane.

Acknowledgements. This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique et Guyane Française. The authors also appreciate the support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS). The authors thank the DEAL Martinique and Guyane, the CNES, the ODE Martinique, the ONCFS Martinique and Guyane, the ONEMA Martinique and Guyane, the SMPE Martinique and Guyane, the ONF Martinique, the PNR Martinique, the Surfrider Foundation, Carbet des Sciences, Plongée-Passion, the Collège Cassien Sainte-Claire and the Collège Petit Manoir for their technical support and field assistance. We are also grateful to the numerous volunteers and free divers for their participation in the field operations. Results obtained in this paper were computed on the vo.grand-est.fr virtual organization of the EGI Infrastructure through IPHC resources. We thank EGI, France Grilles and the IPHC Computing team for providing the technical support, computing and storage facilities. We are also grateful to the three anonymous reviewers for their helpful corrections and comments.

References

- Stephens DW, Krebs JR. 1987 *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC. 2007 *Foraging: behavior and ecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Colman LP, Sampaio CLS, Weber ML, de Castilhos JC. 2014 Diet of olive ridley sea turtles, *Lepidochelys olivacea*, in the waters of Sergipe, Brazil. *Chelonian Conserv. Biol.* **13**, 266–271. (doi:10.2744/CCB-1061.1)
- Arthur K, O'Neil J, Limpus CJ, Abemathy K, Marshall G. 2007 Using animal-borne imaging to assess green turtle (*Chelonia mydas*) foraging ecology in Moreton Bay, Australia. *Mar. Technol.* **41**, 9–13. (doi:10.4031/002533207787441953)
- Wildermann NE, Barrios-Garrido H. 2013 First report of *Callinectes sapidus* (Decapoda: Portunidae) in the diet of *Lepidochelys olivacea*. *Chelonian Conserv. Biol.* **11**, 265–268. (doi:10.2744/ccb-0934.1)
- Lennox RJ *et al.* 2017 Envisioning the future of aquatic animal tracking: technology, science, and application. *Bioscience* **67**, 884–896. (doi:10.1093/biosci/bix098)
- Hussey NE *et al.* 2015 Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. *Science* **348**, 1255642. (doi:10.1126/science.1255642)
- Houghton JDR, Broderick AC, Godley BJ, Metcalfe JD, Hays GC. 2002 Diving behaviour during the interesting interval for loggerhead turtles *Caretta caretta* nesting in Cyprus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**, 63–70. (doi:10.3354/meps227063)
- Chambault P, de Thoisy B, Kelle L, Berzins R, Bonola M, Delvaux H, Le Maho Y, Chevallier D. 2016 Inter-nesting behavioural adjustments of green turtles to an estuarine habitat in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **555**, 235–248. (doi:10.3354/meps11813)
- Chambault P *et al.* 2016 The influence of oceanographic features on the foraging behavior of the olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* along the Guiana coast. *Prog. Oceanogr.* **142**, 58–71. (doi:10.1016/j.pocan.2016.01.006)
- Hays GC, Adams CR, Broderick AC, Godley BJ, Lucas DJ, Metcalfe JD, Prior AA. 1999 The diving behaviour of green turtles at Ascension Island. *Anim. Behav.* **59**, 577–586. (doi:10.1006/anbe.1999.1326)
- Hochscheid S, Godley BJ, Broderick AC, Wilson RP. 1999 Reptilian diving: highly variable dive patterns in the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **185**, 101–112. (doi:10.3354/meps185101)
- Seminoff JA, Jones TT, Marshall GJ. 2006 Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: what's missing from dive profiles? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **322**, 269–280. (doi:10.3354/meps322269)
- Thomson JA, Heithaus MR, Dill LM. 2011 Informing the interpretation of dive profiles using animal-borne video: a marine turtle case study. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **410**, 12–20. (doi:10.1016/j.jembe.2011.10.002)
- Laidh AGG, Wilson RP, Quintana F, Shepard EL. 2010 Identification of imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* behaviour using accelerometers. *Endanger. Species Res.* **10**, 29–37. (doi:10.3354/esr00091)
- Graf PM, Wilson RP, Qasem L, Hackländer K, Rosell F. 2015 The use of acceleration to code for animal behaviours; a case study in free-ranging Eurasian beavers *Castor fiber*. *PLoS ONE* **10**, 1–18. (doi:10.1371/journal.pone.0136751)
- Nathan R, Spiegel O, Fortmann-Roe S, Harel R, Wikelski M, Getz WM. 2012 Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *J. Exp. Biol.* **215**, 986–996. (doi:10.1242/jeb.058602)
- Fossette S, Schafeldt G, Lilley MKS, Gleiss AC, Hays GC. 2012 Acceleration data reveal the energy management strategy of a marine ectotherm during reproduction. *Funct. Ecol.* **26**, 324–333. (doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01960.x)
- Yasuda T, Arai N. 2009 Changes in flipper beat frequency, body angle and swimming speed of female green turtles *Chelonia mydas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **386**, 275–286. (doi:10.3354/meps08084)
- Fossette S, Gleiss AC, Myers AE, Garner S, Liebsch N, Whitney NM, Hays GC, Wilson RP, Lutcavage ME. 2010 Behaviour and buoyancy

- regulation in the deepest-diving reptile: the leatherback turtle. *J. Exp. Biol.* **213**, 4074–4083. (doi:10.1242/jeb.048207)
21. Viviant M, Trites AW, Rosen DAS, Monestiez P. 2009 Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biol.* **33**, 713–719. (doi:10.1007/s00300-009-0750-y)
 22. Watanabe YY, Ito M, Takahashi A. 2014 Testing optimal foraging theory in a penguin-kill system. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20132376. (doi:10.1098/rspb.2013.2376)
 23. Gallon S, Bailleul F, Charrassin JB, Guinet C, Bost CA, Handrich Y, Hindell M. 2013 Identifying foraging events in deep diving southern elephant seals, *Mirounga leonina*, using acceleration data loggers. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **88–89**, 14–22. (doi:10.1016/j.dsr2.2012.09.002)
 24. Fossette S, Gaspar P, Handrich Y, Le Maho Y, Georges JY. 2008 Dive and beak movement patterns in leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during interesting intervals in French Guiana. *J. Anim. Ecol.* **77**, 236–246. (doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01344.x)
 25. Hochscheid S, Maffucci F, Bentivegna F, Wilson RP. 2005 Gulps, wheezes, and sniffs: how measurement of beak movement in sea turtles can elucidate their behaviour and ecology. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **316**, 45–53. (doi:10.1016/j.jembe.2004.10.004)
 26. Myers AE, Hays GC. 2006 Do leatherback turtles *Dermochelys coriacea* forage during the breeding season? A combination of data-logging devices provide new insights. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **322**, 259–267. (doi:10.3354/meps322259)
 27. Okuyama J, Kawabata Y, Naito Y, Arai N, Kobayashi M. 2009 Monitoring beak movements with an acceleration datalogger: a useful technique for assessing the feeding and breathing behaviors of sea turtles. *Endanger. Species Res.* **10**, 39–45. (doi:10.3354/esr00215)
 28. Okuyama J *et al.* 2013 Ethogram of immature green turtles: behavioral strategies for somatic growth in large marine herbivores. *PLoS ONE* **8**, e65783. (doi:10.1371/journal.pone.0065783)
 29. Wilson M, Tucker AD, Beedholm K, Mann DA. 2017 Changes of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) dive behavior associated with tropical storm passage during the inter-nesting period. *J. Exp. Biol.* **220**, 3432–3441. (doi:10.1242/jeb.162644)
 30. Tyson RB, Piniak WED, Domit C, Mann D, Hall M, Nowacek DP, Fuentes MMPB. 2017 Novel bio-logging tool for studying fine-scale behaviors of marine turtles in response to sound. *Front. Mar. Sci.* **4**, 219. (doi:10.3389/fmars.2017.00219)
 31. Noda T, Okuyama J, Koizumi T, Arai N, Kobayashi M. 2012 Monitoring attitude and dynamic acceleration of free-moving aquatic animals using a gyroscope. *Aquat. Biol.* **16**, 265–276. (doi:10.3354/ab00448)
 32. Nivière M *et al.* 2018 Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle. *Biol. Conserv.* **223**, 170–180. (doi:10.1016/j.biocon.2018.05.002)
 33. Geiger S. 2019 Package 'rblt'. See <https://cran.r-project.org/web/packages/rblt/rblt.pdf>.
 34. Wilson RP *et al.* 2020 Estimates for energy expenditure in free-living animals using acceleration proxies: a reappraisal. *J. Anim. Ecol.* **89**, 161–172. (doi:10.1111/1365-2656.13040)
 35. Killick R, Fearnhead P, Eckley IA. 2012 Optimal detection of changepoints with a linear computational cost. *J. Am. Stat. Assoc.* **107**, 1590–1598. (doi:10.1080/01621459.2012.737745)
 36. Reich KJ, Bjørndal KA, Bolten AB. 2007 The 'lost years' of green turtles: using stable isotopes to study cryptic lifestages. *Biol. Lett.* **3**, 712–714. (doi:10.1098/rsbl.2007.0394)
 37. Brewster LR, Dale JJ, Guttridge TL, Gruber SH, Hansell AC, Elliott M, Cowx IG, Whitney NM, Gleiss AC. 2018 Development and application of a machine learning algorithm for classification of elasmobranch behaviour from accelerometry data. *Mar. Biol.* **165**, 62. (doi:10.1007/s00227-018-3318-y)
 38. Ladds MA, Thompson AP, Slip DJ, Hocking DP, Harcourt RG. 2016 Seeing it all: evaluating supervised machine learning methods for the classification of diverse otariid behaviours. *PLoS ONE* **11**, 1–17. (doi:10.1371/journal.pone.0166898)
 39. Themeau T, Atkinson B. 2018 rpart: Recursive Partitioning and Regression Trees. R Package, version 4.1-13. <https://CRAN.R-project.org/package=rpart>.
 40. Liaw A, Wiener M. 2002 Classification and regression by randomForest. *R news* **2**, 18–22. (doi:10.1177/154405910408300516)
 41. Chen T *et al.* 2018 xgboost: Extreme Gradient Boosting. R Package, version 0.71.2. <https://CRAN.R-project.org/package=xgboost>.
 42. Meyer D, Dimitriadou E, Hornik K, Weingnessel A, Leisch F. 2017 e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group (Formerly: E1071). R Package, version 1.6-8. <https://CRAN.R-project.org/package=e1071>.
 43. Venables W, Ripley B. 2002 *Modern applied statistics with S*, 4th edn. New York, NY: Springer. (<http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>).
 44. Japkowicz N. 2000 The class imbalance problem: significance and strategies. In *Proc of the 2000 Int. Conf. on Artificial Intelligence (IC-AI'2000): Special Track on Inductive Learning, Las Vegas, NV*, pp. 111–117. (doi:10.1.1.35.1693)
 45. Opitz DW, Maclin R. 1999 Popular ensemble methods: an empirical study. *J. Artif. Intell. Res.* **11**, 169–198. (doi:10.1613/jair.614)
 46. Rokach L. 2010 Ensemble-based classifiers. *Artif. Intell. Rev.* **33**, 1–39. (doi:10.1007/s10462-009-9124-7)
 47. Hays GC, Marshall GJ, Seminoff JA. 2007 Flipper beat frequency and amplitude changes in diving green turtles, *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.* **150**, 1003–1009. (doi:10.1007/s00227-006-0412-3)
 48. Okuyama J, Kataoka K, Kobayashi M, Abe O, Yoseda K, Arai N. 2012 The regularity of dive performance in sea turtles: a new perspective from precise activity data. *Anim. Behav.* **84**, 349–359. (doi:10.1016/j.anbehav.2012.04.033)
 49. Enstipp MR, Ballorain K, Ciccione S, Narazaki T, Sato K, Georges JY. 2016 Energy expenditure of adult green turtles (*Chelonia mydas*) at their foraging grounds and during simulated oceanic migration. *Funct. Ecol.* **30**, 1810–1825. (doi:10.1111/1365-2435.12667)
 50. Brown DD, Kays R, Wikelski M, Wilson R, Klimley AP. 2013 Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Anim. Biotelemetry* **1**, 20. (doi:10.1186/2050-3385-1-20)
 51. Koch V, Nichols WJ, Peckham H, De La Toba V. 2006 Estimates of sea turtle mortality from poaching and bycatch in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Biol. Conserv.* **128**, 327–334. (doi:10.1016/j.biocon.2005.09.038)
 52. Wallace BP, Kot CY, Dimatteo AD, Lee T, Crowder LB, Lewison RL. 2013 Impacts of fisheries bycatch on marine turtle populations worldwide: toward conservation and research priorities. *Ecosphere* **4**, 1–49. (doi:10.1890/ES12-00388.1)
 53. Ladds MA, Thompson AP, Kadar JP, Slip D, Hocking D, Harcourt R. 2017 Super machine learning: improving accuracy and reducing variance of behaviour classification from accelerometry. *Anim. Biotelemetry* **5**, 1–10. (doi:10.1186/s40317-017-0123-1)
 54. Ellis K, Godbole S, Marshall S, Landkriet G, Staudenmayer J, Kerr J. 2014 Identifying active travel behaviors in challenging environments using GPS, accelerometers, and machine learning algorithms. *Front. Public Heal.* **2**, 36. (doi:10.3389/fpubh.2014.00036)
 55. Ali KM, Pazzani MJ. 1996 Error reduction through learning multiple descriptions. *Mach. Learn.* **24**, 173–202. (doi:10.1007/bf00058611)
 56. Resheff YS, Rotics S, Harel R, Spiegel O, Nathan R. 2014 AccelRater: a web application for supervised learning of behavioral modes from acceleration measurements. *Mov. Ecol.* **2**, 27. (doi:10.1186/s40462-014-0027-0)
 57. Shepard ELC *et al.* 2008 Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endanger. Species Res.* **10**, 47–60. (doi:10.3354/esr00084)
 58. Yoda K, Sato K, Niizuma Y, Kurita M, Naito Y. 1999 Precise monitoring of porpoising behaviour of Adélie penguins determined using acceleration data loggers. *J. Exp. Biol.* **202**, 3121–3126.
 59. Moreau M, Siebert S, Buerkert A, Schlecht E. 2009 Use of a tri-axial accelerometer for automated recording and classification of goats' grazing behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **119**, 158–170. (doi:10.1016/j.applanim.2009.04.008)
 60. Jeantet L *et al.* 2018 Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data. *J. Exp. Biol.* **221**, jeb1177378. (doi:10.1242/jeb.177378)
 61. Shuert CR, Pomeroy PP, Twiss SD. 2018 Assessing the utility and limitations of accelerometers and machine learning approaches in classifying behaviour during lactation in a phocid seal. *Anim. Biotelemetry* **6**, 14. (doi:10.1186/s40317-018-0158-y)

62. Wang Y, Nickel B, Rutishauser M, Bryce CM, Williams TM, Elkaim G, Wilmers CC. 2015 Movement, resting, and attack behaviors of wild pumas are revealed by tri-axial accelerometer measurements. *Mov. Ecol.* **3**, 1–12. (doi:10.1186/s40462-015-0030-0)
63. Bom RA, Bouten W, Piersma T, Oosterbeek K, van Gils JA. 2014 Optimizing acceleration-based ethograms: The use of variable-time versus fixed-time segmentation. *Mov. Ecol.* **2**, 6. (doi:10.1186/2051-3933-2-6)
64. Ladds MA, Salton M, Hocking DP, McIntosh RR, Thompson AP, Slip DJ, Harcourt RG. 2018 Using accelerometers to develop time-energy budgets of wild fur seals from captive surrogates. *PeerJ* **6**, e5814. (doi:10.7717/peerj.5814)
65. Bidder OR, Campbell HA, Gómez-Laich A, Urgé P, Walker J, Cai Y, Gao L, Quintana F, Wilson RP. 2014 Love thy neighbour: automatic animal behavioural classification of acceleration data using the k-nearest neighbour algorithm. *PLoS ONE* **9**, e88609. (doi:10.1371/journal.pone.0088609)
66. Campbell HA, Gao L, Bidder OR, Hunter J, Franklin CE. 2013 Creating a behavioural classification module for acceleration data: using a captive surrogate for difficult to observe species. *J. Exp. Biol.* **216**, 4501–4506. (doi:10.1242/jeb.089805)
67. Wilson RP *et al.* 2018 Give the machine a hand: a Boolean time-based decision-tree template for rapidly finding animal behaviours in multi-sensor data. *Methods Ecol. Evol.* **2018**, 1–10. (doi:10.1111/2041-210X.13069)
68. Lagarde F, Guillon M, Dubroca L, Bonnet X, Ben Kaddour K, Slimani T, El mouden EH. 2008 Slowness and acceleration: a new method to quantify the activity budget of chelonians. *Anim. Behav.* **75**, 319–329. (doi:10.1016/j.anbehav.2007.01.010)
69. Martiskainen P, Järvinen M, Skön J-P, Tiirikainen J, Kolehmainen M, Mononen J. 2009 Cow behaviour pattern recognition using a three-dimensional accelerometer and support vector machines. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **119**, 32–38. (doi:10.1016/j.japlanim.2009.03.005)
70. Shamoun-Baranes J, Bom R, van Loon EE, Ens BJ, Oosterbeek K, Bouten W. 2012 From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example. *PLoS ONE* **7**, e37997. (doi:10.1371/journal.pone.0037997)
71. McClune DW, Marks NJ, Wilson RP, Houghton JDR, Montgomery IW, McGowan NE, Gormley E, Scantlebury M. 2014 Tri-axial accelerometers quantify behaviour in the Eurasian badger (*Meles meles*): towards an automated interpretation of field data. *Anim. Biotelemetry* **2**, 1–6. (doi:10.1186/2050-3385-2-5)
72. Lush L, Wilson RP, Holton MD, Hopkins P, Marsden KA, Chadwick DR, King AJ. 2018 Classification of sheep urination events using accelerometers to aid improved measurements of livestock contributions to nitrous oxide emissions. *Comput. Electron. Agric.* **150**, 170–177. (doi:10.1016/j.compag.2018.04.018)
73. Robert B, White BJ, Renter DG, Larson RL. 2009 Evaluation of three-dimensional accelerometers to monitor and classify behavior patterns in cattle. *Comput. Electron. Agric.* **67**, 80–84. (doi:10.1016/j.compag.2009.03.002)
74. Allik A, Pilt K, Karai D, Fridolin I, Leier M, Jervan G. 2019 Optimization of physical activity recognition for real-time wearable systems: effect of window length, sampling frequency and number of features. *Appl. Sci.* **9**, 4833. (doi:10.3390/app9224833)
75. Watanabe YY, Takahashi A. 2013 Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 2199–2204. (doi:10.1073/pnas.1216244110)
76. Jeantet L *et al.* 2020 Raw acceleration, gyroscope and depth profiles associated with the observed behaviours of free-ranging immature green turtles in Martinique v2. Dryad Digital Repository. (doi:10.5061/dryad.hhmqnkd9)

SUPPLEMENTARY

Supp. Table 1. Summary of immature green turtle measures and video recorded time.

Individual number	Carapace Length (cm)	Carapace Width (cm)	Mass (kg)	Video Recorded Time (h)	Date
#1	44	3.2	10	1,5	14/02/2018
#2	55	43.2	37	5,9	20/05/2018
#3	83	73	68	4,0	22/05/2018
#4	80	77	64	3,8	26/05/2018
#5	84	74.8	63.8	3,9	04/10/2018
#6	88,3	74.8	83	6,6	06/10/2018
#7	82	78	67	8,0	08/10/2018
#8	72.7	67.9	59	1,0	10/10/2018
#9	43.3	38.3	9.5	4,8	11/02/2019
#10	83.5	77.2	70	2,2	11/02/2019
#11	94.2	82	99.8	7,8	18/02/2019
#12	100.3	89.5	109	2,2	08/04/2019
#13	79.5	75.4	67.6	14,6	13/05/2019

Supp. Table 2: Definition and associated category of the behaviour observed from the video-recorder data and associated with a unique acceleration-gyroscope-depth signal.

Category	Behaviour	Definition
	Breathing	Turtle is breathing one time at the surface
Feeding	Catching	Turtle is catching a floating element in water
	Catching jellyfish	Turtle is catching a jellyfish
	Chewing on movement	Turtle is chewing seagrass or algae and keeps swimming
	Chewing stationary	Turtle is chewing seagrass or algae landing at the bottom
	Chewing jellyfish	Turtle is chewing a jellyfish
	Grabbing on movement	Turtle is grabbing seagrass or algae at the bottom and keeps swimming
	Grabbing stationary	Turtle is grabbing seagrass or algae landing at the bottom
	Grabbing the wall	Turtle is grabbing seagrass or algae from a wall or a rock
Gliding	Gliding ascent	Turtle is swimming passively without flipper beat toward the surface
	Gliding descent	Turtle is swimming passively without flipper beat toward the bottom
Resting	Resting	Turtle is resting at the bottom without moving
	Resting active	Turtle is resting at the bottom but it is agitated and moves the head
	Resting in flow	Turtle is resting in the flow leading to passive body movement
	Resting watching	Turtle is resting at the bottom watching behind
Scratching	Scratching	Turtle is scratching its shell
	Scratching head	Turtle is scratching its head

Partie II : Développement d'une méthode d'identification automatique des comportements

	Scratching camera	Turtle is scratching and the camera touches the rock or other element
Staying at the surface		Turtle is breathing several time at the surface
Swimming	Stepping back	Turtle is moving backward at the bottom
	Swimming 1 ascent	Turtle is swimming toward the surface using one front flipper
	Swimming 1 descent	Turtle is swimming toward the bottom using one front flipper
	Swimming 1 horizontally	Turtle is swimming horizontally using one front flipper
	Swimming ascent	Turtle is swimming toward the surface
	Swimming descent	Turtle is swimming toward the bottom
	Swimming horizontally	Turtle is swimming horizontally
	Swimming fast ascent	Turtle is swimming fast toward the surface
	Swimming fast descent	Turtle is swimming fast toward the bottom
	Swimming fast horizontally	Turtle is swimming fast horizontally
	Swimming in place	Turtle is swimming but stays in place
	Swimming on the sea floor	Turtle is moving landing at the bottom
	Prospection	Turtle is swimming slowly prospecting on the right and on the left
	Watching	Turtle is swimming watching behind
Left U-turn	Turtle is turning on the left	
Right U-turn	Turtle is turning on the right	
Unknown	Escape	Turtle is escaping to avoid aggression from another turtle.
	Flipper beat	Turtle is scratching its head with its flipper
	Foraging	Turtle is touching the bottom to search for something
	Interaction	Turtle is touching another turtle with its beak
	Landing	Turtle is abruptly landing at the bottom
	Obstacle	Turtle is taking an obstacle
	Pursuit	Turtle is pursuing a second turtle
	Regurgitating	Turtle is regurgitating
	Sand	Turtle is on the ground and sending the sand up with its front flippers
	Shaking	Turtle is shaking
	Shaking head	Turtle is shaking its head
Hunting jellyfish	Turtle is modifying its trajectory to catch a jellyfish	

Supp. Table 3. Difference between the total times predicted and the actual (video-based) ones for each behavioural category in seconds, in percent of the total individual observed time and in percent of the behavioural expressed time for each immature green turtles.

Behaviour	#1			#2			#3			#4			#5			#6			#7		
	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**
Breathing	6,7	0,1	18,8	101,4	0,5	33,7	25,6	0,2	69,9	27,8	0,2	137,6	47,2	0,3	71,3	30,3	0,1	34,7	70,2	0,2	79,0
Feeding	0,9	0,0	-	31,7	0,2	2,1	78,6	0,6	48,6	110,5	0,8	20,5	56,1	0,4	36,9	1006,2	4,2	51,5	279,4	1,0	401,4
Gliding	0,2	0,0	-	4,4	0,0	0,5	101,4	0,7	27,7	340,8	2,5	65,1	100,0	0,7	47,4	51,6	0,2	18,2	26,1	0,1	2,5
Other	0,0	0,0	-	124,2	0,6	48,2	123,8	0,9	73,3	73,6	0,5	26,0	123,7	0,9	83,8	530,9	2,2	64,9	31,2	0,1	22,9
Resting	4,1	0,1	-	15,3	0,1	0,2	261,2	1,8	3,4	270,8	2,0	5,7	101,1	0,7	1,7	517,7	2,2	4,6	1640,6	5,7	8,4
Scratching	0,7	0,0	-	26,7	0,1	5,2	50,2	0,4	8,7	225,3	1,7	12,6	150,5	1,1	1880,7	33,1	0,1	3,7	223,5	0,8	164,3
Stay in surface	0,0	0,0	-	271,9	1,3	30,3	42,0	0,3	3,0	172,6	1,3	11,2	465,2	3,3	33,4	133,3	0,6	5,2	237,9	0,8	8,1
Swimming	342,2	6,4	6,5	85,3	0,4	1,3	31,4	0,2	0,8	449,9	3,3	11,0	562,1	4,0	8,8	600,3	2,5	10,0	757,2	2,6	15,8
Transition	4,4	0,1	-	68,0	0,3	-	24,3	0,2	-	28,6	0,2	-	44,9	0,3	-	124,8	0,5	-	55,3	0,2	-

Behaviour	#8			#9			#10			#11			#12			#13			Average		
	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**	s	%t*	%b**
Breathing	2,15	0,1	37	21,7	0,1	37,8	10,8	0,1	39,7	2,8	0	2,118	23,8	0,1	31,818	47,3	0,1	16,1	32,131	0,2	46,87
Feeding	4,796	0,1	-	391	2,3	37,9	261,7	3,2	39,6	72,34	0,3	1130	156,6	0,8	74,617	246,1	0,5	138	207,38	1,1	180,1
Gliding	3,32	0,1	3,3	60,1	0,3	4,78	108,7	1,3	84,3	491,2	1,8	80,69	51,7	0,3	6,7874	2899	5,5	128	326,02	1	39,06
Other	27,93	0,8	62	251	1,5	96,3	107,1	1,3	41,1	151,1	0,5	64,86	192,5	1	74,449	121,9	0,2	64,9	143,02	0,8	60,2
Resting	36,8	1,1	5,2	1169	6,8	16,3	51,89	0,6	8,62	51,44	0,2	0,293	1058	5,5	8,4318	4527	8,6	16,5	746,53	2,7	6,601
Scratching	28,3	0,8	-	108	0,6	169	196	2,4	942	51,68	0,2	29,27	187,2	1	95,889	258,2	0,5	118	118,43	0,7	311,8
Stay in surface	1,45	0	0,3	54,4	0,3	5,27	65,9	0,8	8,06	140,6	0,5	9,471	98,5	0,5	7,4934	272,8	0,5	8,4	150,5	0,8	10,84
Swimming	27,82	0,8	1,4	678	3,9	10,7	35,74	0,4	0,65	457,3	1,6	5,91	366,7	1,9	9,6364	1342	2,5	7,1	441,28	2,4	6,884
Transition	10,82	0,3	-	29,5	0,2	-	14,24	0,2	-	16,02	0,1	-	85,45	0,4	-	115	0,2	-	47,789	0,2	-

* in percent of the total individual observed time

** in percent of the behavioural observed time



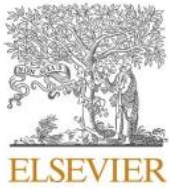
Supp. Figure 1. Free-ranging immature green turtle equipped with a device combining a high-frequency tri-axial accelerometer, a high-frequency tri-axial gyroscope, a depth recorder and video-recorder.

Chapitre 6 : Utilisation du deep learning dans l'identification automatique des comportements

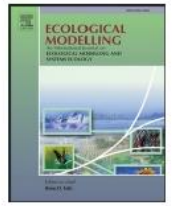


©Fabien Lefebvre

Le déploiement de caméras embarquées couplées à des accéléromètres, gyroscopes et capteurs de pression sur les tortues vertes immatures en Martinique nous a permis de valider les signaux accélérométriques d'individus en liberté et de mettre en place une méthode fiable pour identifier de manière automatique, leurs comportements à partir de bio-loggers. Néanmoins cette méthode présente un prétraitement important et repose sur des hyperparamètres très spécifiques à la population étudiée. Dans l'objectif de perfectionner cette méthode et faciliter son application sur des déploiements longs, nous avons développé un algorithme d'identification automatique des comportements reposant sur du deep learning (définition Annexe 2). Ce développement a été possible grâce à une collaboration avec Vincent Vigon, maître de conférence à l'université de Strasbourg.

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Ecological Modelling

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolmodel

Fully Convolutional Neural Network: A solution to infer animal behaviours from multi-sensor data

Lorène Jeantet^{a,*}, Vincent Vigon^b, Sébastien Geiger^a, Damien Chevallier^{a,c}^a Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, 67000 Strasbourg, France^b Université de Strasbourg, UFR math-info, 7 rue Descartes, 67081 Strasbourg cedex, France^c UMR BOREA, CNRS-7208/MNH/UPMC/IRD-207/UCN/UA

ARTICLE INFO

Keywords:

Deep learning
Accelerometer
Sea turtle
Ecology
Behavioural classification
Convolutional neural network

ABSTRACT

Animal-attached accelerometers have been widely used to monitor species that are difficult to observe, alongside the use of machine learning to identify behaviours from the obtained sequences. Artificial neural networks are powerful supervised learning algorithms that are based on deep learning and have been poorly exploited in movement ecology. Recently, the availability of sophisticated algorithmic architectures via open source libraries facilitates their use. In this study, we adapt a fully convolutional neural network that was originally developed for biomedical 3D image segmentation: the V-net. We test it on a labelled dataset collected from animal-borne video recorders combined with multi-sensors (accelerometers, gyroscopes and depth recorders) deployed on free-ranging immature green turtles (*Chelonia mydas*). The proposed model, fitted for 1D data, is able to predict six behavioural categories for green turtles with an AUC score of 88%. It shows a high ability to detect rare behaviours with low discriminative signals such as *Feeding* and *Scratching*. With a precision down to one centisecond, the V-net circumvents the segmentation process. We also show that the gyroscope is more informative than the accelerometer in identifying sea turtle behaviours and that the V-net is not able to discriminate *Feeding* from the raw data of accelerometer alone. However, human expertise can help to correct it with precise and adapted pre-processing. Thus, diverted from its initial purpose and tested on sea turtle, the V-net is a very efficient method of behavioural identification that should be easily generalized to a wide range of species. It could lead to considerable progress in remote accelerometric monitoring and help to understand the ecology of the species that are difficult to observe. Furthermore, as the model is light, there is also a huge potential to implement a trained V-net in satellite-relay data tag to remotely predict the expressed behaviours almost instantly.

1. Introduction

Machine learning has been widely used in behavioural studies to face the new challenges related to the development of animal-attached sensors (Valletta et al., 2017; Wilson et al., 2018). This technology allows scientists to remotely record a large amount of data on free-ranging animals for which direct observations are impracticable (Boyd et al., 2004; Brown et al., 2013). Their use grew rapidly in the 1990s with the development of microprocessors and the increase in memory capacity, but is now limited by the difficulties in processing the complexity and volume of the recorded data (Ropert-Coudert et al., 2010; Wilson et al., 2018). In this context, machine learning has showed up as a powerful tool to handle large datasets and automatically analyse multi-sensor

data.

An emerging field requiring machine learning is the automatic behavioural identification from accelerometer. The accelerometer records the fine scale movements and body posture of the equipped animals from which behaviours can be identified (Brown et al., 2013). It is possible to label the acceleration signals with the animal behaviours through a first validation step using visual observations. Then the labelled dataset is used to teach a supervised learning algorithm to automatically identify the behaviours from the acceleration sequences (Jeantet et al., 2020a, 2018; Nathan et al., 2012; Shepard et al., 2008).

The best-known supervised learning algorithms used for behavioural identification have mainly been based on decision trees (CART, Random Forest or Extreme Gradient Boosting; Brewster et al., 2018; Graf et al.,

* Corresponding author.

E-mail address: lorene.jeantet@iphc.cnrs.fr (L. Jeantet).

2015), linear hyperplane separation theorem (Support Vector Machine; Campbell et al., 2013; Martiskainen et al., 2009) or even the minimum distance between the unknown instance and the training data (K-Nearest Neighbors; Bidder et al., 2014). The advantages of these algorithms are that they are easy to implement thanks to the development of free computing libraries based on R and Python programming languages, and they produce a good outcome without requiring advanced skills. However, their effectiveness is still limited in identifying fine behaviours and they do not consider the temporal dimension of the data as they process data in independent segments.

Artificial neural networks are other powerful learning algorithms. These networks are computational models that translate an input signal through successive layers where linear and non-linear transformation are performed, into an output layer expressing the contained information. Neural networks are thus able to automatically detect by themselves very complex and highly discriminating features and patterns in the data (Chollet, 2018). Such models have won numerous contests in machine learning and constitute a large part of 'Artificial Intelligence'. They are quite flexible and can be used to analyse images, sound, texts and temporal series (as multi-sensor recording).

So far, deep learning has been poorly exploited in automatic behavioural identification due to its complexity. We can find fully-connected neural networks, which correspond to the most basic form of neural network, but mainly in studies comparing the performance of machine learning in automatic animal behaviour classification (Ladds et al., 2016; Nathan et al., 2012; Resheff et al., 2014). However, machine-learning experts have recently provided the architecture for increasingly sophisticated and efficient neural networks via open-source libraries, such as TensorFlow by Google or PyTorch by Facebook for example. Taking this opportunity, and in order to automatically identify behaviour from multi-sensor records, we propose in this study to test a neural network that was originally developed for biomedical 3D image segmentation: the V-net (Milletari et al., 2016). Its good performances on pattern recognition are all the more interesting given that it required few training images despite a highly imbalanced dataset and it performed faster than other methods. Contrary to classical learning algorithms and fully-connected neural networks, the V-net takes the temporal structure of the data into account as it integrates the notion of neighbourhood. We present here an adaptive version of the V-net for the multi-sensor time series (i.e. 1D signals) to automatically identify the behaviours of green turtle (*Chelonia mydas*).

Green turtles are long-distance migrants with high diving abilities (Chambault et al., 2015; Lutz and Bentley, 1985; Spotila, 2004) which make impossible long-term observation of their at sea behaviours. In order to improve conservation measures for this threatened species, classified as endangered species by the International Union for Conservation of Nature (Semionoff, 2004), it is essential to better know their behaviours and ecology. In this study, we focus particularly on immature green turtles residing on the coastal foraging grounds of Martinique. The population shows high fidelity to this developmental habitat where they spend many years foraging to grow before undertaking migration at the sexual maturity (Chambault et al., 2018; Siegwalt et al., 2020). During immature stage, green turtles are mostly grazing herbivores and mainly feed on seagrass and algae (Bjorndal et al., 2000; Howell, 2012). While studying feeding behaviours of green turtles is particularly important to understand their ecology, it is still difficult to identify it automatically from a sensor placed on the carapace.

In the attempt to automatically identify the at-sea behaviours of green turtle, with a particular focus on the feeding events, we test the performance of the V-net to classify their behaviours from multi-sensor recordings. We use a labelled dataset collected from animal-borne video recorders combined with multi-sensor recorders (accelerometer, gyroscope and time-depth recorder) deployed on free-ranging immature green turtles in Martinique (Jeantet et al., 2020b). The outcome of the V-net could be compared to a method based on classical learning algorithms (such as RF, EGB, CART and SVM) developed from the same

dataset in a previous study (Jeantet et al., 2020a). Furthermore, the use of the gyroscope is not so common in behavioural identification in ecology. Therefore we compare the performance of the V-net according to the measuring device; i.e. the gyroscope associated with the accelerometer, the gyroscope alone or the accelerometer alone.

2. Materials and methods

2.1. Dataset description and behavioural labelling

The used dataset contains the tri-axial acceleration and angular velocity of 13 free-ranging green turtles recorded at a frequency of either 20 Hz or 50 Hz (Jeantet et al., 2020b, 2020a). The depth profiles are also provided at 1 Hz. The devices were combined with a video recorder allowing us to validate the signals. The video footage, analysed using a handmade software written in python language (Hadetskyi, 2019), enables the identification of 46 different behaviours regrouped into six categories: *Breathing*, *Feeding*, *Gliding*, *Resting*, *Scratching and Swimming* (see Jeantet et al., 2020a, for the behavioural definitions). All other behaviours that cannot be considered into these six categories are grouped into the *Other* category. The precise description of the dataset is provided in Jeantet et al. (2020a) as well as the corresponding R-script to visualize the labelled data through the rblt package (Fig. 1, Geiger, 2019). To test the V-net, we synchronize the observed behavioural categories with the acceleration, angular velocity and depth data, subsample the 50 Hz data at 20 Hz and remove the unlabelled section.

We focus in particular on the *Feeding* category, which is particular difficult to discriminate. In this study, the green turtles mainly fed seagrass on the ground from which we identified two distinct behaviours: the action of pulling on the seagrass that we referred as *Grabbing*, and the action of mastication referred as *Chewing*. The device being on their carapace, those behaviours resulted in subtle variations hardly detectable (Fig. 1 and Supplementary materials.). Thus, in order to identify the *Feeding* category, we add specific adaptations to the V-net.

2.2. V-net architecture

The V-net was first described and developed by Milletari et al. (2016) to treat medical images (3D signals). It is an evolution of the U-net, developed for biomedical 2D images (Ronneberger et al., 2015). The implementation of the both algorithms can be found in the respective articles (Milletari et al., 2016; Ronneberger et al., 2015). In this work, we present an adapted architecture for the V-net which fits with our multi-sensor data, i.e. 1D temporal series (Fig. 2). It has been implemented with the Keras and Tensorflow libraries through their python interface.

The V-net is a fully convolutional neural network meaning that it is based only on a successive sequence of convolutions. It consists of two parts: an "encoder" path that compresses the signal and creates multiple features, thus performing a multiscale analysis, and a "decoder" path that synthesizes the created features to predict the output, which in our case is the behaviours. The breakdown of each step of the V-net is as follows:

- Input (1): This corresponds to a sequence of multi-sensor data containing all the descriptors (the three acceleration axes, the three gyroscope axes and the depth for example, $nb_desc = 7$), over a window size fixed at 40 s ($WS = 800$ for sampling data at 20 Hz).
- Initialization (2): We first perform two 1D convolutions with a kernel size of 5, each followed by a Relu activation. In this step, we conserve the size of the window by adding a border of zero, and increase the number of channels from nb_desc to $depth$. The latter is a parameter tuned to 32 during the tuning process (see Section 2.4). Section 2.6
- Descending part (Encoder) (3): The output feature maps are first down-sampled by averaging a convolution of size 2 and stride 2. By doing this, the importance of the location of the highlighted features

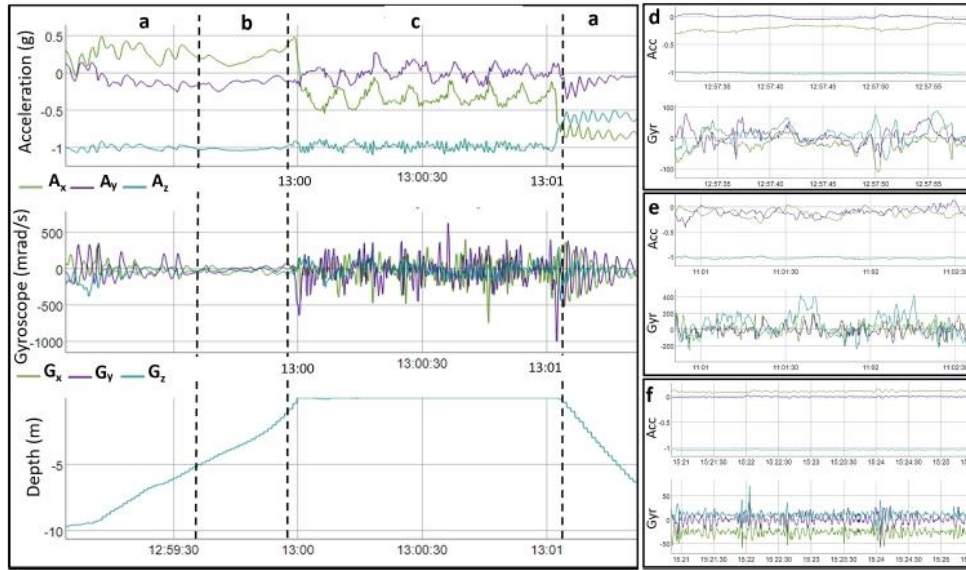


Fig. 1. Acceleration (Acc) and gyroscope (Gyr) signals with eventually the depth profile corresponding to the six main behavioural categories of green turtle: *Swimming* (a), *Gliding* (b), *Breathing* (c), *Feeding* (d), *Scratching* (e) and *Resting* (f). X corresponds to the rear-to-front body axis, Y to the right-to-left axis and Z to the bottom-to-top axis. For more details for the *Feeding* behaviours, see the Fig. 1 in the Supplementary Materials.

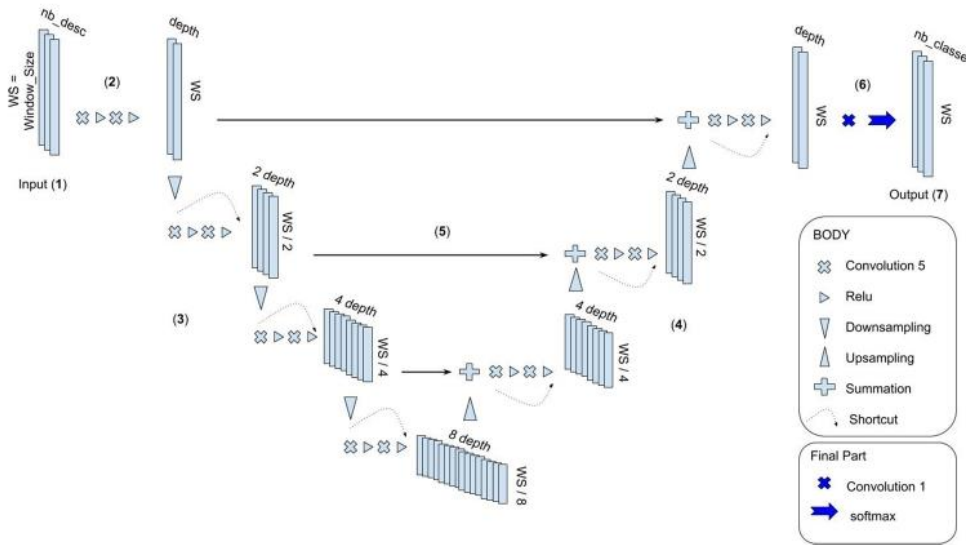


Fig. 2. Architecture of the V-net adapted for multi-sensor data (1D signals). Depth corresponds to the number of features to create (depth = 32), nb_desc to the number of input data and nb_classes to the number of behaviours (nb_classes=7). We choose a window size of 40 s (WS= Window_size=800).

is reduced. Then, we perform two convolutions of size 5 followed by Relu activations. The output of the convolutions is actually added to the input signal of the corresponded level and is thus seen as additive modifications of the main stream. This operation, also called ‘Shortcut’, is represented by the dotted arrows on Fig. 2. It has been shown that it accelerates the training process and limits gradient vanishing or explosion problems (see Section 2.3, Section 2.5, He et al., 2016). We obtain some feature maps with a window size divided by 2 and the number of channels multiplied by 2. This sequence is repeated three times.

- Ascending part (Decoder) (4): This works as a mirror of the descending part. Each transformation simultaneously increases the size of the window and decreases the number of channels by a factor of 2. Technically, we up-sample the data using a transposed-convolution (Dumoulin and Visin, 2016) of size 2 followed by two convolutions of size 5 with Relu activations.

- Horizontal arrows (5): At each level of the ascending part, the feature maps obtained in the ascents are combined with the features created by the descents, using a summation.
- Final convolutions and Softmax activation (6): We perform a convolution of size 1 to obtain a dimension corresponding to the number of possible predicted behaviours (nb_classes = 8). Then, a Softmax function normalizes the last layer to produce probabilities.
- Output (7): We obtain a window of the same length as the input signal (WS = 800), and therefore with the same temporal resolution. Its number of channels is nb_classes, where each channel indicates the probability of each behaviour.

2.3. Training process

The training process consists in adjusting the filter weights (W) of each convolution of the network in order to obtain the most accurate predictions. To do this, we train the network on several batches of

windows randomly drawn with the corresponded labels. We use a Loss function (L) that calculates the distance between the predicted and actual labels for each input, and sum it all up to get the overall error of the batch. Through this function, we further penalize the mistakes made on *Feeding* to force the V-net to focus on it. The weights are then adjusted using the famous Adam optimizer (Kingma and Ba, 2015). It is an adaptive version of the classical gradient descent:

$$W \leftarrow W - lr \frac{dL}{dW}$$

where W represents the weights, $\frac{dL}{dW}$ is the gradient of L and lr is positive hyper-parameter called the learning rate. The latter, as well as the batch size ($batch_size$), are determined during the tuning process (see Section 2.4). Section 2.6. A high lr would reduce the computation time to minimize the loss, but too high a value could induce too large weight updates with the result that the optimal point will be missed. Moreover, to avoid overlearning, we add the well-known spatial dropout after each double convolutions with a rate of 0.5.

This training process requires that the labels are balanced in the data batches. However, this is rarely the case in ecology where some minority behaviours could be relevant (such as the feeding behaviours for sea turtles). To deal with this, we bias the random draw in order to increase the representativeness of the rare behaviours: 20% of the windows for each batch are randomly selected from randomly chosen turtles while the remaining 80% are chosen with biased dice. In further detail, a window is drawn as follows:

- A behaviour B is selected according to an assigned probability (0.25 for the minority behaviours, e.g. *Feeding*, *Gliding* and *Scratching*, 0.05 for the majority behaviours, e.g. *Swimming* and *Resting*, and 0.15 for *Breathing*)
- A turtle T is randomly selected with a probability proportional to its B expression.
- The window is drawn according to a probability distribution determined from the expression of B by T .

Fig. 3 illustrates this idea: each blue rectangle corresponds to the occurrence of B (here $B = Feeding$ and $T = individual \#6$). The orange signal represents the probability density obtained by smoothing the blue rectangles through a convolution. We show in red lines all the potential windows for which the centre can be drawn according to this probability density. They are vertically distributed for easier viewing.

As an example, Fig. 4 shows a possible behavioural distribution obtained over 2000 windows from the biased random draw (20% randomly and 80% biased) compared to the unbiased one.

2.4. Tuning and training processes performed simultaneously

We randomly split the 13 sea turtles into three distinct groups:

- Seven individuals are used to train the network
- Three are assigned to the validation dataset and used to adjust the hyper parameters (tuning process)
- Three turtles are kept to test the method at the very end of the process.

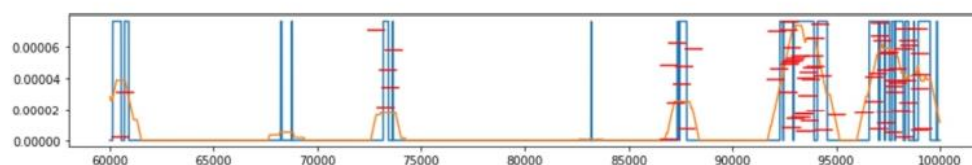


Fig. 3. Representation of the occurrence of *Feeding* (in blue) and the associated probability density (in orange) for individual #6. The red lines show the potential drawn windows according to this probability density.

Training and tuning processes are performed simultaneously through 150 epochs. An epoch corresponds to one pass through the training dataset where 15,000 windows are drawn to feed the optimizer by batch of 200 ($batch_size = 200$). At the end of each epoch, we observe the loss relative to 3000 windows of the validation dataset (separate from the training dataset). Over the 150 epochs, we finally keep the weights corresponding to the lowest validation loss. The hyper parameters are tuned in order to best reduce this validation loss. The main ones are the $depth$ which corresponds to the number of created features ($depth = 32$), the learning rate lr regulating the speed of the gradient descent ($lr = 0.01$), the $batch_size$ and the sampling probabilities of behaviours.

2.5. Validation of the model

Once our model is tuned and trained, we predict the behaviours of the three remaining individuals which have never been exploited previously. Their entire sequence is cut into successive windows with a 10% overlap on the right and left, because the predictions are degraded on the edges due to the zero-padding of the convolutions. We run the trained model on all windows, and re-paste the predictions together.

The accuracy of the model is evaluated using the ROC-AUC score (Fawcett, 2006). In order to take into account the unbalanced distribution of classes, we apply the multi-class generalization of the AUC developed by Hand and Till (2001):

$$AUC_{total} = \frac{2}{|C|(|C|-1)} \sum_{\{c_i, c_j\} \in C} AUC(c_i, c_j)$$

where C is the set of classes, $|C|$ its cardinal, $AUC(c_i, c_j)$ the area under the two-class ROC curve for classes i and j calculated over all pairs of classes, and $|C|(|C|-1)/2$ the number of pairs.

We also compare the predictions of the model to the true behaviours through an overall confusion matrix. Thus, the well-identified behaviours (TP: true positive, TN: true negative) and the misclassified windows (FN: false negative, FP: false positive) are identified and used to calculate the classical indicators for each behaviour (Powers, 2011):

$$Recall = \frac{TP}{TP + FN}$$

$$Precision = \frac{TP}{TP + FP}$$

In order to compare the ability of the network to identify the behaviours of sea turtles to the previous study on the same dataset, we calculate the global accuracy (Powers, 2011):

$$Global\ Accuracy = \frac{TP + TN}{TP + TN + FP + FN}$$

2.6. Comparison of the V-net performance according to the measuring device

We test the V-net on three combinations of the measuring devices:

- Case I: Accelerometer, gyroscope and depth recorder ($nb_desc = 7$)
- Case II: Accelerometer and depth recorder ($nb_desc = 4$)
- Case III: Gyroscope and depth recorder ($nb_desc = 4$)

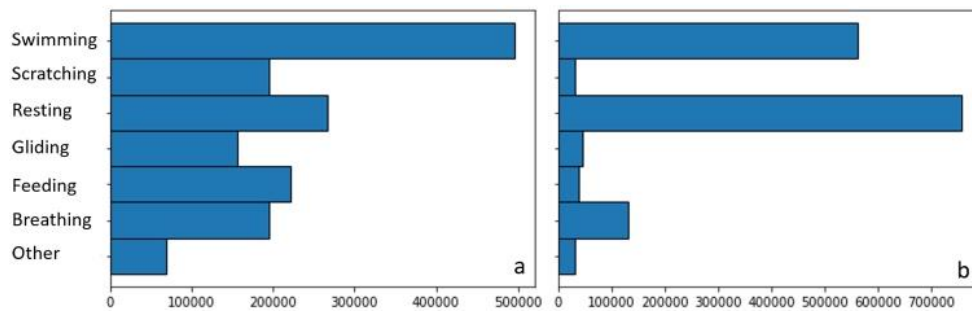


Fig. 4. Distribution of behavioural dots obtained over 2000 windows from the biased random draw (20% randomly and 80% biased, a) compared to the unbiased draw (b).

In each case, we run the algorithm on the raw data for which the descriptors are standardized one by one and for one turtle at a time. As the Case II gives lower global accuracy, in particular in the *Feeding* identification, and that the scientist community has mainly deployed accelerometers with depth recorders on marine animals without gyroscopes, we go further in the pre-processing of the acceleration data to improve the predictions. We calculate the static and dynamic acceleration for the three axes and the Dynamic Body Acceleration (DBA) as described in Jeantet et al. (2020a). In a similar way, we attempt to highlight some *Feeding* signal characteristics by filtering the raw acceleration through a pass-band Butterworth filter at 2 and 3 Hz frequency. Thus we obtain a supplementary case:

- Case IV: Static, dynamic and filtered acceleration, DBA and depth values ($nb_desc = 11$)

2.7. Variable importance

We attempt for each case (case I, II, III and IV) to identify the most important input variables in the classification process, i.e. those containing the most information and mostly used by the V-net. We adapt the class activation map (CAM) visualization (Chollet, 2018; Selvaraju et al., 2019) developed in image classification from deep learning. From the tested dataset, we compute the gradients of the model's predictions for one given behaviour to the input features and average their absolute value. We obtain thus the contribution of each single input variable on the classification of one specific behaviour.

Moreover, we also perform a variable selection by backward elimination to identify the impact of each variable on the classification accuracy (Derksen and Keselman, 1992; Heinze et al., 2018). Thus we apply the V-net on the tested dataset from which variables are subsequently eliminated one at a time. At each time, we eliminate the variable that have the lower impact on the AUC by replacing it with the constant value of its mean.

Table 1

Comparison of the Recall and Precision index obtained for the six behavioural categories with V-net trained with and without additional information from the gyroscope.

Behaviour	Case I		Case II		Case III		Case IV	
	Recall	Precision	Recall	Precision	Recall	Precision	Recall	Precision
Breathing	0.94	0.96	0.84	0.91	0.94	0.93	0.93	0.96
Feeding	0.69	0.82	0.02	0.03	0.75	0.65	0.62	0.62
Gliding	0.70	0.83	0.73	0.71	0.63	0.83	0.68	0.76
Resting	0.99	0.97	0.99	0.89	0.98	0.97	0.98	0.96
Scratching	0.68	0.69	0.66	0.56	0.82	0.54	0.78	0.58
Swimming	0.91	0.90	0.70	0.85	0.86	0.91	0.86	0.90
Global Accuracy:	97.8		95.0		97.1		97.1	
AUC (%)	88.1		79.4		87.3		85.0	

3. Results

3.1. Behavioural classification by the V-net

The adapted V-net model discriminates the six behavioural categories (*Breathing*, *Feeding*, *Gliding*, *Resting*, *Scratching* and *Swimming*) of the free-ranging green turtles from a combined accelerometer, gyroscope and depth recorder with an AUC score of 88.1% (Case I, Table 1). Although deep learning models usually have a large number of parameters, our model is relatively light: 1259,335 parameters due to its fully convolutional structure and to the data in one dimension.

The V-net demonstrates good capabilities to detect the rare behaviour of *Feeding* with a respectable Recall index and a high Precision

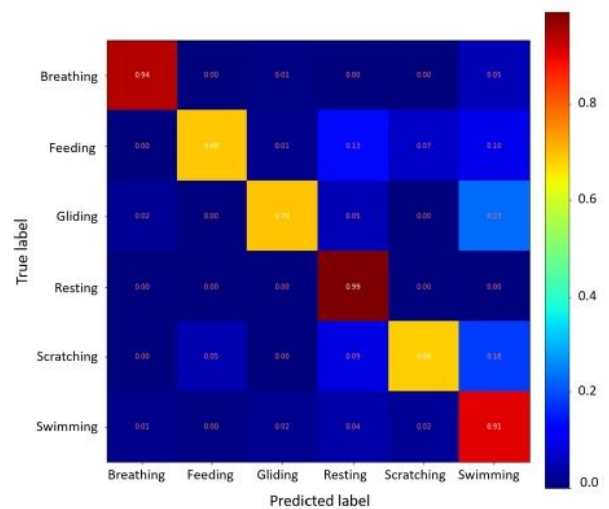


Fig. 5. Confusion matrix of the predictions of the V-net on the three tested green turtles using the seven descriptors obtained from acceleration and angular speed data. The numbers correspond to the proportion of the identified dots of each behaviour.

score, with only 13% of the *Feeding* dots misinterpreted as *Resting* (Case I, Table 1, Fig. 5). *Scratching*, which is the least expressed behaviour, shows the lowest indices (0.68 and 0.69 for the Recall and Precision index, respectively, Table 1) with a model that tends to overestimate this behaviour (Fig. 6).

Although the combined use of the gyroscope and accelerometer gives the best accuracy, the V-net successfully classifies the behaviours of the green turtles from the gyroscope alone (AUC = 87.3%, Case III, Table 1). In Case III, the rare behaviours *Feeding* and *Scratching* are better detected than in Case I but also associated with a slight increase in over-estimation. However, from the accelerometer alone (Case II), the V-net only identifies 2% of the *Feeding* dots, suggesting that the subtle variations generated by the feeding movements are easier detectable from the gyroscope than the accelerometer. Nevertheless, a pre-processing of the acceleration data enables the V-net to predict with an accuracy comparable to Case I and III (Table 1), with 62% of the *Feeding* dots correctly identified and 20% misclassified as *Resting* (Fig. 2 in Supplementary materials). The *Chewing* behaviour represents 74% of those *Feeding* dots wrongly identified as *Resting*.

The backward elimination process allows us to identify the most important variables for the V-net in the classification of the green turtle behaviours. It clearly appears that the Y-axis of the gyroscope, corresponding to the angular velocity around the right-to-left axis and thus related to movements on the rear-to-front axis, is the most informative variable (Figs. 7 and 8). The V-net is even capable of classifying behaviours with an AUC score of 72.2% with the Y-gyroscope alone. However, in absence of gyroscope (Case II), the three accelerometer axes as well as the depth are used equally by the V-net (Fig. 8), but are not sufficient to identify *Feeding* (Table 1). From the pre-processed acceleration data (Case IV), the variables associated with the dynamic acceleration, and therefore motion; Dynamic Body Acceleration (DBA) and the dynamic acceleration on the rear-to-front axis (DX), have the highest important gradient (Fig. 8). The filtered acceleration data between 2 and 3 Hz on the rear-to-front axis (AccX_high) is also particularly used by the V-net to classify *Feeding* and to dissociate it from *Resting* (Fig. 3 in Supplementary Materials). The backward elimination process applied to Case IV shows that removing AccX_high results in a drop in the *Feeding* Recall index; only 6% of the *Feeding* dots are identified.

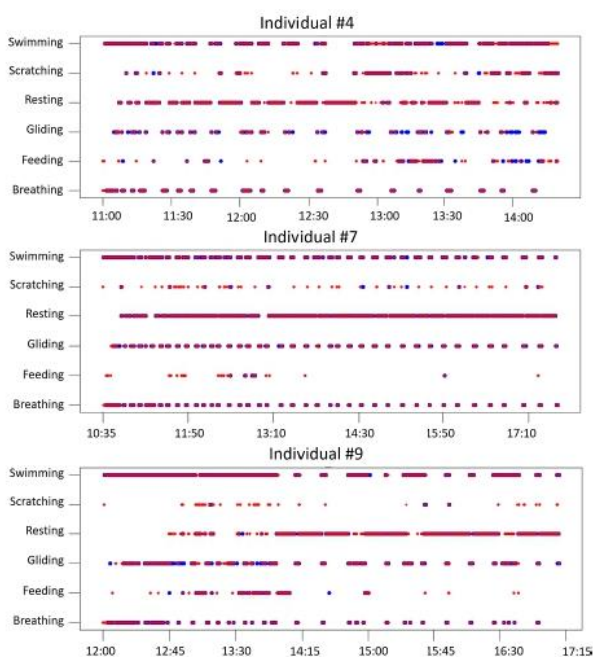


Fig. 6. Time budget of the three tested green turtles showing the behavioural categories inferred by the V-net (in red) compared to actually observed behaviours (in blue).

3.2. Sensitivity and uncertainty analyses

Deep learning are known to be very sensitive to small perturbation (Shu and Zhu, 2019). We test the sensitivity of the V-net by classifying sea turtle behaviours from degraded data. We randomly select 500 windows (window size = 40 s) from the tested dataset in Case I and gradually add some noise on each input variable for each time t_i :

$$\tilde{X}_{t,i} = X_{t,i} + \sigma * N_{t,i}$$

Where $N_{t,i}$ are standard Gaussian random variables and σ is a constant that we increase from 0 to 0.5. We perform the AUC score on the obtained classification and visualisation its evolution according to the noise level (Fig. 9). In this way, by inducing a σ value of 0.05, corresponding to add 5% of noise to the inputs as they are also standardized, we impact the AUC by 5% (AUC score = 80.49% against 85.67 without noise). However above 10% of noise, the performance of the V-net drops.

We measure the uncertainty of the model using Monte Carlo Dropout method (Abdar et al., 2020; Gal and Ghahramani, 2016). This method consists in predicting a single window multiple times ($n = 1000$) but with dropout layers activated in the prediction process, forcing the V-net to masque some connections. The variance of the predicted probabilities indicates the uncertainty of the model. Fig. 10 shows the obtained variance for two windows from the tested dataset in Case I, where the V-net misclassifies *Feeding* as *Scratching* and, at the opposite, successfully identifies it. It appears that, most of the time, the correct predictions are associated with low uncertainty while the variance increases for the misclassified parts. Thus the variance can help to estimate the robustness of the predictions because the V-net is not too confident when it misclassifies.

4. Discussion

The V-net is a powerful fully convolutional neural network developed for the segmentation of 3D images (Milletari et al., 2016). The proposed architecture, adapted to multi-sensor signals, also proves to be very efficient in classifying sea turtle behaviours. Identifying the six behavioural categories (*Breathing*, *Feeding*, *Gliding*, *Resting*, *Scratching* and *Swimming*), we obtain an AUC score of 88.1%. With a global accuracy of 0.98, it represents significant improvement compared to methods based on classification trees for the same species (global accuracy of 0.87 from captive individuals in Jeantet et al. (2018) and 0.95 from the same dataset in Jeantet et al., 2020a).

4.1. Advances in automatic behavioural classification using deep learning

The V-net improves the automatic animal behavioural classification from multi-sensor datasets by avoiding the segmentation problem. Classical machine learning requires cutting the dataset into segments from which statistics (maximum, mean, minimum, standard deviation, etc.) are calculated and used to feed the model. It is a particularly difficult processing step as it has to be automatic, in the real application conditions (i.e. without knowing the beginning and ending of the behavioural labels) and impacts the performance of the algorithms. To date, the most common segmentation method has been the windowing approach based on fixed time segments (Lagarde et al., 2008; Martiskainen et al., 2009; Watanabe et al., 2005) or a sliding window with a fixed length (Ladds et al., 2017; Lush et al., 2018a). Quite quickly, the size of the window impacts the accuracy of the models in that some behaviours are better characterized than others (Allik et al., 2019; Banos et al., 2014; Lush et al., 2018b). Other methods such as change point algorithms (Killick et al., 2012) or hierarchical segmentation (Jeantet et al., 2020a) can also be used to overcome the limits generated by the fixed-size windowing approach. However, these methods require ruling parameters based on the most characteristic variations between

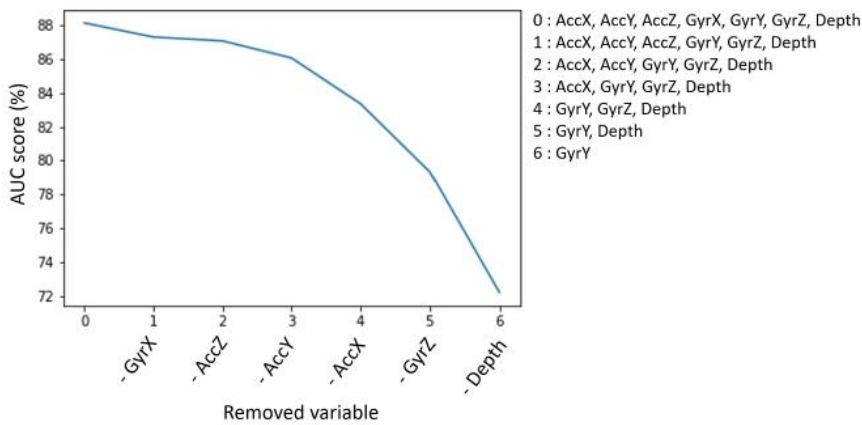


Fig. 7. Evolution of the AUC score of the behavioural classification of the V-net on the green turtle tested dataset from which variables are subsequently eliminated one at a time. The x-axis indicates the removed variable at each step and the number is associated with the variables used by the V-net. AccX, AccY, AccZ correspond to the three axis of the acceleration and GyrX, GyrY, GyrZ to the three axis of the gyroscope with X the rear-to-front body axes, Y the right-to-left axis and Z the bottom-to-top axis.

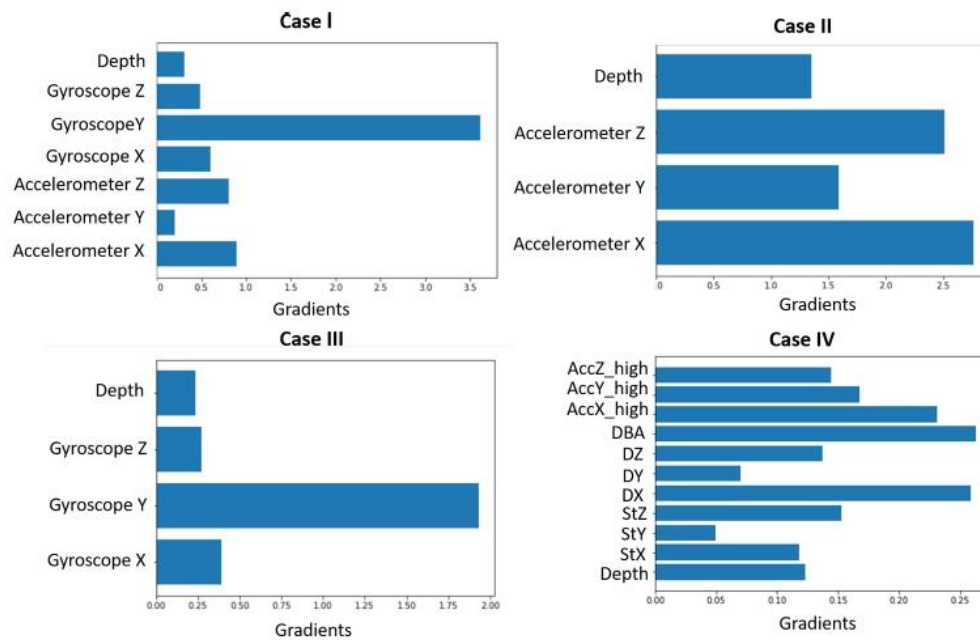


Fig. 8. Gradient importance of the V-net associated with the classification of the *Swimming* behaviour of the green turtles. In Case IV, DBA corresponds to the Dynamic Body Acceleration, StX, StY, StZ to the three axes of the static acceleration, DX, DY, DZ to the dynamic acceleration, and AccX_high, AccY_high, AccZ_high to the acceleration filtered between 2 and 3 Hz with X the rear-to-front body axes, Y the right-to-left axis and Z the bottom-to-top axis.

behaviours that are generally not suitable for all the behaviours. Also, in general, the segmentation process generates segments that contain the expression of several behaviours and induces confusion in the learning process of the algorithms. Thus, all these methodological limitations induced by the segmentation process, which reduce the accuracy of the prediction, no longer apply to the V-net given that it makes predictions with a precision down to the centisecond, assigning a behaviour to each time-point of the recorded values.

It is still difficult to identify signals that are not clearly distinct in classical machine learning (Bom et al., 2014; Fehlmann et al., 2017; Wang et al., 2015). One possible cause could be the selected hand-made features on which they rely. There are multiple ways to digitally describe multi-sensor signals without consensus on the best practise. Thus, we can find studies where several thousand features were calculated compared to roughly fifty in other studies (Figo et al., 2010; Graf et al., 2015; Zdravevski et al., 2017). Given that having too many features can impair the performance of the algorithms, the current solution to deal with difficult classification tasks is to calculate a large number of features and to select the most highly informative combination using a complex optimizer (Allik et al., 2019; Mirjalili, 2015). All in all, this adds a selection process that makes the model more complex and

computationally expensive with a questionable gain in performance. Conversely, the performance of the V-net lies on a form of its own intelligence as it detects highly discriminative features by itself through the deep layers. The analysis through these different layers increases the level of abstraction of the produced features and makes the V-net able to detect information that goes beyond the human knowledge domain (Milletari et al., 2016). It enables the model to extract information that could not be identified through the handcrafted features and thus makes it very powerful for detecting fine-scale behaviours such as *Feeding* and *Scratching*. The V-net is thus a very powerful tool that currently outperforms classical machine learning.

However, we show in this study that handcrafted features can also help the V-net to identify the behaviours of sea turtles from acceleration data. The V-net is not able to identify *Feeding* from the raw acceleration data because the oscillations recorded by a logger on the carapace are very small and subtle (Figs. 1 and 2 in Supplementary Materials). The visualisation of the data and the identification of discriminating characteristics of *Feeding* have allowed us to orientate the V-net in its automatic feature detection. By feeding it with pre-processed data carefully chosen to discriminate *Feeding* (the filtered acceleration between 2 and 3 Hz), we make the V-net capable of identifying this behaviour from the

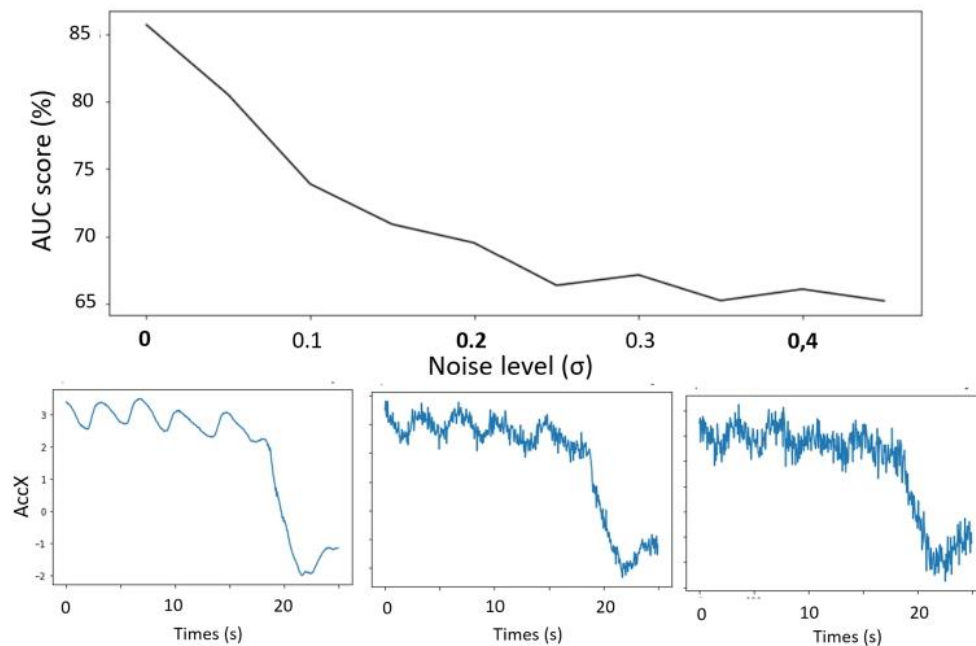


Fig. 9. Sensitivity curve: AUC score obtained by the V-net classifying sea turtle behaviours of the tested dataset from gyroscope, accelerometer and depth recorder according to the noise added to the data. The lower boxes illustrate the added noise on the X-axis acceleration (AccX); with the raw data (left), with a noise level of 0.2 (centre) and 0.4 (right).

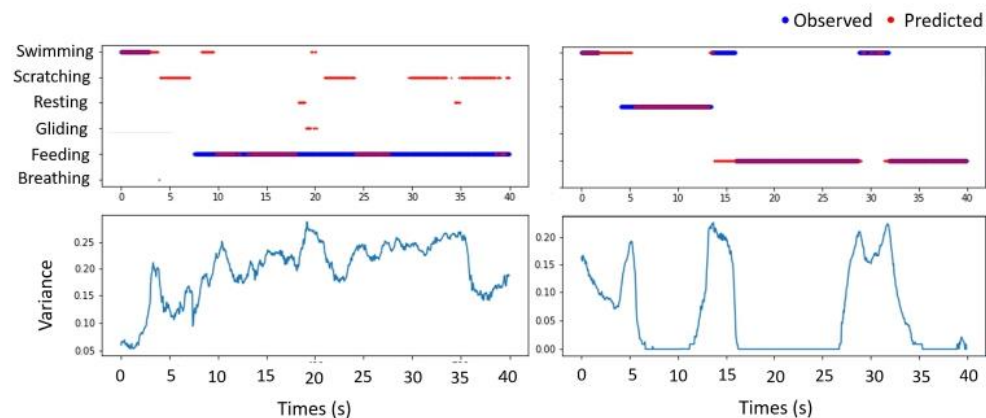


Fig. 10. Uncertainty of the V-net in the classification of sea turtle behaviours. The uncertainty is represented by the variance of the probabilities predicted multiple time by the model with the dropout layers activated.

acceleration data alone. This compromise between deep learning and hand-made features allows us to take advantage of the automatic discrimination ability of the neural network and to not compute a large number of handcrafted features, while maintaining a simple deep learning architecture. Although the deep learning is increasingly powerful and used in many field, human expertise is still relevant to perform automatic behavioural identification from accelerometer.

4.2. Improve the ecological knowledge

In this study, we test the relevance of adding a gyroscope to an accelerometer in automatic identification of sea turtle behaviour. So far, the gyroscope has been mainly used in addition to an accelerometer and magnetometer to improve the estimation of the static and dynamic acceleration (Fourati et al., 2011; Noda et al., 2012). And, it has been poorly exploited in automatic behavioural identification while its high sensitivity enables to measure fine and/or fast angular rotation that cannot be detected from the linear acceleration (Clark, 2009; Noda et al., 2014; Wilson et al., 2013). In this study, we show that the V-net

mainly uses the gyroscope variables to identify the sea turtle behaviours, in particular the angular velocity around the right-to-left axis (Fig. 8), and it is less performant without gyroscope. This is due to the fact that the sea turtle's posture is not very informative and the behaviours differ from one another mainly by the associated oscillations of the rear-to-front body axis. However, the gyroscope does not provide information about change in posture and its use alone may therefore not be sufficient for other animal species for which postures characterize their behaviours (Shepard et al., 2008; Watanabe et al., 2005). We highlight that identification of the sea turtle behaviours with an accelerometer alone is also possible but requires an upstream fine analyse and good understanding of the signals. In this way, it is relevant to ask for each situation if the combined used of gyroscope and accelerometer is necessary as it requires more memory and larger battery capacity, and thus a larger logger. While the scientist community tends to study increasingly smaller species (Portugal and White, 2018), increasing sensor possibilities should come with an ethical concern to match the most appropriate tag design to ensure the animal welfare while answering the biological question (Williams et al., 2019). Besides, as the

relevance of the measuring device used mainly depends on the behavioural characteristics of the studied species, this should be considered and tested in each case.

We particularly focus on the identification of the scarce behaviours of sea turtle; *Feeding* and *Scratching*, as they have both a high ecological interest. Studying the feeding behaviours of free-ranging animals is crucial to better understand their energetic tactics and how they maximize their fitness according to their environment. Although *Scratching* has been rarely reported in sea turtle behavioural research using animal-borne video recorder (Arthur et al., 2007; Okuyama et al., 2013; Reina et al., 2005; Seminoff et al., 2006), it seems to have an important physiology role as it could be associated with a cleaning function (Heithaus et al., 2002; Thomson and Heithaus, 2014). However, in general, behaviours with a small number of observations available and associated with fine-scale signals, such as *Feeding* and *Scratching*, are hard to detect by an automatic method (Jeantet et al., 2018; Wang et al., 2015). The V-net has been thought to deal with strong imbalance dataset and/or limited in the number of labelled data (Milletari et al., 2016). Hence, enhanced by an adapted *Loss* function and a biased random drawn for the training process, the convolutional neural network precisely detects both behaviours and slightly overestimates *Scratching*. Whereas, classical learning algorithms have still been poorly efficient to identify complex signals in other animal species (Bom et al., 2014; Ladds et al., 2018; Wang et al., 2015), the V-net position itself as an alternative to discriminate the fine-scaled behaviours. Easily generalizable to other species, the V-net could lead to considerable progress in remote accelerometric monitoring by allowing the identification of very fine behaviours that could play an important role in understanding the ecology of the species.

Finally, the obtained model is light with only roughly one million parameters. It makes it very easy to transfer a trained V-net and to run it from one machine to another. Thus with the development of the satellite-relay data tags which are already able to remotely transmit a summary of the tri-axial acceleration (Cox et al., 2017; Harcourt et al., 2019; Heerah et al., 2019) and environmental data (Treasure et al., 2017), there is a huge potential to directly implement a trained V-net in an animal-attached multi-sensor tag in order to predict the expressed behaviour almost instantly. Researchers would be able to directly follow the activities of an animal in real-time with respect to its location and the environmental parameters. As it would not require recapturing the animal, this breakthrough would open up new horizons in the study of migratory animals that are difficult to track during several consecutive months or years.

5. Conclusion

Deep learning is an emerging field that is particularly powerful for automatically processing large datasets and the information they contain. It is therefore not surprising to see its application extended to ecology by the automatic behavioural identification from multi-sensor recorders. An adapted fully convolutional neural network, the V-net, reveals high ability to automatically identify the behaviours of sea turtles from multi-sensor signals and outperforms classical machine learning. Its use is particularly interesting to avoid the segmentation process and the manual calculation of a large number of discriminant features required, until now, to identify the behaviours from accelerometer. We also show in this study that the gyroscope is more informative than the accelerometer in identifying the behaviours of sea turtles and that the V-net is not able to discriminate fine-scale behaviours from the raw data of accelerometer alone. However, human expertise can help to correct it with precise and adapted pre-processing. There is great interest in developing deep learning for automatic identification of behaviours in ecology as it does not require significant pre-processing of data and could be directly implemented in the logger to identify and transmit the expressed behaviour by the equipped animal almost instantly.

Data accessibility statement

Data available from the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.hhmqnkd9> (Jeantet et al. 2020b). The R-script to visualize the data are provided in Jeantet et al. (2020a).

CRedit authorship contribution statement

DC contributed conception and design of the study. LJ and SG performed the data acceleration analysis and visualisation. VV built the V-net architecture and adapted it to the 1D data. LJ applied the V-net on the sea turtle dataset. LJ and VV wrote the first draft of the manuscript and SG, and DC contributed critically to subsequent versions.

Funding

This study was co-financed by the FEDER Martinique (European Union, Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31,882 & 2014/DEAL/0008/4-4/32,947), DEAL Martinique (Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31,882 & 2014/DEAL/0008/4-4/32,947), the ODE Martinique (Convention 014-03-2015 and 008-03-2018), the CNRS (Subvention Mission pour l'Interdisciplinarité), the ERDF fund (Convention CNRS-EDF- juillet 2013) and the Fondation de France (Subvention Fondation Ars Cuttoli Paul Appell). Lorene Jeantet's Ph.D scholarship was supported by DEAL Guyane and CNES Guyane.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues marines des Antilles et the Plan National d'Action Tortues marines de Guyane Française. The authors also appreciate the support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS). The authors would like to thank the DEAL Martinique and Guyane, the CNES, the ODE Martinique, POEMM and ACWAA associations, Plongée-Passion, Explorations de Monaco team the ONCFS Martinique, the ONEMA Martinique, the SMPE Martinique and the ONF Martinique for their technical support and field assistance. We are also grateful to the numerous volunteers and free divers for their participation in the field operations. Results obtained in this paper were computed on the vo.grand-est.fr virtual organization of the EGI Infrastructure through IPHC resources. We thank EGI, France Grilles and the IPHC Computing team for providing the technical support, computing and storage facilities. We are also grateful to the three anonymous reviewers for their helpful corrections and comments.

Supplementary materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at [doi:10.1016/j.ecolmodel.2021.109555](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109555).

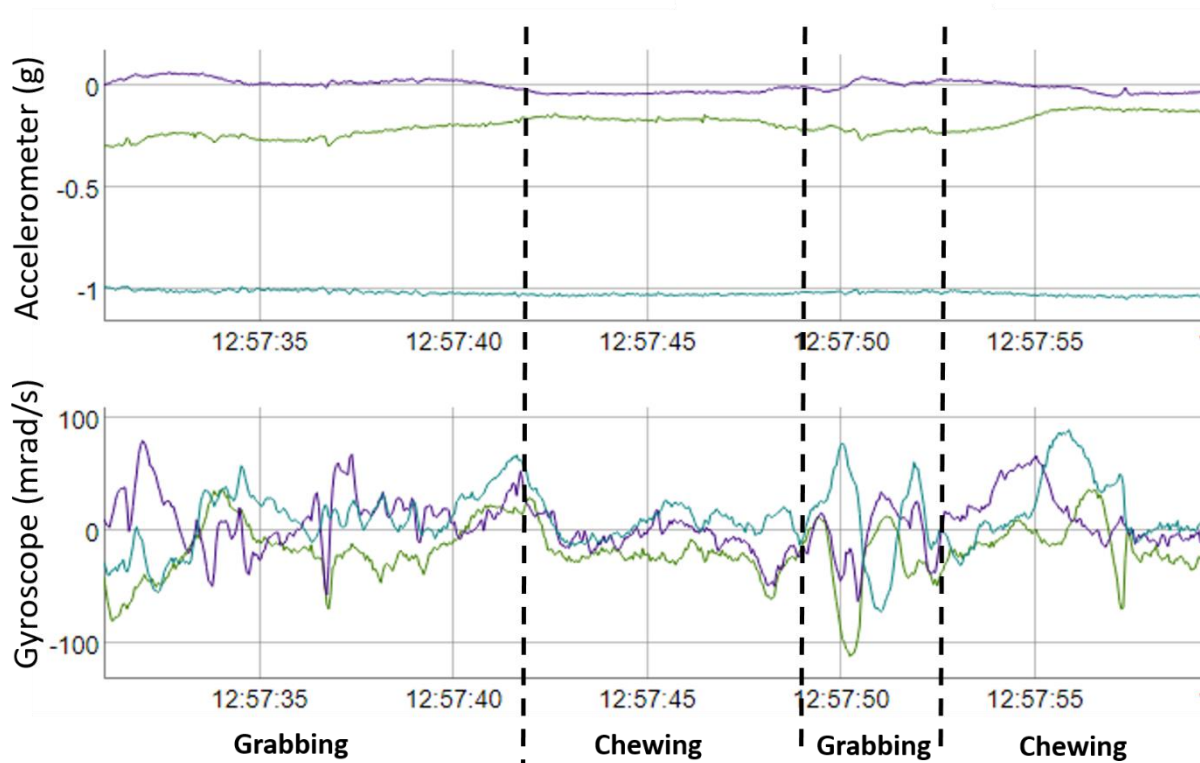
References

- Abdar, M., Pourpanah, F., Hussain, S., Rezazadegan, D., Liu, L., Ghavamzadeh, M., Fieguth, P., Cao, X., Khosravi, A., Acharya, U.R., Makarenkov, V., Nahavandi, S., 2020. A Review of Uncertainty Quantification in Deep Learning: Techniques, Applications and Challenges. arXiv preprint arXiv:2011.06225v3.
- Allik, A., Pilt, K., Karai, D., Fridolin, I., Leier, M., Jervan, G., 2019. Optimization of physical activity recognition for real-time wearable systems: effect of window length, sampling frequency and number of features. Appl. Sci. 9 <https://doi.org/10.3390/app9224833>.

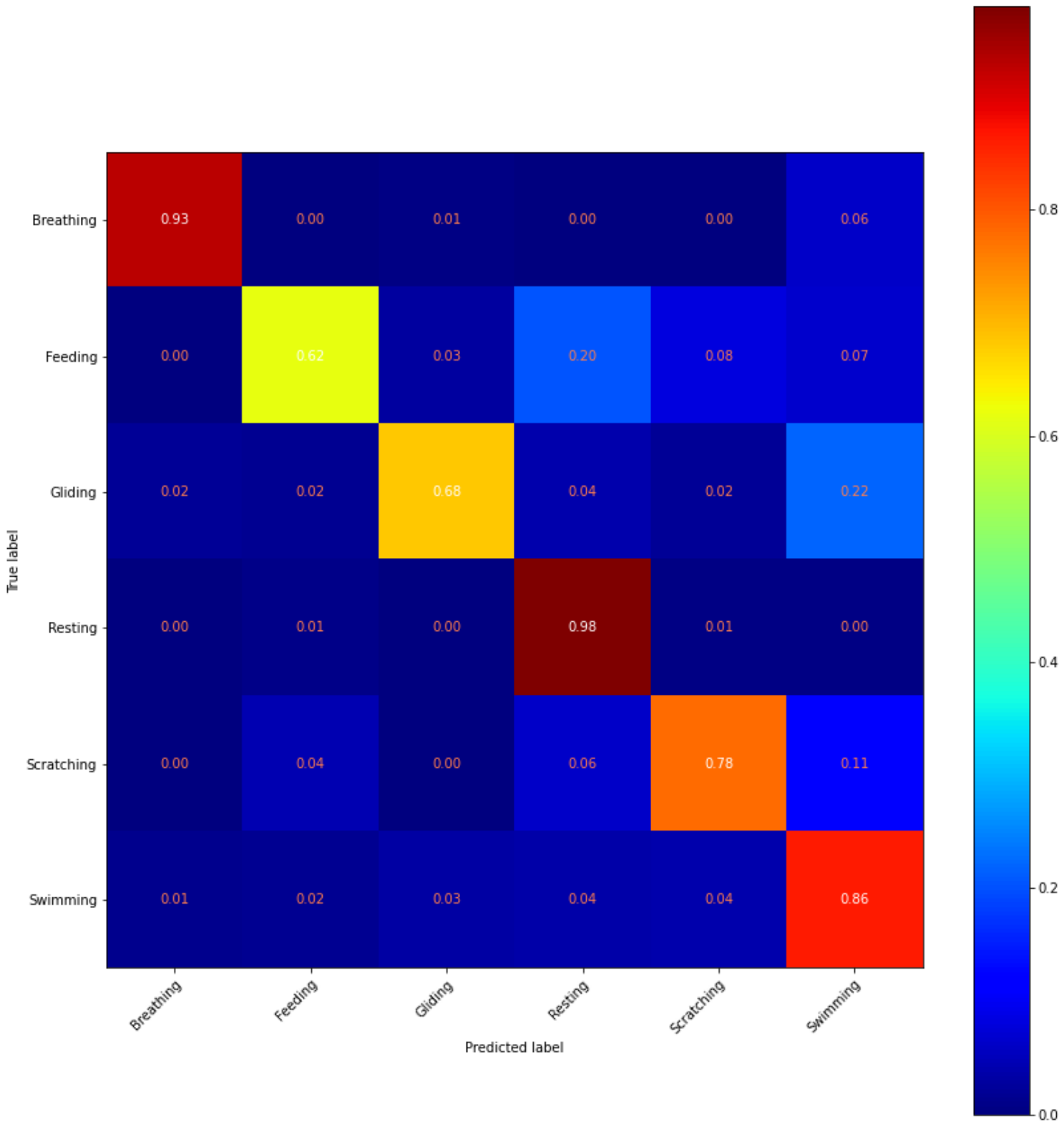
- Arthur, K., O'Neil, J., Limpus, C.J., Abernathy, K., Marshall, G., 2007. Using animal-borne imaging to assess green turtle (*Chelonia mydas*) foraging ecology in Moreton Bay, Australia. *Mar. Technol. Soc. J.* 41, 9–13.
- Banos, O., Galvez, J.M., Damas, M., Pomares, H., Rojas, I., 2014. Window size impact in human activity recognition. *Sensors* 14, 6474–6499. <https://doi.org/10.3390/s140406474>.
- Bidder, O.R., Campbell, H.A., Gómez-Laich, A., Urgé, P., Walker, J., Cai, Y., Gao, L., Quintana, F., Wilson, R.P., 2014. Love thy neighbour: automatic animal behavioural classification of acceleration data using the k-nearest neighbour algorithm. *PLoS ONE* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088609>.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., 2000. Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. *Ecol. Appl.* 10, 269–282. <https://doi.org/10.2307/2641001>.
- Bom, R.A., Bouten, W., Piersma, T., Oosterbeek, K., van Gils, J.A., 2014. Optimizing acceleration-based ethograms: the use of variable-time versus fixed-time segmentation. *Mov. Ecol.* 2 (6) <https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-6>.
- Boyd, I., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., 2004. Bio-logging science: sensing beyond the boundaries. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. issue* 58, 1–14.
- Brewster, L.R., Dale, J.J., Guttridge, T.L., Gruber, S.H., Hansell, A.C., Elliott, M., Cowx, I.G., Whitney, N.M., Gleiss, A.C., 2018. Development and application of a machine learning algorithm for classification of elasmobranch behaviour from accelerometer data. *Mar. Biol.* 165, 62. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3318-y>.
- Brown, D.D., Kays, R., Wikelski, M., Wilson, R., Klimley, A.P., 2013. Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Anim. Biotelemetry* 1, 20. <https://doi.org/10.1186/2050-3385-1-20>.
- Campbell, H.A., Gao, L., Bidder, O.R., Hunter, J., Franklin, C.E., 2013. Creating a behavioural classification module for acceleration data: using a captive surrogate for difficult to observe species. *J. Exp. Biol.* 216, 4501–4506. <https://doi.org/10.1242/jeb.089805>.
- Chambault, P., de Thoisy, B., Huguin, M., Martin, J., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Hiélaud, G., Mailles, J., Védie, F., Barnerias, C., Sutter, E., Guillemot, B., Dumont-Dayot, É., Régis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., Frouin, C., Aubert, N., Guimera, C., Bordes, R., Thieulle, L., Duru, M., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Queneherve, P., Woignier, T., Allenou, J.P., Cimiterra, N., Benhalilou, A., Murgale, C., Mailet, T., Rangon, L., Chanteux, N., Chanteur, B., Béranger, C., Le Maho, Y., Petit, O., Chevallier, D., 2018. Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking. *Ecol. Evol.* 8, 12790–12802. <https://doi.org/10.1002/ece3.4708>.
- Chambault, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins, R., Bilo, K., Gaspar, P., De Thoisy, B., Maho, Y., Le, Chevallier, D., 2015. Dispersal and diving adjustments of the green turtle *Chelonia mydas* in response to dynamic environmental conditions during post-nesting migration. *PLoS ONE* 10, 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137340>.
- Chollet, F., 2018. *Deep Learning with Python*. Manning Publications Co, Shelter Island, NY 11964.
- Clark, C.J., 2009. Courtship dives of Anna's hummingbird offer insights into flight performance limits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 3047–3052. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0508>.
- Cox, S.L., Orgeret, F., Gesta, M., Rodde, C., Heizer, I., Weimerskirch, H., Guinet, C., 2017. Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators. *Methods Ecol. Evol.* 9, 64–77. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12845>.
- Derksen, S., Keselman, H.J., 1992. Backward, forward and stepwise automated subset selection algorithms: frequency of obtaining authentic and noise variables. *Br. J. Math. Stat. Psychol.* 45, 265–282. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8317.1992.tb00992.x>.
- Dumoulin V., Visin F., 2016. A Guide to Convolution Arithmetic For Deep Learning. arXiv:1603.07285v2 [stat.ML].
- Fawcett, T., 2006. An introduction to ROC analysis. *Pattern Recognit. Lett.* 27, 861–874. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2005.10.010>.
- Fehlmann, G., O'Riain, M.J., Hopkins, P.W., O'Sullivan, J., Holton, M.D., Shepard, E.L.C., King, A.J., 2017. Identification of behaviours from accelerometer data in a wild social primate. *Anim. Biotelemetry* 5 (6). <https://doi.org/10.1186/s40317-017-0121-3>.
- Figio, D., Diniz, P.C., Ferreira, D.R., Cardoso, J.M.P., 2010. Preprocessing techniques for context recognition from accelerometer data. *Pers. Ubiquitous Comput.* 14, 645–662. <https://doi.org/10.1007/s00779-010-0293-9>.
- Fourati, H., Manamanni, N., Afilal, L., Handrich, Y., 2011. Posture and body acceleration tracking by inertial and magnetic sensing: application in behavioral analysis of free-ranging animals, in: *Biomedical Signal Processing and Control*. pp. 94–104. 10.1016/j.bspc.2010.06.004.
- Gal, Y., Ghahramani, Z., 2016. Dropout as a Bayesian approximation: representing model uncertainty in deep learning. In: *33rd International Conference on Machine Learning, ICML 2016*, pp. 1651–1660.
- Geiger, S., 2019. Package ‘rblf’ 1–12.
- Graf, P.M., Wilson, R.P., Qasem, L., Hackländer, K., Rosell, F., 2015. The use of acceleration to code for animal behaviours: a case study in free-ranging Eurasian beavers *Castor fiber*. *PLoS ONE* 10, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136751>.
- Hadetsky, V., 2019. Analysis of the Physical Measures and Videos of Sea Turtles and Modeling of Their Behavior Based On Sensors' data.
- Hand, D.J., Till, R.J., 2001. A simple generalisation of the area under the ROC curve for multiple class classification problems. *Mach. Learn.* 45, 171–186. <https://doi.org/10.1023/A:1010920819831>.
- Harcourt, R., Sequeira, A.M.M., Zhang, X., Roquet, F., Komatsu, K., Heupel, M., McMahon, C., Whoriskey, F., Meekan, M., Carroll, G., Brodie, S., Simpfendorfer, C., Hindell, M., Jonsen, I., Costa, D.P., Block, B., Muelbert, M., Woodward, B., Weise, M., Aarestrup, K., Biuw, M., Boehme, L., Bograd, S.J., Cazau, D., Charrassin, J.B., Cooke, S.J., Cowley, P., de Bruyn, P.J.N., Jeanniard du Dot, T., Duarte, C., Eguíluz, V.M., Ferreira, L.C., Fernández-Gracia, J., Goetz, K., Goto, Y., Guinet, C., Hammill, M., Hays, G.C., Hazen, E.L., Hüeckstädt, L.A., Huveneers, C., Iverson, S., Jaaman, S.A., Kittiwattana Wong, K., Kovacs, K.M., Lydersen, C., Moltmann, T., Naruoka, M., Phillips, L., Picard, B., Queiroz, N., Reverdin, G., Sato, K., Sims, D.W., Thorstad, E.B., Thums, M., Treasure, A.M., Trites, A.W., Williams, G.D., Yonehara, Y., Fedak, M.A., 2019. Animal-borne telemetry: an integral component of the ocean observing toolkit. *Front. Mar. Sci.* 6 <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00326>.
- He, K., Zhang, X., Ren, S., Sun, J., 2016. Deep residual learning for image recognition. In: *2016 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*. <https://doi.org/10.1109/CVPR.2016.90>.
- Heerah, K., Cox, S.L., Blevin, P., Guinet, C., Charrassin, J.-B., 2019. Validation of dive foraging indices using archived and transmitted acceleration data: the case of the Weddell seal. *Front Ecol Env* 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00030>.
- Heinze, G., Wallisch, C., Dunkler, D., 2018. Variable selection – A review and recommendations for the practicing statistician. *Biometrical J* 60, 431–449. <https://doi.org/10.1002/bimj.201700067>.
- Heithaus, M.R., McLash, J.J., Frid, A., Dill, L.M., Marshall, G.J., 2002. Novel insights into green sea turtle behaviour using animal-borne video cameras. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 82, 1049–1050. <https://doi.org/10.1017/S0025315402006689>.
- Howell, L., 2012. *Ontogenetic Shifts in Diet and Habitat by Juvenile Green Sea Turtles (Chelonia mydas) Along the Middle and Lower Texas Coast*. Texas A&M University, College Station, Texas 77843.
- Jeantet, L., Dell'Amico, F., Forin-Wiart, M.-A., Coutant, M., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Régis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., de Thoisy, B., Le Maho, Y., Brucker, M., Châtelain, N., Laesser, R., Crenner, F., Handrich, Y., Wilson, R., Chevallier, D., 2018. Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data. *J. Exp. Biol.* 221 <https://doi.org/10.1242/jeb.177378>.
- Jeantet, L., Planas-Bielsa, V., Benhamou, S., Geiger, S., Martin, J., Siegwalt, F., Lelong, P., Gresser, J., Etienne, D., Hiélaud, G., Arque, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Benhalilou, A., Murgale, C., Mailet, T., Andreani, L., Campistron, G., Delvaux, H., Guyon, C., Richard, S., Lefebvre, F., Aubert, N., Habold, C., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2020a. Behavioural inference from signal processing using animal-borne multi-sensor loggers: a novel solution to extend the knowledge of sea turtle ecology. *R. Soc. Open Sci.* 7, 200139. <https://doi.org/10.1098/rsos.200139>.
- Jeantet, L., Planas-Bielsa, V., Benhamou, S., Geiger, S., Martin, J., Siegwalt, F., Lelong, P., Gresser, J., Etienne, D., Hiélaud, G., Arque, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Benhalilou, A., Murgale, C., Mailet, T., Andreani, L., Campistron, G., Delvaux, H., Guyon, C., Richard, S., Lefebvre, F., Aubert, N., Habold, C., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2020b. Raw acceleration, gyroscope and depth profiles associated with the observed behaviours of free-ranging immature green turtles in Martinique. *Dryad*.
- Killick, R., Fearnhead, P., Eckley, I.A., 2012. Optimal detection of changepoints with a linear computational cost. *J. Am. Stat. Assoc.* 107, 1590–1598. <https://doi.org/10.1080/01621459.2012.737745>.
- Kingma, D.P., Ba, J.L., 2015. Adam: a method for stochastic optimization. In: *3rd International Conference on Learning Representations, ICLR 2015 - Conference Track Proceedings*, pp. 1–15.
- Ladds, M.A., Salton, M., Hocking, D.P., McIntosh, R.R., Thompson, A.P., Slip, D.J., Harcourt, R.G., 2018. Using accelerometers to develop time-energy budgets of wild fur seals from captive surrogates. *PeerJ* 6, e5814. <https://doi.org/10.7717/peerj.5814>.
- Ladds, M.A., Thompson, A.P., Kadar, J.P., Slip, D., Hocking, D., Harcourt, R., 2017. Super machine learning: improving accuracy and reducing variance of behaviour classification from accelerometry. *Anim. Biotelemetry* 5, 1–10. <https://doi.org/10.1186/s40317-017-0123-1>.
- Ladds, M.A., Thompson, A.P., Slip, D.J., Hocking, D.P., Harcourt, R.G., 2016. Seeing it all: evaluating supervised machine learning methods for the classification of diverse otariid behaviours. *PLoS ONE* 11, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166898>.
- Lagarde, F., Guillon, M., Dubroca, L., Bonnet, X., Ben Kaddour, K., Slimani, T., El mouden, E.H., 2008. Slowness and acceleration: a new method to quantify the activity budget of chelonians. *Anim. Behav.* 75, 319–329. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.010>.
- Lush, L., Wilson, R.P., Holton, M.D., Hopkins, P., Marsden, K.A., Chadwick, D.R., King, A.J., 2018a. Classification of sheep urination events using accelerometers to aid improved measurements of livestock contributions to nitrous oxide emissions. *Comput. Electron. Agric.* 150, 170–177. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2018.04.018>.
- Lush, L., Wilson, R.P., Holton, M.D., Hopkins, P., Marsden, K.A., Chadwick, D.R., King, A.J., 2018b. Classification of sheep urination events using accelerometers to aid improved measurements of livestock contributions to nitrous oxide emissions. *Comput. Electron. Agric.* 150, 170–177. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2018.04.018>.
- Lutz, P.L., Bentley, T.B., 1985. Respiratory Physiology of Diving in the Sea Turtle. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.* 671–679. <https://doi.org/10.2307/1444761>, 1985.
- Martiskainen, P., Järvinen, M., Skön, J.-P., Tiirikainen, J., Kolehmainen, M., Mononen, J., 2009. Cow behaviour pattern recognition using a three-dimensional accelerometer and support vector machines. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 119, 32–38. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.03.005>.
- Milletari, F., Navab, N., Ahmadi, S.A., 2016. V-Net: fully convolutional neural networks for volumetric medical image segmentation. In: *Proc. - 2016 4th Int. Conf. 3D Vision, 3DV 2016*, pp. 565–571. <https://doi.org/10.1109/3DV.2016.79>.

- Mirjalili, S., 2015. The ant lion optimizer. *Adv. Eng. Softw.* 83, 80–98. <https://doi.org/10.1016/j.advengsoft.2015.01.010>.
- Nathan, R., Spiegel, O., Fortmann-Roe, S., Harel, R., Wikelski, M., Getz, W.M., 2012. Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *J. Exp. Biol.* 215, 986–996. <https://doi.org/10.1242/jeb.058602>.
- Noda, T., Kawabata, Y., Arai, N., Mitamura, H., Watanabe, S., 2014. Animal-mounted gyroscope/accelerometer/magnetometer: in situ measurement of the movement performance of fast-start behaviour in fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 451, 55–68. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.031>.
- Noda, T., Okuyama, J., Koizumi, T., Arai, N., Kobayashi, M., 2012. Monitoring attitude and dynamic acceleration of free-moving aquatic animals using a gyroscope. *Aquat. Biol.* 16, 265–276. <https://doi.org/10.3354/ab00448>.
- Okuyama, J., Nakajima, K., Noda, T., Kimura, S., Kamihata, H., Kobayashi, M., Arai, N., Kagawa, S., Kawabata, Y., Yamada, H., Kobayashi, M., Arai, N., Kagawa, S., Kawabata, Y., Yamada, H., 2013. Ethogram of immature green turtles: behavioral strategies for somatic growth in large marine herbivores. *PLoS ONE* 8, e65783. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065783>.
- Portugal, S.J., White, C.R., 2018. Miniaturization of biologgers is not alleviating the 5% rule. *Methods Ecol. Evol.* 9, 1662–1666. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13013>.
- Powers, D.M.W., 2011. Evaluation: from Precision, Recall and F-Factor to ROC, Informedness, Markedness & Correlation. *J. Mach. Learn. Technol.* 2, 37–63 <https://doi.org/10.1.1.214.9232>.
- Reina, R.D., Abernathy, K.J., Marshall, G.J., Spotila, J.R., 2005. Respiratory frequency, dive behaviour and social interactions of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 316, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.10.002>.
- Resheff, Y.S., Rotics, S., Harel, R., Spiegel, O., Nathan, R., 2014. AcceleRater: a web application for supervised learning of behavioral modes from acceleration measurements. *Mov. Ecol.* 2, 27. <https://doi.org/10.1186/s40462-014-0027-0>.
- Ronneberger, O., Fischer, P., Brox, T., 2015. U-net: convolutional networks for biomedical image segmentation. *Lecture Notes in Computer Science (Including Subseries Lecture Notes in Artificial Intelligence and Lecture Notes in Bioinformatics)*. Springer Verlag, pp. 234–241. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24574-4_28.
- Ropert-Coudert, Y., Beaulieu, M., Hanuise, N., Kato, A., 2010. Diving into the world of biologging. *Endanger. Species Res.* <https://doi.org/10.3354/esr00188>.
- Selvaraju, R.R., Cogswell, M., Das, A., Vedantam, R., Parikh, D., Batra, D., 2019. Grad-CAM: visual explanations from deep networks via gradient-based localization. *Int. J. Comput. Vis.* 128, 336–359. <https://doi.org/10.1007/s11263-019-01228-7>.
- Seminoff, J.A., 2004. *Chelonia mydas* [WWW Document]. IUCN Red List Threat. Species. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468.en>.
- Seminoff, J.A., Jones, T.T., Marshall, G.J., 2006. Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: what's missing from dive profiles? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322, 269–280. <https://doi.org/10.3354/meps322269>.
- Shepard, E.L.C., Wilson, R.P., Quintana, F., Laich, A.G., Liebsch, N., Albareda, D.A., Halsey, L.G., Gleiss, A., Morgan, D.T., Myers, A.E., Newman, C., Macdonald, D.W., 2008. Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endanger. Species Res.* 10, 47–60. <https://doi.org/10.3354/esr00084>.
- Shu, H., Zhu, H., 2019. Sensitivity analysis of deep neural networks. In: 33rd AAAI Conf. Artif. Intell. AAAI 2019, 31st Innov. Appl. Artif. Intell. Conf. IAAI 2019 9th AAAI Symp. Educ. Adv. Artif. Intell. EAAI 2019, pp. 4943–4950. <https://doi.org/10.1609/aaai.v33i01.33014943>.
- Siegwalt, F., Benhamou, S., Girondot, M., Jeantet, L., Martin, J., Bonola, M., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Jacaria, F., Hielard, G., Arqué, A., Etienne, D., Gresser, J., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Vedie, F., Barnerias, C., Thieulle, L., Guimera, C., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., George, F., Eggensteiner, J., Woignier, T., Allenou, J.-P., Louis-Jean, L., Chanteur, B., Béranger, C., Crillon, J., Brador, A., Hahbold, C., Maho, Y., Le, Robin, J.-P., Chevallier, D., 2020. High fidelity of sea turtles to their foraging grounds revealed by satellite tracking and capture-mark-recapture: new insights for the establishment of key marine conservation areas. *Biol. Conserv.* 250, 108742 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742>.
- Spotila, J.R., 2004. *Sea Turtles: A Complete Guide To Their Biology, Behavior, And Conservation*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Thomson, J.A., Heithaus, M.R., 2014. Animal-borne video reveals seasonal activity patterns of green sea turtles and the importance of accounting for capture stress in short-term biologging. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 450, 15–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.020>.
- Treasure, A.M., Roquet, F., Ansoorge, I.J., Bester, M., Boehme, L., Bornemann, H., Charrassin, J.-B., Chevallier, D., Costa, D.P., Fedak, M.A., Guinet, C., Hammill, M. O., Harcourt, R.G., Hindell, M.A., Kovacs, K.M., Lea, M.-A., Lovell, P., Lowther, A. D., Lydersen, C., Mcintyre, T., McMahon, C.R., Muelbert, M.M.C., Nicholls, K., Picard, B., Reverdin, G., Trites, A.W., Williams, G.D., De Bruyn, P.J.N., 2017. Marine mammals exploring the oceans pole to pole a review of the MEOP consortium. *Oceanography* 30, 132–138. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2017.234>.
- Valletta, J.J., Torney, C., Kings, M., Thornton, A., Madden, J., 2017. Applications of machine learning in animal behaviour studies. *Anim. Behav.* <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.12.005>.
- Wang, Y., Nickel, B., Rutishauser, M., Bryce, C.M., Williams, T.M., Elkaim, G., Wilmers, C.C., 2015. Movement, resting, and attack behaviors of wild pumas are revealed by tri-axial accelerometer measurements. *Mov. Ecol.* 3, 1–12. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0030-0>.
- Watanabe, S., Izawa, M., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Naito, Y., 2005. A new technique for monitoring the detailed behaviour of terrestrial animals: a case study with the domestic cat. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 94, 117–131. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.01.010>.
- Williams, H.J., Taylor, L.A., Benhamou, S., Bijleveld, A.I., Clay, T.A., de Grissac, S., Demšar, U., English, H.M., Franconi, N., Gómez-Laich, A., Griffiths, R.C., Kay, W.P., Morales, J.M., Potts, J.R., Rogerson, K.F., Rutz, C., Spelt, A., Trevaill, A.M., Wilson, R. P., Börger, L., 2019. Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *J. Anim. Ecol.* 00, 1–21. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094>.
- Wilson, J.W., Mills, M.G.L., Wilson, R.P., Peters, G., Mills, M.E.J., Speakman, J.R., Durant, S.M., Bennett, N.C., Marks, N.J., Scantlebury, M., 2013. Cheetahs, *Acinonyx jubatus*, balance turn capacity with pace when chasing prey. *Biol. Lett.* 9, 5–8. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0620>.
- Wilson, R.P., Holton, M.D., di Virgilio, A., Williams, H., Shepard, E.L.C., Lambertucci, S., Quintana, F., Sala, J.E., Balaji, B., Lee, E.S., Srivastava, M., Scantlebury, D.M., Duarte, C.M., 2018. Give the machine a hand: a Boolean time-based decision-tree template for rapidly finding animal behaviours in multi-sensor data. *Methods Ecol. Evol.* 1–10. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13069>, 2018.
- Zdravetski, E., Lameski, P., Trajkovic, V., Kulakov, A., Chorbev, I., Goleva, R., Pombo, N., Garcia, N., 2017. Improving activity recognition accuracy in ambient-assisted living systems by automated feature engineering. *IEEE Access* 5, 5262–5280. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2017.2684913>.

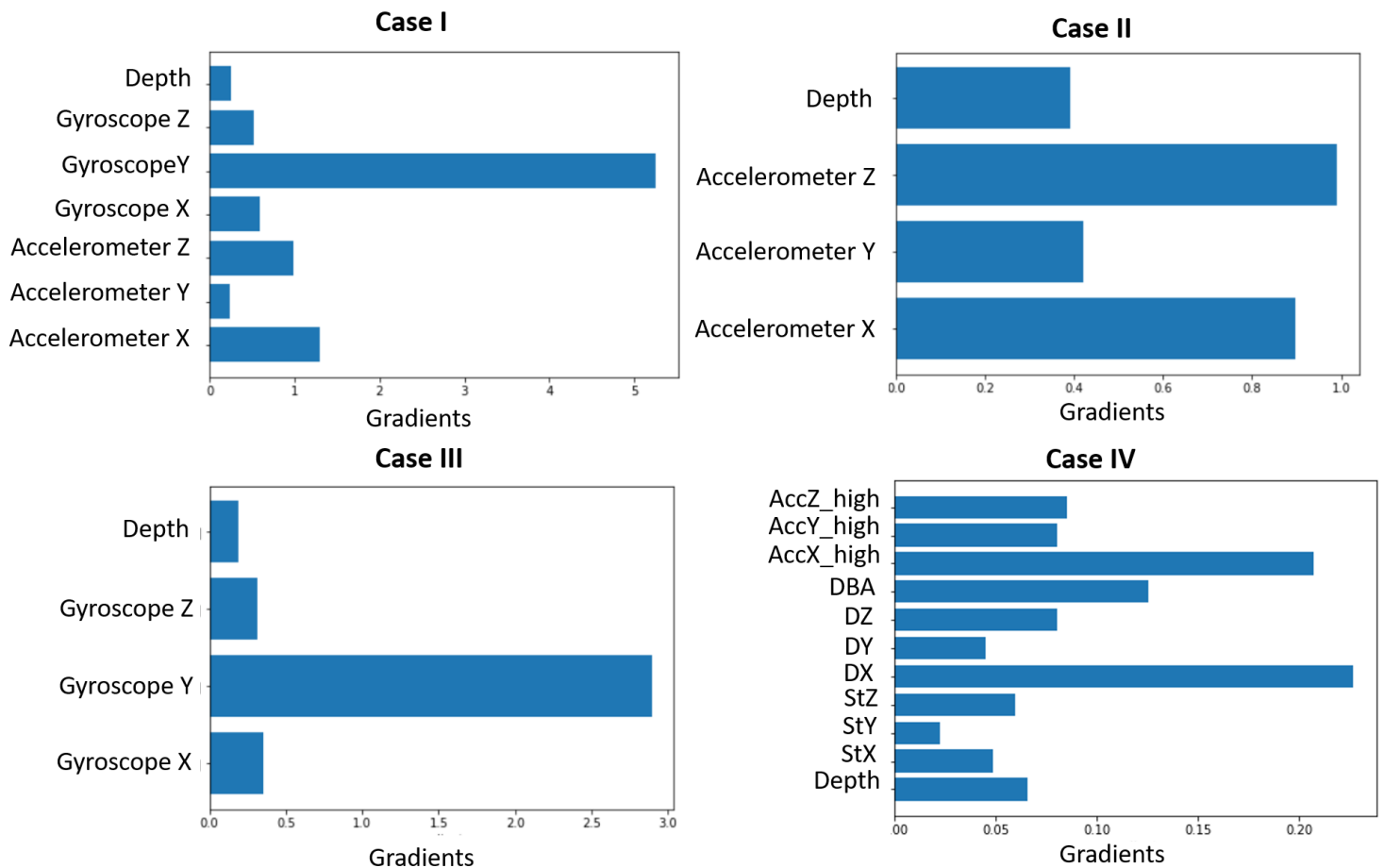
SUPPLEMENTARY



Supp. Figure 1: Raw acceleration and gyroscope signals obtained for the *Feeding* behaviours expressed by green turtle.

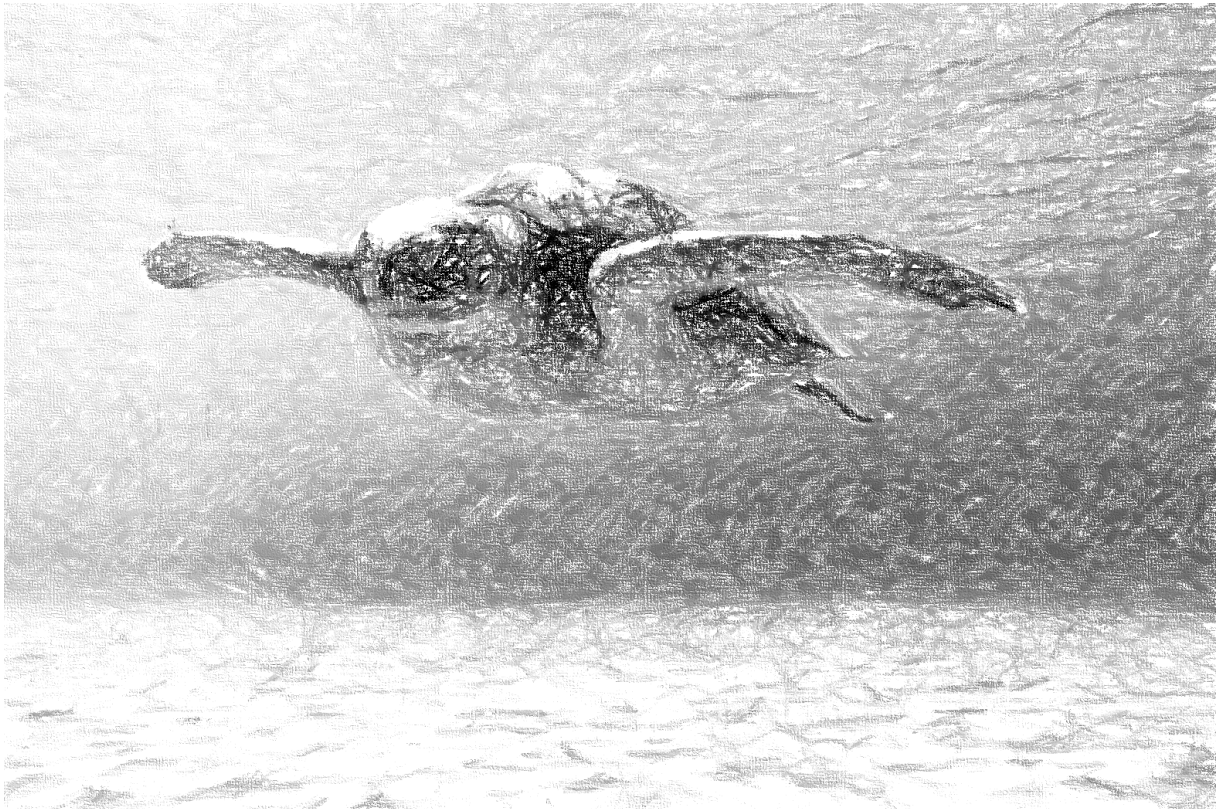


Supp. Figure 2: Confusion matrix of the predictions for the three tested green turtles from a V-net trained on the 11 descriptors obtained from acceleration and depth data.



Supp. Figure 3: Gradient importance of the V-net associated with the classification of the *Feeding behaviour of the green turtles*. In Case IV, DBA corresponds to the Dynamic Body Acceleration, StX, StY, StZ to the three axes of the static acceleration, DX, DY, DZ to the dynamic acceleration, and AccX_high, AccY_high, AccZ_high to the acceleration filtered between 2 and 3Hz with X the rear-to-front body axes, Y the right-to-left axis and Z the bottom-to-top axis.

Chapitre 7 : Application du V-net sur les tortues vertes immatures de Martinique



©Fabien Lefebvre

Le deep learning s'est avéré être un outil puissant pour identifier automatiquement les comportements des tortues vertes à partir de bio-loggers. Afin d'appliquer cette méthode, et connaître de manière précise les comportements des tortues vertes immatures en Martinique, nous avons déployé des accéléromètres, gyroscopes et capteurs de pression couplés à des GPS sur 21 individus sur une période de 3 à 5 jours. L'identification des comportements par le V-net nous a ainsi permis de connaître leur budget temps. Cette étude est réalisée dans un contexte où une plante invasive, *H. stipulacea* modifie les herbiers natifs de la Martinique. Cette plante, avec une valeur énergétique plus faible que les plantes natives, semble ne pas être privilégiée dans le régime alimentaire des tortues vertes en Martinique (Siegwalt, Jeantet et al. **Annexe 4**). Néanmoins certaines anses sont aujourd'hui entièrement recouvertes et des observations directes ont montré que les tortues vertes s'alimentaient d'*H. stipulacea* dans ces anses. Il est alors intéressant d'analyser comment les tortues marines ont adapté leurs comportements pour pallier la faible valeur énergétique de cette plante exotique.

Identification automatique du budget temps des tortues vertes immatures (*Chelonia mydas*) à partir de bio-loggers en Martinique dans un contexte de changement environnemental ; l'expansion de la plante exotique *Halophila stipulacea*.

7.1 Introduction

Les ressources disponibles pour un organisme étant limitées, un compromis entre les fonctions essentielles à la survie et la reproduction doit être réalisé par chaque individu (Congdon, 1989). Ce compromis répond à des contraintes internes, physiologiques, et externes, liées à l'environnement, et a été façonné au cours de l'évolution par le processus de sélection naturelle (ou 'the survival of the fittest', Darwin, 1869) aboutissant à la stratégie énergétique la plus adaptée au milieu. De nombreuses études théoriques, empiriques et expérimentales suggèrent que la plupart des décisions comportementales sont l'expression de tels compromis adaptatifs (Houston and McNamara, 1999; Kemp et al., 2006). Ainsi, l'étude du budget temps, et donc de l'expression dans le temps des comportements, est fondamental pour comprendre les processus d'acquisition et d'allocation des ressources d'une espèce ainsi que leur capacité à s'adapter aux changements environnementaux. Ces informations sont des paramètres clés dans l'étude des populations, notamment pour la conservation et la gestion des espèces menacées.

Les tortues marines connaissent actuellement un avenir incertain avec 6 espèces sur 7 inscrites dans la liste rouge des espèces menacées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, 2020). Parmi elles, la tortue verte est la seule des 7 espèces à avoir adopté un régime alimentaire à dominante végétale (Bjorndal, 1997; Jones and Seminoff, 2013). Lors du recrutement dans les habitats néritiques, les tortues vertes juvéniles sont connues pour passer d'un régime carnivore à un régime principalement herbivore (Jones and Seminoff, 2013). Elles développent ainsi des traits physiologiques et des stratégies comportementales (par exemple, l'opportunisme ou la spécialisation) spécifiques pour maximiser l'apport énergétique provenant de l'ingestion d'herbiers (Ogden, 1980; Thayer et al., 1984). Elles évoluent principalement dans les écosystèmes marins côtiers où elles favorisent les herbes marines ou les macroalgues dans leur régime alimentaire en fonction de leur environnement (Campos and Cardona, 2020; Jones and Seminoff, 2013). La tortue verte est considérée « en danger d'extinction » principalement en

raison de leur surexploitation dans le passé et des nombreuses prises accidentelles liées à la pêche (Dow et al., 2007). De plus, les rapides changements que connaissent actuellement les écosystèmes marins côtiers, dont la diminution importante des prairies sous-marines (perte globale estimée à 29% depuis 1879, Waycott et al., 2009.), menacent également le devenir des tortues vertes. Si des efforts de conservation à l'échelle mondiale ont émergé depuis les années 1950, les mesures de gestion ont principalement ciblé les plages de nidification afin de protéger les femelles, les œufs et les tortillons (Mazaris et al., 2017), le suivi en mer des populations restant difficile. Pourtant, les modèles de population sur les espèces de tortues longévives ont mis en évidence l'importance de réduire la mortalité des immatures et des subadultes pour favoriser le rétablissement des populations (Crouse et al., 2013; Eckert et al., 1999; Heppell et al., 1996). Il est de ce fait important d'améliorer nos connaissances sur les populations de tortues vertes immatures afin d'étendre les efforts de conservation.

La Martinique, située dans les Petites Antilles, est considérée comme un « hot-spot » pour les tortues vertes immatures. L'île possède de nombreuses baies abritées où se développent des herbiers marins multi-espèces dans de vastes zones peu profondes. Ces zones sont particulièrement appréciées par les tortues vertes immatures et constituent ainsi une zone de développement important. Les études menées en Martinique depuis 2010 ont montré que la population présente une grande fidélité aux sites où les individus restent de nombreuses années pour s'y développer jusqu'à atteindre la maturité sexuelle et éventuellement migrer (Bonola et al., 2019; Chambault et al., 2018; Siegwalt et al., 2020). Des études télémétriques de tortues vertes subadultes, depuis la Martinique, ont mis en évidence des migrations multidirectionnelles dans la région Caraïbes-Atlantique, et notamment vers les zones d'alimentation au Brésil utilisées par les tortues vertes adultes se reproduisant en Guyane française (Chambault et al., 2018). Une migration transatlantique a également été enregistrée, où une tortue subadulte a quitté la Martinique pour rejoindre la Guinée-Bissau, site de nidification important des tortues vertes. Dans ce contexte, les tortues vertes immatures présentes en Martinique représentent les futurs reproducteurs de la région Caraïbes-Atlantique, ce qui rend leur préservation primordiale pour assurer le devenir des populations de cette région.

Cependant, les herbiers natifs de la Martinique subissent aujourd'hui des changements rapides et sont menacés par une plante marine exotique : *Halophila stipulacea* (Maréchal et al., 2013). Cette plante, importée de la Mer Rouge par bateau, présente des capacités adaptatives très importantes et rentre en compétition avec les plantes natives. Elle s'est ainsi rapidement étendue dans toute la Caraïbe et modifie la composition des herbiers natifs (Winters et al., 2020).

Arrivée en Martinique en 2006, les changements dans la composition des fonds marins ont été majoritairement en faveur d'*H. stipulacea* avec des baies aujourd'hui entièrement recouvertes par la plante (Siegwalt, Jeantet et al. In prep, **Annexe 4**). Néanmoins nos études menées sur les sélections d'habitat et les préférences alimentaires des tortues vertes immatures en Martinique ont montré que ces dernières privilégient l'ingestion d'herbier natifs quand cela est possible. Les populations de tortues immatures évoluant dans des baies recouvertes exclusivement d'*H. stipulacea* et d'algues, ont néanmoins intégré la plante exotique dans leur régime alimentaire et s'en nourrissent principalement. Or, nous montrons également dans cette étude qu'*H. stipulacea* est moins énergétique que les plantes natives. Il est donc primordial de comprendre comment les tortues marines se sont adaptées à ce changement rapide et quelles en sont les conséquences.

L'objectif de cette étude est en premier lieu d'étudier de manière précise le budget temps d'une population de tortues vertes immatures. Les données récoltées par les capteurs de pression n'étant pas assez précises pour estimer le budget temps, cette étape n'a jamais été réalisée auparavant. Pour cela nous avons déployé des accéléromètres, couplés à des gyroscopes, capteurs de pression et GPS (n=21) sur les tortues vertes immatures en Martinique sur une période de 3 à 5 jours. L'application sur ces données d'un réseau de neurones entièrement convolutif, le V-net, nous a permis d'identifier automatiquement de manière précise les comportements. L'étude des comportements d'individus évoluant respectivement sur un site entièrement recouvert par *H. stipulacea* et un site à herbiers multi-espèces, nous permettra de comparer les budgets temps obtenus. Nous émettons l'hypothèse que le remplacement des herbiers natifs par *H. stipulacea* dans le régime alimentaire, a entraîné des adaptations comportementales chez les tortues vertes immatures, notamment des temps d'alimentation plus longs, qui pourraient permettre de pallier la faible valeur énergétique de la plante envahissante.

7.2 Matériels et Méthodes

7.2.1 Sites d'étude

L'étude a été réalisée aux Anses d'Arlet, au sud-ouest de l'île de la Martinique dans les Caraïbes entre 2016 et 2021. Dans un contexte de modification des herbiers natifs par l'arrivée de la plante invasive *Halophila Stipulacea*, nous nous sommes intéressés en particulier aux comportements des tortues vertes immatures présentes à Grande Anse, Anse Noire et Anse Dufour (**Figure 7-1**). Grande Anse (~75 ha) est une large baie où un nombre important de tortues vertes immatures résident avec une forte fidélité au site (population estimée à une centaine

d'individus, Roost et al., In prep.). En plus des algues, les herbiers présents dans cette baie sont constitués des trois principales phanérogames présentes en Martinique, à savoir deux espèces indigènes (*Syringodium filiforme* et *Thalassia testudinum*) et l'espèce exotique envahissante (*H. stipulacea*). En comparaison, Anse Noire (~8 ha) et Anse Dufour (~10 ha) abritent une population moins importante de tortues vertes (population estimée à une vingtaine d'individus) et sont entièrement recouvertes d'*H. stipulacea* et d'algues. Les études précédentes ont mis en évidence la forte fidélité aux sites des tortues vertes où très peu d'échanges entre Grande Anse et Anse Noire/Anse Dufour ont pu être observés (Siegwalt et al., 2020). Les résultats obtenus pour les tortues résidentes à Grande Anse (GA) seront comparés à ceux obtenus à Anse Noire/ Anse Dufour (ANAD).

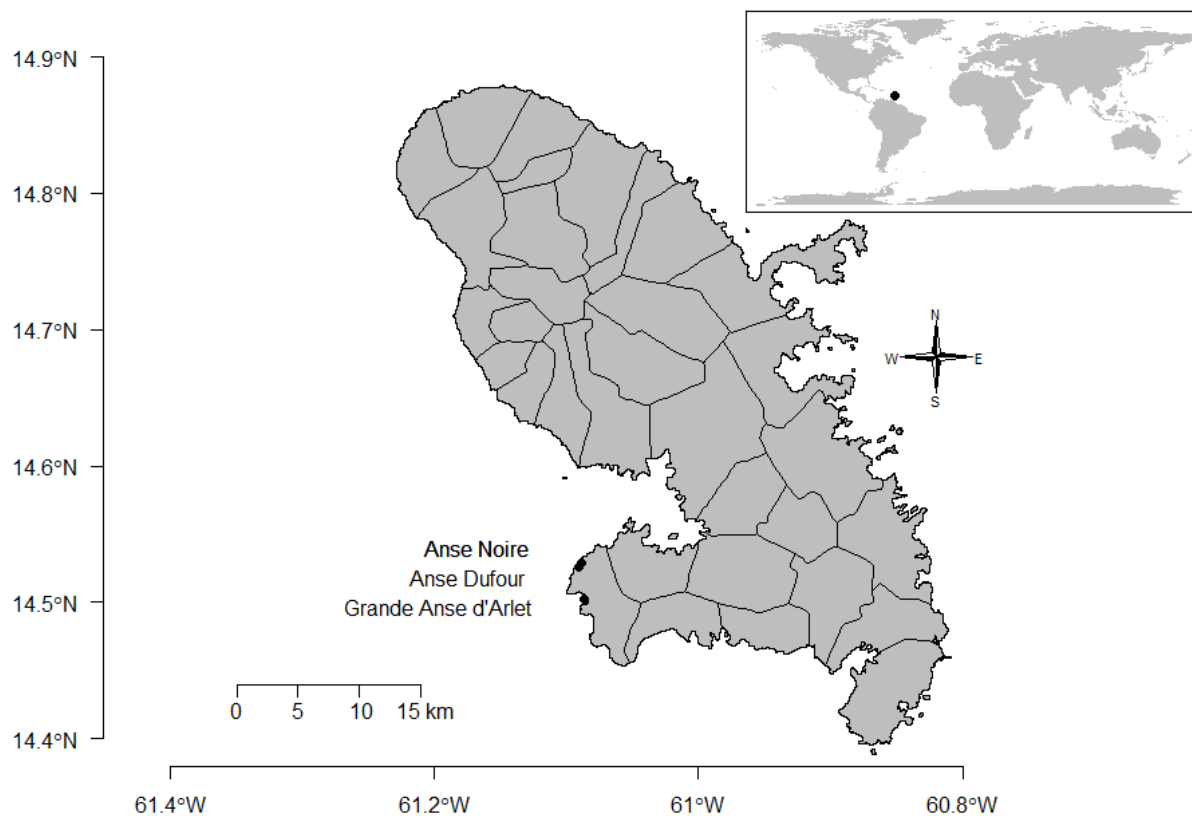


Figure 7-1 : Localisation de la zone d'étude, dans le sud-ouest de l'île de la Martinique, dans les Caraïbes françaises.

7.2.2 Identification automatique des comportements à partir des bio-loggers

Afin d'obtenir de manière précise le budget temps sur plusieurs jours de suivi de tortues vertes, nous avons identifié automatiquement leurs comportements à partir d'enregistreurs multi-capteurs (Jeantet et al., 2021). Pour cela, nous avons déployé des AGM (TechnoSmArt, Italie) sur des tortues vertes immatures sur des périodes de 72 à 125 h, de décembre 2020 à mai 2021 à GA (n=10) et ANAD (n=11). Le dispositif est composé d'un enregistreur de profondeur (enregistrement à une fréquence de 1 Hz) associé à un accéléromètre, un gyroscope et un magnétomètre (enregistrement à 25 Hz) ainsi qu'un GPS. Les individus ont été capturés manuellement par des plongeurs en apnée, selon la méthode décrite par Nivière et al., (2018). Une fois la tortue capturée, elle est identifiée via le scan de son transpondeur passif (PIT) qui est placé sous la peau au niveau du triceps droit. Un nouveau PIT a été injecté lorsque la tortue était inconnue, et des mesures biométriques de la carapace (longueurs, largeur) ont été réalisées. L'AGM a été fixé sur une structure flottante, elle-même fixée à la carapace de l'animal par 4 ventouses (13 x 22 cm, 0.7 kg). Pour le relargage, nous avons utilisé un système galvanique à déclenchement différé de 72h à 1 semaine (voir Jeantet et al., 2020 pour plus de détails). Une fois le dispositif libéré, il a été récupéré par géolocalisation de sa balise Argos SPOT-363A (MK10, Wildlife Computers Redmond, WA, USA) à l'aide d'un goniomètre (RXG-134, CLS, France).

Les données enregistrées ont été visualisées via le logiciel R (version 3.6.1) et le package rblt (Geiger, 2019). Elles ont par la suite été traitées à l'aide du logiciel Anaconda avec Python 3.7. Leur traitement a principalement consisté à les recouper de manière précise afin d'inclure exclusivement la période de déploiement. Par la suite, nous avons appliqué un réseau de neurones entièrement convolutif, le V-net, sur les valeurs brutes enregistrées par l'accéléromètre, le gyroscope et le capteur de pression. Cet algorithme d'apprentissage supervisé a été préalablement entraîné pour identifier automatiquement des comportements sur des données multi-capteurs labélisées et ne nécessite pas de prétraitement des données (Jeantet et al., 2021). Ainsi, à partir des enregistrements des AGM et sur l'ensemble de la période de déploiement, le V-net a précisément identifié 7 catégories comportementales: *Alimentation*, *Nage active*, *Nage passive*, *Respiration*, *Repos*, *Se gratte* et *Autre* (voir Jeantet et al., 2020 et **Annexe 5** pour une description précise des catégories).

7.2.3 Observation directe des tortues marines

En amont des déploiements de bio-loggers, des observations directes des comportements des tortues vertes ont été réalisées de mai à septembre 2016, de décembre 2016 à mai 2017, en février, avril et juin 2018, et de juin à octobre 2019 à GA et ANAD. Pour cela, 3 plongeurs avec tuba prospectaient une baie quotidiennement de 7h00 à 12h00, de 11h00 à 14h00 ou de 14h00 à 19h00 afin de s'assurer que les données d'observation soient réparties sur la journée. Une fois la tortue repérée, les comportements de l'individu étaient filmés avec des caméras GoPro Hero 4 Silver le plus longtemps possible à une distance minimale de 4 mètres. Les baies étant très fréquentées, la plupart des tortues sont habituées à la présence humaine et leur comportement ne semble généralement pas être affecté par la présence des plongeurs. Néanmoins, si une tortue semblait être stressée par leur présence, détectée par un changement de comportement, d'emplacement ou de direction, les observateurs arrêtaient l'enregistrement et s'éloignaient de l'individu. La position GPS des plongeurs (enregistrée en mode trace, 30 à 60 fois/min) a été utilisée comme approximation de la position des tortues vertes. Les enregistrements ont par la suite été analysés par les observateurs eux-mêmes et les comportements des tortues marines annotés. Un total de 235 heures d'enregistrement a été obtenu, dont 117 heures d'alimentation.

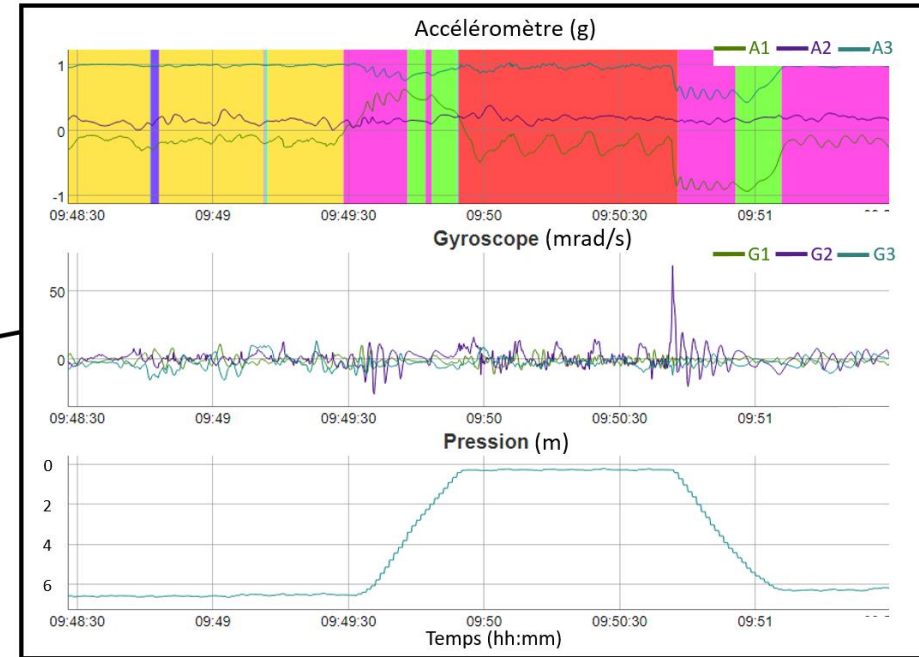
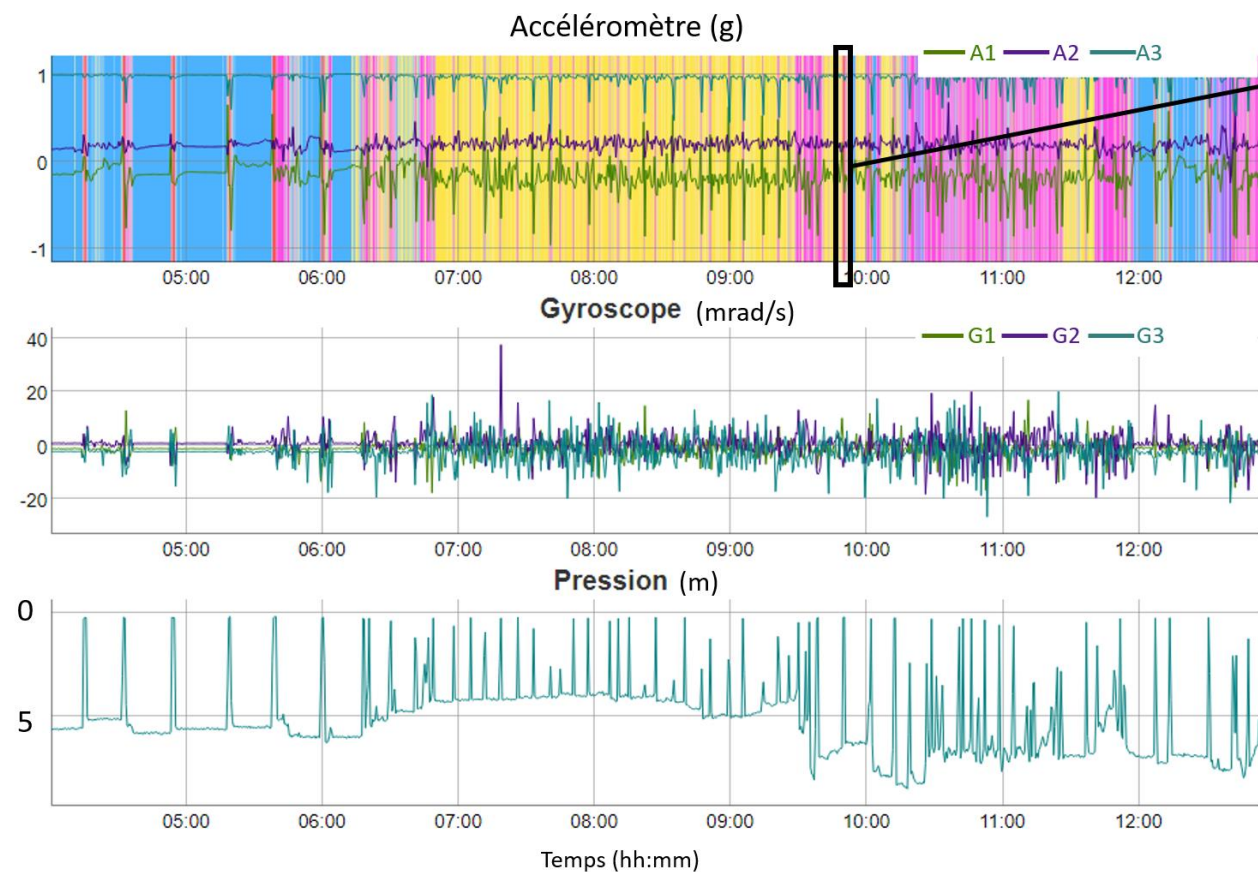
7.2.4 Identification de zones spécifiques d'alimentation et de repos

Les points GPS des observations directes et des AGM ont été utilisés afin d'estimer l'utilisation des habitats et identifier des zones spécifiques d'alimentation et/ou de repos. Pour cela, la méthode dite de Kernel permet d'estimer les distributions d'utilisation (Utilization Distribution, UD) et d'identifier le domaine vital, c'est-à-dire la zone minimale dans laquelle un animal a une certaine probabilité de se trouver (Worton, 1989). Ainsi les UD correspondantes à l'alimentation et au repos ont été estimées à l'aide de cette méthode telle qu'elle est mise en œuvre dans le paquet R *adehabitatHR* (Calenge, 2006). Les zones centrales respectives à ces comportements ont ensuite été calculées comme étant les zones comprises dans les isoplèthes de 50 % des UD cumulés. Cette estimation a pu être réalisée au niveau individuel à partir des suivis AGM sur plusieurs jours et au niveau populationnel à partir des données GPS des AGM couplées aux observations directes. Néanmoins, le nombre de points GPS obtenu à partir des déploiements AGM, a généralement été trop faible pour estimer les zones d'alimentation/repos au niveau individuel (53 points GPS/ind pour 82 h de suivi en moyenne) et seulement 1 individu présente un suivi GPS suffisant (n= 50 pour *Alimentation* et n=170 pour *Repos* sur un suivi de 102 h). Au

niveau populationnel, afin d'équilibrer le poids des points GPS, seulement une localisation par comportement et par séquence d'observation a été conservée moyennant l'ensemble des points GPS associés, et uniquement les points GPS-AGM distancés d'au moins 2 h ont été considérés dans l'analyse. Pour ANAD, le nombre de points n'étant pas suffisant pour Anse Dufour, nous avons conservé uniquement les points GPS des individus présents sur Anse Noire.

7.2.5 Suivi CMR des populations à GA et ANAD

Depuis 2011 un suivi Capture-Marquage-Recapture (CMR) est réalisé à Grande Anse (GA), Anse Noire et Anse Dufour (ANAD). Pour cela, des sessions de capture ont été organisées annuellement en Octobre-Novembre sur une période d'une semaine. Ces dernières étaient réalisées entre 8h et 17h au cours desquelles une équipe d'apnéistes formée à l'exercice, attrapaient manuellement les tortues marines (pour une méthodologie détaillée, voir Bonola et al., 2019; Nivière et al., 2018). Une fois un individu capturé et ramené au bateau, ce dernier était identifié et/ou marqué, puis mesuré (voir 7.2.2). La masse corporelle (BM) était également enregistrée lorsque cela était possible. Les missions ponctuelles (en dehors de la session annuelle CMR), associées aux déploiements des loggers, ont permis d'augmenter cette base de données avec des individus capturés en 2018 et 2021. Les analyses statistiques effectuées sur la base de données issue du suivi CMR ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 3.6.1).



Comportement:

- Alimentation
- Nage Active
- Nage Passive
- Respiration
- Repos
- Se gratte

Figure 7-2 : Visualisation des comportements prédits par le V-net associés aux enregistrements issus d'un accéléromètre, gyroscope et capteur de pression d'une tortue verte immature en Martinique avec l'utilisation du package R rblt. L'axe 1 (A1, G1) correspond à l'axe antéro-postérieur, l'axe 2 (A2, G2) à l'axe latéral et l'axe 3 (A3, G3) à l'axe dorso-ventral.

7.3 Résultat

7.3.1 Identification automatique des comportements

Les enregistrements issus des AGM (accéléromètre, gyroscope, capteur de pression et GPS) ont été obtenus pour 21 tortues vertes immatures sur une durée moyenne de 82 h (min : 55 ; max : 138.3 heures ; **Tableau 7-1**). L'utilisation du V-net nous a permis d'identifier avec précision 7 catégories de comportements exprimés par les tortues vertes immatures en Martinique : *Alimentation*, *Nage active*, *Nage passive*, *Respiration*, *Repos*, *Se gratte* et *Autre* (**Figure 7-2**). Au total, 1 727 heures ont été associées à un comportement. La prédiction des comportements par le V-net a nécessité 41 secondes pour l'individu #20 qui correspond au plus long temps d'enregistrement (138.3 h).

Tableau 7-1 : Caractéristiques des tortues vertes immatures équipées d'accéléromètre, gyroscope, capteur de pression et GPS et temps d'enregistrement obtenus à Grande Anse (GA) et Anse Noire/Anse Dufour (AN).

Id	Anse	Date	Sexe	Long. Centrale (cm)	Temps enregistrement (h)
#1	AN	08/12/2020	Femelle	70,2	55,0
#2	AN	08/12/2020	Inconnu	60	74,0
#3	AN	08/12/2020	Femelle	84,4	73,0
#4	AN	15/12/2020	Inconnu	61,2	68,6
#5	AN	15/12/2020	Femelle	80,4	72,4
#6	AN	19/01/2021	Inconnu	62,1	76,1
#7	AN	19/01/2021	Femelle	79,3	76,0
#8	AN	19/01/2021	Inconnu	59,5	72,0
#9	AN	29/01/2021	Inconnu	67	66,3
#10	AN	29/01/2021	Inconnu	60	70,0
#11	AN	25/05/2021	Femelle	72,5	115,6
#12	GA	23/12/2020	Inconnu	60,6	88,3
#13	GA	23/12/2020	Femelle	83,6	66,1
#14	GA	23/12/2020	Femelle	80	102,3
#15	GA	22/04/2021	Femelle	74	79,3
#16	GA	30/04/2021	Femelle	93	136,8
#17	GA	30/04/2021	Femelle	64,9	74,7
#18	GA	30/04/2021	Femelle	78,8	51,0
#19	GA	07/05/2021	Femelle	77,6	92,0
#20	GA	07/05/2021	Femelle	72,5	138,3
#21	GA	25/05/2021	Femelle	73	79,0
Moyenne				72,1	82,2

7.3.1.1 Budget temps

A partir des comportements identifiés par le V_net, les budgets temps moyens des tortues vertes immatures ont été calculés (**Figure 7-3**). Afin de prendre en compte les modifications potentielles du comportement liées à la capture et la mise en place des bio-loggers, les données issues du premier jour de déploiement n'ont pas été prises en compte.

Le budget temps associé aux heures de soleil (6h – 18h) de la 3^{ème} journée de déploiement montre que les tortues vertes s'alimentent en moyenne 20% de leur temps. Néanmoins une grande variabilité a été observée au sein de la population avec des individus qui se sont alimentés moins de 10% de leur temps (individu #17 : 0 % de son temps alloué à l'alimentation) et des individus qui se sont alimentés plus de 50 % de leur temps (individu #16 : 56% part de son temps alloué à l'alimentation) pour la même période considérée (**Figure 7-4**). Cette variabilité s'exprime également pour le comportement de *Repos* et de *Nage active*. L'analyse du budget temps en fonction de l'heure permet d'identifier deux périodes principales d'alimentation pour les tortues vertes immatures ; une période matinale au lever du soleil (6-8h) et une période privilégiée au début de l'après-midi (12h – 15h).

Le budget temps associé à la nuit montre que les tortues vertes effectuent majoritairement des phases de repos la nuit. Seulement 4 individus ont exprimé un comportement d'alimentation entre 18h et 6h, plus précisément entre 22h et 2h, et ceci de manière ponctuelle et sur une phase courte. L'analyse des budgets temps en fonction de la taille montre que les temps alloués aux comportements *Alimentation*, *Repos* et *Nage Active* n'est pas corrélé à la taille de l'individu (**Figure 7-5**). Ainsi, considérant un déploiement de trois jours, la taille ne permet pas d'expliquer les différences de temps alloués à ces comportements observés au sein de la population de tortues vertes immatures.

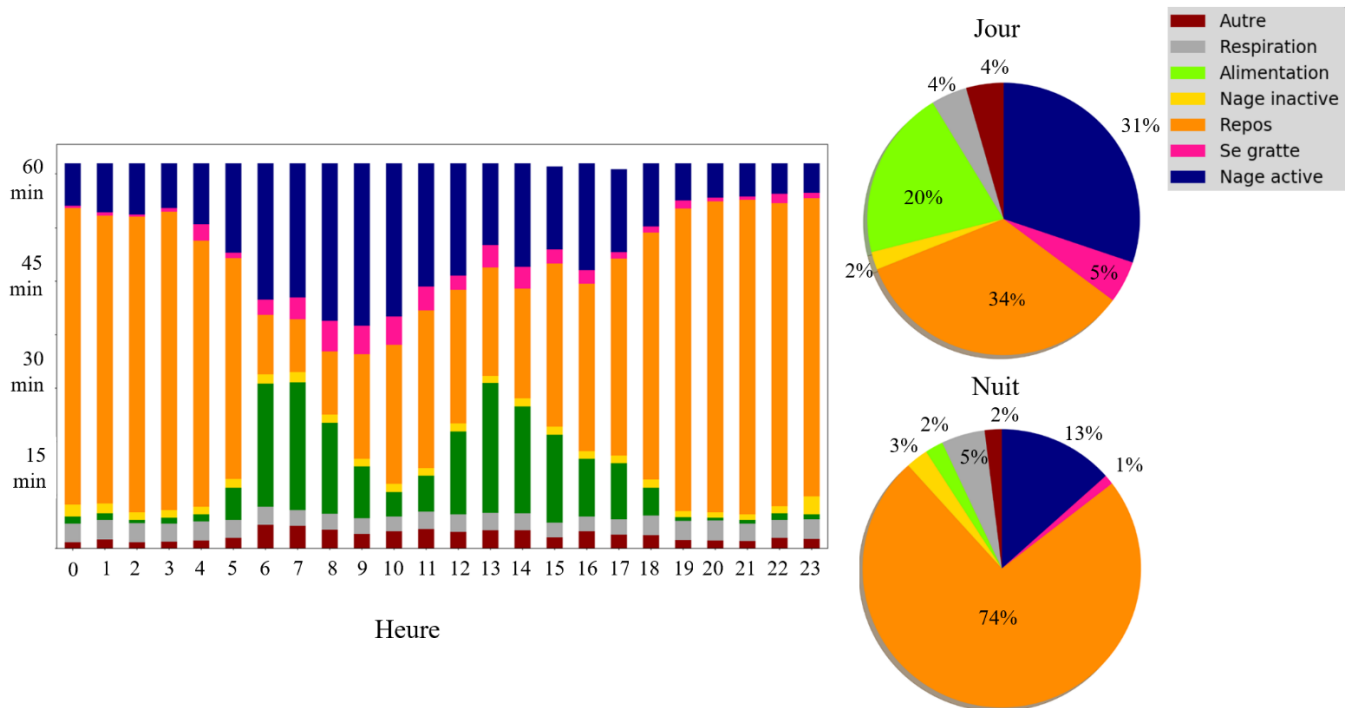


Figure 7-3 : Budget temps moyen de tortues vertes immatures (n=21) estimé automatiquement à partir de données multi-capteurs. Le diagramme en barres montre le budget temps moyen en fonction de l'heure associé au 3^{ème} jour de déploiement. Les graphiques circulaires montrent le budget temps moyen associé à la nuit (18h-6h) et au 2^{ème} et 3^{ème} jour de déploiement (6h-18h).

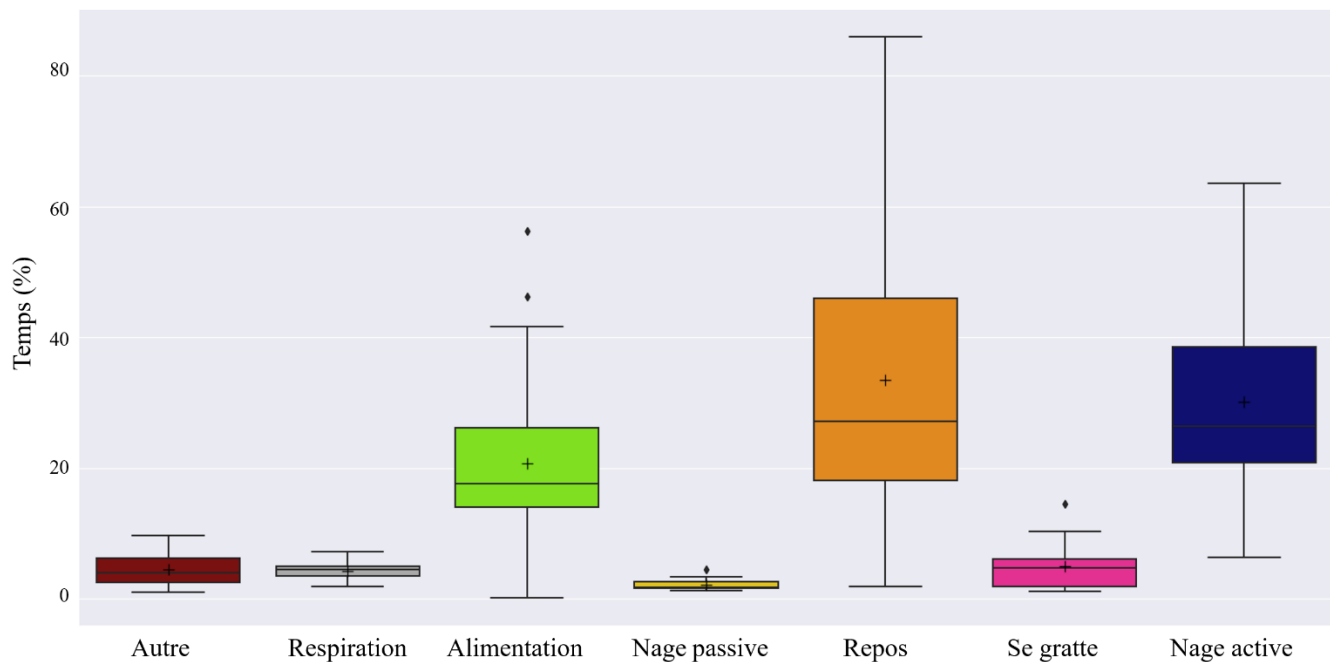


Figure 7-4 : Diagramme du pourcentage de temps alloué aux 7 catégories comportementales par les tortues vertes immatures durant les heures de soleil (6h -18h) du 3^{ème} jour de déploiement des bio-loggers.

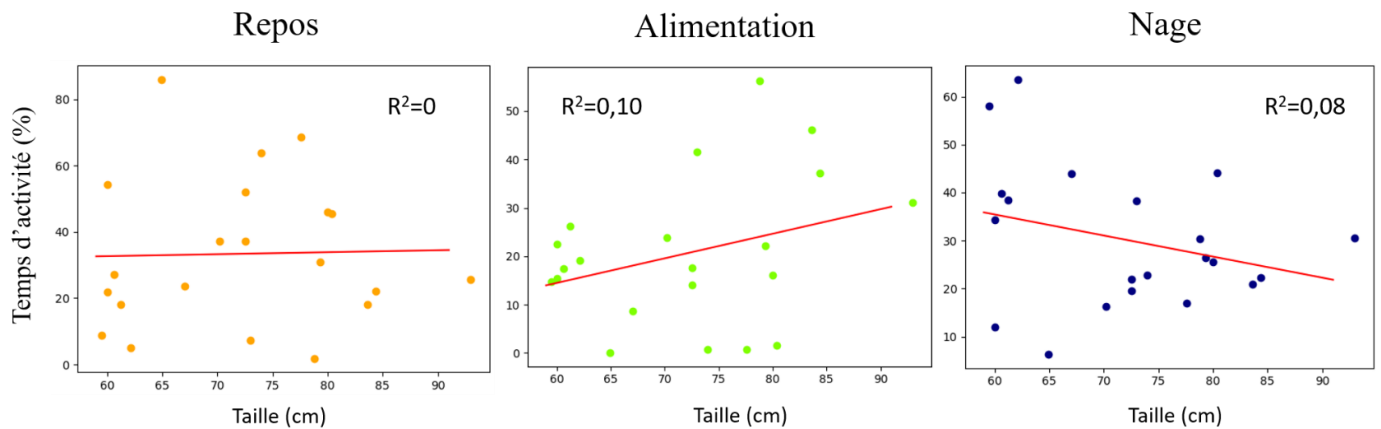


Figure 7-5 Temps d'activité de différents comportements exprimés par les tortues vertes immatures (n=21) le 3^{ème} jour de déploiement des bio-loggers en fonction de leur taille.

Le budget temps des tortues vertes à Grande Anse (GA) a été comparé à celui obtenu à Anse Noire/Anse Dufour (ANAD, **Figure 7-6**). Avec une forte variabilité des temps alloués à l'*Alimentation*, *Repos* et la *Nage active*, aussi bien à GA qu'ANAD, aucune différence significative entre les deux sites n'a pu être mise en évidence, à l'exception du temps global alloué à la *Nage active* (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value = 0.03). Ainsi les tortues vertes immatures passent plus de temps à se déplacer à ANAD qu'à GA (24.7 % et 18.6% en moyenne respectivement).

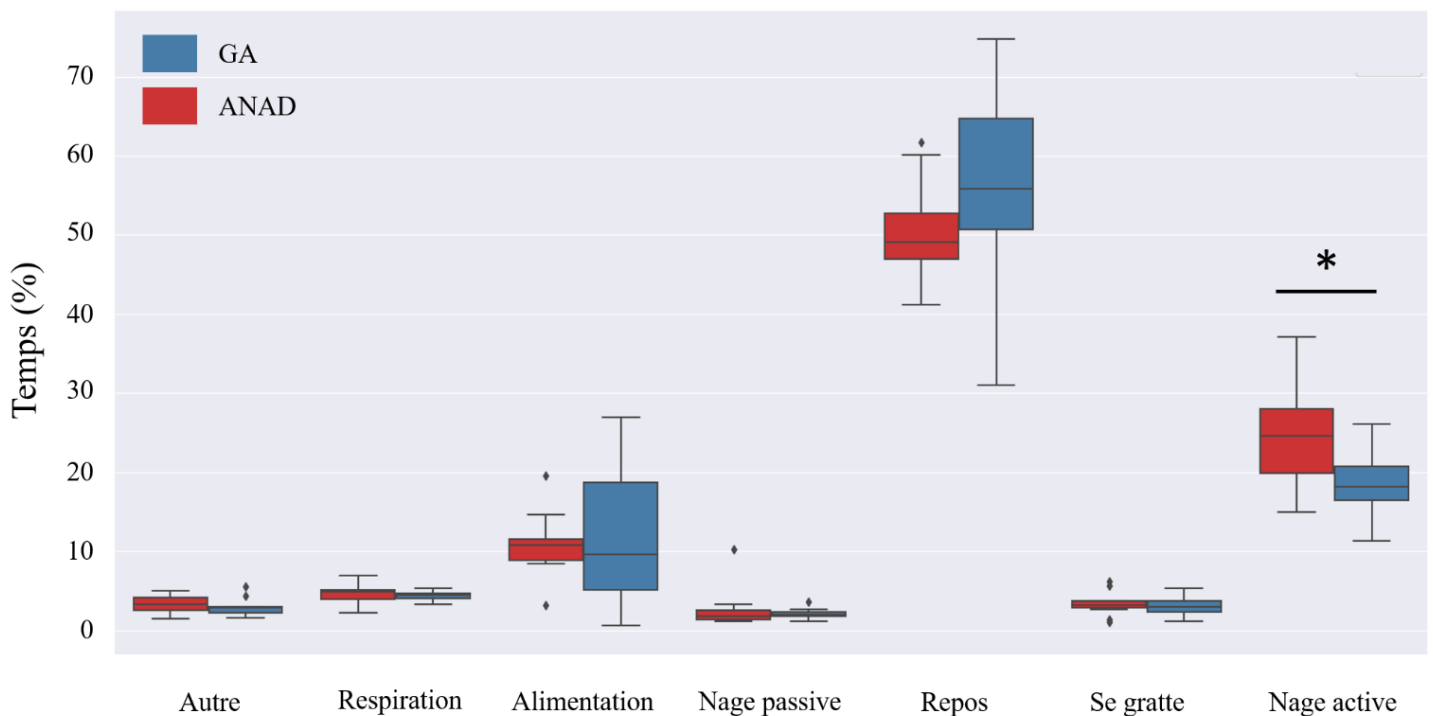


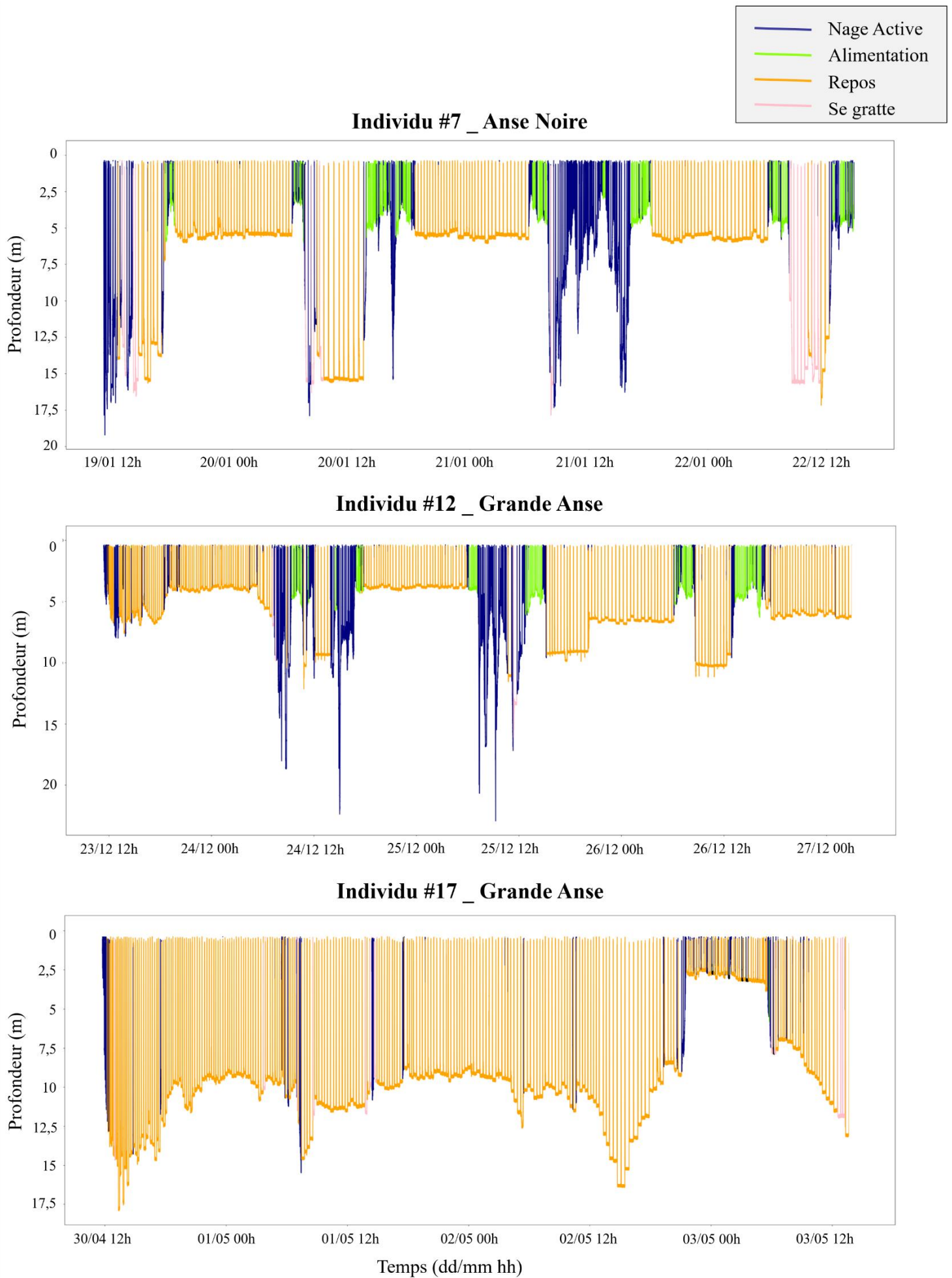
Figure 7-6 : Comparaison des budgets temps moyen globaux de tortues vertes immatures résidentes à Anse noire (ANAD, n=11) et Grande Anse (GA, n=10). * indique une différence significative (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value = 0.03).

7.3.1.2 Analyse des comportements dans le temps

L'analyse fine des comportements permet d'associer chaque plongée à une catégorie de comportements en fonction du comportement majoritairement exprimé au cours de cette dernière (**Figure 7-7**). Uniquement les plongées supérieures à 1m de profondeur ont été considérées par la suite. Les caractéristiques de ces dernières (profondeur et durée) ont pu être analysées en fonction du comportement (**Tableau 7-2**). Il en ressort que les plongées de repos diurne sont en moyenne plus profondes que celles effectuées la nuit et que de manière générales les tortues vertes à GA réalisent des plongées plus profondes. Cette différence de profondeur entre le jour et la nuit n'est pas observée systématiquement pour toutes les tortues (**Figure 7-8**). De plus la visualisation des plongées au cours du temps montre que les tortues qui s'alimentent réalisent une phase de nage et/ou de repos entre deux phases d'alimentation (**Figure 7-7**).

Tableau 7-2 : Durée et profondeur moyennes des plongées réalisées par les tortues vertes immatures (n=21) en fonction du comportement majoritairement exprimé. Un test de Student effectué pour chaque ligne a montré une différence significative (p-value<0.05) des profondeurs entre Grande Anse et Anse Noire.

Comportement		Global				Grande Anse				Anse Noire			
		Durée (min)		Profondeur (m)		Durée (min)		Profondeur (m)		Durée (min)		Profondeur (m)	
		Moy	Max	Moy	Max	Moy	Max	Moy	Max	Moy	Max	Moy	Max
Alimentation	Jour	6,7	37,2	4,3	20,2	6,8	16,3	4,4	12,3	6,6	37,2	3,8	20,2
Nage active	Jour	5,5	35,8	5,4	31,2	5,2	26,4	5,6	25,4	5,7	35,7	4,9	31,2
Se gratte	Jour	15,2	37,8	11,7	30,7	13,7	34,0	10,2	23,4	16,5	37,8	13,0	30,7
Repos	Jour	20,2	53,9	9,1	23,4	20,4	46,3	9,8	22,8	20,0	53,9	7,9	23,4
Repos	Nuit	20,4	72,5	6,9	24,5	20,4	52,0	7,5	17,0	20,2	72,5	6,1	24,4



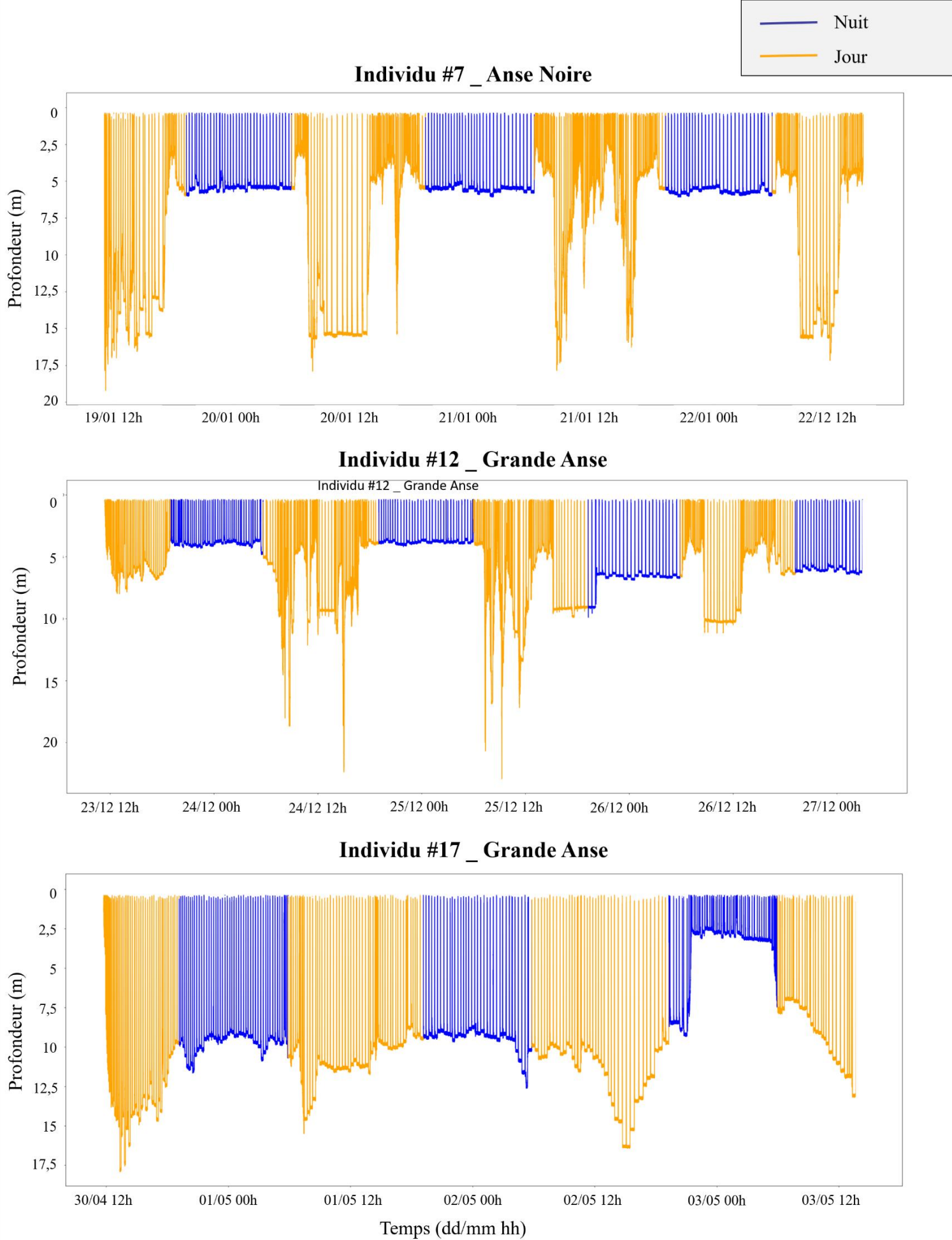


Figure 7-8 : Représentation des plongées au cours du temps pour 3 tortues vertes immatures à Grande Anse et à Anse Noire. La couleur indique la période de la journée (bleu : nuit, orange : jour).

7.3.2 Identification des zones d'alimentation et de repos

Ainsi seulement un déploiement, associé à l'individu #14 et un suivi de 102 heures, a généré un enregistrement de points GPS suffisant pour une analyse d'utilisation d'habitat (n=50 points pour *Alimentation*, n=115 pour *Repos* de nuit, n=39 pour *Repos* diurne). La visualisation des points GPS met en lumière des zones distinctes d'alimentation et de repos, notamment utilisées la nuit (**Figure 7-9.A**). En effet, au cours des 4 jours de suivi, l'individu #14 est retourné systématique au sud de GA afin d'y passer la nuit. De même des zones d'alimentation précises, distinctes de la zone nocturne ont pu être identifiées. L'analyse au niveau populationnel permet de confirmer ces observations (**Figure 7-9.B**). Les tortues semblent privilégier le sud de l'anse pour les repos nocturnes et une zone d'alimentation au centre la baie a été identifiée. Une zone de repos diurne se distingue de la zone d'alimentation et de la zone de repos nocturne. Pour Anse Noire, les zones d'alimentation et de repos sont nettement moins distinctes, même si une zone nocturne, issue des points GPS-AGM de 3 individus différents, se dessinent au sud de l'anse (**Figure 7-10**).

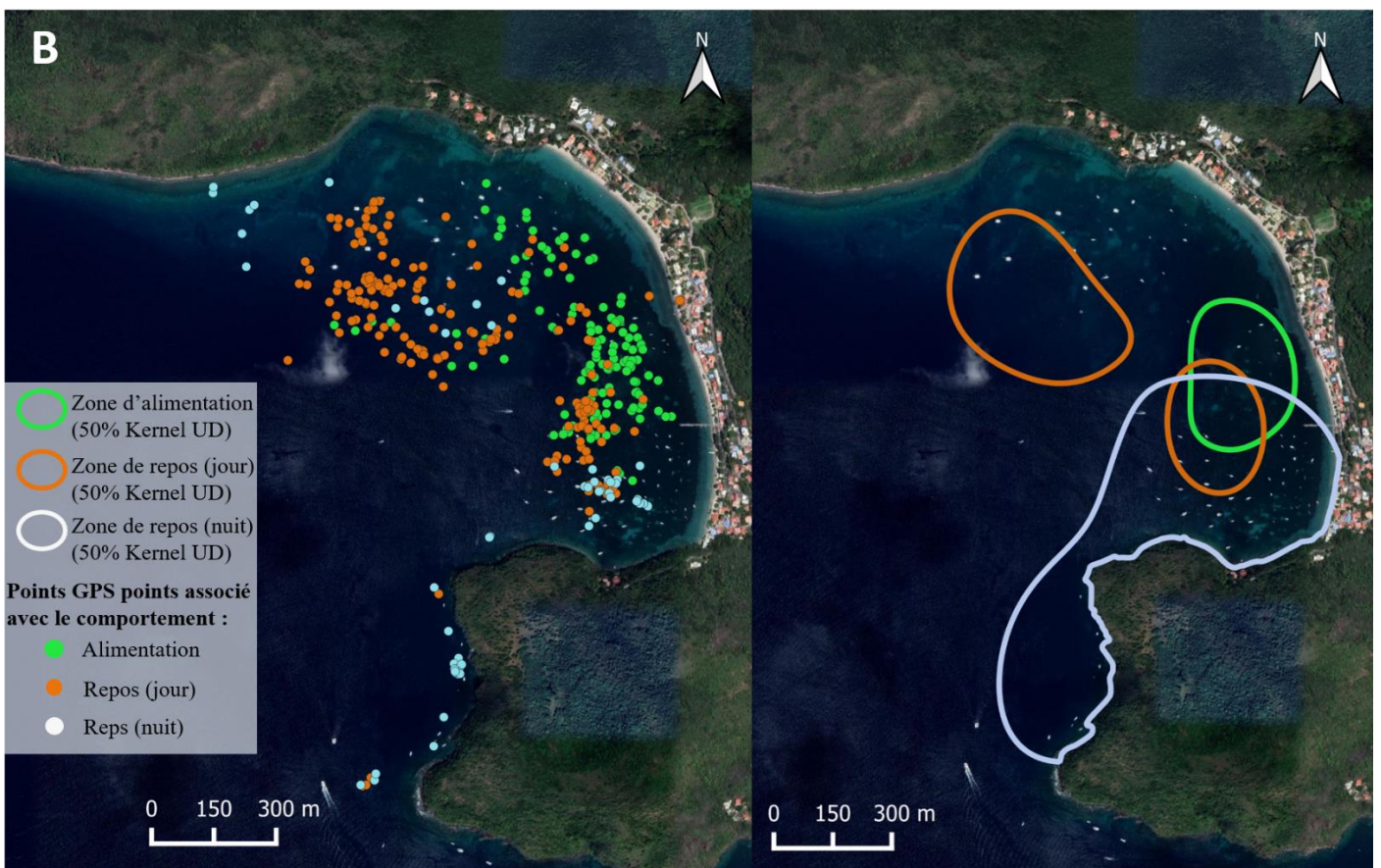
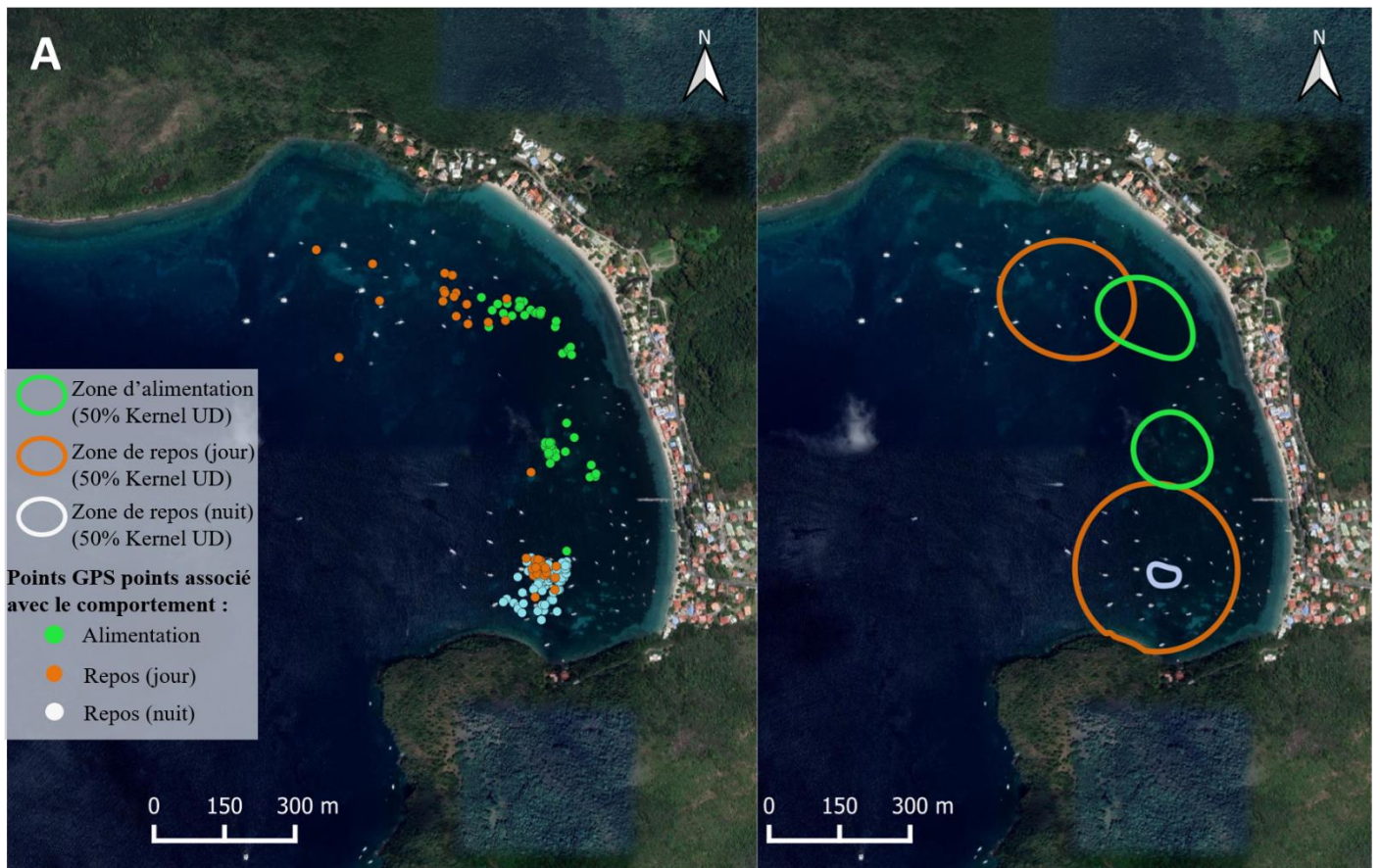


Figure 7-9 : Identification des zone principales d'alimentation (vert) et de repos diurne (orange) et de nuit (blanc) des tortues vertes immatures à Grande Anse. Les cartes A montrent les zones obtenues pour l'individu #14 à partir d'un suivi sur 3 jours et des points GPS

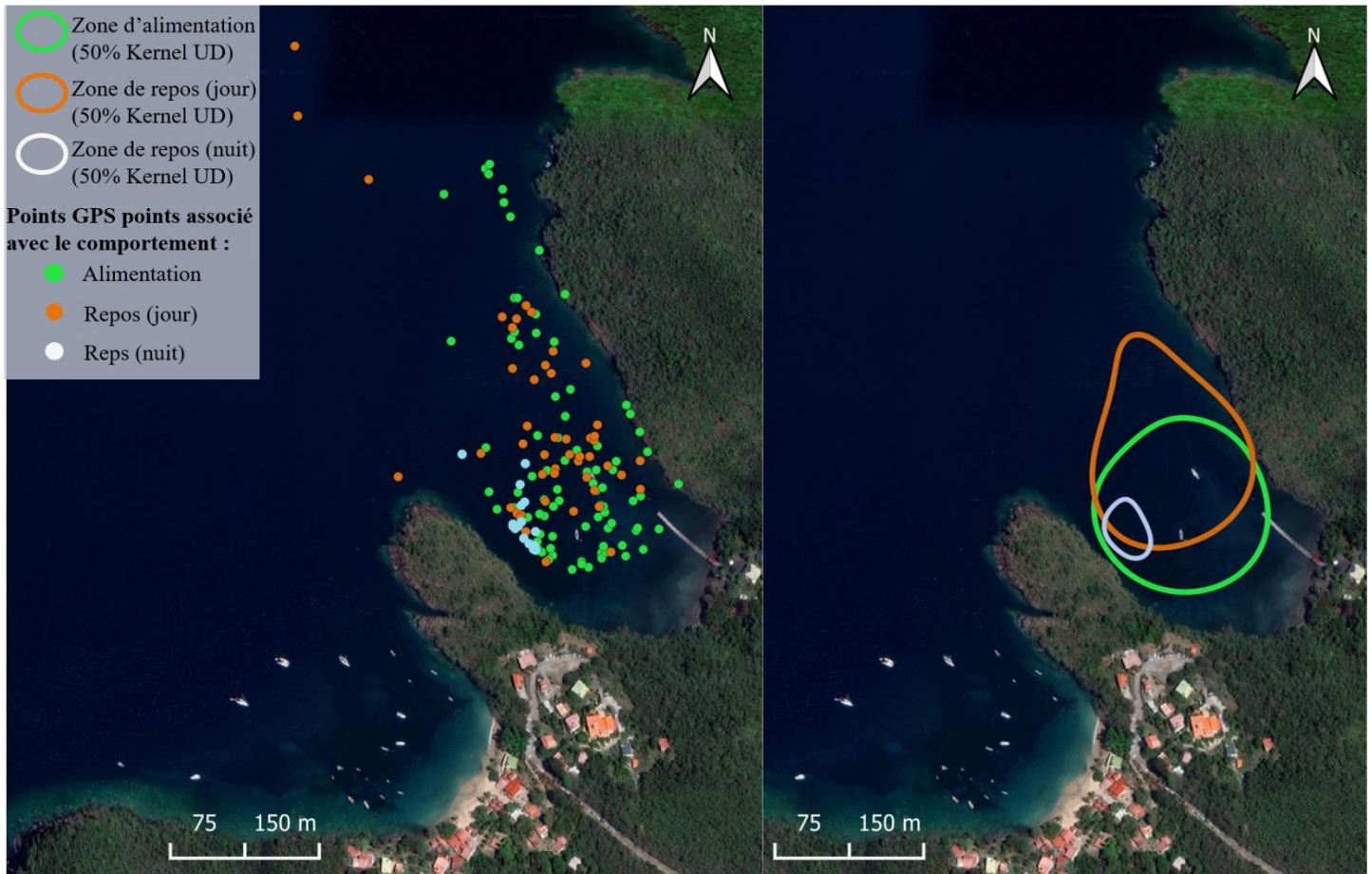


Figure 7-10 : Identification des zone principales d'alimentation (vert) et de repos diurne (orange) et de repos nocturne (blanc) des tortues vertes immatures à Anse Noire. Les zones identifiées ont été obtenues à partir des points GPS d'observations directes et issus de déploiement de bio-loggers.

7.3.3 Analyse taille des tortues marines à GA et ANAD

Au total, 359 tortues vertes immatures différentes ont été capturées pour un total de 628 captures et recaptures à GA et ANAD. Nous comptabilisons 547 captures à GA pour 320 individus différents et 81 captures à ANAD pour 42 individus différents, dont 3 individus qui ont été capturés une fois à GA et une fois à ANAD. En moyenne les tortues capturées à GA présentent des tailles plus importantes que celles capturées à ANAD, avec une différence significative en 2017 et 2018 (**Figure 7-11, Tableau 7-3**). En 2018 et 2020, nous observons une longueur moyenne particulièrement petite des tortues vertes capturées pour la première fois ($46,7 \text{ cm} \pm 2,8$ à ANAD en 2018 et $47 \text{ cm} \pm 9,2$ à GA en 2020). Ces faibles valeurs peuvent être dues à un recrutement important au cours de cette année dans les zones respectives, c'est-à-dire une arrivée de nouvelles jeunes tortues des zones océaniques vers les zones néritiques.

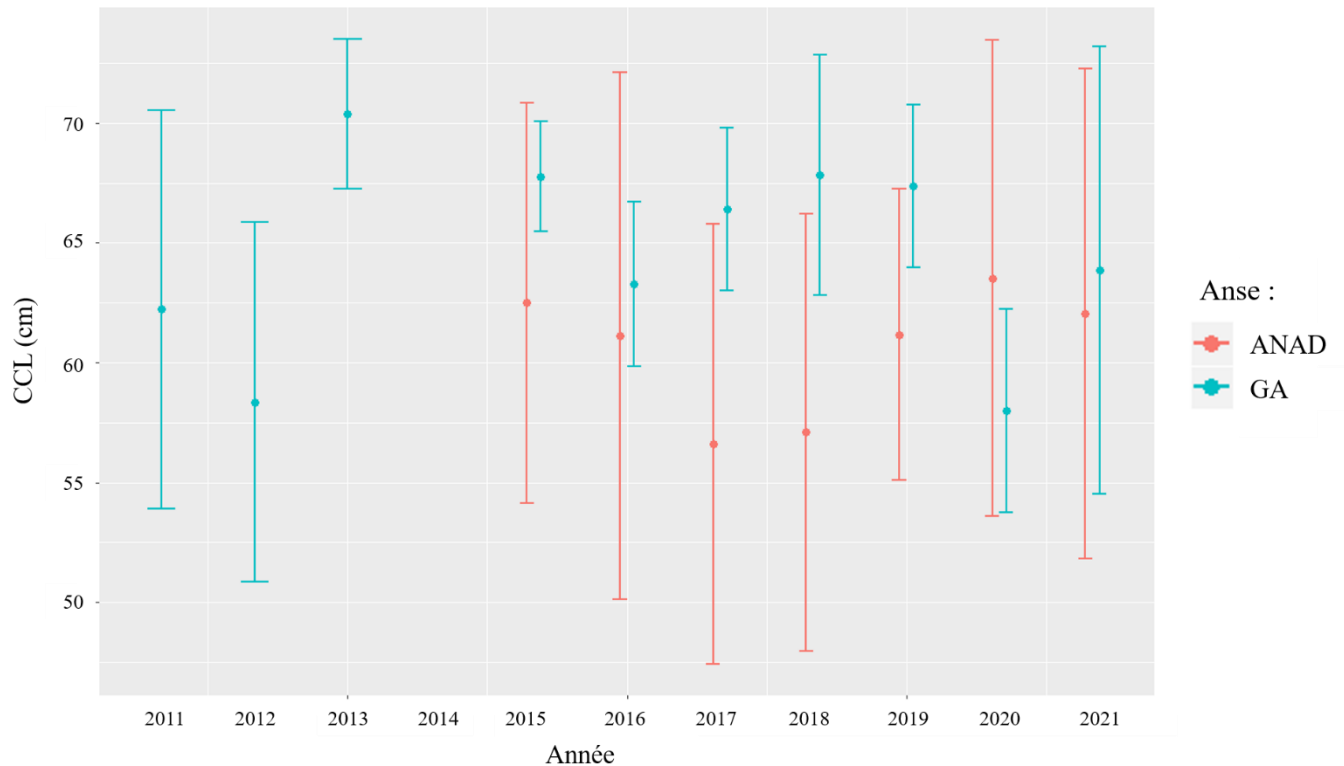


Figure 7-11 : Longueur Centrale des Carapaces (CCL) moyenne des tortues vertes immatures suivies à Grande Anse (GA) en comparaison à celles suivies à Anse Noire, Anse Dufour (ANAD). Le graphique représente la moyenne avec l'intervalle de confiance de 95 %.

Tableau 7-3 : Longueur Centrale des Carapaces (CCL) moyenne et nombre de tortues vertes immatures capturées à Grande Anse (GA) et Anse Noire Anse Dufour (ANAD) en fonction de l'année de capture.

		CCL moyen (cm)	n	Significativité	CCL moyen 1ere Capture (±sd)	n	CCL moyen Recapture (±sd)	n
2011	GA	62,23	10		62,23 ±11,6	10	-	-
	ANAD	-	-		-	-	-	-
2012	GA	58,36	20		58,36 ±16	20	-	-
	ANAD	-	-		-	-	-	-
2013	GA	70,3	48		69,82 ±10,5	37	72,3 ±11,84	11
	ANAD	-	-		-	-	-	-
2015	GA	67,8	138		64,35 ±13,1	80	73,1 ±11,29	58
	ANAD	62,5	11		62,5 ±12,4	11	-	-
2016	GA	63,3	71		56,8 ±14,17	33	69,2 ±11,7	38
	ANAD	61,1	8		58,5 ±15,2	3	62,7 ±13,3	5
2017	GA	66,4	67	*	59 ±12,2	30	72,4 ±12,3	37
	ANAD	56,6	9	(p-value= 0,045)	51,2 ±8,3	6	67,5 ±11,5	3

2018	GA	67,8	42	* (p-value= 0,036)	58,6 ±14,6	18	75,2 ±10,3	24
	ANAD	57,1	11		46,7 ±2,8	4	61,6 ±10,12	7
2019	GA	67,4	84		61 ±15,1	40	73,2 ±13,8	44
	ANAD	61	17		58 ±16	5	62,5 ±10,1	12
2020	GA	58	51		47 ±9,2	24	68 ±12,1	27
	ANAD	63,5	16		53,5 ±12,2	5	66,24 ±17,8	11
2021	GA	68,8	16		57,1 ±14,8	3	65,4 ±18,3	13
	ANAD	62	11		55,1 ±16	6	70,4 ±9,93	5

7.4 Discussion

Le déploiement d'un accéléromètre couplé à un gyroscope et capteur de pression, l'application d'une méthode de traitement automatique des signaux via le V-net et la validation en amont des signaux accélérométriques via les caméras embarquées, nous ont permis de connaître avec précision les comportements exprimés par les tortues vertes immatures sur une période de 3 à 5 jours en Martinique. L'association de ces technologies et méthodes ont permis d'obtenir pour la première fois un budget temps fin pour les tortues marines. Nous montrons qu'en moyenne les individus passent seulement 20% de leur journée à s'alimenter et s'y reposent 34% de leur temps. Une partie importante de leur journée (31%) est également consacrée à de la nage active. La connaissance de leurs comportements associés aux points GPS s'est montrée un outil précieux pour identifier des zones spécifiques d'alimentation et de repos.

7.4.1 Budget temps des tortues vertes immatures en Martinique

La méthode d'identification automatique des comportements développée en amont (Jeantet et al., 2021), nous a permis d'identifier avec une grande précision les comportements exprimés par les tortues vertes immatures sur une longue durée (**Figure 7-2**). Ainsi, le temps d'alimentation des tortues vertes immatures en Martinique est de seulement 20% (**Figure 7-3**). A l'opposé, des espèces herbivores marines comme le dugong (*Dugong dugon*) passent 67% de leur temps à s'alimenter (Chilvers et al., 2004). Les espèces terrestres herbivores s'alimentent également sur une grande partie de leur journée; plus de 50% par exemple pour l'Argali (*Ovis ammon hodgsoni*), le bison (*Bison bison*) ou encore la vache (*Bos taurus*, Glenn and Jerrold, 1993; Namgail et al., 2007). En effet, à l'opposé des carnivores, la stratégie énergétique des herbivores tend à consommer des proies abondantes et faciles à capturer mais présentant un faible rapport azote/fibre. (Fleming, 1995; Mattson, 1980; White, 1978). Pour compenser ce

faible rapport, à l'origine d'une faible digestibilité et un apport énergétique limité, un temps d'alimentation important et/ou une grande quantité d'aliments ingérés sont alors nécessaires. Chez les tortues vertes immatures, ce faible temps alloué à la prise alimentaire peut être dû à la difficulté pour les individus à digérer les plantes marines. Les tortues vertes passent d'un régime carnivore à omnivore/herbivore lorsqu'elles atteignent les zones d'alimentation côtières (Jones and Seminoff, 2013), adaptant leur microflore intestinale à l'herbivorie. Bjorndal (1980) a montré *in vivo* que la digestibilité de la matière organique, de l'énergie, de l'hémicellulose et des protéines augmentait significativement avec la taille des tortues marines. Dans notre étude nous n'avons pas mis en évidence de relation entre le temps passé à s'alimenter et la taille des individus. Néanmoins, tous les individus qui se sont alimentés, présentent deux phases principales d'alimentation qui ont lieu de 6 à 8h et de 12 à 15h (**Figure 7-3**). Ainsi ce temps de pause entre les deux phases, assigné à du repos ou de la nage active, pourrait correspondre à des phases de digestion. Si cela s'avérait être vrai, nous pourrions espérer voir ce temps de pause diminuer sur le budget temps de tortues vertes adultes. Une comparaison du budget temps d'une population de tortue vertes adultes et immatures nous permettrait de confirmer cette hypothèse.

Le comportement de repos a été le comportement le plus exprimé par les tortues vertes immatures en Martinique, et ce aussi bien la nuit (76% du budget temps) qu'en journée (34%). Alors que chez le dugong, le temps passé inactif est estimé à 3% (Chilvers et al., 2004), le repos semble avoir une place importante chez les tortues vertes. Les plongées qui y sont associées sont réalisées en moyenne à des profondeurs plus importantes la journée que la nuit (**Tableau 7-2**). Nous retrouvons des résultats différents dans la littérature scientifique où les plongées nocturnes mesurées à partir de TDR sont plus profondes avec des durées plus longues que les plongées diurnes (Blumenthal et al., 2009; Hazel et al., 2009; Hochscheid, 2014). Hart et al. (2016), qui ont équipé des tortues vertes avec des accéléromètres et calculé l'indicateur de dépense énergétique, suggèrent que les plongées plus profondes seraient de durée plus longue et diminueraient la dépense énergétique par heure. Elles seraient donc plus bénéfiques énergétiquement que les plongées peu profondes de courte durée. Ce temps de plongée plus long n'a pas été observé en Martinique (**Tableau 7-2**) et la différence de profondeur entre la nuit et le jour n'est pas observée chez tous les individus et/ou toutes les nuits (**Figure 7-8**). Les plongées de repos profondes (>5 m) réalisées la journée sont généralement effectuées au milieu de la journée entre deux phases d'alimentation (**Figure 7-7**). Elles peuvent également s'accompagner de plongées de nage active encore plus profondes (maximum : 31.2 m). Ainsi, si l'identification des comportements nous a permis d'associer une activité type à chaque

plongée, de nombreuses questions sur l'utilisation des profondeurs et le rôle joué par ces plongées (actives ou inactives) plus profondes persistent.

L'identification des budgets temps des tortues vertes immatures en Martinique s'est accompagné d'une forte variabilité dans l'expression des comportements dans le temps. Ainsi, alors que certains individus ne se sont pas alimentés pendant le déploiement, d'autres ont passé 56% de leur temps à s'alimenter. De même, un individu a nagé jusqu'à 63% de sa journée pendant que d'autres individus se reposent plus de 50% de la journée. Cette variabilité comportementale a été énoncée dans de nombreuses études et existe aussi bien au niveau inter qu'intra-populationnel (Hatase et al., 2010; Hays et al., 2002; Hochscheid, 2014). La variabilité entre les populations dépend principalement des ressources disponibles et de l'habitat. La variabilité entre les individus peut-être plus difficile à expliquer dépendant en plus des caractéristiques du milieu, de facteurs biotiques tels que la taille de l'individu, sa condition corporelle ou encore sa capacité à digérer (comme évoqué précédemment). Dans cette étude, nous n'avons pas montré d'effet taille sur le comportement (**Figure 7-5**). Le bio-logger peut également impacter les comportements et entraîner de la variabilité. Des enregistrements issus de caméras embarquées ont montré que les tortues s'alimentaient très peu directement après un déploiement et qu'un temps d'adaptation était nécessaire (Arthur et al., 2007; Jeantet et al., 2020; Seminoff et al., 2006). Ce temps d'adaptation peut être très variable d'un individu à un autre. Ainsi dans notre étude, les premiers jours de déploiement ont été principalement associés à des comportements de nage et/ou de repos, mais néanmoins certains individus se sont très vite remis à s'alimenter (**Figure 7-7**). Dans leur étude, Okuyama et al. (2013) ont positionné un accéléromètre sur la tête de la tortue et réalisé des tests en bassin pour évaluer l'impact de l'appareil. Ils affirment de pas avoir noté de dérangement. Ainsi il est difficile de savoir quel est l'impact des bio-loggers sur les animaux et à quel point cela modifie leurs comportements. Enfin, un dernier facteur de variabilité qui a pu être mentionné chez d'autres espèces est l'organisation sociale (Glenn and Jerrold, 1993). Cet aspect est encore très peu étudié chez les tortues marines tant elles sont considérées solitaires (Dornfeld et al., 2015; Schofield and Katselidis, 2007). Néanmoins plusieurs interactions ont pu être observés en Martinique via des caméras embarquées (Jeantet et al., 2020) et notamment des interactions de fuite ou de chasse, aussi bien sur des individus au repos qu'en alimentation. Les zones d'alimentation et de repos identifiées pour un individu montrent également que, dans ce cas particulier, ces zones sont assez restreintes, notamment la zone de repos nocturne (0.2 ha) avec un individu qui revient chaque nuit au même endroit (**Figure 7-9.A**). Ces informations complémentaires peuvent faire

penser à l'existence de territorialité chez les tortues vertes. Ce comportement pourrait entraîner des difficultés pour certains individus à s'alimenter, notamment dans un contexte où les herbiers indigènes (les plus appétant pour les tortues vertes) se raréfient. Des études plus poussées sur le sujet, en cours de réalisation devraient permettre de confirmer cette territorialité et cette compétition pour l'accès aux ressources.

7.4.2 Comparaison entre Grande Anse et Anse Noire

La comparaison des budgets temps des tortues vertes immatures étudiées à Grande Anse (GA) et Anse Noire, Anse Dufour (ANAD) ne met pas en évidence de différence significative entre le temps d'expression de chaque comportement, à l'exception de la *Nage Active* (p-value=0.03, **Figure 7-6**). En effet, les tortues à ANAD semblent d'avantage se déplacer qu'à GA, pour des temps de repos plus faibles. L'étude des zones d'alimentation et de repos à Anse Noire ne montre pas de sites distincts et éloignés, qui pourraient expliquer des phases de déplacement plus importantes pour les tortues à ANAD (**Figure 7-9**). Ces zones d'alimentation sont assez restreintes (2.3 ha et 2 ha respectivement) et les tortues vertes semblent rester principalement dans la baie. Cette promiscuité entre les individus peut mener à des comportements de territorialité plus important qu'à GA et donc entraîner davantage de déplacements parmi les individus. De plus, ANAD sont des plus petites baies (~ 8 ha et ~ 10 ha) que GA (~ 72 ha) et sont très convoitées par les touristes. La présence de touristes peut être à l'origine d'un dérangement plus important résultant davantage de nage active chez les tortues immatures à ANAD qu'à GA.

Dans un contexte d'expansion de la plante invasive *H. stipulacea* sur les herbiers natifs, les tortues vertes immatures résidentes dans des anses entièrement colonisées ne semblent pas allouer plus de temps à l'alimentation. En effet les tortues marines à ANAD, où *H. stipulacea* recouvre entièrement les baies, s'alimentent 19% de leur temps sur la journée contre 22% à GA (différence non significative ; p-value=0.61). Le temps passé à s'alimenter a encore très peu été étudié chez les tortues marines dans un contexte de changement alimentaire. A Hawaï, Russell and Balazs, (2015, 2009) ont montré une modification du comportement alimentaire des tortues vertes avec une augmentation de la part des plantes non-natives dans leur régime alimentaire. Cette modification s'est mise en place sur un temps long ; 10 à 12 ans pour les espèces les plus envahissantes et de 20 à 30 ans pour les espèces à croissance plus lente. Néanmoins le temps alloué à l'alimentation dans la journée n'est pas évoqué. Les suivis des espèces envahissantes en Martinique nous permettent de penser qu'*H. stipulacea* est arrivée aux Anses d'Arlet entre 2011 et 2012 (Siegwalt, Jeantet, In prep **Annexe 4**). L'étude de la

sélection alimentaire des tortues vertes immatures en Martinique à GA, où des herbiers natifs sont encore présents, a montré que les tortues marines privilégiaient les plantes natives telles que *T. testudinum* et *S. filiforme*. La visualisation de la zone d'alimentation identifiée au niveau populationnel par rapport à la carte algo-floristique réalisée dans des études précédentes (Siegwalt, Jeantet, In prep. **Annexe 4**) confirme ces résultats avec des tortues qui favorisent une zone multi-spécifique (**Figure 7-12**). Néanmoins à ANAD, les baies sont entièrement recouvertes d'*H. stipulacea* et les tortues se nourrissent principalement de la plante invasive (Siegwalt, Jeantet, In prep. **Annexe 4**). Or les études de la composition nutritionnelle et digestibilité des plantes ont montré que *H. stipulacea* était moins énergétique que les plantes natives, mais plus digeste (analyse in vitro). Nous aurions pu ainsi nous attendre à une adaptation du comportement des tortues vertes à ANAD avec un temps d'alimentation plus long pour pallier le manquement énergétique (Mattson, 1980; White, 1978). Le fait que nous n'observions pas de différence entre AG et ANAD de ce temps d'alimentation peut nous faire penser que les tortues marines n'ont pas encore eu le temps d'adapter leur comportement à ce changement alimentaire.

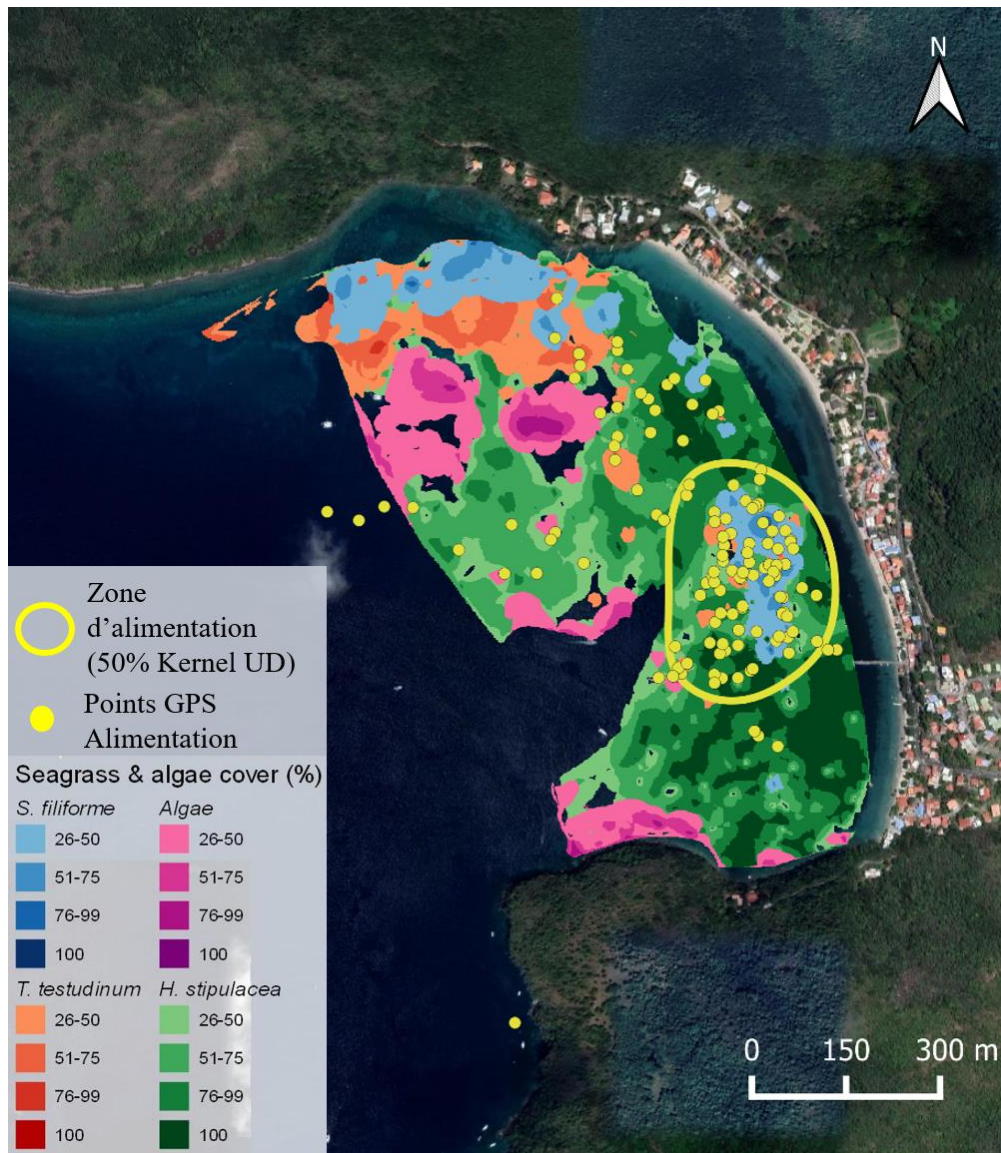


Figure 7-12 : Zone d'alimentation des tortues vertes immatures associée à la carte algo-floristique de Grande Anse. La méthodologie utilisée pour réaliser la carte algo-florestique est présentée dans l'article Siegwalt, Jeantet et al. (In prep, **Annexe 4**).

Néanmoins, cette absence d'adaptation peut avoir des conséquences sur le long terme. En effet, il a été démontré que le taux de croissance des tortues vertes était plus faible dans des conditions sauvages que dans des conditions de captivité où les individus étaient nourris avec une alimentation riche en protéines (Bjørndal, 1985). Ces résultats suggèrent que leur taux de croissance dépend de la qualité nutritionnelle de leur alimentation. Nous pouvons nous attendre à ce que la modification du régime alimentation en faveur d'*H. stipulacea*, et en l'absence d'adaptation comportementale, impacte le taux de croissance des tortues vertes immatures et retarde la maturité sexuelle (Bjørndal, 1985). Grâce au suivi CMR, nous avons pu montrer que les tortues à ANAD sont plus petites en moyenne qu'à GA (**Figure 7-11, Tableau 7-3**). Cette

idée avait été énoncée précédemment par Bonola et al., (2019) qui ont montré que les tortues vertes ont un indice corporel plus faible à ANAD qu'à GA, avec un gradient décroissant du Sud vers le Nord de la côte ouest de la Martinique. En comparaison, la présence d'*H. stipulacea* est croissante du Sud vers le Nord (Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement - Guadeloupe et Martinique, 2011). La taille plus petite des individus à ANAD est à mettre également en relation avec le temps de résidence des tortues. Ainsi, à la suite de modélisation des temps de résidence dans ces anses, nous avons montré que le temps de résidence moyen à l'Anse Noire (2 ans) était plus faible que dans les sites d'herbiers multi-espèces (>15 ans) (Siegwalt et al., 2020). Les besoins nutritionnels des individus sauvages variant avec l'âge et l'activité (Balazs, 1980), il est également possible que *H. stipulacea* ne réponde plus aux besoins nutritionnels des tortues vertes au-delà d'une certaine taille, entraînant leur départ vers d'autres sites d'alimentation voisins.

7.5 Conclusion

L'utilisation de bio-loggers associée à une méthode de traitement automatique des signaux nous a permis d'identifier avec précision le comportement des tortues vertes immatures en Martinique. Ainsi, c'est la première fois qu'un budget temps aussi précis a pu être proposé pour une population de tortues marines. Nous montrons notamment, que malgré l'herbivorie des tortues vertes, ces dernières ne s'alimentent que 20% de leur journée avec une grande variabilité entre les individus. S'il est encore difficile d'expliquer cette variabilité, la faible part du temps des tortues alloué à l'alimentation pourrait s'expliquer par la nécessité d'un temps de digestion. Nous mettons en évidence l'existence de plongées profondes réalisées généralement au milieu de la journée entre deux phases d'alimentation. Ces plongées ont été associées à des comportements de repos mais également de nage active. En effet, les tortues vertes immatures passent en moyenne 31% de leur journée à se déplacer avec des plongées particulièrement profondes au milieu de la journée. Si l'identification des comportements nous a permis d'associer une activité type à chaque plongée, de nombreuses questions sur l'utilisation des profondeurs et le rôle joué par ces plongées (actives ou inactives) plus profondes persistent. La comparaison des budgets temps à GA et ANAD dans un contexte d'expansion de la plante exotique *H. stipulacea* n'a pas mis en évidence d'adaptation comportementale des tortues immatures. La modification de leur régime alimentaire en faveur de cette plante, moins énergétique que les plantes natives, pourrait avoir des conséquences sur la croissance des individus et par conséquent sur leur survie.

Partie III : Projets en relation avec le bio-logging chez les tortues marines

Chapitre 8 : Mesure de l'investissement maternel en Guyane Française



©Lorène Jeantet

La Guyane française abrite une population importante de tortues marines (tortues luths, vertes et olivâtres) qui viennent pour se reproduire et y pondre leurs œufs. Aujourd'hui ces populations connaissent un déclin inquiétant et un Plan National d'Action (PNA) en faveur des tortues marines a été mis en place par l'Office Française de la Biodiversité (OFB) et la DEAL Guyane. Cette thèse s'inscrit, aussi, dans le cadre de ce PNA et vise à améliorer les connaissances sur l'écologie des tortues marines en Guyane française. Le processus de ponte nécessite un suivi important et fastidieux, à partir de patrouilles nocturnes, afin de recenser les individus présents sur la plage et mesurer les performances reproductives (nombre de pontes par saison, nombre d'œufs par nid). Ces données sont précieuses pour connaître l'état de santé d'une population et alimenter des modèles prédictifs sur son devenir. Nous avons cherché à savoir à quel point le bio-logging pouvait nous aider à étudier à distance les tortues marines, et venir ainsi en soutien à ces patrouilles nocturnes en mesurant les performances reproductives.

L'article correspondant à ce chapitre va être soumis prochainement au journal *Animals* dans le cadre d'un numéro spécial intitulé : « Applications of Accelerometers and Other Bio-logging Devices in Captive and Wild », coordonné par les Dr Marco Campera et Marianna Chimienti et le Professeur Anna Nekaris

Estimation of the maternal investment of sea turtles by automatic identification of nesting behaviour and number of eggs laid from a tri-axial accelerometer

Lorène Jeantet¹, Vadym Hadetskyi², Vincent Vigon², François Korysko³, Nicolas Paranthoen³, Damien Chevallier^{1,4}.

¹Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS–Unistra, 67087 Strasbourg, France.

²Université de Strasbourg, UFR math-info, 7 rue descarte, 67081 Strasbourg cedex, France.

³Office français de la biodiversité, Direction des Outre-mer, Délégation Guyane, 44 rue Pasteur, BP 10808, 97338 Cayenne.

⁴UMR BOREA, CNRS-7208/MNHN/UPMC/IRD-207/UCN/UA

***Corresponding author:** Lorène Jeantet lorene.jeantet@iphc.cnrs.fr

Keywords: maternal investment, sea turtle, deep learning, conservation, convolutional neural network

Abstract

Measurement of parental investment in long-lived species is a key indicator of the population status and trend, especially in biology conservation of endangering species such as sea turtles. In these species, parental investment results in the female's reproductive outputs such as clutch frequency and the number of eggs laid (per clutch). However, monitoring reproductive outputs of sea turtle is difficult, as it requires a large number of observers patrolling extended beaches every night throughout the breeding season with the risk of missing many nesting individuals. Here, we introduce the first automatic method to remotely record the reproductive outputs of green turtles (*Chelonia mydas*) using accelerometers. First, we trained a fully convolutional neural network, the V-net, to automatically identify the six behaviours shown during nesting. With a global accuracy of 0.95 for all behaviours, the V-net succeeded in detecting the *Egg laying* process with a precision of 0.97. In a second step, we estimated the

number of laid eggs from the predicted *Egg laying* sequence and obtained the outputs with a mean relative error of 7% compared to the observed numbers on the field. Based on deployment of non-invasive and miniature loggers, the proposed method should help researchers monitor nesting sea turtle populations. Furthermore, its use coupled with the deployment of accelerometers at sea during the intra-nesting period, would allow to study the relation between maternal investment of sea turtles and their energy strategies adopted at sea. These methods would enhance our understanding of the adaptive capacities in a context of climate change and improve global knowledge of the demographic situation of these endangered species.

8.1 Introduction

Estimate parental investment in long-lived species is relevant to assess state of a population and its ability to face environmental pressure. Parental investment can be defined as the energy allocated to next generations by the parents at the cost of other components of their overall energy budget (Congdon, 1989; Congdon and Gibbons, 1987; Trivers, 1972). As the resources available to an organism are finite, individual's allocation of energy is shaped by trade-offs between competing functions as maintenance, growth, reproduction, and storage. In long-lived species, parents are expected to favor their own survival at the cost of the reproductive outcome since their lifetime reproductive success depends more on adult survival (Johnsen et al., 1994; Thierry et al., 2013; Tieleman et al., 2008; Williams, 1966). Therefore, parental investment is either neglected or favoured depending on environmental conditions, food availability, predation risk, and parental status (Fontaine and Martin, 2006; Thierry et al., 2013; Weimerskirch et al., 2001). Its measurement provides information on the health of a population and is an important parameter in population studies, especially for the conservation and management of endangered species.

Six species of sea turtles are classified as endangered species by the International Union of the Conservation of Nature (International Union of the Conservation of Nature (IUCN, 2020). Establishing status and evaluating the effectiveness of conservation measures requires an accurate assessment of population abundance (Bjorndal et al., 2010; Eckert et al., 1999). While population monitoring at sea remains difficult, population abundance of sea turtle has mainly been based on the number of females when they come ashore to nest (IUCN Species Survival Commission, 2012; Seminoff, 2004). However, researchers and committees point out that the number of nesting females does not accurately represent population status and that its

assessment requires a broader view (Bjorndal et al., 2010; Eckert et al., 1999; Hamann et al., 2010; Rees et al., 2016; Seminoff and Shanker, 2008). In the will to improve sea turtle population assessment, it is important that population monitoring includes other demographic parameters than the number of females, such as survival rate and parental investment (Bjorndal et al., 2010; National Research Council, 2010).

Estimation of parental investment in sea turtles relies primarily on the measurement of reproductive outcomes of females. Without parental care, female sea turtles favor energy investment in pre-ovipositional allocations and lay several nests of 50 to 130 eggs per breeding season depending on the species (Miller et al., 2003). Inter and intra-individual variations in the number of clutches and of eggs laid during a breeding season have been observed within populations suggesting variation in energy invested in the offspring (Broderick et al., 2003; Congdon and Gibbons, 1987; Wallace et al., 2007). Therefore, maternal investment of sea turtles can be estimate through the clutch size (i.e. number of eggs laid) and frequency (i.e. number of clutches per reproductive season). However, both of these parameters are difficult to obtain in long-term population monitoring.

Measuring the clutch size and frequency of sea turtles is a tedious work that requires rigorous monitoring of the nesting site throughout the breeding season. The most common method is based on capture-mark-recapture design: patrols of at least 8 hours are carried out every night to survey the nesting site and identify every females that come ashore, using a PIT (Passive Integrated Transponder) tag or an unique numbered flipper tag (Broderick et al., 2002; Chevallier et al., 2020; Johnson and Ehrhart, 1996; Weber et al., 2013). However, this method requires consequent number of observers performing long continuous trips to cover the entire beach and ensure that no individuals are missed, and thus an important logistic with expensive costs. Moreover, since it is difficult not to miss any sea turtle, the observed number of clutches deposited by sea turtles is generally biased compared to the real number (Briane et al., 2007; Broderick et al., 2002; Hancock et al., 2019). The number of eggs laid is even more complicated to obtain, as it requires observers to stay with one turtle for almost the entire nesting process counting the deposited eggs (Reina et al., 2002). Finally, the mark-recapture monitoring method is unpractical for large population or extensive area. Therefore, there is a crucial need to develop efficient method to remotely record reproductive outcomes of sea turtles in order to support intense monitoring effort of field observation.

Few studies have explored the use of new technologies to record reproductive outcomes of nesting sea turtle populations. For example, Blanco et al. (2012) used ultrasonography of

females' ovaries to visualize their reproductive stage. Ultrasound scans allowed them to identify the remaining number of clutches of every scanned female and thus obtain a more accurate clutch frequency estimation. However, it was not possible to estimate the number of eggs laid from this method and night patrols were still required (Blanco et al., 2012). Another way to estimate clutch frequency of sea turtle relies on deployment of animal-attached tag throughout the breeding season (Esteban et al., 2017; Tucker, 2010; Weber et al., 2013). Therefore, Weber et al. (2013) tested a combination of VHF radio-telemetry and Argos-linked Fastloc GPS tags. Although VHF transmitters are low cost, they still required direct observations of the females and were ineffective at distance >1 km. On the other hand, GPS tags allowed remote monitoring and were accurate enough to locate individuals on the beach. But, location appearing on the beach does not guarantee successful nesting given the possible abortion of nesting without laying eggs and the large number of U-turns (also known as false crawls) undertaken by sea turtles, especially green turtles (Chevallier, pers. obs, Chambault et al., 2016; Hancock et al., 2019). In addition, the high cost of Argos-linked Fastloc GPS tags limits their use and the number of equipped females (Weber et al., 2013).

Accelerometer is low-cost miniature sensor that can provide high-frequency information about the body movements and postures of animals to which it is attached. It measures static and dynamic acceleration and enables researchers to remotely deduce behaviours for animals that are difficult to observe. Over the past few years, there has been an explosion of its use on both terrestrial and marine species (Brown et al., 2013), for which direct observations are impracticable. Therefore, a few studies monitored the underwater behaviour of sea turtles from accelerometers (Fossette et al., 2010; Hays et al., 2007; Okuyama et al., 2013; Yasuda and Arai, 2009), but their interpretation remains difficult without rigorous validation and limits their use on these species (Jeantet et al., 2020, 2018). However, only one study refers to the identification of the nesting behaviour of sea turtles from accelerometer (Nishizawa et al., 2013), whereas validation is more practical. Such method could be complementary to lighter population monitoring by indicating when and how many times an equipped sea turtle would have come to nest on the beach throughout the breeding period.

The aim of this study is to develop a remote method to precisely record the reproductive outcomes of sea turtles. First, we deployed accelerometers on nesting green turtles and visually monitored their behaviour simultaneously. Next, we used this dataset to validate the identification of their nesting behaviour from acceleration signals and train a powerful supervised learning algorithm to perform it automatically. For this purpose, we test a fully convolutional neural network that has already proven effective in automatically identifying the

underwater behaviour of green turtles (Jeantet et al., 2021). Finally, we also test whether it is possible to estimate the clutch size from the acceleration signal.

8.2 Materials and Methods

8.2.1 Ethics statements

This research was conducted under permits R03-2017-05-15-003 and R03-2020-02-19-005 to DC. This study meets the French legal requirements where it was carried out, and follows all institutional guidelines. The protocol was approved by the Conseil National de la Protection de la Nature and the French Ministry for Ecology, Sustainable Development and Energy, which act as an ethics committee in French Guiana. The fieldwork was carried out in strict accordance with the recommendations of the Police Prefecture of French Guiana (Cayenne, France), in order to minimize the disturbance of animals.

8.2.2 Data collection

The field work was carried out in April 2019 at Awala-Yalimapo beach (5.7°N–53.9°W), French Guiana, South America. We deployed CATS (Customized Animal Tracking Solutions, Germany) devices including tri-axial accelerometers on 14 free-ranging adult female green turtles during the nesting process. The acceleration was recorded at a frequency of 20 Hz for the three body axes of the sea turtle (AccX: back-to-front axis, AccY: left-to-right axis and AccZ: bottom-to-top axis). The devices were fixed to the turtle's carapace by four suction-cups allowing us to rapidly operate with minimum disturbance. In most case, we spotted the turtle going up the beach and waited for its first sand-sweeping to start. If the turtle did not seem stressed or was not surrounded by group of humans (adding a source of stress), we quickly set the device during this step on the front of the carapace. Otherwise, we waited that the turtle began digging or even laying the eggs. For the fourteen turtles (**Table 8-1**), and during the laying process, we checked, using a manual reader (GR250, TROVAN®), the presence of a Passive Integrated Transponder (PIT) or injected a new one into the right triceps of the unknown turtles. We measured their Curved Carapace Length (CCL) and Central Curved Carapace Width (CCCW). In parallel, the behaviours were visually monitored by an assigned person who recorded the corresponded executed time on a voice recorder. For eight nesting green turtles, for whom a good visualization of the eggs allowed it, an observer counted the exact the number of eggs laid per contraction and dictated it to a second person who recorded it with the exact

observation time in a voice recorder. The position of few turtles did not allow us to record the number of eggs without disrupting them. For them, we did not count the laid eggs.

Table 8-1 : Summary of the nesting green turtles measures and the observed number of laid eggs. CCL= Curved Carapace Length, CCCW= Central Curved Carapace Width. The dashes indicate the individuals for which the number of laid eggs could not be counted.

Individual	CCL	CCCW	first recorded behaviour	Nb of laid eggs	Comments
#1	126	122	Egg laying	-	
#2	111	103	Digging	-	
#3	122	109	Sand-sweeping	-	
#4	112	96	Sand-sweeping	-	
#5	115	110	Digging	106	
#6	114	113	Digging	111	
#7	102	94	Digging	93	
#8	112	94	Sand-sweeping	117	
#9	108	98	Digging	103	
#10	128	110	Digging	173	
#11	119	104	Sand-sweeping	93	
#12	105	96	Sand-sweeping	-	Did not laid eggs
#13	117	104	Digging	-	
#14	118	106	Sand-sweeping	97	

8.2.3 Labelling of nesting behaviours

The nesting behaviours of sea turtle are similar between the species and the different phases and action patterns were precisely described in several ethograms (Bustard and Greenham, 1969; Hailman and Elowson, 1992; Lindborg et al., 2019; Péron et al., 2013). In this study, we focus on the action patterns that result in different acceleration signals and thus identify five behaviours: *Sand-sweeping*, *Digging*, *Egg laying*, *Covering*, and *Walking*. Based on the definitions and the characteristics given by Lindborg et al. (2019), *Sand-sweeping* corresponds to “Body Pitting” and “Camouflaging” phases described in their article since both behaviours encompass the same movements, *Digging* includes the “Transition period”, and *Walking* represents all the forward movements, as described in the “Ascent” phase in their article. We synchronise the observation time of the behaviours with the acceleration data and visualise them using *rblt* package (Geiger, (2019), **Figure 8-1**). All over the nesting process, green turtle expressed numerous latency periods inter-cutting the behaviours with easily

noticeable flat acceleration signal. Therefore, we labelled them from the visualisation of the acceleration signal with an additional behaviour: *Motionless* (Figure 8-1).

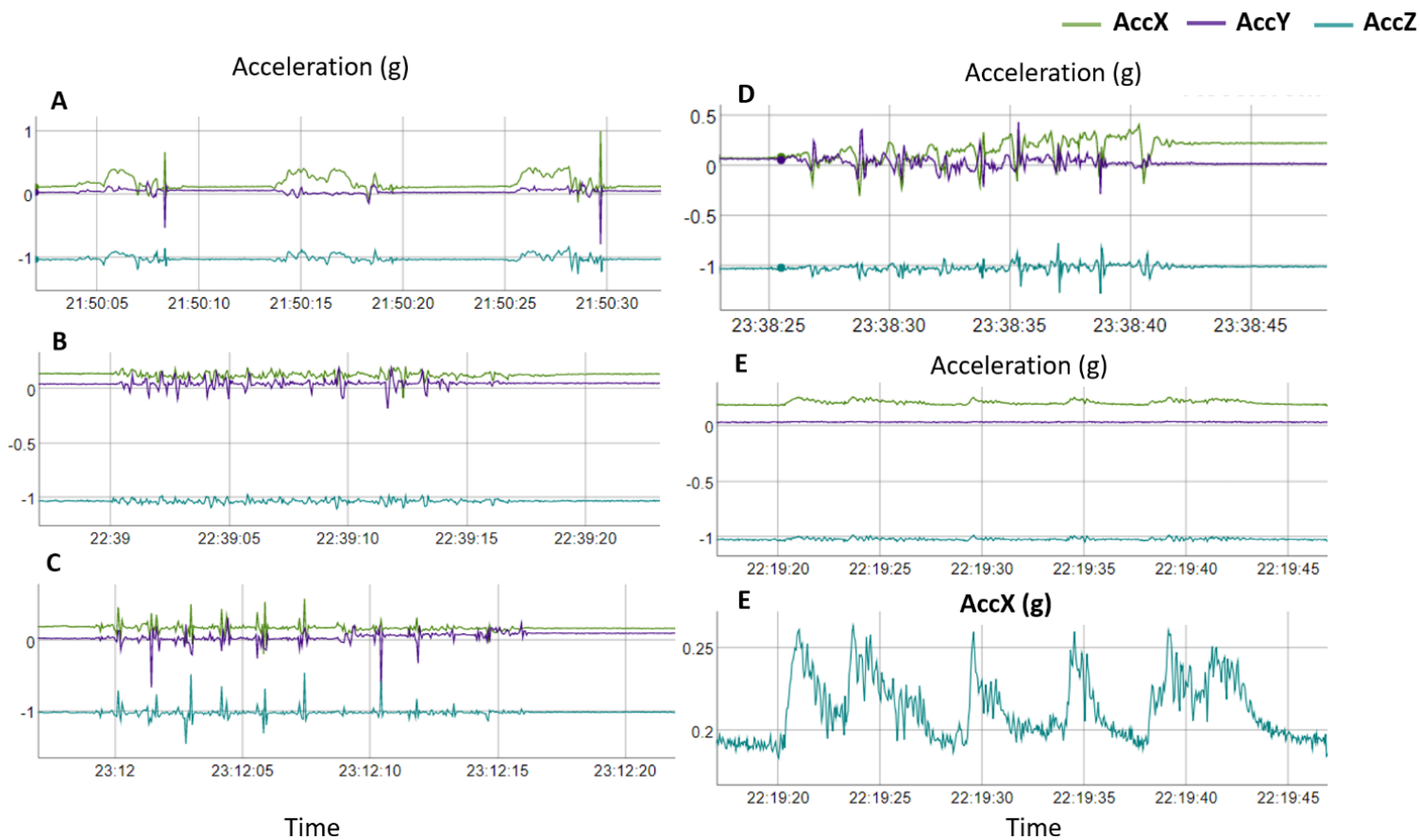


Figure 8-1 : Acceleration signals corresponding to the five behavioural categories of nesting green turtle: Digging (A), Covering (B), Sand-sweeping (C), Walking (D) and Egg laying (E). We also represent the X-axis of the acceleration of Egg Laying. AccX corresponds to acceleration of the rear-to-front body axis, AccY to the right-to-left axis and AccZ to the bottom-to-top axis.

8.2.4 Automatic behavioural identification using deep learning

In order to automatically identify the six nesting behaviours from the accelerometer, we train a fully convolutional neural network: a V-net. The latter was originally developed by Milletari et al. (2016) for biomedical 3D image segmentation and an adapted version to behavioural identification from time series data was tested on underwater free-ranging green turtle and revealed to be efficient (Jeantet et al., 2021). Precise description of the algorithm as well as the processing steps are detailed in Jeantet et al. (2021). Before training the algorithm, we reduce the noise of the acceleration signals on the three axes (AccX, AccY, and AccZ) with

a low pass band butterworth filter at 2 Hz and compute the Dynamic Body Acceleration (DBA) from the smoothed signals as described in Jeantet et al. (2020). Fed with these four descriptors (the smoothed AccX, AccY, AccZ and DBA), the V-net is trained, tuned, and validated on eight randomly chosen green turtles and tested on three other individuals. We balance the behavioural labels in the data batch through a biased random draw of the windows. In particular, we choose a lower probability of randomly drawing *Motionless*, which is the most frequent behaviour. The training and tuning process allows us to set up the hyper-parameters of the algorithms ($depth = 12$, $window_size = 40$, $batch = 200$ and $learning\ rate = 0.01$) and reveals some important confusion between *Egg laying* and *Motionless*. Further tests on the effect of each feature suggest that this confusion is mainly induced by AccZ (it adds some non-informative noise). Thus, we remove it and finally train the neural network with three descriptors: AccX, AccY and DBA. We test the model on three green turtles computing the confusion matrix, the global accuracy, the Recall and Precision indicators relative to each behaviours as in Jeantet et al. (2021).

8.2.5 Estimation of laid Egg

Once the V-net has predicted the six behavioural categories, it becomes possible to automatically extract the predicted *Egg laying* stage and to estimate the number of laid eggs. The laying process is associated with a very slight back and forth movement of the sea turtle body which can be visualized on the X-axis of the accelerometer. Its visualisation synchronised with the observed number of laid eggs on the field suggests that a peak on the X-axis acceleration signal corresponds to a contraction (**Figure 8-2**). Thus, the number of eggs, related to the number of contractions, is estimated by detecting the number of peaks expressed on the X-axis acceleration signal. The hypothesis that the number of eggs laid during one contraction depending on the intensity of that contraction, and thus the associated peak, was also considered, though was not conclusive (**Figure 8-2**).

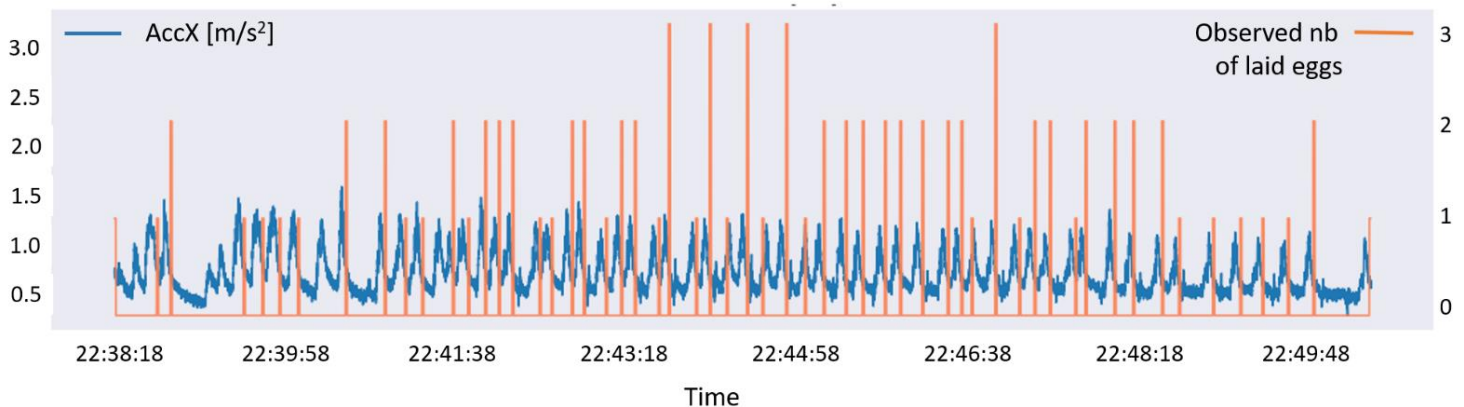


Figure 8-2 : Visualisation of the surge acceleration axis (back-to-front or X-axis, in blue) of one green turtle associated with the number of laid egg counted on the field (in orange).

8.2.5.1 Cutting off *Egg laying* period

To automatically extract the accurate *Egg laying* part from the V-net predictions, we first discard the false positive identifications, which generally correspond to very short sequences distributed in the nesting sequence. For this purpose, we perform the next algorithm with each step depicted in **Figure 8-3**:

- 1 Binarize the behaviours sequence: label “1” is assigned to the behaviour *Egg laying* while all the others are labelled as “0” (**Figure 8-3, a**).
- 2 Perform a convolution of the binarized sequence with a Gaussian mask whose standard deviation is empirically chosen. The convolved signal is represented in blue as the ‘Smoothed density’ (**Figure 8-3,b**)
- 3 Choose a minimal threshold ($threshold = 0.7$), and extract the acceleration values associated to the part of the convolved signal which is greater than it (**Figure 8-3, b**).

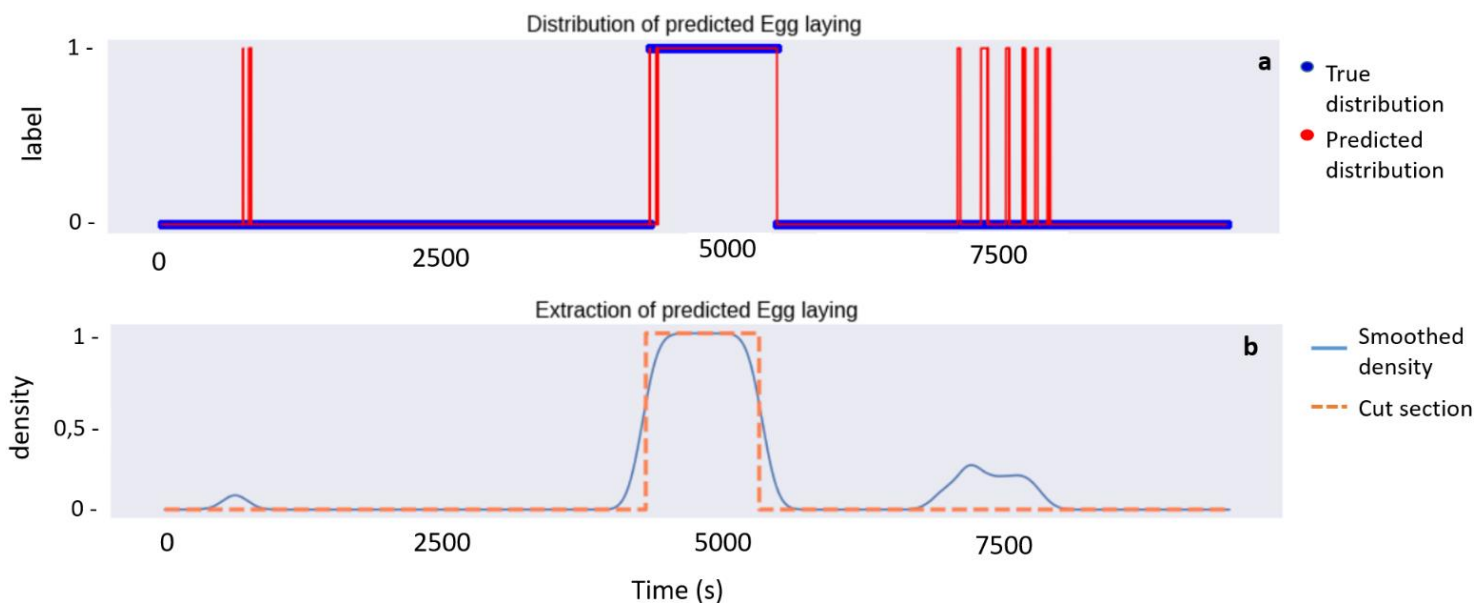


Figure 8-3 : Representation of each step of the extraction of the Egg laying period from the predictions of the V-net for the individual #11.

8.2.5.2 Peak detection

At this point, as it has been concluded that X-axis acceleration contains the largest amount of information for estimating the number of eggs laid, the next analysis is only performed on this axis. In order to augment the precision of peak detection, we firstly smooth

the extracted *Egg laying* signal using a narrow Gaussian mask. Moreover, we observe a decrease of the average values of the signal all over the laying process, with lower peaks at the end, making their identification difficult compared to the higher peaks at the beginning. We correct this by subtracting from the signal its trend, estimated by a second-degree polynomial, adjusted by least-squares approximation. The data is also centred with respect to its average values inside *Egg laying* category.

To estimate the number of peaks over the X-axis, assumed to be related to the number of turtle contractions, we run over the signal a rolling window with a width approximately equals to the distance between two picks and detect the local maximum for each window. To avoid to detect several times a same maximum, we keep the value only if it is located in the very middle of the rolling window. Finally, a threshold parameter (represented in dotted red in **Figure 8-4**) is chosen as a proportion of the median of the signal. Every found local maximum under this threshold is discarded (**Figure 8-4**).

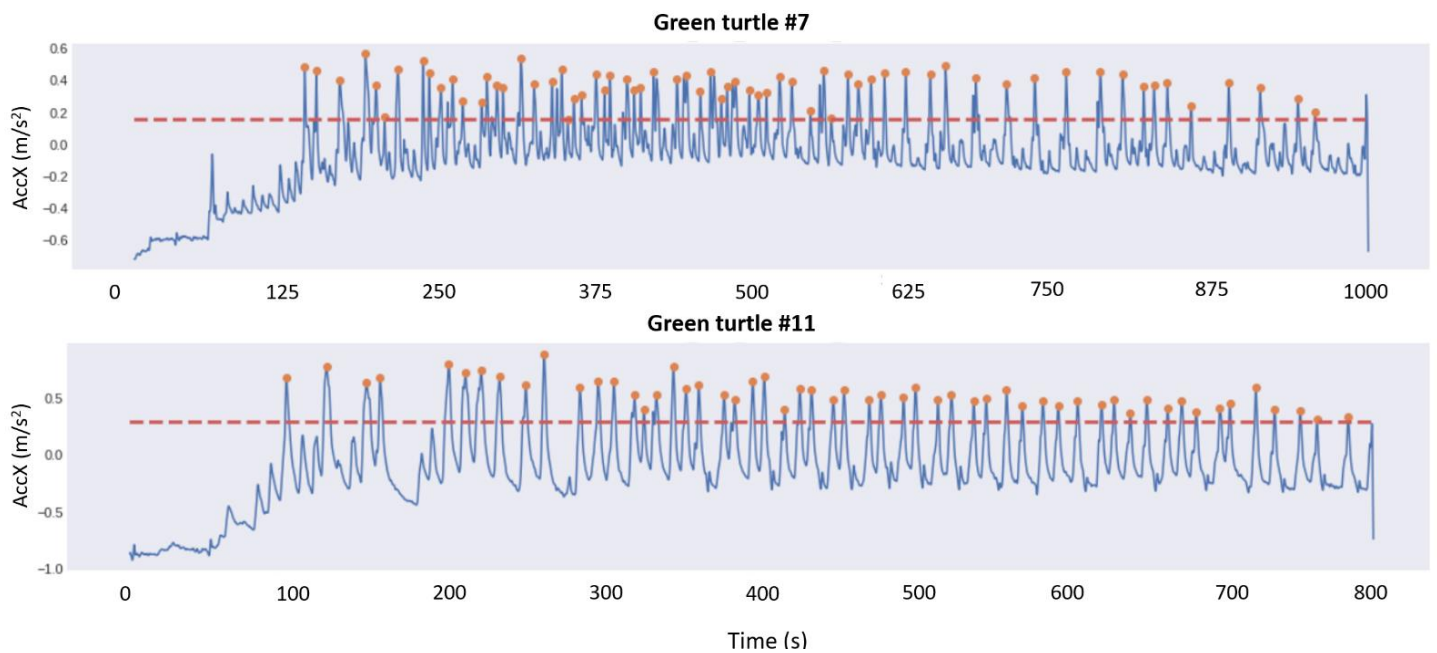


Figure 8-4 : Visualisation of the surge acceleration axis (back-to-front or X-axis, in blue) of the laying process of two green turtles with the peaks detected from a rolling window with width of 200.

8.2.5.3 Estimation of the number of eggs

We use the estimated number of contractions to calculate the number of laid eggs. From the egg numbers per contraction recorded on the field, we calculate the mean number of eggs laid per contraction and obtain 1.6. For each turtle, we multiply the estimated number of

contractions by this mean to obtain the estimated number of eggs laid. The mean number of eggs laid per contraction should be reconsidered on a larger population to improve its accuracy.

We test the entire procedure (from the V-net identification to the estimation of number of laid eggs) on the eight green turtles distributed in the training/validation/testing dataset for which the number of laid eggs has been observed.

8.3 Results

The V-net predicts the six behaviours (*Sand-sweeping*, *Digging*, *Egg laying*, *Covering*, *Walking* and *Motionless*) with a global accuracy of 95%. It correctly identifies 97% of the *Egg laying* dots, corresponding to the highest Recall index (**Figure 8-5, Table 8-2**). The lower Precision index for this behaviour (0.79%) is due to *Motionless* dots wrongly predicted as *Egg laying*. However, since the latter occurs one time during the nesting process and is very well identified by the V-net, the *Egg Laying* period clearly differs from the other behaviours when visualizing the activity budget (**Figure 8-6**). The misidentifications from the V-net concern more *Covering* and *Walking* that are confused with *Sand-sweeping*, leading to the lowest Recall and Precision indexes for these two behaviours (**Figure 8-5, Table 8-2**). The visualisation of the activity budget reveals that it is mostly the end of the *Covering* process that is confused with *Sand-sweeping*. (**Figure 8-6**).

The correct identification of *Egg laying* allows its automatic extraction with sufficient precision to estimate the number of contractions. Thus, from the V-net predictions, we succeed in estimating the number of eggs with a mean relative error of 7% (standard deviation = 0.06, **Table 8-3**).

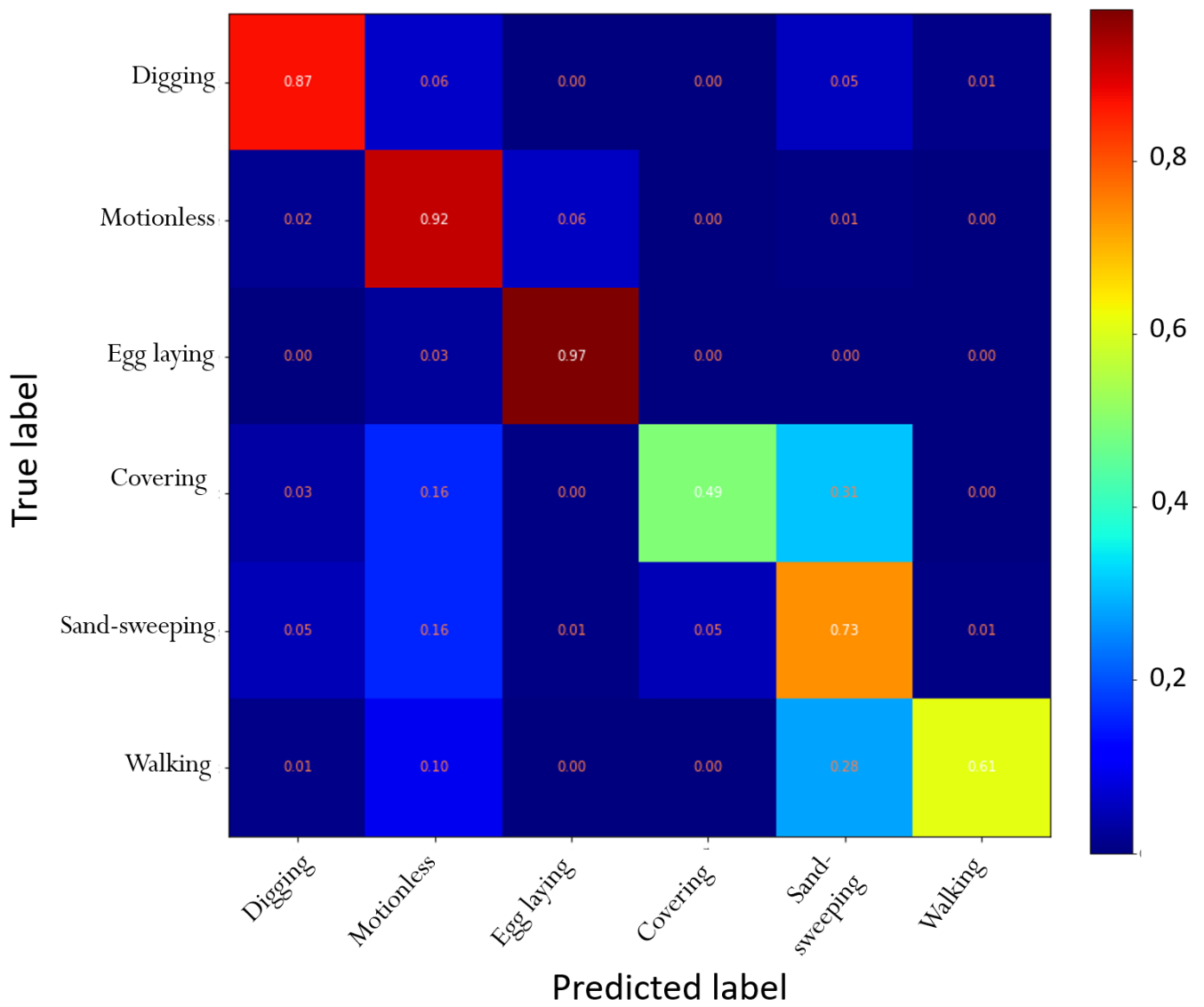


Figure 8-5 : Confusion matrix of the predictions obtained from the V-net for the three green turtles of the validation dataset.

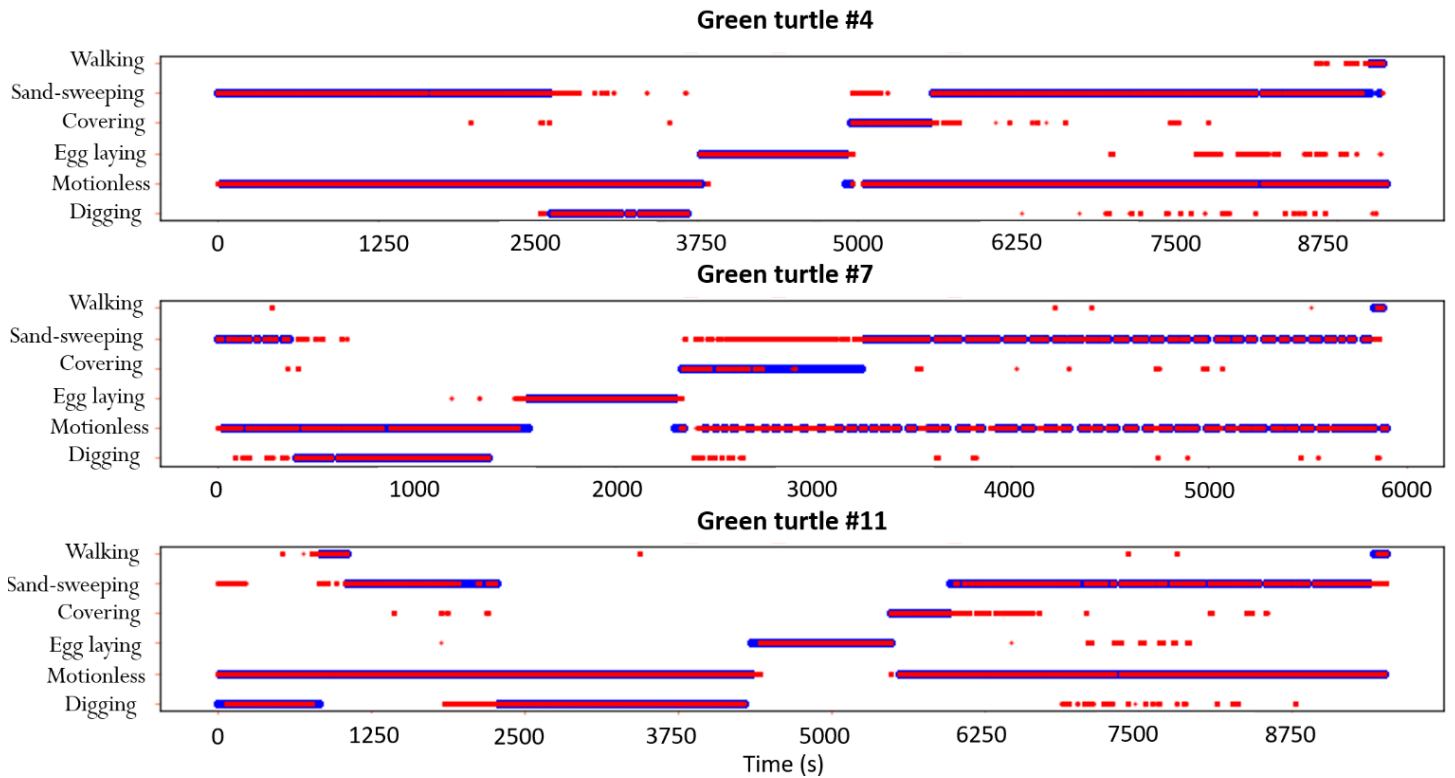


Figure 8-6 : Activity budget of the three green turtles of the validation dataset showing the behaviours inferred by the V-net (in red) compared to actual behaviours (in blue).

Table 8-2 : Recall and Precision indexes obtained for the six behaviours of the three green turtles of the validation dataset from the predictions of the V-net.

	Recall	Precision
Walking	0.61	0.70
Sand-sweeping	0.73	0.84
Covering	0.49	0.72
Egg laying	0.97	0.79
Motionless	0.92	0.90
Digging	0.87	0.79

Table 8-3 : Estimations of the number of laid eggs for eight green turtles from the Egg laying period identified by the V-net and/or manually extracted from the acceleration visualisation compared to the actual observed numbers on the field.

Individual	Nb of observed eggs	Nb of estimated eggs	Difference	Relative Error
#5	106	101	-5	0,05
#6	111	109	-2	0,02
#7	93	93	0	0,00
#8	117	118	1	0,01
#9	103	117	14	0,14
#10	173	150	-23	0,13
#11	93	88	-5	0,05
#14	97	112	15	0,15
MOYENNE			-1	0,07

8.4 Discussion

This study provides the first method to automatically determine the reproductive outputs of the nesting process of green turtles, from animal-attached accelerometer. Using deep learning, we firstly identify the six behaviours expressed by the individuals (*Sand-sweeping*, *Digging*, *Egg laying*, *Covering*, *Walking* and *Motionless*) with a global accuracy of 0.95 and a precise detection of the *Egg Laying* process (Recall index : 0.97). In a second step, we estimate the number of laid eggs from the predicted *Egg Laying* sequence and find the reproductive outputs with a mean relative error of 7%. This method will contribute to improve our general understanding of maternal investment of sea turtles in their critical reproductive area, which we will be able to confront with their strategies for food research at sea and their habitat use, to better define the regional conservation strategy of this endangered species.

8.4.1 Automatic identification of nesting behaviours

The V-net is a powerful algorithm that successfully identifies the six behaviours of the nesting process of the green turtles from accelerometer with a global accuracy of 0.95. Similarly, Nishizawa et al. (2013) performed the same task using a CART and obtained a global accuracy of 0.86 for the same behavioural categories, but without *Motionless*. Thus, the V-net represents a major improvement as it does not require pre-processing (no segmentation and hand-crafted feature extraction), while having a better accuracy than the CART. Moreover, this

study is the second one to use a V-net to perform behavioural identification from acceleration signal of green turtles (at sea, Jeantet et al., 2021). The fact that we used the same architecture, and the same hyper-parameters on similar but not identical data, was a nice time saver, which is also promising for future works using loggers.

The main confusion from the V-net concerns *Covering* and *Sand-sweeping*. The visualisation of the activity budget shows that this misclassification appears between the end of *Covering* and the beginning of *Sand-sweeping*. This confusion is mainly due that nesting turtles express rear flipper sweeping movements in the two stages (Lindborg et al., 2019). In fact, *Covering* ends with rear flipper sweeps consecutively to rear knead movements, while the following *Sand-sweeping* stage begins with simultaneous both rear and front flipper sweeps and is characterised by sweeps of the front flippers alone at the end. Nishizawa and al. (2013) also obtained the lowest Recall index associated with *Covering*. Confusions on behavioural identification from supervised learning algorithms were also revealed on other species for which different behaviours encompass similar mechanistic movements (Bom et al., 2014; Ladds et al., 2018; Wang, 2019). More generally, the automatic behavioural identification from accelerometer are based on the animals' posture and the movements and thus requires the precise definition of the behavioural categories based on these, rather than the function or action of the behaviours. In our case, a more precise identification and annotation of the movements involved in *Covering* and *Sand-sweeping* in the field (such as 'rear flipper sweeping', 'front flipper sweeping' and 'covering') would probably improve the precision of the V-net for those two behaviours. However, the most important information in remote monitoring of sea turtles during the breeding season, is to detect the egg laying process. Indeed, in some cases, the turtle comes ashore but turns back without laying eggs (Chambault et al., 2016; Hancock et al., 2019). This is why it is important to detect with certainty if the turtle has laid eggs or not and to understand the reasons of these U-turns. And the six behavioural categories currently chosen lead to an accurate detection of the *Egg laying* process by the V-net (Recall index =0.97).

Remote recording of nesting behaviours of sea turtles represents a valuable tool for monitoring their population from a nesting site. So far, it is still difficult to precisely detect and count the number of times an individual comes to nest on the beach. Night patrols during the entire breeding season remain essential but require significant human resources for tedious work over a long period (Broderick et al., 2002; Chevallier et al., 2020; Johnson and Ehrhart, 1996; Weber et al., 2013). As it is difficult to not miss individuals, an associated underestimation of clutch frequency has been raised (Briane et al., 2007; Broderick et al., 2002).

Studies using alternative technologies (satellite tags or ultrasonography) measured a clutch frequency almost twice that obtained from beach patrols alone (Blanco et al., 2012; Esteban et al., 2017; Tucker, 2010; Weber et al., 2013). We expect that the proposed method and the deployment of several accelerometers at the beginning of the breeding season would help researchers to precisely know the clutch frequency and intra-nesting period of a determined number of individuals. This significant support would even allow the monitoring of populations that have not been studied until now because it requires too much human resources.

8.4.2 Conservation implications

In this study, we show that maternal investment of sea turtle can be estimated from acceleration recordings. It is now possible to precisely identify the nesting behaviours of the females, to know if they have actually laid eggs or not, and even to estimate the number of eggs laid. The current memory capacity of accelerometers makes it possible to record over several months and thus to equip sea turtles with miniature logger for an entire breeding season with minimal disturbance. In this case, it would become possible to know precisely the clutch frequency, its size and variation during the breeding season for few individuals of a population. These data are valuable to feed and improve population dynamics models (Girondot et al., 2007, 2006; Mazaris et al., 2005). Modelling is a key approach to assessing the risk of extinction of a species and has been raised as priority research domain for improving sea turtle assessments (Bjorndal et al., 2010; Seminoff and Shanker, 2008). By predicting population trends, possibly linked to environmental factors, models can assist in the elaboration of protective measures and prevent population declines.

Furthermore, the estimation of the reproductive effort of nesting females on land is complementary to the use of the accelerometer on green turtles at sea. Indeed, the proposed method is part of a more general framework where a validation and automatic identification of the underwater behaviours of green turtle from accelerometer data have already been achieved (Jeantet et al., 2021, 2020). It is now possible, from accelerometers deployed over the entire breeding season, to describe the underwater behaviours expressed by green turtles, during two successive nesting processes, i.e. the intra-nesting period, and to estimate the number of laid eggs on land. All this information is essential to study the cause-effect relationships between the energy strategy undertaken at sea and the maternal investment. Indeed, inter- and intra-population variations in reproductive outputs have been observed suggesting the influence of the environmental resource availability and the fitness of the individuals (Broderick et al., 2003;

Wallace et al., 2007, 2006). Whereas the clutch frequency and size are indicative of the success or failure of the individual's energetic strategy in response to the environmental conditions, the identification of the underwater behaviours enable the identification of this strategy during the inter-nesting period. Combined with environmental data (food availability, water temperature and ocean current), it could help researchers to identify the extent to which environmental factors influence this energetic strategy and thus maternal investment. The parallel monitoring at sea and on land could be a key parameter for understanding the adaptive capacities of marine turtles in a context of climate change.

To ensure the survival of sea turtles, gaps in knowledge of their biology still need to be filled in order to better understand their adaptive abilities and population dynamics. We are working in this purpose by proposing a remote and automatic method to record reproductive outputs from low-cost miniature sensors. However, additional information, such as hatching success and interval between breeding periods, is also necessary to have a more accurate picture of the maternal investment and to assess population trends (National Research Council, 2010). Field monitoring remains a major issue for measuring population demographics and the proposed method should facilitate this data acquisition with the possibility to focus on several indicators of the population survival.

8.5 Authors contributions

DC contributed conception and design of the study. DC, LJ, FK and NP contributed to data acquisition. VV build the V-net architecture and adapted it to the 1D data. LJ and VH performed the data acceleration analysis and applied the V-net on the sea turtle dataset. LJ, VH and VV wrote the first draft of the manuscript and DC, FK and NP contributed critically to subsequent versions.

8.6 Funding

This study was co-financed by the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'interdisciplinarité, CNRS), the DEAL Guyane, DEAL Martinique (Convention 2017/DEAL/164894), the ODE Martinique (Convention 008-03-2018). Lorene Jeantet's Ph.D scholarship was supported by DEAL Guyane, CNES Guyane and the OFB Guyane.

8.7 Acknowledgement

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Guyane Française. The authors also appreciate the support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS). The authors thank the DGTM Guyane, the CNES and the OFB Guyane for their technical support and field assistance. Results obtained in this paper were computed on the vo.grand-est.fr virtual organization of the EGI Infrastructure through IPHC resources. We thank EGI, France Grilles and the IPHC Computing team for providing the technical support, computing and storage facilities. We are also grateful to the three anonymous reviewers for their helpful corrections and comments.

Chapitre 9 : Etude acoustique des tortues vertes en Martinique



©Fabien Lefebvre

L'acoustique est un champ encore très peu étudié chez les tortues marines. Si quelques travaux ont été réalisés sur les émergences lors de l'éclosion, ces études n'ont jamais dépassé ce stade du cycle de vie. Dans cet objectif, les caméras embarquées utilisées pour la validation des signaux accélérométriques étaient également couplées à un hydrophone. Grâce à une collaboration avec Isabelle Charrier, directrice de recherche à l'Institut NeuroPSI, Université Paris-Saclay, nous avons pu analyser les sons enregistrés par les hydrophones. Cette analyse montre pour la première fois que les tortues marines émettent des sons. Si la signification de ces sons doit encore être étudiée, cette découverte ouvre de nouvelles perspectives sur le comportement social des tortues marines.

L'article illustrant ce chapitre a été accepté sous révision majeure dans la revue *Endangered Species*.

First evidence of underwater vocalisations in green sea turtles, *Chelonia mydas*

Isabelle Charrier^{1,*}, Lorène Jeantet², Léo Maucourt¹, Sidney Régis³, Nicolas Lecerf³, Abdelwahab Benhalilou⁴, Damien Chevallier³

¹Université Paris-Saclay, CNRS, Institut des Neurosciences Paris-Saclay, 91405, Orsay, France

²Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, UMR 7178 CNRS/Unistra, 67087 Strasbourg, France

³BOREA Research Unit, MNHN, CNRS 7208, Sorbonne Université, IRD 207, UCN, UA, Paris, France

⁴Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, France

* Corresponding author: isabelle.charrier@cnrs.fr

Key Words: underwater sound, green sea turtle, chelonians, individual stereotypy, Martinique

ABSTRACT

Marine turtles have long been considered as silent. Thus few investigations have been performed to confirm such muteness. However, recent studies on their aerial and underwater hearing abilities have clearly presented their abilities to perceive sounds, suggesting the potential existence of acoustic communication within marine turtles. For this study, audio-video recorders on eleven free-ranging juvenile green sea turtles *Chelonia mydas* were deployed at Grande Anse d'Arlet in Martinique. The recordings revealed that green sea turtles produced ten different sound types that were classified into four main categories: Pulses, Low-Amplitude Calls (LAC), Frequency-Modulated Sounds (FMS) and Squeaks. The described sounds were found in most recorded individuals and their frequency characteristics range within the underwater hearing range of green sea turtles, suggesting that they could be used for intra-specific communication. While recordings in the study area without the presence of green sea turtles contained sounds with similar general structure (Pulses, LAC), their acoustic characteristics were significantly different to those previously recorded on green sea turtles. Finally, the two types of Squeaks identified were found to be individual-specific suggesting they could be used for intra-species communication. Further research on sea turtles is needed

as social interactions would be more developed, especially during the developmental area and breeding season. Thus, the vocal repertoire of green sea turtles is likely to be more diverse than those currently described.

9.1 Introduction

The green sea turtle (*Chelonia mydas*) is threatened by a wide range of anthropogenic pressures and is now classified as endangered on the IUCN Red List (<https://www.iucnredlist.org>). As most marine turtles, green sea turtle population are impacted by harvest, accidental bycatch in fishing nets, and habitats loss (Seminoff, 2004; Wallace et al., 2013a). The green sea turtle has a circumpolar distribution and occurs in tropical and subtropical waters. This species uses several types of habitat through its life cycle and performs long migratory routes between feeding and nesting grounds (Baudouin et al., 2015; Chambault et al., 2015). After spending the first years offshore in pelagic waters, juveniles come to coastal waters where they feed on seagrasses and algae (Siegwalt et al. 2020). Adult turtles only come to shore to nest (Chambault et al., 2016b). The social behavior of juvenile and adult green sea turtles is not very well known as is their communication system. A better general understanding of this endangered species seems critical to better understand its biology, but it will also help in assessing the threats they are exposed to in their natural environment.

Freshwater and marine turtles belong to the order of Chelonia which has long been considered as the ‘silent group’ (Campbell and Evans, 1972) leading to a paucity of studies on the role of sound production in their ecology and behaviour. The assumption of muteness was derived from the complementary thought that turtles were deaf. Pope (1955) note that “The deafness of turtles, therefore, suggests a corresponding muteness”. Such views were likely accounted for by the absence of external ears in Chelonians, the difficulty in observing behavioural responses to sounds, and the relative rarity of vocalizations perceptible to human hearing (Gans and Maderson, 1973; Wever, 1978). However, in the last two decades, studies have revealed the ability of several terrestrial and freshwater turtles to emit sounds in air, as well as underwater sounds for freshwater turtles, with up to 17 categories of sounds for *Chelonida oblonga* (Giles et al., 2009). These examples showed the importance of acoustic signals in their social behaviour and reproduction (Galeotti et al., 2005; Giles et al., 2009). These results challenge conventional ideas about sound production in Chelonians, and very few studies have examined sound production in marine turtles.

Production of sounds in air has been noticed in nesting marine turtle females such as the leatherback sea turtle (Carr, 1995; Lutcavage and Lutz, 1997) and was even precisely characterized (Cook and Forrest, 2005; Mrosovsky, 1972). The grunt-like sound produced by the leatherback on the other hand appears to be more related to their respiration than to an acoustic communication signalling. Airborne sound production has been also shown in embryos and hatchlings of different marine species such as Hawksbill sea turtles (Monteiro et al., 2019), in Kemp's ridley (Ferrara et al., 2019), green sea turtles (Ferrara et al., 2014a), Olive Ridley turtles (McKenna et al., 2019) and leatherback turtles (Ferrara et al., 2014b). This may suggest an acoustic communication among the embryos to synchronise hatchling and nest emergence (McKenna et al., 2019), as it has been observed in freshwater turtles, *Podocnemis expansa* (Ferrara et al., 2012), crocodiles and birds (Britton, 2001; Colombelli-Négrel et al., 2012; Vergne et al., 2007). Concerning *Podocnemis expansa*, Ferrara and colleagues (Ferrara et al., 2013) also recorded eleven different types of sound, produced in air and under water, from adult females approaching and responding to hatchling sounds. While we cannot draw direct conclusion on the ability of green sea turtles to produce sounds under water, these findings support the idea that this species would be equally capable of emitting sounds under water to potentially communicate with conspecifics.

Moreover, experimental studies have demonstrated that marine turtles (green sea turtle, leatherback, hawksbill, loggerhead and kemp's ridley) can detect sounds both in air and under water (Bartol et al., 1999; Bartol and Ketten, 2006; Martin et al., 2012a; Piniak, 2012; Piniak et al., 2016). It is now becoming evident that hearing may have a more important role in their perception of the environment than previously assumed, and this also suggests the potential existence of acoustic communication amongst marine turtles.

Underwater sound production by marine turtles has been evidenced in hatchlings of marine turtles (Ferrara et al., 2019, 2014b, 2014a; McKenna et al., 2019; Monteiro et al., 2019), but it has not been investigated in juvenile or adult marine turtles, so we aimed to fill this gap. This study examines underwater sound production in green sea turtles in their developmental area in Martinique. This population is characterized by resident juvenile green sea turtles that spend several years in developmental neritic habitats in the south-western coast of Martinique (Bonola et al., 2019; Musick and Limpus, 1997; Siegwalt et al., 2020). The green sea turtle has been long considered as solitary, however social interactions between conspecifics have been observed in Martinique (Roost et al., In prep.), suggesting that green sea turtles could be more socially interactive and thus communicative with its congeners than we expected.

Our first aim was to describe the different sounds produced by juvenile green sea turtles using audio-video recorders attached on free-ranging individuals. The development of novel and advanced technological instruments in the last few years, such as multi-sensor tags, has brought new opportunities and insights in the study of animal behaviour (Greif and Yovel, 2019; Treasure et al., 2017) and marine turtles in particular (Jeantet et al. 2018, 2020, Siegwalt et al. 2020). In a second step, control acoustic recordings were performed (i.e., without the presence of green sea turtles) in seagrass meadows commonly used by juvenile green sea turtles for feeding, to detect whether other animal species could be alternative sources of the sounds recorded from turtles. As a last step, we assessed the possible occurrence of individual acoustic signatures in the different sound types of their repertoire, and thus their potential use for intra-specific communication.

9.2 Materials and methods

9.2.1 Study site and animals

This study was carried out from May 2018 to October 2018 in Grande Anse d'Arlet (14°50' N, 61°09' W), Martinique island (French West Indies, France). A total of twelve juvenile green sea turtles (six in May 2018 and six in October 2018) were manually captured along the coast by three freedivers. The relatively shallow depths of the foraging areas (between 2m and 15m) allowed the divers to silently approach the animal in a static position at the bottom (i.e. resting or feeding). Only one diver caught the turtle by the nuchal shell and pygales plate, then a second diver came to hold the fore flippers and helped to lift back the turtle to the surface. The third freediver ensured the team's security. The entire procedure is precisely described in (Nivière et al., 2018). Customized Animal Tracking Solutions, Germany (CATS) cam devices were attached to the carapace on free-ranging juvenile green sea turtles using four suction cups, for periods ranging from several hours to several days. Air was manually released from the cups, which were held in place by the use of a galvanic timed-release system. A CATS cam device is comprised of a video-recorder (1920 × 1080 pixels at 30 frames s⁻¹) combined with a tri-axial accelerometer, a tri-axial gyroscope, magnetometer, time-depth recorder, hydrophone (HTI 96 min, Frequency response: 2 Hz- 30 kHz, Sensitivity: -201 dB re 1V/μPa), thermometer, and GPS. Out of the twelve equipped turtles, technical issues appeared with one individual for which audio/video recordings failed.

This research was conducted with permits 201710-0005 (Prefecture de la Martinique). This study meets French legal requirements in which the work was carried out and follows all

institutional guidelines. The protocol was approved by the Conseil National de la Protection de la Nature and the French Ministry for Ecology, Sustainable Development and Energy, which acts as an ethics committee in Martinique. The fieldwork was carried out in strict accordance with the recommendations of the Police Prefecture of Martinique in order to minimize the disturbance of animals.

9.2.2 Acoustic recordings and analyses

9.2.2.1 Acoustic analysis on turtles' recording

For acoustic settings of the CATS devices, we recorded in mono at a frequency sampling rate of 24 kHz (16 bit). From these recordings, we analyzed 63:03 hours of audio-recordings and labelled 2167 sounds that could have been produced by the tagged turtles. The best quality sounds (no noise, no overlap with other sounds) were selected for the analysis, and thus 950 sounds were analyzed in both frequency and temporal domains. The labelling of sound files and the acoustic analysis were performed using Avisoft SASlab Pro (Avisoft Bioacoustics, Germany). To improve visualisation of the sounds on spectrograms (Hamming, FFT size 1024 pts), all sound files were down-sampled at 22 kHz as there was no energy at frequencies above 10 kHz. An additional high-pass filter at 160 Hz was used to remove any flow noise created by the CATS cam.

For each individual, and for each sound type, we selected up to 15 replicates (and a minimum of 5 replicates) to measure their characteristics in both time and frequency domains.

For pulse-type sounds, we measured the duration (in ms, measured from the beginning of the first pulse to the end of the last pulse) of the waveform (cursor precision: 0.04 ms). For sounds composed of several pulses, the pulse rate was calculated (in Hz) using the Pulse Train Analysis function on Avisoft-SAS Lab Pro. We also measured the period (T, in s) of pulses by measuring the peak-to-peak time interval between two consecutive pulses from the oscillogram (cursor precision: 0.04 ms), applying the formula $F=1/T$ (in Hz) to obtain the frequency of each pulse.

For non-pulse sounds, we measured the duration from the oscillogram (cursor precision: 0.1 ms along with spectral features from the averaged energy spectrum: the frequency of the highest energy (Fmax, in Hz), the energy quartiles (Q25, Q50 and Q75, in Hz), the percentage of energy below a threshold frequency value (Eb in %, < 1500 Hz for Croaks, < 250 Hz for Rumbles and <4000 Hz for Squeaks; these frequency values were determined after inspection of the spectrograms) and the frequency bandwidth in which the energy is within 6dB of the first peak (Bdw, in Hz).

For Frequency-Modulated Sound (FMS), unfiltered sound files were used (as frequencies could occur below 160 Hz), the minimum and maximum frequency values (Min Fo, Max Fo in Hz) of the fundamental frequency from the spectrogram (Hamming, FFT size 1024 pts, 93.75% overlap; cursor precision = 20 Hz) to calculate the frequency excursion of the fundamental frequency (Exc. Freq, in Hz).

We estimated the received level of a limited number of call types in our recordings, and we used the root mean square (RMS, in V) function in Avisoft SASLab Pro on sounds that have been previously measured. The received level (in dB re 1 μ Pa RMS) was calculated by selecting one exemplar of each call type per tagged individual (maximum of 10 individuals, and thus up to 10 calls per call type).

9.2.2.2 Acoustic analysis of control recording

In November 2019, five acoustic control recording sessions were performed using a C54XRS Cetacean Research Technology hydrophone (Frequency response: 6Hz to 203 kHz, sensitivity: -165 dB re 1V/ μ Pa) connected to a digital recorder (ZOOM H4n). We were not able to use CATS cam for these control sessions due to technical issues. The recordings were thus performed from a boat anchored in areas where the equipped green sea turtles had been caught previously. No green sea turtles have been observed during the different recording sessions. A total of ten hours and forty minutes of audio recordings (about two hours per session) were collected on four different days, and at two different day times (three mornings and two afternoons). Sounds that showed similarities in their temporal pattern and/or frequency characteristics to those previously described from CATS cam deployed on green sea turtles were labelled. The same acoustic features were thus measured and their values were compared to those obtained for different turtles using Wilcoxon tests.

9.2.2.3 Individual acoustic stereotypy

To better understand the potential role or biological function of the recorded sounds, we sought to identify if the different sound types presented some individual-specific characteristics. Kruskal-Wallis tests were performed for all sound types, on each variable to assess differences among individuals. We also tested a Random Forest (RF) algorithm to automatically classify the produced sounds according to the individual acoustic characteristics, completing the analysis. This method is now commonly used to classify sounds into classes (individuals, call

categories) (Epp et al., 2021; Indeck et al., 2021; Martin et al., 2021; Thiebault et al., 2019). This was done only on Squeaks for which a sufficient number of acoustic variables and individuals to run the algorithm was available. We used the random Forest package in R (Liaw and Wiener, 2002) and calculated the overall error rate (out-of-bag error, OOB). The OOB corresponds to the average error for each observation using only the predictions of trees trained without the tested observation. From the OOB one can extract the global accuracy of prediction (1-OOB). We also reported the importance of variables in the individual identification ranked in decreasing order using the Gini index. Gini indices relate the contribution of each variable to the classification; the variables with the highest Gini values are the ones contributing the most to the classification. Based on RF confusion matrix, we calculated the proportion of correct prediction for each individual, giving us an indicator of 'precision' (Thiebault et al., 2019). Thus it can be compared to a prediction by chance, calculated as the number of calls for a given individual divided by the total number of calls included in the analysis. We included the seven acoustic variables (Duration, Fmax, Q25, Q50, Q75, Eb, Bdw) that were measured for both Squeak types and for individuals having 15 replicates (n=7 individuals for short Squeaks and n= 8 for long Squeaks). We performed two RF classifications; separately on short and long Squeaks, the number of variables randomly selected at each split was set at two (as we had only seven variables) and the number of tree grown set at 1000.

All statistical tests were performed in R Studio version 1.2.5042 (RStudio Team, 2020).

9.3 Results

9.3.1 Vocal repertoire

The underwater vocal production of eleven juvenile green sea turtles was investigated. All sounds were produced without the production of air bubbles, thus no air was exhaled. Sounds were separated into four main categories (**Figure 9-1, Table 9-1**): Pulses, Low-Amplitude Calls (LAC), Frequency-Modulated Sounds (FMS) and Squeaks. Within each main category, two to five sound types were defined.

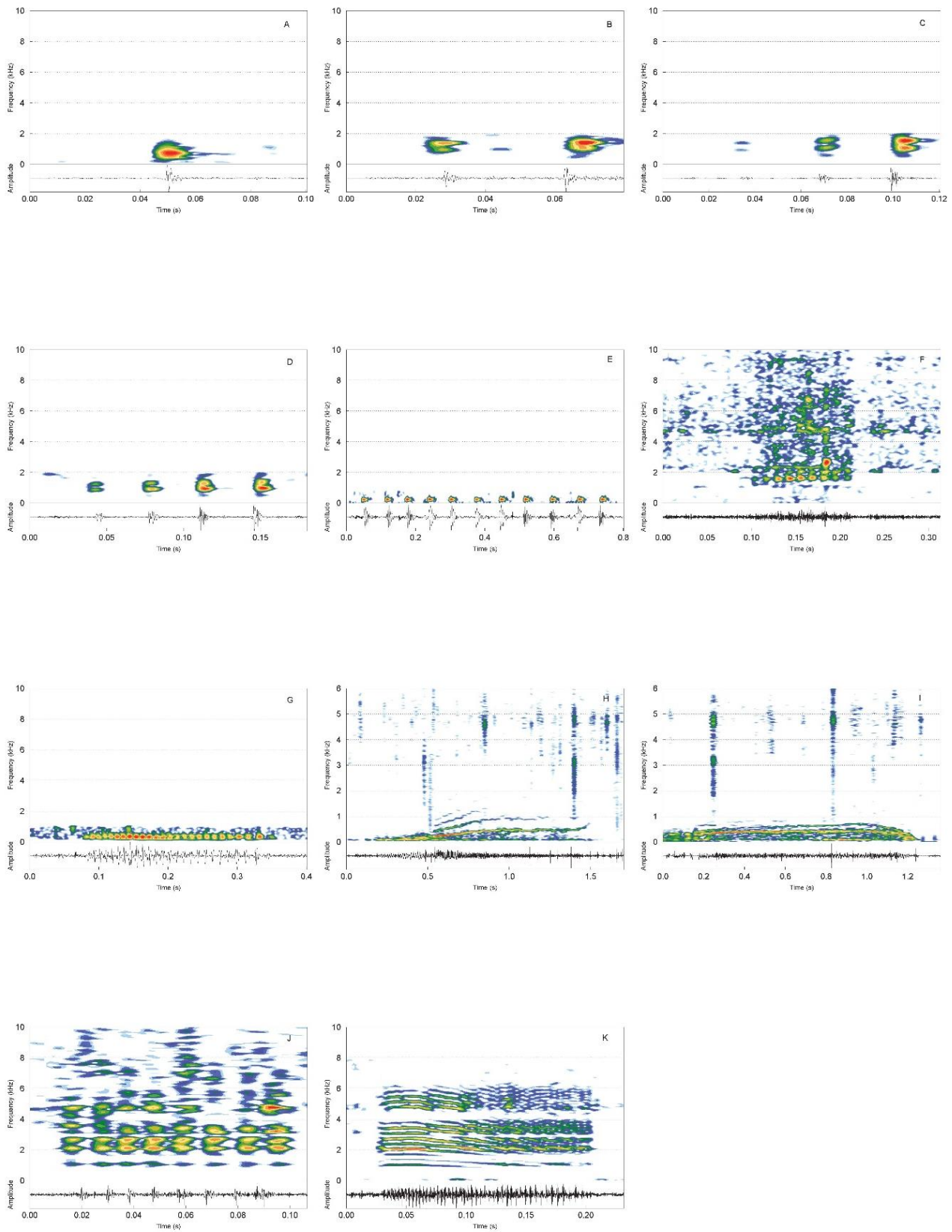


Figure 9-1 : Spectrograms of the different sounds detected on juvenile green turtles' recordings. Pulses included 5 types such as mono (A), doublet (B), triplet (C), multipulse (D) and Toc (E); Low-Amplitude Calls (LAC) included Croak (F) and Rumble (G); Frequency-Modulated Sound (FMS) showed highly variable FM pattern (H, I); and Squeaks included short- (J) and long-squeak (K). Spectrograms (Hamming, FFT size: 256 pts and 1024 pts for H and I, 90% overlap) were made using Seewave (Sueur et al., 2008). For a better visualization, all pulse type sounds and the rumble have been low-pass filtered at 2 kHz to remove other biotic sounds.

Table 9-1 : Acoustic variables (average \pm SD) in both temporal and frequency domains measured on the 10 call types described for juvenile green sea turtles from CATS cam recordings. Kruskal-Wallis tests were performed on each variable to assess differences among individuals (*: $p < 0.05$, $P > 0.05$: NS). NA: not applicable, NM: not measurable

Pulses	Duration (ms)	Nb pulses	Pulse Rate (Hz)	Frequency (Hz)			
Mono (n=144, 10 ind)	3.8 \pm 1.8 *	1	NA	1042 \pm 101 *			
Doublet (n=128, 10 ind)	43 \pm 7.7 *	2	26 \pm 5 *	1053 \pm 73 *			
Triplet (n=130, 10 ind)	79.2 \pm 9.6 *	3	27 \pm 3 *	1057 \pm 74 *			
Multipulse (n=33, 5 ind)	145.6 \pm 40.6 NS	5 \pm 1 NS	28 \pm 4 NS	1040 \pm 67 NS			
Toc (n=126, 10 ind)	NM	7 \pm 4 NS	11 \pm 2 NS	NM			
LAC	Duration (ms)	Fmax (Hz)	Q25 (Hz)	Q50 (Hz)	Q75 (Hz)	Eb1500/250 (%)	Bdw (Hz)
Croak (n= 39 , 5 ind)	94 \pm 28 NS	1629 \pm 263 *	1305 \pm 124 *	1606 \pm 128 *	1878 \pm 97 NS	39 \pm 11 NS	717 \pm 334 *
Rumble (n= 47, 9 ind)	249.1 \pm 117.6 NS	322 \pm 96 NS	272 \pm 40 NS	346 \pm 53 NS	431 \pm 54 NS	22 \pm 12 NS	205 \pm 98 NS
FMS	Duration (ms)	Min Fo (Hz)	Max Fo (Hz)	Exc. Freq (Hz)			
FMS (n=41, 5 ind)	1060.7 \pm 526.1 *	240 \pm 146 NS	506 \pm 313 NS	266 \pm 242 NS			
Squeaks	Duration (ms)	Fmax (Hz)	Q25 (Hz)	Q50 (Hz)	Q75 (Hz)	Eb4000 (%)	Bdw (Hz)
Short squeak (n= 121, 10 ind)	56.5 \pm 18.4 *	3338 \pm 1295 *	2772 \pm 752 *	3891 \pm 647 *	4955 \pm 414 *	50 \pm 15 *	2814 \pm 1289 *
Long squeak (n= 129, 10 ind)	143.2 \pm 69.1 *	3816 \pm 1288 *	2778 \pm 556 *	3999 \pm 626 *	5014 \pm 458 *	49 \pm 13 *	2758 \pm 1427 *

For Pulses, five types of pulsatile sounds were identified that differed in the number of pulses produced and in their general pulse rate (**Figure 9-1A-F**). Pulses were noticeably short sounds (less than 3.8ms) composed of one (mono), two (doublet) or three (triplet) pulses. These three categories of pulses had a main frequency of 1042, 1053 and 1057 Hz respectively (see **Table 9-1, Figure 9-1 A-C**), and an average pulse rate of 26 Hz and 27 Hz for doublets and triplets respectively with pulses produced in series also being found. Multipulses (**Figure 9-1D**) were composed of five pulses on average (range: 4 to 8 pulses), and showed an average pulse rate of 28 Hz and an average frequency of 1040 Hz similar to those measured for doublets and triplets (**Table 9-1**). In contrast, Tocs (**Figure 9-1E**) were usually composed of a great number of pulses than multipulses, seven on average (range: 4 to 20 pulses), and they also showed a much lower pulse rate ($11 \text{ Hz} \pm 2$, **Table 9-1**). The average frequency could not be measured due to their low amplitude level, but tocs were usually at frequencies below 400 Hz (**Figure 9-1**).

Low-Amplitude Calls (LAC) were complex sounds, i.e., composed of a fundamental frequency and its harmonic series, always recorded at a very weak amplitude. Two types of LAC were described: Croaks and Rumbles (**Figure 9-1F-G**). Croaks were high-frequency calls ($F_{\text{max}}: 1625 \pm 260 \text{ Hz}$) with a very short duration ($9.4 \pm 2.7 \text{ ms}$) and showed a large frequency bandwidth ($725 \pm 330 \text{ Hz}$). In contrast, Rumbles were low-frequency ($F_{\text{max}}: 323 \pm 94 \text{ Hz}$) and narrowband sounds (bandwidth: $207 \pm 100 \text{ Hz}$) with a longer duration ($25 \pm 11.8 \text{ ms}$) compared to Croaks.

Frequency-Modulated Sounds (**Figure 1H-I**) were also composed of a fundamental frequency (min $f_0: 250 \pm 165 \text{ Hz}$) and its harmonic series. They were the longest in duration ($1070 \pm 523 \text{ ms}$) and showed a frequency modulation pattern (ascending, descending or both), very variable among and within individuals. We also observed an intra-individual variability of the frequency excursion (i.e., difference between the highest and the lowest produced frequency), which ranged between 31 and 1047 Hz.

Finally, Squeaks were wideband (bandwidth $> 2700 \text{ Hz}$) and high-frequency sounds ($F_{\text{max}} > 3 \text{ kHz}$) with a harmonic structure. Two types of Squeaks that differed by their total duration were described: short Squeak ($56 \pm 19 \text{ ms}$, **Figure 9-1J**) and long Squeak ($143 \pm 69 \text{ ms}$, **Figure 9-1K**).

The received levels estimated on a sub-sample of calls and measured for the 10 call types ranged from 102 to 124dB re $1\mu\text{Pa RMS}$ (**Table 9-2**). The lowest received levels were found for tocs (pulses) and LAC such as croaks and rumbles with averaged received levels below 107 dB re $1\mu\text{Pa RMS}$.

Table 9-2 : Estimated received levels of the 10 call types, their frequency characteristics (frequency for pulses and Fmax for others), and the hearing threshold measured in juvenile green sea turtles. We measured the received level on the acoustic tag for the 10 call types. The received level estimation was assessed by using one exemplar per tagged animal for each call type. The frequency characteristics (from **Table 9-1**) of pulses and Fmax of non-pulse sounds are reported here, as well as the hearing thresholds extracted from audiograms measured on juvenile green sea turtles by (Piniak et al., 2016) and by (Bartol and Ketten, 2006).

Call type	Received level (dB re 1µPa RMS)	N calls	N individual	Frequency or Fmax (Hz)	SPL threshold ¹ (dB re 1µPa RMS)	SPL threshold ² (dB re 1µPa RMS)
Mono	121 ± 3	10	10	1042	140	nt
Doublet	112 ± 5	10	10	1053	140	nt
Triplet	111 ± 3	10	10	1057	140	nt
Multipulse	109 ± 5	10	10	1040	140	nt
Toc	102 ± 6	10	10	<400	95	105/110
Croak	103 ± 4	9	9	1629	145	Nt
Rumble	107 ± 8	9	9	322	90	110-115
FMS	124 ± 7	5	5	240-506	95-110	107-112
Short Squeak	121 ± 4	9	9	3338	nt	Nt
Long Squeak	119 ± 3	9	9	3816	nt	nt

9.3.2 Comparison to control recordings

In a second step, a comparison of these ten described sound types (shown in **Table 9-1**) was made with the sounds collected during control recordings (shown in **Table 9-3**). We detected sound types similar to Pulses and LAC. For Pulses, following five described pulse types were identified: mono, doublet, triplet, multipulse and Toc; and for LAC, we found sounds similar to Croaks and Rumbles. The comparative analysis of their temporal and

frequency parameters revealed significant differences between those recorded during the control sessions (**Table 9-3**) and those obtained from the turtle-linked hydrophone (**Table 9-1**), except for the mono Pulses.

Table 9-3 : Acoustic characteristics of sounds detected during control recordings showing similarities with sounds described on embedded recordings. Average values were shown (\pm SD), as well as their range for both temporal and frequency variables. Wilcoxon tests allowed comparisons of acoustic features of sounds recorded during control sessions to those obtained from turtles (embedded recordings). * indicates a significant difference (p value < 0.05), NS indicates an absence of significance, NC indicates a lack of comparison

Pulses	Nb pulses	Pulse Rate (Hz)	Frequency (Hz)
Mono (n=16)	1	--	901 \pm 328 (457-1281) NS
Doublet (n=10)	2	19 \pm 7 (9-34) *	789 \pm 357 (470-1293) NS
Triplet (n=19)	3	27 \pm 4 (14-33) NS	713 \pm 266 (293-1218) *
Multipulse (n=36)	5 \pm 1 (4-7) NS	25 \pm 5 (14-34) *	650 \pm 165 (350-1200) *
Toc (n=19)	9 \pm 4 (4-19) *	12 \pm 3 (8-22) *	256 \pm 54 (201-464) NC
LAC	Dur (ms)	Fmax (Hz)	
Croak (n=19)	55.7 \pm 16.8 (29.8-96) *	463 \pm 60 (361-570) *	
Rumble (n=1)	1453	478	

9.3.3 Individual vocal stereotype

Finally, to evaluate the potential for intra-specific communication, we investigated the level of individuality in the different sound types. We found that the five described types of Pulses show acoustic variables significantly different among individuals except for Toc and multipulses (**Table 9-1**, Kruskal Wallis tests). For LAC, Rumbles did not exhibit any individuality in their different variables whereas Croaks showed most of their spectral features significantly different among individuals. Unsurprisingly, FMS were not found individual

specific due to their high variability within individual recordings. In contrast, for both long and short Squeaks, all acoustic variables were found significantly different among individuals.

Since most individuals emitted the latter two, we tested a Random Forest (RF) algorithm to automatically classify the long and short Squeaks according to the individual acoustic characteristics. For the short Squeaks, the RF classified the sounds of seven individuals with a global accuracy of prediction of 76.2% (the overall error rate ,OOB, was 23.8%). Based on the matrix of confusion, the indicator precision shows that 60% to 93% of the calls were classified to the correct individual, and these rates were always greater than those expected by chance (14.3% - Supp. **Table 9-2**). The acoustic variables showing the highest importance for classification were spectral features such as Q25, Q75 and fmax (Gini index: 18, 14 and 12 respectively).

For long Squeaks, the RF classified the sounds of seven individuals with a global accuracy of prediction of 68.5% (the OOB was 32.5%). Based on the matrix of confusion, the individual correct classification rates ranged from 40 to 87%, and these rates were always greater than those expected by chance (12.5%, Supp. **Table 9-3**). The acoustic variables showing the highest importance for classification were mostly spectral features such as Q25, Q50 and also one temporal variable, duration (Gini index: 19, 19 and 17 respectively).

9.4 Discussion

9.4.1 Underwater acoustic repertoire

This study is the first to report a wide range of underwater sounds produced by juvenile green sea turtles. We could not associate any specific behavior or activity with these vocal productions, and no sound production was observed in presence of another turtle. However, we observed that Tocs (one type of Pulse sound) were mainly detected when juvenile green sea turtles were resting on the sea floor and Squeaks when animals were swimming back to the surface. Squeaks were not synchronized with flippers' stroke so it can be considered that they were not a by-product of their swimming movements as one could have thought. As often produced when going back to surface, squeaks might be associated with sea turtles preparing to breath when reaching the surface.

The different sounds described in this study show some similarities with the underwater vocal repertoire of the long-necked freshwater turtles, *Chelodina oblonga* (Giles et al., 2009). Indeed, this freshwater turtle produces pulses (clacks, double-clicks and staccato similar to mono, doublet, multipulses or toc respectively), but also sounds showing a clear harmonic

structure, with or without frequency-modulation (FM) pattern (FMS similar to wail or high call; Squeaks similar in their general structure to squawks or richly harmonic long chirps). If similarities occurred in the general acoustic structure of their vocal production (pulses, harmonic structure sound, FM pattern...), their durations and dominant frequencies are not similar likely due to their strong body size differences.

Regarding the underwater sound production evidenced in hatchling of Kemp's ridley (Ferrara et al., 2019), some of their sounds show also similarities with sounds showing harmonic and non-harmonic structure (types I, II, III, IV, VI), some of them including a FM pattern (II, III, VI), and pulses (V). In these three studied species, the sound productions ranged from pulses to much more complex sounds with harmonics and frequency modulation. These acoustic similarities gave us additional confidence that the recorded and described sounds could be indeed produced by the juvenile green sea turtles. Our control recordings demonstrated that if some recorded sounds showed similar general structure, the frequency and/or temporal characteristics differed and thus were likely produced by other marine species such as crustaceans or fishes occurring in the green sea turtle habitat. The only uncertainty remained on mono-pulses that shared similar acoustic characteristics.

The frequency bandwidth of the described sounds matched the hearing frequency range of green sea turtles measured in different electrophysiological studies (Bartol and Ketten, 2006; Piniak, 2012; Piniak et al., 2016). The underwater hearing sensitivity of juvenile green sea turtle was assessed by recording auditory evoked potentials and they can detect tonal sounds between 50 and 1600 Hz under water, with the highest sensitivity for frequencies ranging between 200 and 400 Hz (with a threshold at 95 dB re 1 μ Pa RMS) (Piniak et al., 2016). Based on these hearing abilities and the frequency bandwidth of sounds, we can conclude that most of the described sounds in this study can be heard by the green sea turtles and thus could be used for intra-specific communication. Only three sounds with frequency bandwidth outside the green sea turtle's hearing ability were found: Croak, as well as both short and long Squeaks. They contained frequencies both below and above 2 000 Hz suggesting that green sea turtle may only partially hear them. If we take into account the averaged received levels for the 10 described sound types, ranging from 102 to 124 dB re 1 μ Pa RMS, it results that only 3 sound types are produced at a level that could be detected by the juvenile green turtles: tocs, rumbles and FMS. Most pulses with the exception of tocs are produced at a frequency around 1040 Hz and at an average level between 109 and 121 dB re 1 μ Pa RMS, so they are outside the hearing threshold described by Piniak et al. 2016. However, audiograms performed on juvenile green sea turtles in a previous study (Bartol and Ketten, 2006) reported different thresholds. Similarly, Kemp's

ridley hatchling produced underwater sounds and most of them show peak frequencies between 560 and 750 Hz (Ferrara et al., 2019) and their best hearing sensitivity is between 100 and 200 Hz (Bartol and Ketten, 2006). This highlights that further investigations are needed on the hearing sense of the marine turtles to conclude on their abilities to hear the different sounds they produce.

As we do not know the biological function of these sound productions, even if partially heard, they could still be used for intra- or inter-specific communication. Our investigations on individuality revealed that Squeaks were individual-specific and thus could be used for individual recognition. In contrast, some sounds described in this study are within the best hearing sensitivity of juvenile green sea turtles such as Rumbles, Tocs and FMS (Fmax ranging from 100 to 400 Hz), and these call types did not show any individuality. These sounds might be good candidates for intra-specific communication, but they would not likely be involved in individual recognition processes. Further investigations are thus needed to better understand the behavioral and social context of these acoustic productions, and how they are developed throughout the long life cycle of green sea turtles (from juvenile to adult stages).

All sounds were produced without the presence of air bubble in water, as can be seen in the video. This indicates that sounds are produced with the mouth closed, and air stays within the vocal system of the turtles, as described for the long-necked freshwater turtle (Giles et al., 2009). The aerial and underwater vocal production mechanisms are still unknown in turtles, but they likely involve the larynx, the vocal chords, and two ventral cricoid diverticula that may act as cavity resonators (Colafrancesco and Gridi-Papp, 2016; Sacchi et al., 2004). Further investigations are needed to better understand the anatomical structures involved in the vocal production in turtles as well as the air flow during underwater vocal production in aquatic turtles.

9.4.2 Human-made noise impacts on marine turtles

This first study opens research avenues for green sea turtles and marine turtles in general, as the ability to produce a wide range of sounds under water that could be involved in acoustic communication was shown. Further knowledge is crucial to assess the impact of anthropogenic noise on both behavior and communication network. Anthropogenic noise is dramatically increasing in all oceans (Hildebrand, 2009), and is particularly impacting species inhabiting coastal waters where human activities can be very important. Green sea turtles use coastal waters for foraging, breeding, and nesting, and these areas of interest are noisy and become noisier. Most human-made activities (drilling, military sonar, airgun, vessel traffic...)

generated low-frequency noise that overlaps the most sensitive hearing range of green sea turtles, as well as other marine turtles such as loggerhead turtles (Lavender et al., 2014; Martin et al., 2012b) and also the range of their acoustic production (this paper).

Recent studies have shown that green and leatherback turtles may use the soundscape of their foraging habitats to select high-quality coastal habitats by eavesdropping low-frequency acoustic production from fishes and invertebrates (Papale et al., 2020). However, such assessment is only possible on areas with low anthropogenic acoustic pollution, as such human-made noise will fully overlap these biological acoustic productions. It has already been shown that green and loggerhead turtles reacted to airgun sound exposure (McCauley et al., 2000) by showing an avoidance response (increased swimming speed) and stress-induced behavior (i.e., erratic behavior and agitated state). Tyson and colleagues deployed multi-sensor tag (ROTAG) on one juvenile green sea turtle to identify their activities in relation to noise source and showed that the animal responded to it by remaining still near the sea floor during passings of vessel (Tyson et al., 2017). Noise can also impact them physiologically, from permanent or temporary hearing loss to death (Viada et al., 2008)). A recent review clearly stated that the impact of noise on marine turtles has been neglected (Nelms et al., 2016), and further research as well as inclusion of these species in mitigation policies are urgently requested. Given the threatened status of most marine turtle species, it is particularly critical to improve our current knowledge on marine turtles to further develop conservation and mitigation guidelines.

9.5 Conclusions

The analysis showed that juvenile green sea turtles were able to produce a diversity of sounds, showing more and less complex acoustic structure (from pulses to complex sounds). The underwater sound production described in both marine and fresh-water turtles clearly suggests that acoustic communication in aquatic turtles might be more widespread than thought, and thus further investigations are needed to assess their roles in crucial biological functions. The future investigations in adult green sea turtles during the breeding season, developmental period and during their long migratory routes are of major interest. Studies on other marine turtle species showing synchronized behaviors such as *arribadas* may also reveal the implication of acoustic signals in such mass events. In addition, the study of acoustic communication could contribute to reducing bycatch by identifying distress and/or alert sounds of marine turtles and implementing them in acoustic repulsive (pingers) installed on nets. In the

light of a potential acoustic communication in these marine species, a greater attention on the impact of human-made noise is crucial for their protection.

Acknowledgements. This study was funded by DEAL Martinique (Convention BC1508228730), the ODE Martinique (Convention 014-03-2015 and 180126). Lorène Jeantet’s PhD scholarship was supported by DEAL Guyane and CNES Guyane.

SUPPLEMENTARY

Suppl. Table 9-1 – Number of detected and labelled sound for each call type and for each tagged individual. *For each given tagged turtle, we indicated the recording duration.*

IND	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9	#10	#11
Mono	15	32	24	19	26	12	0	37	42	42	37
Doublet	15	31	17	15	24	13	0	52	35	55	25
Triplet	15	48	20	15	137	36	0	61	63	141	45
Multipulse	2	12	2	6	1	1	0	6	15	7	7
Toc	15	47	37	18	34	2	2	12	31	64	18
Croak	13	6	1	13	7	5	0	2	12	1	14
Rumble	6	3	3	9	2	9	3	3	9	6	3
FMS	6	1	8	4	24	0	0	3	6	0	4
Short Squeak	15	4	14	18	7	4	28	20	24	26	32
Long Squeak	23	28	48	19	42	15	7	15	163	33	27
Recording time (hh:mm)	06:06	05:28	05:58	06:12	06:58	05:15	04:28	04:46	07:22	07:57	04:58

Supp. Table 9-2 - Classification matrix obtained with Random Forrest classification algorithm for Short Squeaks recorded from seven individual green sea turtles (15 calls/ind) and Gini index for each acoustic variable. All correct classification rates were above chance

IND	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	Correct class. rate	Chance rate
#1	10	2	2	0	0	0	1	67%	14.3%
#2	0	14	1	0	0	0	0	93%	14.3%
#3	5	1	9	0	0	0	0	60%	14.3%
#4	0	0	0	13	1	1	0	87%	14.3%
#5	0	0	0	1	12	2	0	80%	14.3%
#6	0	0	0	0	5	10	0	67%	14.3%
#7	0	2	0	1	0	0	12	80%	14.3%
Variables	Q25	Q75	Fmax	bdw	E	Q50	dur		
Gini Index	18.14	14.00	12.21	11.77	11.49	10.80	10.71		

Supp. Table 9-3 - Classification matrix obtained with Random Forrest classification algorithm for long Squeaks recorded from eight individual green sea turtles (15 calls/ind) and Gini index for each acoustic variable. All correct classification rates were above chance.

IND	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	Correct	
									class.	Chance rate
#1	12	0	2	0	0	0	0	1	80%	12.5%
#2	0	8	0	1	0	1	0	5	53%	12.5%
#3	1	0	12	0	0	1	1	0	80%	12.5%
#4	0	2	0	13	0	0	0	0	87%	12.5%
#5	0	0	0	1	11	0	3	0	73%	12.5%
#6	0	1	1	2	0	11	0	0	73%	12.5%
#7	0	1	3	0	3	0	8	0	53%	12.5%
#8	2	5	0	1	0	0	1	6	40%	12.5%
Variables	Q25	Q50	dur	Q75	Eb	Fmax	bdw			
Gini index	18.90	18.37	17.43	16.64	16.59317	12.84512	10.77			

Chapitre 10 : Développement de logiciels pour la démocratisation du bio- logging



©Fabien Lefebvre

De nombreuses difficultés peuvent entraver l'utilisation des bio-loggers dans l'étude des comportements d'espèces animales difficiles à observer. La gestion de fichiers très lourds ainsi que leur traitement en font partie. Les données, généralement trop lourdes, ne peuvent être prises en charge par les logiciels de traitement basiques (Excel, Rstudio, par exemple) et nécessitent des compétences en programmation supplémentaires. Ainsi un des objectifs de cette thèse était de faciliter l'utilisation des bio-loggers à l'ensemble de la communauté scientifique, pour étudier en particulier les comportements des tortues marines, et mettre à disposition les méthodes développées. Ce partage de compétences est nécessaire afin d'améliorer nos connaissances globales sur les tortues marines, dont le cycle de vie ne s'arrête pas aux frontières des pays. Pour réaliser cet objectif, nous avons développé au cours de cette thèse des logiciels d'aide aux traitements des données enregistrées par les bio-loggers. Ces logiciels ont pu être réalisés grâce à une étroite collaboration avec le service informatique de l'IPHC (Sébastien Geiger, Ingénieur de recherche) et l'Université de Strasbourg (Vincent Vigon, Maître de conférence) ainsi qu'au travail fourni par deux stagiaires de l'Université de Strasbourg (Vadym Hadetskyi, Master 1 'Calcul scientifique et mathématiques de l'information' ; Victor Larmet DUT 'Informatique').

10.1 Analyse Vidéo

Le développement d'algorithmes d'apprentissage supervisé repose sur une phase d'entraînement à partir d'un jeu de données labélisé. Cette labélisation doit être la plus précise possible pour garantir l'efficacité de l'algorithme et ne pas générer de perturbations dans le processus d'élaboration des règles de décision. Pour l'identification automatique des comportements à partir de bio-loggers, cela passe par une labélisation au centième de seconde des séquences accélérométriques afin de n'y inclure qu'un unique comportement. Il est d'ailleurs conseillé dans un premier temps de labéliser les séquences à partir d'un éthogramme (liste des comportements émis par les individus étudiés) le plus détaillé possible pour que chaque étiquette comportementale corresponde bien à un unique signal. Cette précaution augmente significativement le nombre de comportements à considérer. Pour les tortues vertes immatures en Martinique nous avons pu identifier 46 comportements différents selon le signal accélérométrique associé au gyroscope (**Chapitre 5** ; **Annexe 5**). Cette phase de labélisation résulte généralement d'analyses vidéo. En fonction des caméras déployées, ces fichiers peuvent être lourds et rendre difficile leur manipulation par certains logiciels. Ainsi, dans notre cas, nous disposons de fichiers de 45 minutes de 3,5 Go. A partir de ces fichiers, l'utilisation d'un logiciel

d'aide au codage vidéo, tel que Boris (<http://www.boris.unito.it/>) ou encore Kinovea (<https://www.kinovea.org/>), n'était pas possible. En effet, le logiciel n'arrivait pas à ouvrir les fichiers ou un décalage dans le temps de la labélisation de plus en plus important s'imposait dans l'analyse. Une analyse manuelle a ainsi dû être adoptée pour garder la précision de la labélisation, avec chaque temps de fin et de début de séquence noté scrupuleusement.

Afin de pallier ces difficultés et faciliter l'analyse vidéo, nous avons développé dans le cadre de cette thèse un logiciel d'aide à la labélisation des enregistrements vidéos appelé TurtleCap (**Figure 10-1**, Hadetskyi, 2019). Ce logiciel, élaboré par Vadym Hadetskyi, en stage au DEPE dans le cadre du projet ANTIDOT (Chevallier Damien, CNRS) et co-encadré par Vincent Vigon et Sébastien Geiger, a été développé en langage Python et est en libre accès sur GitHub (<https://github.com/JohnBounty/TurtleCap>). Il permet d'associer de manière précise une étiquette comportementale, selon un raccourci clavier choisi en amont, au temps correspondant dans la vidéo. Le développement du logiciel en parallèle de son utilisation nous a permis de faire évoluer ce dernier en parfaite concordance avec nos besoins. Son utilisation ne nécessite pas de connaissance en Python puisqu'une fenêtre interactive a été conçue pour permettre son utilisation à l'ensemble des chercheurs.

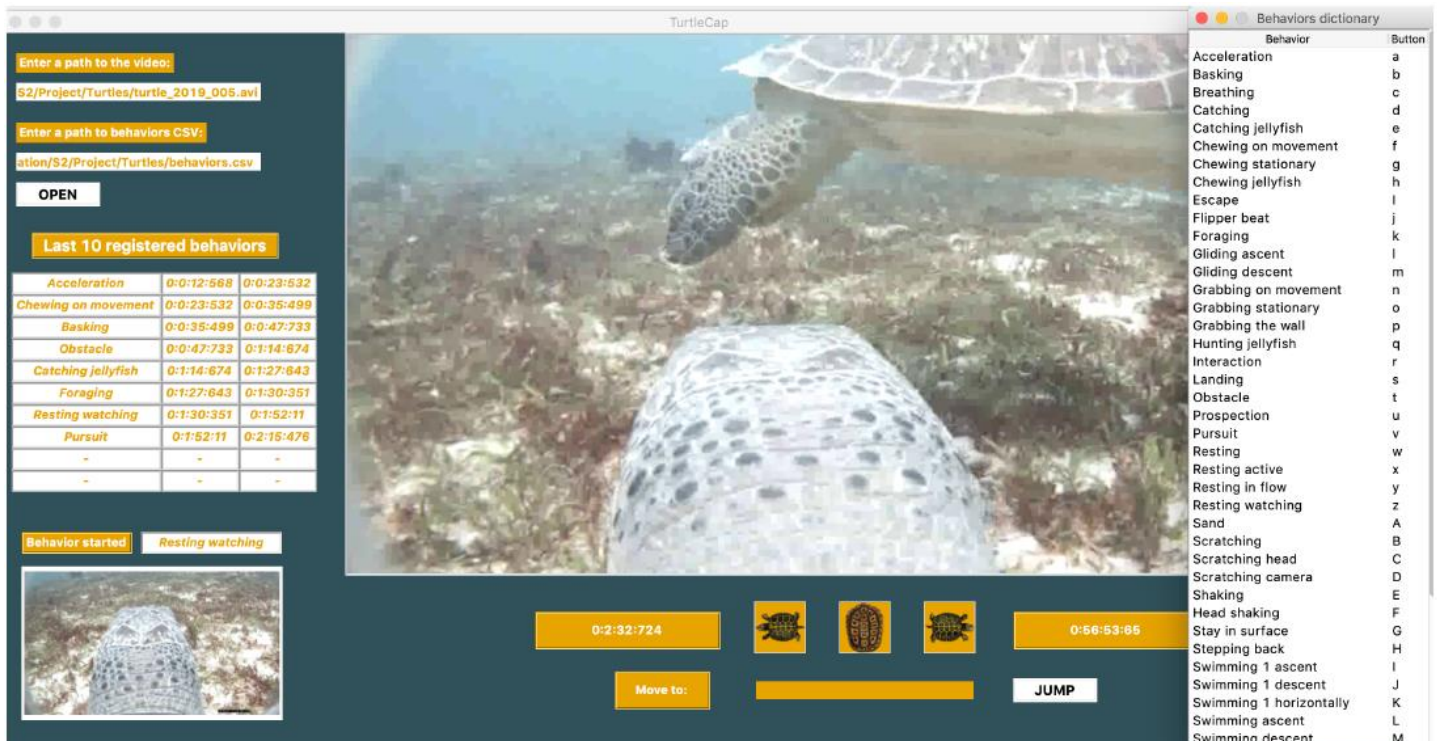


Figure 10-1 : Fenêtre interactive du logiciel TurtleCap permettant la labélisation des comportements ici exprimés par une tortue verte immature en Martinique à partir d'enregistrements vidéos. Cette image est tirée du rapport de stage de Vadym Hadetskyi (Hadetskyi, 2019).

10.2 R Bio-Logging Toolbox

Une des premières difficultés dans l'analyse des données issues de bio-loggers auxquelles peuvent être confrontés les utilisateurs concerne la visualisation de ces données. En effet, avec des enregistrements généralement entre 1 et 50 Hz sur plusieurs jours, les fichiers obtenus sont très lourds et une visualisation dynamique (avec possibilité de zoomer, se déplacer sur la séquence selon une fenêtre de temps choisie, etc...) est nécessaire pour analyser avec précision les signaux. Pour visualiser les données issues de bio-loggers, les laboratoires développent leurs propres outils et ceux mis à disposition sont généralement payants (tel que IgorPro par exemple, <https://www.wavemetrics.com/>).

Pour aider la communauté scientifique à visualiser de manière interactive les données issues de bio-loggers, nous avons travaillé, en collaboration étroite avec le service informatique de l'IPHC, Sébastien Geiger, à la mise à disposition d'un package R libre accès : R Bio-Logging Toolbox (**rblt**, **Figure 10-2**, Geiger, 2019). Ce dernier permet de visualiser les données issues des bio-loggers, constituées notamment d'un accéléromètre, un gyroscope, un magnétomètre, un capteur de pression, thermomètre et un capteur de luminosité. Le ruban situé sur la gauche permet ainsi de se déplacer dans les données à notre guise (**Figure 10-2. A**). Il est également possible de visualiser chaque variable indépendamment ou encore d'ajouter des nouvelles variables, généralement issues de calculs sur les données brutes. Pour cela, des fonctions du package **rblt** doivent être appelées et les lignes de code associées sont toutes détaillées sur le GitHub du projet (<https://github.com/sg4r/rblt>). Les labels comportementaux issus des analyses vidéos ou de la prédiction par le V-net peuvent également être visualisés (**Figure 10-2. B**). L'objectif premier de cet outil est la visualisation des données et aucun traitement ou analyse n'est réalisé sur les données. Par son utilisation, nous gardons ainsi une certaine autonomie et liberté dans les choix des variables à afficher. Néanmoins ce logiciel nécessite un minimum de connaissance en programmation en langage R. Afin d'aider les utilisateurs de bio-logger à prendre en main cet outil, nous avons mis à disposition nos codes R permettant la visualisation de la validation des signaux accélérométriques des tortues vertes immatures réalisée en Martinique (**Chapitre 5** :, Jeantet et al., 2020).

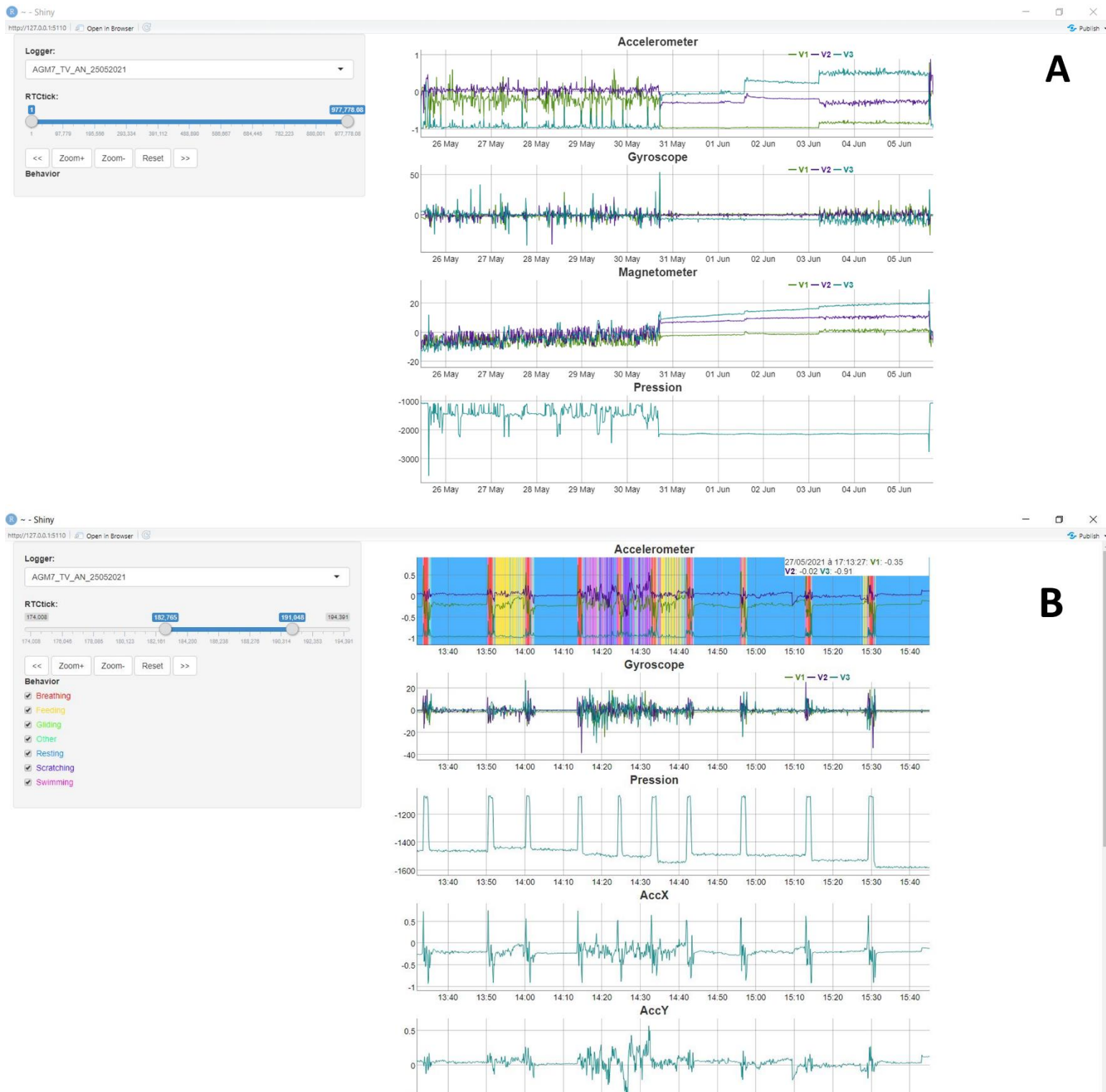


Figure 10-2 : Fenêtre interactive associée au package rblt permettant la visualisation des données issues d'un accéléromètre combiné à un gyroscope, magnétomètre et capteur de pression déployé sur une tortue verte immature en Martinique pendant 5 jours. (A). Visualisation adaptée de ces mêmes données associées aux comportements prédits par le V-net (B). (Geiger, 2019)

Dans l'objectif d'aller plus loin dans la visualisation des informations enregistrées par des bio-loggers, ce travail de développement de logiciel se poursuit actuellement par Sébastien Geiger avec **Rblt SeaTurtle**. Pour une utilisation plus spécifique aux tortues marines, une plateforme web est en cours de réalisation afin d'associer les séquences accélérométriques, les données de pression et les comportements prédits par le V-net aux données GPS (**Figure 10-3**). Cette plateforme web repose sur le package Shiny qui permet de créer via le logiciel R des applications web tout en fournissant un ensemble d'outils pour réaliser des interfaces graphiques. Ces outils restent limités dans les possibilités de visualisation qu'ils offrent mais suffisent pour visualiser les données issues des bio-loggers sans nécessiter l'installation de logiciel. De la même façon que précédemment il nous est possible de choisir les données affichées et d'interagir sur l'échelle de temps tout en visualisant les points GPS associés, colorés selon le comportement exprimé. La carte GPS est également interactive avec la possibilité d'animer les points GPS et voir la trace évoluer dans le temps. Un travail est également réalisé afin de reconstruire en 3D les plongées des tortues marines (**Figure 10-4**). Actuellement les trajectoires de plongée sont obtenues à partir d'une interpolation entre les différents points GPS et nous travaillons en parallèle sur la reconstruction 3D des plongées à partir des données enregistrées par le magnétomètre. Enfin, différents budgets temps peuvent être obtenus en fonction de de la fenêtre de temps indiquée. L'utilisation de cette plateforme ne nécessite pas de connaissance de programmation. La plateforme est actuellement en finition et sera mise en ligne très prochainement.

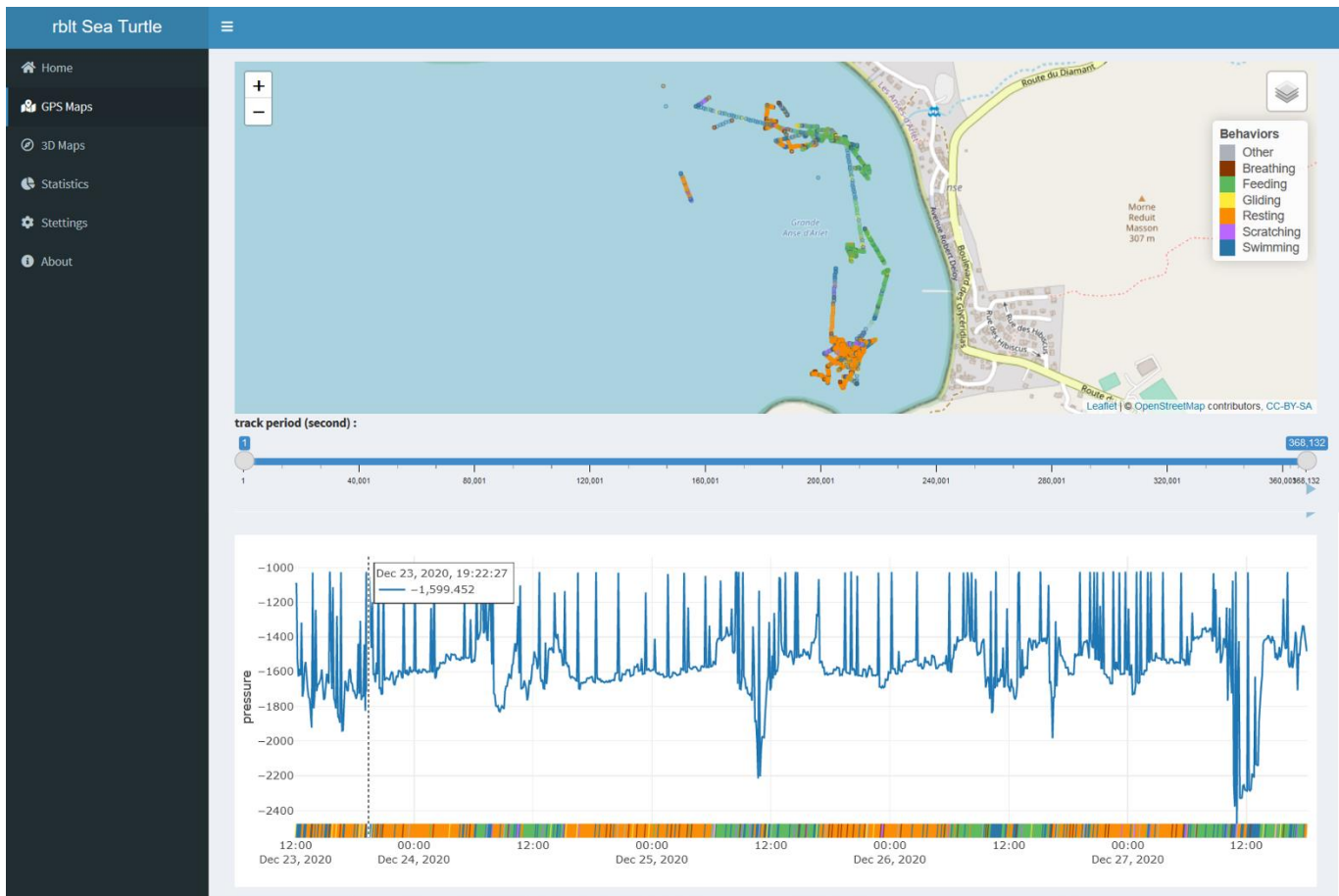


Figure 10-3 : Interface web rblt Sea Turtle permettant de visualiser les données enregistrées par un bio-logger déployé sur une tortue verte associées aux points GPS et aux comportements prédits par le V-net.

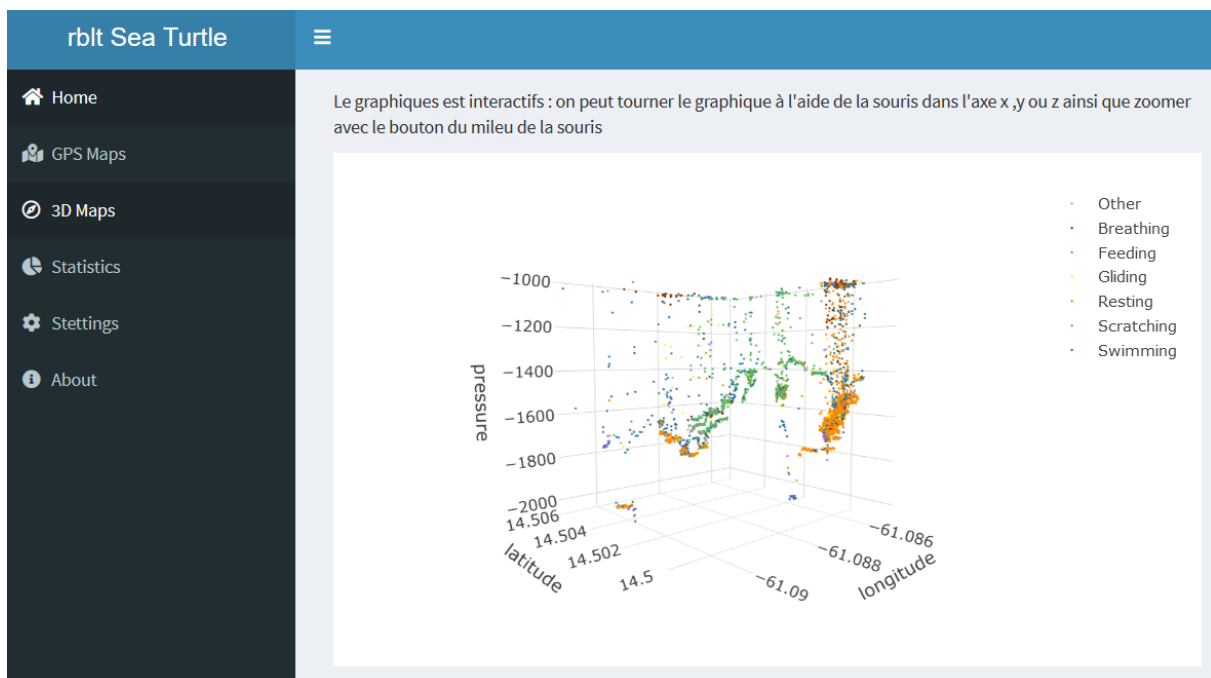


Figure 10-4 : Reconstruction en 3D des plongées réalisées par une tortue verte immature à partir des points GPS et des données de pression visualisées sur la plateforme web rblt Sea Turtle.

10.3 ANTIDOT

Dans le cadre du projet ‘Association of News Tools to Improve the understanding of the Dynamic Of threatened marine Turtles’ (**ANTIDOT**), porté par Damien Chevallier, financé par la Pépinière Interdisciplinaire de Guyane (CNRS), une volonté a été de mettre à disposition de la communauté scientifique internationale étudiant les tortues marines, une application web permettant le traitement automatique des données issues de bio-loggers pour faciliter leur visualisation et interprétation. Par le biais de cette interface nous espérons ainsi mettre à disposition à cette communauté un V-net entraîné, spécifique pour chaque espèce, pour identifier automatiquement les comportements issus des données accélérométriques /gyroscope et capteur de pression.

Cette plateforme web a donc été pensée pour permettre le traitement de fichiers de grande taille sur un serveur hébergé tout en proposant leur visualisation de manière interactive. Cette performance a été réalisée au cours du stage de Victor Larmet, co-encadré par Damien Chevallier et Sébastien Geiger. Cette première version, qui n’intègre pas encore le V-net, est ainsi capable d’intégrer les fichiers déposés sur la plateforme dans une base de données et de communiquer avec cette dernière pour réaliser les traitements voulus. Une visualisation interactive est proposée, similaire à celle présentée pour Rblt SeaTurtle, et les jalons pour intégrer un algorithme de deep learning sont posés. Un travail de développement reste à réaliser avant la mise en ligne de cet outil. Ce travail s’effectuera en parallèle du développement du V-net en vue d’étendre son application à d’autres espèces de tortues marines dans l’objectif de proposer un outil opérationnel à la communauté scientifique le plus rapidement possible.

Partie IV : Discussion

11.1 Première utilisation du deep learning dans l'identification des comportements en écologie

11.1.1 Une validation en amont des signaux primordiale

L'accéléromètre est encore très peu utilisé chez les tortues marines alors que c'est un outil puissant pour étudier les comportements à distance (Brown et al., 2013). Cette limite est principalement due aux difficultés à interpréter le signal, ce qui rend également l'exploitation des séquences accélérométriques partielle. Ainsi, dans le cadre de cette thèse, nous proposons la première validation des signaux accélérométriques réalisée chez les tortues marines (Chapitre 4 : Chapitre 5 :). Une première approche a consisté à valider les signaux en bassin à l'Aquarium de La Rochelle dans un environnement enrichi et stimulant pour les tortues marines, afin d'obtenir une grande diversité de comportements. Néanmoins, l'expression des comportements dans un endroit clos reste un facteur limitant avec des séquences comportementales courtes et l'absence de certains comportements. De plus, les algorithmes d'identification automatique des comportements entraînés à partir d'animaux captifs présentent généralement des difficultés à identifier les comportements d'individus d'espèces proches en milieu naturel (Dickinson et al., 2021; Pagano et al., 2017). Ainsi, grâce aux progrès technologiques et au suivi CMR de tortues vertes immatures en Martinique (Bonola et al., 2019; Nivière et al., 2018; Siegwalt et al., 2020), nous avons pu aller plus loin en équipant des individus en liberté de caméras embarquées multi-capteurs, permettant ainsi la validation des signaux accélérométriques (**Chapitre 5** :). Cette validation a été déterminante puisqu'elle nous a permis d'identifier pour la première fois des comportements fins comme l'alimentation, le repos, la respiration ou l'action de se gratter. Ces comportements n'avaient jusqu'à maintenant jamais été pris en compte dans les études utilisant des accéléromètres placés sur la carapace. Or l'alimentation est un comportement de première importance dans l'étude des stratégies énergétiques, l'utilisation de l'habitat ou encore les capacités d'adaptation d'une espèce/population à un changement dans l'environnement (Phillips and Shine, 2006; Richards and Wilson, 2000; Stephens et al., 2007). Grâce à cette validation, nous avons pu l'étudier en détails pour les tortues vertes.

Néanmoins, cette validation en condition naturelle reste difficile à mettre en place. Premièrement, elle nécessite le développement spécifique d'une technologie de pointe capable de résister aux conditions difficiles du milieu marin. Ainsi sur les 39 tortues vertes immatures équipées, seulement 15 jeux de données ont pu être exploités en raison de défaillances de différents capteurs. Ces difficultés se sont exacerbées pour la validation des signaux

accélérométriques des tortues luths, également réalisée au cours de cette thèse. En plus des difficultés logistiques pour récupérer les caméras déployées sur des tortues luths qui prospectent sur des grandes distances (Fossette et al., 2007; Georges et al., 2007), les capteurs de pression ont été défaillants sur les deux déploiements réalisés en Martinique et une caméra a été perdue en Guyane Française. Même si rarement rapportées dans la littérature scientifique, les défaillances de bio-loggers restent fréquentes dans l'étude en conditions naturelles d'espèces animales, notamment marines (Narazaki et al., 2013; Okuyama et al., 2013; Reina et al., 2005). L'utilisation de technologies de pointe dans des conditions naturelles généralement difficiles est en développement constant et l'écologie, tout en étant impactée par ces difficultés, contribue à ce développement. Ainsi le déploiement de caméras embarquées sur des tortues marines requiert un investissement financier et logistique (moyens humains, bateaux, etc...) importants, ainsi qu'une expertise que nous avons pu développer au cours des déploiements. L'analyse précise des vidéos avec l'annotation de chaque comportement à la seconde près est un travail également extrêmement fastidieux et chronophage. Il était alors important pour nous d'en faire profiter la communauté scientifique et de partager l'intégralité de nos résultats ; données accélérométriques labélisées en libre accès ainsi que les codes nécessaires pour les visualiser via le package R `rblt` développé dans le cadre de cette thèse (**Chapitre 5** ; **Chapitre 10** :). Nous avons également travaillé sur un logiciel, codé en Python, afin de faciliter l'analyse vidéo (**Chapitre 10** :). Cette validation peut ainsi être utilisée par l'ensemble des utilisateurs d'accéléromètres chez les tortues marines (principalement tortues vertes pour le moment) et faciliter l'exploitation de leurs résultats dans un objectif commun d'améliorer les connaissances sur les tortues marines.

Cette validation était une étape clef dans le processus d'automatisation de l'identification des comportements en mer des tortues marines. A partir des séquences accélérométriques labélisées, couplées aux données issues d'un capteur de pression et d'un gyroscope, nous avons pu entraîner des algorithmes d'apprentissage supervisé et notamment développer une méthode de deep learning.

11.1.2 Développement d'une méthode de deep learning

Ainsi c'est la première fois que le deep learning est utilisé pour identifier des comportements à partir de séquences accélérométriques en écologie. Son utilisation est courante dans l'étude des comportements humains mais n'avait pas encore franchi la frontière séparant les deux disciplines (Hur et al., 2018; Wang et al., 2019). Jusqu'à maintenant les méthodes

d'identification des comportements en écologie se basaient sur les algorithmes d'apprentissage supervisé dits 'classiques' (RandomForest, CART, Support Vector Machine, etc ..., **Annexe 2**). Ces algorithmes présentent l'avantage d'être faciles à utiliser, grâce au développement de bibliothèques informatiques gratuites basées sur les langages de programmation R et Python, et donnent rapidement de très bons résultats. Nous montrons d'ailleurs dans Debache et al. (2020), qu'une simple régression logistique peut être suffisante pour identifier les comportements humains à partir d'accéléromètres et dépasser un réseau de neurones basique (**Annexe 1**). Nous avons ainsi suivi cette tendance dans un premier temps pour identifier les comportements des tortues marines. Nous avons commencé par utiliser des RandomForest appuyés de CART afin de visualiser les règles de décision mises en jeu, avant de développer un *Ensemble learning*, regroupement de plusieurs algorithmes avec vote pour la catégorie majoritairement prédite (**Chapitre 4 : Chapitre 5** :). Si ces méthodes présentent de bons résultats, leur principale limite réside dans l'utilisation de données segmentées. En effet, les algorithmes d'apprentissage supervisé classiques sont nourris de variables descriptives (appelées aussi 'handcrafted variables') résumant les informations accélérométriques d'un segment, de taille variable ou fixe (Killick et al., 2012; Lush et al., 2018; Martiskainen et al., 2009). Une multitude d'outils/études existent dans l'objectif d'optimiser ces deux étapes, comme les segmentations automatiques variables ou encore les optimisateurs de variables descriptives (Mirjalili, 2015; Zdravevski et al., 2017). Certaines études, notamment chez l'humain, calculent un grand nombre de variables, s'élevant parfois à plusieurs milliers, pour n'en garder qu'une partie sélectionnée automatiquement via l'optimisateur (Figo et al., 2010; Zdravevski et al., 2017). Ainsi dans notre première approche nous avons également travaillé sur l'optimisation de ces deux étapes : la segmentation et le calcul des variables descriptives, afin d'obtenir une méthode d'identification la plus précise possible (précision globale : 96%, **Chapitre 4** :). Néanmoins, cette dernière repose sur des seuils de segmentation ajustés de manière très fine, et donc très dépendants de la population de tortues vertes utilisée pour entraîner les algorithmes, et nécessite un prétraitement assez lourd. Ce dernier peut très vite être difficilement applicable sur un jeu de données de plusieurs jours avec des temps de calcul très longs. Ainsi le deep learning, et particulièrement le V-net, représente une révolution dans l'identification des comportements puisqu'il permet de pallier ces limites en calculant par lui-même les variables descriptives et en évitant la segmentation (**Chapitre 6** :). Avec une prédiction au centième de seconde (chaque ligne de données est associée à un comportement) et en l'absence de prétraitement, le V-net permet une application rapide sur les fichiers bruts. Son application en Martinique sur des déploiements de plusieurs jours (3 à 5 jours) en témoigne : 42 sec pour un fichier de 107 heures (**Chapitre 7** :).

11.1.3 Les difficultés liées au deep learning

Si le deep learning a jusqu'à maintenant été très peu utilisé en écologie comportementale, c'est probablement en raison de la complexité de la tâche : élaboration d'une architecture adaptée au problème posé et ajustement des hyper-paramètres. L'utilisation du deep learning requiert des connaissances en mathématiques et des compétences en programmation importantes, avec une implémentation plus difficile que les algorithmes de machine learning dits classiques. Ces exigences, qui ont pu limiter le développement du deep learning en écologie, doivent aujourd'hui être dépassées (Christin et al., 2019). Pour cela, en plus du partage et de la mise à disposition des codes, une collaboration entre les disciplines est encouragée afin de bénéficier pleinement de la puissance du deep learning. Cette thèse en est ainsi un exemple.

Le deep learning est souvent associé à une boîte noire, avec la difficulté d'interpréter les règles de décision et d'identifier les mécanismes mis en jeu dans la discrimination des catégories. Or ces informations sont généralement précieuses pour identifier les lacunes des modèles et améliorer ces derniers. Il existe aujourd'hui de plus en plus d'outils mathématiques qui tentent de pallier cette limite et permettre l'analyse d'étapes clefs (Abdar et al., 2020; Chollet, 2018). Ainsi, dans une volonté d'améliorer la compréhension des mécanismes sous-jacents du V-net, nous en avons appliqué quelques-uns (**Chapitre 6** :). Certains chercheurs préconisent tout de même de revenir à la base de l'accélérométrie avec une compréhension et une analyse fine du signal, s'opposant à l'idée d'une utilisation "aveugle" des données par les algorithmes d'apprentissage (Wilson et al., 2018). Notre choix s'est porté vers une complexification des outils mathématiques afin de limiter le prétraitement des signaux accélérométriques, aspect que nous pensons important afin de faciliter l'application sur des fichiers longs. Mais nous montrons également qu'une expertise en accélérométrie est nécessaire pour identifier les comportements les plus fins (comme l'alimentation). Ainsi, l'ajout d'une variable spécifique identifiée en amont a permis l'identification du comportement d'alimentation uniquement à partir de l'accéléromètre (sans le gyroscope), ce que le V-net n'arrivait pas à faire sans cette variable. Une complexification de l'architecture aurait pu être réalisée à ces fins mais a été évitée grâce à l'expertise humaine. Le deep learning est un outil puissant dont les champs des possibles est encore devant nous de par son immense potentiel. Néanmoins, il est encore possible de garder des architectures simples, aisément compréhensibles, en faisant bénéficier les algorithmes de notre expertise par des prétraitements spécifiques et adaptés.

Enfin, la dernière difficulté potentielle du deep learning peut être le temps d'entraînement. Afin de paralléliser les opérations et de rendre ce dernier acceptable, l'utilisation de GPUs (Graphics Processing Units) est également nécessaire. Il existe dorénavant des serveurs hébergés mettant à disposition du temps GPU. Si certains sont gratuits mais limités dans le temps d'utilisation, les universités et les laboratoires sont de plus en plus enclins à se doter de ce service pour permettre aux chercheurs de bénéficier de temps GPU. Dans notre situation, le V-net est relativement léger avec un faible nombre de paramètres (1 259 335 paramètres, ce qui est peu pour un réseau de neurones, Canziani et al., 2016), il est donc possible d'entraîner l'algorithme sur n'importe quel serveur hébergé Jupyter. Le processus de formation et de validation prend 45 minutes sur un serveur et serait beaucoup plus rapide si un système de calcul puissant était utilisé. Une utilisation réfléchie de ces serveurs à distance doit tout de même être prise en compte afin de limiter les coûts environnementaux liés à ces derniers (Strubell et al., 2020).

11.1.4 Démocratisation de la méthode

Les tortues marines sont des espèces migratrices transfrontalières utilisant différents habitats à travers le globe au cours de leur cycle de vie (**Chapitre 2** :). Il est important que des efforts de conservation soient réalisés pour chaque étape de leur vie et sur l'ensemble des habitats pour assurer le devenir des populations (Bjorndal et al., 2010; Wallace et al., 2010). Il est ainsi crucial d'étendre nos connaissances sur les tortues marines pour en améliorer la compréhension globale. Dans ce contexte, nous souhaiterions étendre l'utilisation de notre méthode afin d'en faire bénéficier les utilisateurs d'accéléromètres et faciliter l'exploitation de leurs données.

L'application du V-net sur une population de tortues vertes immatures en Martinique a montré des résultats tout à fait satisfaisants avec l'identification de budget temps précis (**Chapitre 7** :). Dans cette situation, la population étudiée était la même que celle utilisée pour entraîner l'algorithme d'apprentissage. Dans le cadre de cette thèse, nous avons également appliqué le V-net sur un déploiement accéléromètre/gyroscope/capteur de pression de 15 jours d'une tortue verte adulte en Guyane Française en intra-ponte (**Figure 11-1**). Cette application devait être renouvelée sur de nouveaux individus en Guyane Française mais n'a pu être faite du fait de la pandémie de Covid-19. Les résultats obtenus pour cet unique individu sont tout aussi précis que ceux obtenus en Martinique et montrent la capacité du V-net à être appliqué dans un autre contexte. Cette capacité doit encore être confirmée. Si la méthode semble prometteuse,

une utilisation étendue à l'ensemble des utilisateurs d'accéléromètres chez les tortues vertes nécessiterait dans tous les cas un enrichissement du jeu de données d'entraînement. Il est en effet important d'y inclure des données issues d'autres populations afin d'augmenter la variabilité des comportements et des loggers utilisés. Le V-net apprendrait ainsi à gérer cette variabilité et pourrait être appliqué à une diversité de populations de tortues vertes. Afin de travailler dans ce sens-là et d'anticiper une utilisation étendue du V-net, nous travaillons également sur le développement du logiciel ANTIDOT (**Chapitre 9** :). Les loggers et V-net génèrent des fichiers de taille importante qui peuvent être difficiles à analyser et l'application de l'algorithme nécessite un minimum de compétences en programmation. C'est pour cela que nous contribuons à faciliter l'utilisation du V-net via une application clique-bouton, ANTIDOT, pour le rendre disponible à l'ensemble des utilisateurs, et ainsi améliorer les connaissances sur les tortues marines dans un effort collectif.

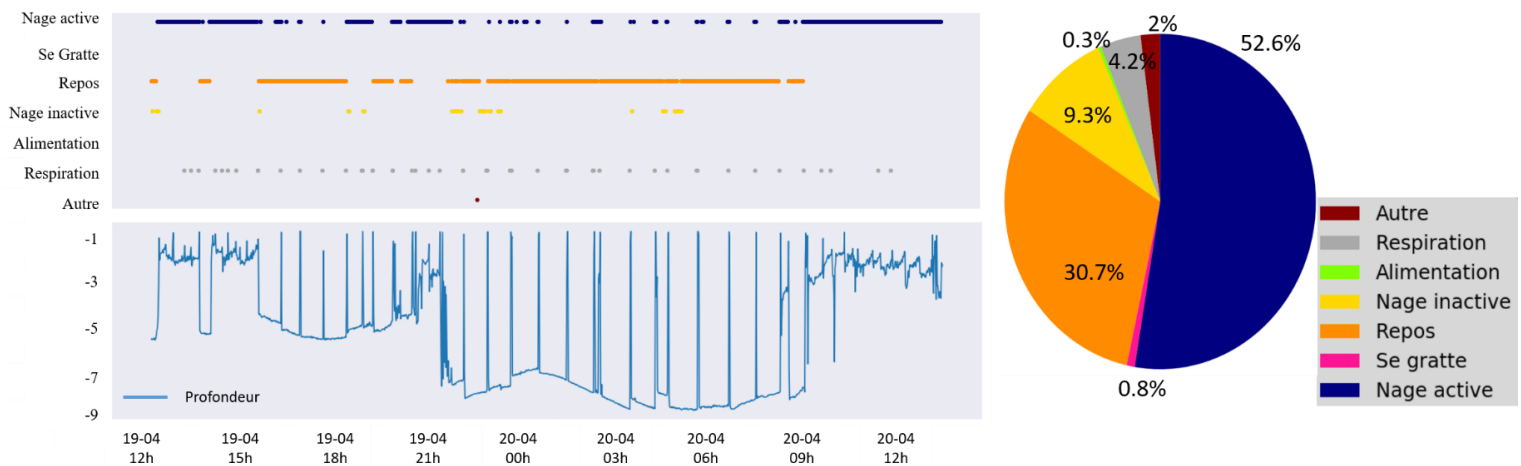


Figure 11-1 : Identification des comportements en mer d'une tortue verte adulte en intra-ponte à Yalimapo (Guyane Française) associée au budget temps (données collectées sur 15 jours).

L'utilisation du V-net sur les comportements de ponte témoigne de la capacité de l'algorithme à fonctionner dans le cadre d'une problématique différente (**Chapitre 8** :). Le deep learning est parfois énoncé comme difficilement généralisable à cause de son architecture spécifiquement sélectionnée pour répondre à une tâche. Or, nous montrons dans ce chapitre que le V-net est capable de prédire aussi bien les comportements sous l'eau que les comportements de ponte, avec une modification mineure des hyper-paramètres. Cette découverte est encourageante pour étendre le modèle à d'autres espèces animales aussi bien terrestres que marines. Les capacités du modèle à analyser les comportements au centième de seconde

pourrait lui permettre d'être tout aussi efficace pour des espèces vives avec des changements rapides et fréquents des comportements, que pour les tortues marines. Ceci nécessiterait néanmoins un jeu de données pour l'entraînement beaucoup plus important afin d'avoir une représentation significative des comportements courts.

11.2 Amélioration des connaissances sur les tortues marines

11.2.1 Application sur les tortues vertes immatures

La méthode d'identification automatique des comportements a pu être utilisée sur 21 tortues vertes immatures en Martinique (**Chapitre 7** :). Ainsi, c'est la première fois que l'intégralité des comportements réels et fins des tortues marines est connue sur un suivi en mer (3 à 5 jours). Le nombre de tortues marines suivies est également conséquent et peu d'études ont équipé autant d'individus avec un accéléromètre (**Annexe 3**). Jusqu'à maintenant, seuls les comportements de repos et nage étaient étudiés à partir d'un accéléromètre déployé sur la carapace, et l'identification de l'alimentation nécessitait un déploiement sur la tête des individus (Okuyama et al., 2013, 2009). Nous mettons ainsi fin à cette segmentation pour accéder à l'ensemble des comportements ; seulement 4% des comportements en moyenne ont été classés 'Autre' et donc pas clairement identifiés (voir **Annexe 5** pour correspondance des catégories comportementales). Ces nouvelles informations sont précieuses pour étudier l'écologie des tortues marines mais restaient difficiles à obtenir. Comme nous l'avons démontré dans l'introduction, les TDR ne sont pas assez précis pour déduire les comportements (**Chapitre 3** :). Ils donnent des indications sur les déplacements verticaux des individus mais des questions persistent sur les activités associées. Le budget temps des tortues marines était alors principalement obtenu à partir d'observations directes et/ou de suivi acoustique (Ogden et al., 1983; Petit et al., 2020; Taquet et al., 2006). Plusieurs individus sont observés sur une période relativement courte à différents moments de la journée et un budget temps au niveau de la population est estimé. Néanmoins la comparaison du budget temps obtenu à partir des observations directes réalisées à Grande Anse en Martinique (méthodologie détaillée dans le **Chapitre 7** :) avec le budget temps issu des déploiements de bio-loggers montre des différences importantes, notamment pour les comportements d'alimentation et de repos (**Figure 11-2**). Ces différences peuvent s'expliquer par les difficultés à observer les individus pendant les périodes de repos la journée. Le déploiement des bio-loggers a montré que les tortues vertes immatures à Grande Anse privilégiaient des zones profondes (jusqu'à 23m de profondeur) et plus éloignées de la côte pour se reposer la journée (**Chapitre 7** :). Ainsi grâce au bio-logging appuyé par le

deep learning, nous mettons fin à ces barrières physiques pour accéder à l'intimité des tortues marines.

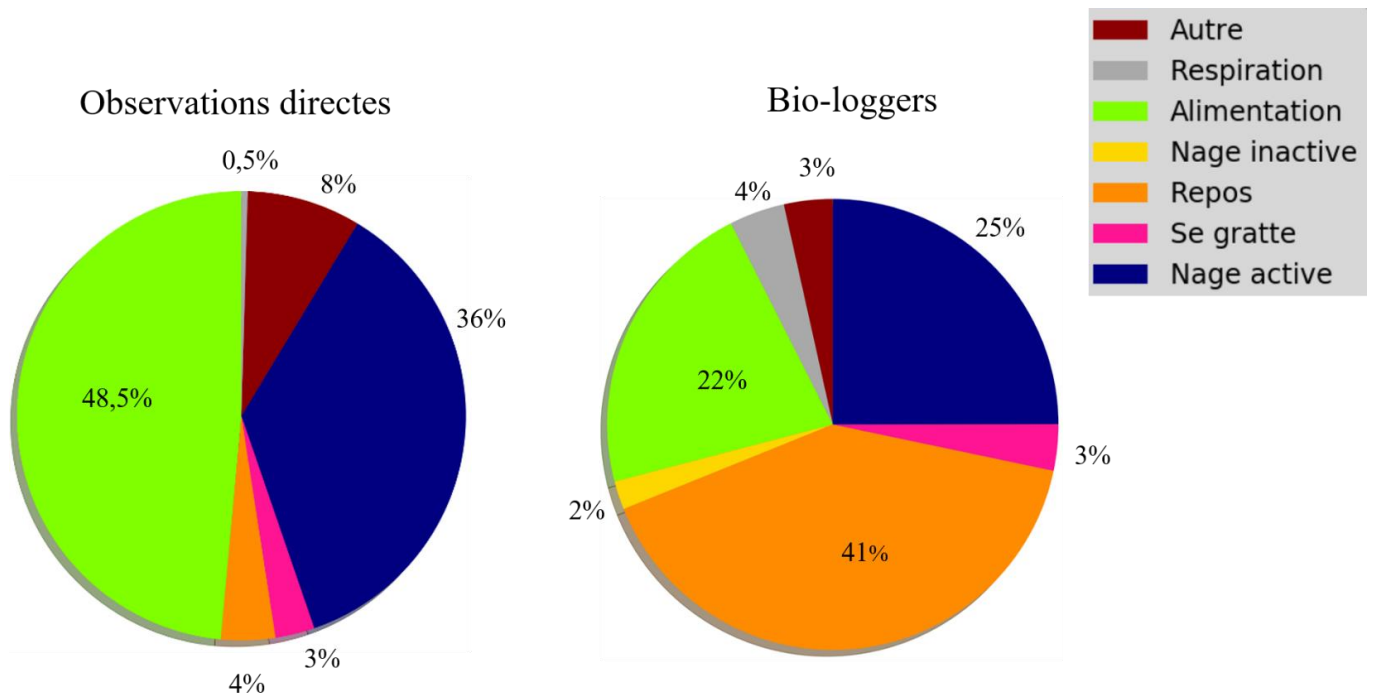


Figure 11-2 : Comparaison du budget temps des tortues vertes immatures à Grande Anse obtenu à partir d'observations directes (n=124) avec le budget temps estimé automatiquement à partir des enregistrements de bio-loggers (n=10). Le budget temps estimé à partir des bio-loggers représenté ici correspond au budget temps moyen associé au 3^{ème} jour de déploiement (6h-18h). Le budget temps obtenu à partir des observations directes a été tiré de la thèse de Flora Siegwalt (Siegwalt, 2021).

La connaissance des comportements exprimés dans le temps est une information précieuse pour étudier l'écologie des tortues marines puisqu'elle permet de comprendre comment les individus utilisent leur environnement (Barnard, 1983). Nous avons ainsi pu identifier des horaires privilégiés pour l'alimentation avec des zones préférentielles et connaître la part de temps consacrée à chaque activité (**Chapitre 7** :). Ces découvertes ouvrent de nouvelles questions sur les significations biologiques de certains comportements, tels que les phases de nage active au milieu de la journée, associées à des plongées profondes, ou l'impact des pressions anthropiques, tel que le dérangement, sur ce budget temps. De plus, contrairement aux méthodes d'observation directe, les comportements ne sont plus étudiés à l'échelle de la population mais à l'échelle de l'individu. Grâce au suivi sur plusieurs jours des individus, nous avons pu mettre en évidence une forte variabilité dans l'expression des comportements au sein même de la population. Ainsi, alors que certaines tortues vertes ne se sont pas alimentées pendant 3 jours, nous avons pu observer des individus s'alimenter 56% de leur journée. Des

phases de nage active pendant la nuit ont également été enregistrées chez certains individus même si la majorité des tortues vertes tend à se reposer. Des tortues vertes vont allouer une part de temps plus importante à l'alimentation que certaines de leurs congénères mais réaliser également davantage de plongées associées à de la nage active. Ainsi au sein même de la population, chaque individu présente une stratégie énergétique différente. La prochaine étape dans ces analyses serait d'utiliser la relation établie pour les tortues vertes entre l'accélérométrie et le taux métabolique afin de comparer numériquement ces différentes stratégies (Enstipp et al., 2011).

Des variabilités dans les profils de plongée ont souvent été notées dans la littérature scientifique mais principalement entre différentes populations de tortues marines et probablement liées à l'habitat et aux ressources alimentaires disponibles (Cheng et al., 2013; Hays et al., 2002; Hochscheid, 2014). Néanmoins, en Martinique, cette différence dans les comportements exprimés est présente pour des individus évoluant dans une même anse. Plusieurs facteurs potentiels à cette forte variabilité sont discutés dans le **Chapitre 7** :. Parmi eux, nous avons évoqué l'organisation sociale et l'existence potentielle d'une territorialité chez les tortues marines. L'aspect social est très peu étudié chez les tortues marines tant elles sont considérées solitaires, or il pourrait avoir un impact sur leur stratégie énergétique. Nous avons montré en parallèle que les tortues émettaient des sons (**Chapitre 10** :). L'acoustique est étudiée chez les émergences lors de l'éclosion (Ferrara et al., 2014a, 2014b), mais n'avait encore jamais dépassé ce stade du cycle de vie. C'est donc la première fois qu'une telle étude est réalisée sur des tortues marines immergées et suggère l'existence d'une communication. L'aspect social aurait donc plus d'importance dans la structure de la population des tortues marines qu'il n'a été envisagé jusqu'à maintenant. Du travail reste encore à effectuer pour comprendre la signification de ces sons. Le déploiement d'hydrophones couplés à des bio-loggers pourrait permettre dans un premier temps d'associer des comportements aux sons émis et appréhender le contexte de la vocalisation. Ainsi, le bio-logging permet d'aller plus loin dans la compréhension des tortues marines et ouvre de nouvelles perspectives et questionnements. Ces nouvelles connaissances sont nécessaires pour la mise en place de mesures de conservation adaptées.

11.2.2 Le bio-logging au service de la conservation

Les recherches réalisées au cours de cette thèse s'inscrivent dans le Plan National d'Action (PNA) en faveur des Tortues Marines aux Antilles françaises et en Guyane Française.

Le PNA a pour objectif d'améliorer l'état de conservation des tortues marines à travers 3 axes principaux déclinables : l'amélioration des connaissances, la sensibilisation et la conservation. Ainsi l'élaboration d'une méthode d'identification automatique des comportements à partir de bio-loggers a été pensée pour répondre aux enjeux de ces PNA, et notamment du premier pilier : amélioration des connaissances. Si son application n'a pu encore être réalisée en Guyane mais le sera très prochainement, son application en Martinique nous permettra d'évaluer la portée des connaissances apportées à la lumière des enjeux de conservation.

11.2.2.1 Application directe en Martinique

Le déploiement de bio-loggers associé à une identification automatique des comportements en Martinique nous a permis d'étudier comment les tortues vertes utilisent leur habitat dans le cas particulier des Anses d'Arlet (Chapitre 7 :). Nous mettons en évidence des horaires privilégiés d'alimentation (6h-8h et 12h-15h) ainsi que des zones principales de repos diurne et nocturne. Ces informations sur l'utilisation de l'habitat par les tortues vertes immatures sont très attendus car elles permettent d'alimenter les décisions de conservation à mettre en place, notamment par le conseil de gestion du Parc naturel marin de Martinique. Aux Anses d'Arlet, de nombreux acteurs économiques dépendent d'activités marines, notamment la pêche et le tourisme, et une protection intégrale de l'habitat des tortues vertes ne peut être envisagée. Néanmoins, en coopération avec tous les acteurs locaux (acteurs économiques & acteurs de la conservation) et en s'appuyant sur les travaux du CNRS, la mise en place d'aires marines protégées ajustables au niveau spatio-temporel permettant de limiter les interactions avec les activités humaines est actuellement en discussion avec le Parc naturel marin de Martinique. Un exemple concret serait la limitation de certaines activités (snorkeling, plongée bouteille) à certaines heures de la journée, de l'accès aux zones identifiées d'alimentation, de repos diurne et nocturne des tortues vertes. Ces activités en pleine expansion représentent une source de dérangement important pour cette espèce qui passe 74% de son activité nocturne à se reposer avec peu de déplacement (**Chapitre 7** :). Ainsi des actions directes de conservation peuvent être mises en place via le pilier 'conservation' du PNA, qui repose principalement sur le premier pilier 'amélioration des connaissances'. Les travaux menés au cours de cette thèse s'inscrivent dans cet effort collectif de préservation.

11.2.2.2 Adaptation aux changements environnementaux

L'identification automatique des comportements nous a permis d'étudier les comportements des tortues marines dans deux contextes différents ; une anse dont les herbiers sont composés uniquement de la plante invasive *H. stipulacea* et une anse composés d'herbiers multi spécifiques où les phanérogames natives résistent encore à l'espèce exotique envahissante (**Chapitre 7** :). Dans cette étude, nous cherchons à savoir si les tortues vertes immatures ont adapté leurs comportements pour pallier la faible valeur énergétique d'*H. stipulacea*, implantée maintenant depuis bientôt 10 ans aux Anses d'Arlet (Siegwalt, Jeantet, In prep, **Annexe 4**). L'impact du changement climatique sur les tortues marines fait partie des 20 questions clés considérées comme essentielles pour la gestion et la conservation des tortues marines par la communauté scientifique (Hamann et al., 2010; Rees et al., 2016). La modification du comportement représente le moyen le plus rapide pour s'adapter à des changements environnementaux tout en gardant un caractère réversible si ce phénotype devait être conservé par le futur (Beever et al., 2017). Contrairement à d'autres réponses écologiques (modification démographique et aire de répartition, adaptation physiologique non réversible), les temps de réactions comportementales peuvent être plus courts et ainsi être les premiers signes annonciateurs de l'effet de facteurs de stress ou d'une adaptation au milieu (Beever et al., 2017; Berger-Tal et al., 2011). Des études ont pu montrer des changements dans les profils de plongée en fonction des saisons ou de la dépense énergétique via l'accélérométrie lors de phénomènes climatiques comme le passage d'une tempête tropicale (Ballorain et al., 2013; Southwood et al., 2003; Wilson et al., 2017). L'identification des comportements permet d'aller plus loin dans la compréhension de l'utilisation de l'habitat et d'identifier les motivations à l'origine des changements des profils de plongée/dépenses énergétiques. Dans notre étude, nous n'avons pas mis en évidence d'adaptation comportementale des tortues vertes immatures suite à une modification du régime alimentaire en faveur d'*H. stipulacea* (**Chapitre 7** :, Siegwalt, Jeantet, In prep, **Annexe 4**). Cette absence d'adaptation pourrait impacter le développement des tortues immatures qui montrent déjà un indice corporel plus faible chez les individus se nourrissant exclusivement de l'espèce invasive que les individus évoluant dans des herbiers natifs.

11.2.2.3 Application étendue aux tortues reproductrices

Les mesures de conservation portées sur la protection des sites de ponte ont montré dans certains cas des résultats positifs avec une augmentation significative du nombre de pontes (Mazaris et al., 2017). Des modèles de simulation ont montré que le renforcement de la

population par de nouveaux individus en augmentant la survie dans les premiers stades de la vie était un paramètre clef pour assurer l'avenir d'une population de tortues marines (Mazaris et al., 2006, 2005). Cette recrudescence d'individus dépend également de l'investissement maternel entrepris par les femelles (nombre d'œufs par nid, nombre de pontes par saison de reproduction, intervalle inter-ponte) qui peut varier en fonction des conditions de l'individu (Lalonde, 1991; Roff, 2002). C'est pour cela que nous avons également travaillé à faciliter la mesure à distance des efforts reproductifs via l'accéléromètre pour les tortues vertes et les tortues luths (nombre d'œufs pondus et nombre de pontes par saison de reproduction, **Chapitre 8** :). En plus d'alimenter les modèles démographiques des populations, ces données sont également les témoins de l'efficacité des stratégies énergétiques entreprises par les femelles. En effet, l'identification des comportements sous l'eau nous permettra d'identifier la stratégie énergétique entreprise par les tortues marines en période d'intra-ponte (reproducteur sur capital vs sur revenu) et d'évaluer l'impact de cette dernière sur les performances reproductives. La compréhension des stratégies énergétiques peut permettre par la suite d'identifier les menaces en mer. Cette application sera prochainement réalisée en Guyane Française, où des tortues vertes adultes et luths seront équipées sur l'intégralité de leur saison de ponte (soit environ 8 semaines).

11.3 Limites du bio-logging dans l'étude des comportements

Le bio-logging, via l'accéléromètre, est un outil puissant pour étudier à distance les comportements d'espèces difficiles à observer. Néanmoins, une principale limite à son utilisation est la difficulté à identifier les comportements d'interaction (Boyd et al., 2004). Des études sur les girafes (*Giraffa camelopardalis*) et également des singes (*Papio ursinus*) ont pu identifier des comportements sociaux à partir d'accéléromètre (Brandes et al., 2021; Fehlmann et al., 2017). Néanmoins cette prouesse reste rare et les comportements sociaux sont rarement inclus dans l'identification automatique des comportements à partir d'accéléromètres. Ceci peut s'expliquer par le fait que les comportements sociaux ne se caractérisent généralement pas par une posture et/ou des mouvements spécifiques, mais inclus un ensemble de posture/mouvements identifiables à d'autres comportements. De plus, en fonction des espèces, leur fréquence d'apparition peut être faible limitant les jeux de données disponibles pour l'entraînement des algorithmes. Ainsi pour les tortues marines, nous avons pu identifier automatiquement des comportements d'interaction uniquement pour les individus en captivité (**Chapitre 4** :), alors que ce comportement n'était pas assez exprimé par les tortues vertes

immatures en liberté équipées de caméra embarquée. Les algorithmes n'ont ainsi pu s'entraîner à identifier la subtilité de ces comportements fins (**Chapitre 5** :). Néanmoins l'étude des sons émis par les tortues vertes via le déploiement d'un hydrophone intégré aux caméras, représente une alternative pour étudier les interactions entre les individus (**Chapitre 9** :). L'étude acoustique chez les tortues marines doit se poursuivre, et l'utilisation d'un hydrophone couplé à une caméra embarquée pourrait nous permettre d'identifier le contexte de ces vocalisations et comprendre leur rôle dans l'organisation sociale des tortues marines.

Un autre paramètre dont il peut être difficile d'en évaluer l'étendu est le dérangement suscité par l'appareil et son impact sur les comportements (Williams et al., 2019). Chez certaines espèces, il a été prouvé que les bio-loggers impactaient les comportements de l'animal (Bodey et al., 2018; Rosen et al., 2018; Thaxter et al., 2015; Wilson et al., 2021). Les études sur les tortues marines utilisant des caméras embarquées enregistrent rarement des comportements d'alimentation dans les heures qui suivent le déploiement (Arthur et al., 2007; Okuyama et al., 2013; Thomson and Heithaus, 2014). Les auteurs alertent ainsi sur le potentiel impact du dérangement lié à la capture et au bio-logger. Dans notre étude, à l'issue du déploiement d'accéléromètre associé à un gyroscope, capteur de pression et GPS sur les tortues vertes immatures en Martinique, nous montrons une importante variabilité dans les comportements exprimés entre les individus ; certains individus vont s'alimenter très rapidement dans l'heure ou la journée même du déploiement alors qu'une tortue ne s'est pas alimentée pendant les 3 jours de déploiement (**Chapitre 7** :). Il est donc difficile d'évaluer l'impact des bio-loggers sur les tortues marines et à quel point cela modifie leurs comportements. Néanmoins la méthode développée au cours de cette thèse s'inscrit dans une volonté de minimiser le dérangement des tortues marines dans l'étude de leur comportement. Elle a pour objectif d'identifier les comportements le plus précisément possible afin de remédier aux caméras embarquées et repose sur un logger déployé sur la carapace de la tortue marine (et non sur la tête). Dans cet objectif de limiter le dérangement, nous avons également essayé de réduire le nombre de capteurs impliqués dans cette méthode d'identification en enlevant les informations relatives au gyroscope (**Chapitre 7** :). Les déploiements de caméras embarquées munies d'hydrophones sont maintenus à des périodes courtes afin de limiter le dérangement afin de limiter le dérangement et chaque dispositif est relargué automatiquement afin d'éviter la recapture de l'animal. Alors que la communauté scientifique tend à étudier des espèces de plus en plus petites (Portugal and White, 2018), nous pensons que l'utilisation de bio-loggers doit continuellement s'accompagner d'une réflexion sur l'impact potentiel des balises sur l'animal ainsi que d'une recherche pour le limiter.

11.4 Perspectives

L'utilisation du bio-logging associé au deep learning nous a permis d'étudier avec précision le comportement des tortues vertes immatures en Martinique. Ces avancées nous permettent d'envisager des mesures de conservation adaptées pour cette population. Dans cette optique-là, il est important d'étendre nos travaux à d'autres populations de tortues vertes. Nous avons pour cela commencer à réaliser ce travail sur les tortues vertes adultes, en intra-ponte, en Guyane Française. Cette population connaît un déclin inquiétant et de nombreuses menaces persistent en mer (telle que la pêche accidentelle). Il est ainsi important d'identifier les activités entreprises par ces tortues et des zones sensibles de repos et/ou d'alimentation afin de limiter les interactions avec les activités humaines. Nous souhaitons également poursuivre ce travail sur les autres espèces de tortues marines présentes en Guyane Française : les tortues luths et olivâtres. Ceci nécessitera une validation des signaux accélérométrique via le déploiement de caméras embarquées, et un entraînement spécifique du V-net pour chaque espèce. Cette phase de validation a déjà débuté pour les tortues luths.

Enfin le V-net reste un modèle léger, sans prétraitement, dont l'application ne repose pas sur une grande puissance de calcul. Avec le développement des balises à transmission par satellite (SRDL), avec lesquelles des transmissions de données environnementales et de données accélérométriques triaxiales résumées ont déjà été réalisées (Cox et al., 2017; Heerah et al., 2019; Treasure et al., 2017), nous pensons qu'il serait envisageable d'implémenter le V-net dans ces balises. Cette technologie permettrait ainsi de traiter les données directement dans la balise et transmettre par satellite un résumé des comportements identifiés. Les chercheurs seraient alors en mesure de suivre en temps réel les activités d'un animal. Cela ne nécessiterait plus de recapter l'animal et cette avancée ouvrirait de nouveaux horizons dans l'étude des animaux migrateurs. L'implémentation d'algorithme d'apprentissage dans des balises commence à peine à se développer avec une première étude très encourageante sur les oiseaux où un CART (**Annexe 2** pour définition) a pu être implémenté à un accéléromètre afin d'activer une caméra embarquée en fonction des comportements exprimés (Korpela et al., 2020). Ainsi, l'implémentation d'algorithme basé sur du deep learning pourrait bien être les nouveaux enjeux du bio-logging.

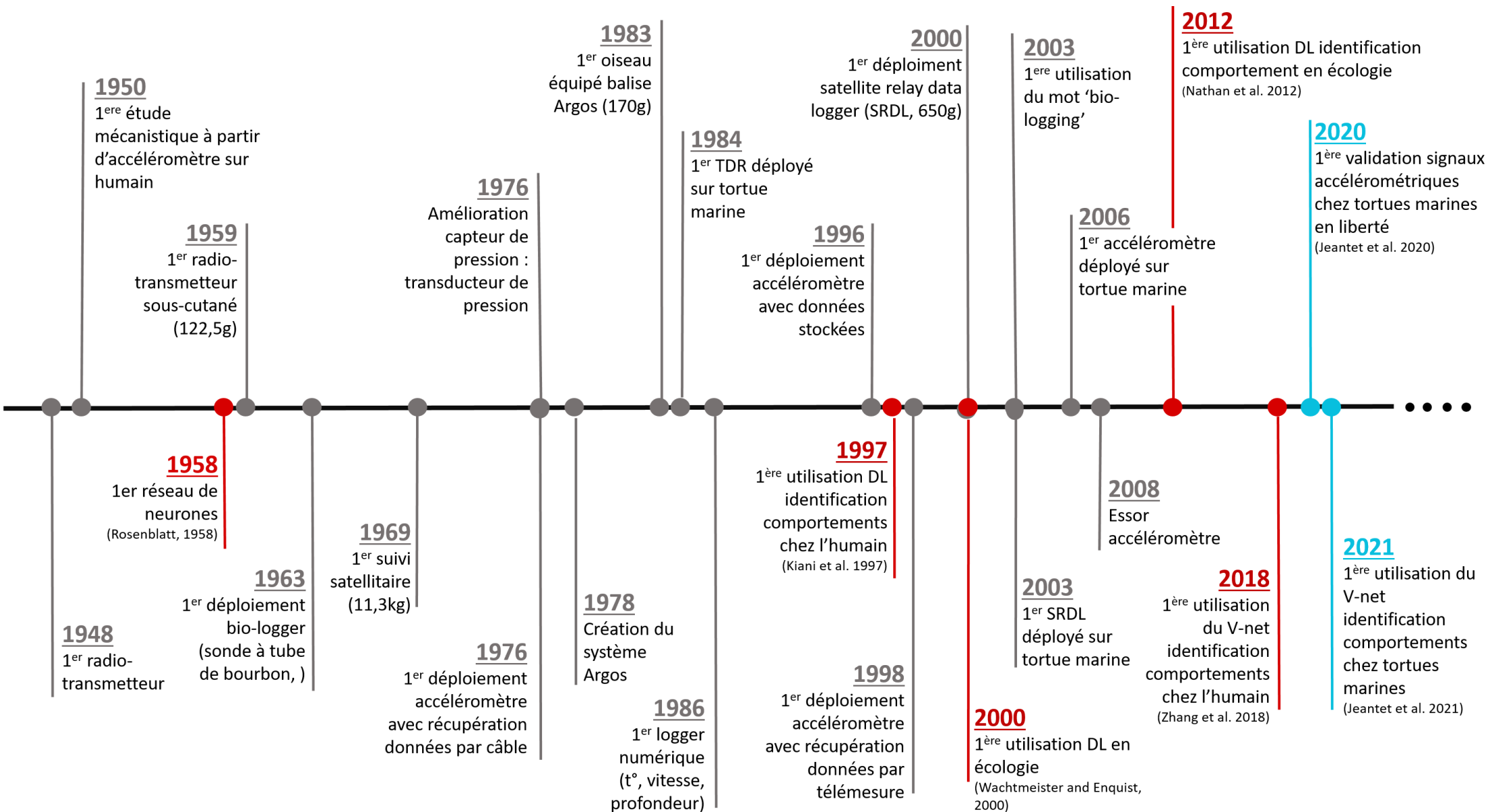


Figure 11-3 : Frise chronologique recontextualisant les principales méthodes développées au cours de cette thèse. Cette frise est en continuité avec la frise présentée en introduction de cette thèse. La couleur rouge indique les avancés en Deep Learning (DL) et en bleu les avancés réalisées au cours de cette thèse sur les tortues marines.

Conclusion

Le bio-logging est un outil puissant qui permet de suivre à distance des animaux dans leur milieu naturel en s'affranchissant des barrières physiques. Si son utilisation peut être difficile à mettre en place, elle offre de nouvelles possibilités dans l'étude des comportements bien supérieures à celles de l'observation directe, en particulier pour des espèces difficiles à suivre comme les tortues marines. Toutefois les données obtenues ne peuvent être réellement exploitées qu'au prix d'un investissement supplémentaire dans le deep learning. La mise en place de collaboration interdisciplinaire est alors nécessaire pour s'approprier cette discipline qui bouleverse aujourd'hui notre quotidien. Les résultats obtenus au cours de cette thèse sur les tortues marines justifient cet investissement car des barrières ont pu être franchies et des comportements révélés. Nous montrons ainsi, via l'utilisation du bio-logging associé au deep learning chez les tortues vertes immatures en Martinique, un budget temps atypique pour une espèce principalement herbivore, une grande variabilité interindividuelle dans l'expression de leurs comportements et un comportement social jusqu'ici insoupçonné. Ces résultats trouvent une utilité immédiate dans la mise en place de mesures de conservation adaptées et acceptables pour les acteurs économiques concernés. Ils laissent entrevoir de nouvelles directions de recherche passionnantes comme l'étude du rôle de ces plongées 'profondes' réalisées par les tortues vertes ou encore de l'importance de ce comportement social.

Du travail reste encore à effectuer pour faciliter l'utilisation du bio-logging et permettre son utilisation à l'ensemble de la communauté scientifique dans un objectif global d'améliorer nos connaissances sur les tortues marines. Le développement de logiciels faciles d'utilisation permettant le traitement des données issus de bio-loggers doit se poursuivre. Néanmoins cette démocratisation du bio-logging doit également s'accompagner d'une réflexion éthique avec une recherche permanente pour minimiser le dérangement par l'homme de ces espèces en voie de disparition et garantir une science bénéfique à leur conservation. Il est ainsi important de trouver les bonnes combinaisons de capteurs pour arriver à une miniaturisation des équipements, minimiser leurs impacts sur les individus et permettre ainsi des suivis plus longs comme lors de la migration. Le deep learning permettra de répondre aux problématiques résultant de la quantité de données générée par ces suivis long terme. Cette approche du bio-logging associé au deep learning, développée au cours de cette thèse, devrait être généralisable à d'autres espèces difficilement observables dans leur milieu naturel et jouer un rôle très important pour la conservation de la biodiversité.

Bibliographie

A

- Abdar, M., Pourpanah, F., Hussain, S., Rezazadegan, D., Liu, L., Ghavamzadeh, M., Fieguth, P., Cao, X., Khosravi, A., Acharya, U.R., Makarenkov, V., Nahavandi, S., 2020. A Review of Uncertainty Quantification in Deep Learning: Techniques, Applications and Challenges. *arXiv Prepr. arXiv2011.06225v4*.
- Ackerman, R., 1997. The Nest Environment and the Embryonic Development of Sea Turtles, in: Lutz, P., Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*. New York, NY, USA, pp. 83–106.
- Aebischer, N.J., Robertson, P.A., Kenward, R.E., 1993. Compositional Analysis of Habitat Use From Animal Radio-Tracking Data. *Ecol. Soc. Am.* 74, 1313–1325.
- Aguirre, A.A., Lutz, P., 2004. Marine Turtles as Sentinels of Ecosystem Health: Is Fibropapillomatosis an Indicator? *Ecohealth* 1, 275–283. <https://doi.org/10.1007/s10393-004-0097-3>
- Amlaner, C.J., Macdonald, D.W., 1980. *A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking, A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking*. <https://doi.org/10.1016/c2013-0-05926-9>
- Argos, 2021. Suivi des animaux : oiseaux, animaux marins et terrestres - Argos [WWW Document]. URL <https://www.argos-system.org/fr/applications-argos/suivi-des-animaux/> (accessed 10.24.21).
- Arthur, K., O'Neil, J., Limpus, C.J., Abernathy, K., Marshall, G., 2007. Using animal-borne imaging to assess green turtle (*Chelonia mydas*) foraging ecology in Moreton Bay, Australia. *Mar. Technol. Soc. J.* 41, 9–13.
- Avise, J.C., Bowen, B.W., 1994. Investigating sea turtle migration using DNA markers. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 4, 882–886. [https://doi.org/10.1016/0959-437X\(94\)90074-4](https://doi.org/10.1016/0959-437X(94)90074-4)
- Awais, M., Mellone, S., Chiari, L., 2015. Physical activity classification meets daily life: Review on existing methodologies and open challenges. *Proc. Annu. Int. Conf. IEEE Eng. Med. Biol. Soc. EMBS 2015-Novem*, 5050–5053. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2015.7319526>

B

- Balazs, G.H., 1980. Synopsis of biological data on the green turtle in the Hawaiian Islands. NOAA Tech. Memo. NMFS SWFC 7, 1–141.
- Ballorain, K., Bourjea, J., Ciccione, S., Kato, A., Hanuise, N., Enstipp, M., Fossette, S., Georges, J.Y., 2013. Seasonal diving behaviour and feeding rhythms of green turtles at Mayotte Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 483, 289–302. <https://doi.org/10.3354/meps10301>
- Barnard, C.J., 1983. *Animal behaviour, ecology and evolution*. Croom Helm, Kent.
- Bartol, S.M., Ketten, D.R., 2006. Turtle and tuna hearing. *Sea turtle and Pelagic fish sensory biology: developing techniques to reduce sea turtle bycatch in longline fisheries*.
- Bartol, S.M., Musick, J.A., Lenhardt, M.L., 1999. Auditory Evoked Potentials of the Loggerhead Sea Turtle (*Caretta caretta*). *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.* 3, 836–840.
- Baudouin, M., de Thoisy, B., Chambault, P., Berzins, R.,

- Entraygues, M., Kelle, L., Turny, A., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2015. Identification of key marine areas for conservation based on satellite tracking of post-nesting migrating green turtles (*Chelonia mydas*). *Biol. Conserv.* 184, 36–41. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.021>
- Beever, E.A., Hall, L.E., Varner, J., Loosen, A.E., Dunham, J.B., Gahl, M.K., Smith, F.A., Lawler, J.J., 2017. Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. *Front. Ecol. Environ.* 15, 299–308. <https://doi.org/10.1002/fee.1502>
- Beissinger, S.R., 1997. Integrating behavior into conservation biology: potentials and limitations, in: Clemmons, J.R., Buchholz, R. (Eds.), *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, pp. 23–47.
- Berger-Tal, O., Blumstein, D.T., Carroll, S., Fisher, R.N., Mesnick, S.L., Owen, M.A., Saltz, D., St Claire, C.C., Swaisgood, R.R., 2016. A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conserv. Biol.* 30, 744–753. <https://doi.org/10.1111/cobi.12654>
- Berger-Tal, O., Polak, T., Oron, A., Lubin, Y., Kotler, B.P., Saltz, D., 2011. Integrating animal behavior and conservation biology: A conceptual framework. *Behav. Ecol.* 22, 236–239. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq224>
- Berger, J., 2007. Carnivore repatriation and Holarctic prey: Narrowing the deficit in ecological effectiveness. *Conserv. Biol.* 21, 1105–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00729.x>
- Bidder, O.R., Walker, J.S., Jones, M.W., Holton, M.D., Urge, P., Scantlebury, D.M., Marks, N.J., Magowan, E.A., Maguire, I.E., Wilson, R.P., 2015. Step by step: Reconstruction of terrestrial animal movement paths by dead-reckoning. *Mov. Ecol.* 3, 1–16. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0055-4>
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., Tremblay, Y., McDonald, B., Park, Y.H., Rintoul, S.R., Bindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, F., Fedak, M.A., 2007. Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 13705–13710. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701121104>
- Bjorndal, K.A., 1997. Foraging ecology and nutrition of sea turtles, in: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles, Volume I*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 199–231.
- Bjorndal, K.A., 1985. Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia* 3, 736–751.
- Bjorndal, K.A., 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.* 56, 147–154. <https://doi.org/10.1007/BF00397131>
- Bjorndal, K.A., Bowen, B.W., Chaloupka, M., Crowder, L.B., Heppell, S.S., Jones, C.M., Lutcavage, M.E., Solow, A.R., Witherington, B.E., Bostrom, J., Park, S., Policansky, D., Justice, J., 2010. Assessment of Sea Turtle Status and Trends Integrating Demography and Abundance, *The National Academy of Sciences*.
- Bjorndal, K.A., Jackson, J.B.C., 2003. Roles of sea turtles in

- marine ecosystems: reconstructing the past. *Biol. Sea Turtles* 2, 259–273.
- Blanco, G.S., Morreale, S.J., Vélez, E., Piedra, R., Montes, W.M., Paladino, F. V., Spotila, J.R., 2012. Reproductive output and ultrasonography of an endangered population of East Pacific green turtles. *J. Wildl. Manage.* 76, 841–846. <https://doi.org/10.1002/jwmg.304>
- Blumenthal, J.M., Austin, T.J., Bothwell, J.B., Broderick, A.C., Ebanks-Petrie, G., Olynik, J.R., Orr, M.F., Solomon, J.L., Witt, M.J., Godley, B.J., 2009. Diving behavior and movements of juvenile hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs* 28, 55–65. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0416-1>
- Bodey, T.W., Cleasby, I.R., Bell, F., Parr, N., Schultz, A., Votier, S.C., Bearhop, S., 2018. A phylogenetically controlled meta-analysis of biologging device effects on birds: Deleterious effects and a call for more standardized reporting of study data. *Methods Ecol. Evol.* 9, 946–955. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12934>
- Boeuf, J.L.E., Naito, Y., Huntley, C., Asaga, T., 1989. Prolonged, continuous, deep diving by northern elephant seals. *Can. J. Zool.* 67, 2514–2519.
- Bom, R.A., Bouten, W., Piersma, T., Oosterbeek, K., van Gils, J.A., 2014. Optimizing acceleration-based ethograms: The use of variable-time versus fixed-time segmentation. *Mov. Ecol.* 2, 6. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-6>
- Bonanno, G., Orlando-Bonaca, M., 2018. Perspectives on using marine species as bioindicators of plastic pollution. *Mar. Pollut. Bull.* 137, 209–221. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.10.018>
- Bonola, M., Girondot, M., Robin, J.P., Martin, J., Siegwalt, F., Jeantet, L., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Etienne, D., Gresser, J., Hielard, G., Arqué, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Sutter, E., Védie, F., Barnerias, C., Thieulle, L., Bordes, R., Guimera, C., Aubert, N., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Duru, M., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Sikora, M., Rateau, F., George, F., Eggenspieler, J., Woignier, T., Allenou, J.P., Louis-Jean, L., Chanteur, B., Béranger, C., Crillon, J., Brador, A., Habold, C., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2019. Fine scale geographic residence and annual primary production drive body condition of wild immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles). *Biol. Open* 8. <https://doi.org/10.1242/bio.048058>
- Bouchard, S.S., Bjorndal, K.A., 2000. Sea Turtles as Biological Transporters of Nutrients and Energy from Marine to Terrestrial Ecosystems. *Ecology* 81, 2305. <https://doi.org/10.2307/177116>
- Boyd, I., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., 2004. Bio-logging science: sensing beyond the boundaries. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. issue* 58, 1–14.
- Brandes, S., Sicks, F., Berger, A., 2021. Behaviour classification on giraffes (*Giraffa camelopardalis*) using machine learning algorithms on triaxial acceleration data of two commonly used gps devices and its possible application for their management and conservation. *Sensors* 21. <https://doi.org/10.3390/s21062229>
- Briane, J.P., Rivalan, P., Girondot, M., 2007. The inverse problem applied to the observed clutch frequency of leatherback turtles from Yalimapo Beach, French Guiana. *Chelonian Conserv. Biol.* 6, 63–69. [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2007\)6\[63:TIPATT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2007)6[63:TIPATT]2.0.CO;2)
- Bridge, E.S., Thorup, K., Bowlin, M.S., Chilson, P.B., Diehl, R.H., Fléron, R.W., Hartl, P., Roland, K., Kelly, J.F., Robinson, W.D., Wikelski, M., 2011. Technology on the move: Recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *Bioscience* 61, 689–698. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.9.7>
- Britton, A., 2001. Review and classification of call types of juvenile crocodylians and factors affecting distress calls., in: Grigg, G.C., Seebacher, F., Francklin, C.E. (Eds.), *Crocodylian Biology and Evolution*. Chipping Norton, Australian, pp. 364–377.
- Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Hays, G.C., 2003. Variation in reproductive output of marine turtles. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 288, 95–109. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00003-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00003-0)
- Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Hays, G.C., 2002. Estimating the number of green and loggerhead turtles nesting annually in the Mediterranean. *Oryx* 36, 227–235. <https://doi.org/10.1017/S0030605302000431>
- Broderick, A.C., Patricio, A., 2019. *Chelonia mydas* (South Atlantic subpopulation). IUCN Red List Threat. Species e.T142121866A142086337. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T142121866A142086337.en>
- Brown, D.D., Kays, R., Wikelski, M., Wilson, R., Klimley, A.P., 2013. Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Anim. Biotelemetry* 1, 20. <https://doi.org/10.1186/2050-3385-1-20>
- Buchholz, R., 2007. Behavioural biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends Ecol. Evol.* 22, 401–407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.002>
- Buechner, H.K., Craighead, F.C., Craighead, J.J., Cote, C.E., 1971. Satellites for Research on Free-roaming Animals. *Bioscience* 21.
- Bustard, R., Greenham, P., 1969. Nesting Behavior of the Green Sea Turtle on a Great Barrier Reef Island. *Herpetologica* 25, 93–102.

C

- Calcagno, R., 2017. *Tortues marines, la grande odyssée*, Glénat. ed.
- Calenge, C., 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Modell.* 197, 516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Campan, R., Scapini, F., 2002. *Ethologie - Approche systémique du comportement*, De Boeck U. ed.
- Campbell, H.A., Gao, L., Bidder, O.R., Hunter, J., Franklin, C.E., 2013. Creating a behavioural classification module for acceleration data: using a captive surrogate for difficult to observe species. *J. Exp. Biol.* 216, 4501–6. <https://doi.org/10.1242/jeb.089805>
- Campbell, H.W., Evans, W.E., 1972. Observations on the vocal behavior of Chelonians. *Herpetologica* 28, 277–280.

Bibliographie

- Campos, P., Cardona, L., 2020. Trade-offs between nutritional quality and abundance determine diet selection in juvenile benthic green turtles. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 527, 151373. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151373>
- Canziani, A., Paszke, A., Culurciello, E., 2016. An Analysis of Deep Neural Network Models for Practical Applications 1–7.
- Carr, A., 1995. Handbook of turtles. The turtles of the United States, Cadana, and Baja California. Ithaca, New-York.
- Cavagna, G., Saibene, F., Margaria, R., 1961. A three-directional accelerometer for analyzing body movements. *J. Appl. Physiol.* 16, 191. <https://doi.org/10.1152/jappl.1961.16.1.191>
- Çelik, A., Kaska, Y., Bağ, H., Aureggi, M., Semiz, G., Kartal, A.A., Elçi, L., 2006. Heavy metal monitoring around the nesting environment of green sea turtles in Turkey. *Water. Air. Soil Pollut.* 169, 67–79. <https://doi.org/10.1007/s11270-006-1562-0>
- Chambault, Philippine, de Thoisy, B., Heerah, K., Conchon, A., Barrioz, S., Dos Reis, V., Berzins, R., Kelle, L., Picard, B., Roquet, F., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2016a. The influence of oceanographic features on the foraging behavior of the olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* along the Guiana coast. *Prog. Oceanogr.* 142, 58–71. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2016.01.006>
- Chambault, P., de Thoisy, B., Huguin, M., Martin, J., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Hiélard, G., Mailles, J., Védie, F., Barnerias, C., Sutter, E., Guillemot, B., Dumont-Dayot, É., Régis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., Frouin, C., Aubert, N., Guimera, C., Bordes, R., Thieulle, L., Duru, M., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Queneherve, P., Woignier, T., Allenou, J.P., Cimiterra, N., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillat, T., Rangon, L., Chanteux, N., Chanteur, B., Béranger, C., Le Maho, Y., Petit, O., Chevallier, D., 2018. Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking. *Ecol. Evol.* 8, 12790–12802. <https://doi.org/10.1002/ece3.4708>
- Chambault, P., de Thoisy, B., Kelle, L., Berzins, R., Bonola, M., Delvaux, H., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2016. Inter-nesting behavioural adjustments of green turtles to an estuarine habitat in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 555, 235–248. <https://doi.org/10.3354/meps11813>
- Chambault, Philippine, De Thoisy, B., Kelle, L., Berzins, R., Bonola, M., Delvaux, H., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2016b. Inter-nesting behavioural adjustments of green turtles to an estuarine habitat in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 555, 235–248. <https://doi.org/10.3354/meps11813>
- Chambault, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins, R., Bilo, K., Gaspar, P., De Thoisy, B., Maho, Y. Le, Chevallier, D., 2015. Dispersal and diving adjustments of the green turtle *Chelonia mydas* in response to dynamic environmental conditions during post-nesting migration. *PLoS One* 10, 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137340>
- Chambault, P., Roquet, F., Benhamou, S., Baudena, A., Pauthenet, E., de Thoisy, B., Bonola, M., Dos Reis, V., Crasson, R., Brucker, M., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2017. The Gulf Stream frontal system: A key oceanographic feature in the habitat selection of the leatherback turtle? *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 123, 35–47. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.003>
- Cheng, I.J., Bentivegna, F., Hochscheid, S., 2013. The behavioural choices of green turtles nesting at two environmentally different islands in Taiwan. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 440, 141–148. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.12.002>
- Chevallier, D., Girondot, M., Berzins, R., Chevalier, J., de Thoisy, B., Fretey, J., Kelle, L., Lebreton, J., 2020. Survival and breeding interval of an endangered marine vertebrate, the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, in French Guiana. *Endanger. Species Res.* 41, 153–165. <https://doi.org/10.3354/esr01013>
- Chilvers, B.L., Delean, S., Gales, N.J., Holley, D.K., Lawler, I.R., Marsh, H., Preen, A.R., 2004. Diving behaviour of dugongs, *Dugong dugon*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 304, 203–224. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.12.010>
- Chimienti, M., Cornulier, T., Owen, E., Bolton, M., Davies, I.M., Travis, J.M.J., Scott, B.E., 2016. The use of an unsupervised learning approach for characterizing latent behaviors in accelerometer data. *Ecol. Evol.* 6, 727–741. <https://doi.org/10.1002/ece3.1914>
- Chollet, F., 2018. Deep learning with Python. Manning Publications Co., Shelter Island, NY 11964.
- Christianen, M.J.A., Govers, L.L., Bouma, T.J., Kiswara, W., Roelofs, J.G.M., Lamers, L.P.M., van Katwijk, M.M., 2012. Marine megaherbivore grazing may increase seagrass tolerance to high nutrient loads. *J. Ecol.* 100, 546–560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01900.x>
- Christianen, M.J.A., Smulders, F.O.H., Engel, M.S., Nava, M.I., Willis, S., Debrot, A.O., Palsbøll, P.J., Vonk, J.A., Becking, L.E., 2018. Megaherbivores may impact expansion of invasive seagrass in the Caribbean. *J. Ecol.* 107, 45–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021>
- Christin, S., Hervet, É., Lecomte, N., 2019. Applications for deep learning in ecology. *Methods Ecol. Evol.* 10, 1632–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13256>
- Clemmons, J.R., Buchholz, R., 1997. Behavioral approaches to conservation in the wild. Cambridge University Press.
- Cochran, W.W., Lord, R.D., 1963. a Radio-Tracking System for wild animals. *J. Wildl. Manage.* 27, 9–24.
- Colafrancesco, K.C., Gridi-Papp, M., 2016. Vocal Sound Production and Acoustic Communication in Amphibians and Reptiles. *Springer Handbook of Auditory Research*, pp. 51–82. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27721-9_3
- Colombelli-Négrel, D., Hauber, M.E., Robertson, J., Sulloway, F.J., Hoi, H., Griggio, M., Kleindorfer, S., 2012. Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. *Curr. Biol.* 22, 2155–2160. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.025>
- Congdon, J.D., 1989. Proximate and evolutionary constraints on energy relations of reptiles. *Physiol. Zool.* 62, 356–373. <https://doi.org/10.1086/physzool.62.2.30156175>
- Congdon, J.D., Gibbons, J.W., 1987. Morphological

Bibliographie

- constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 84, 4145–4147. <https://doi.org/10.1073/pnas.84.12.4145>
- Cook, S.L., Forrest, T.G., 2005. Sounds produced by nesting leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Herpetol. Rev.* 36, 387–390.
- Cooke, S.J., Hinch, S.G., Wikelski, M., Andrews, R.D., Kuchel, L.J., Wolcott, T.G., Butler, P.J., 2004. Biotelemetry: A mechanistic approach to ecology. *Trends Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.003>
- Cousteau, J., 1971. Our oceans are dying. *New York Times*.
- Cox, S.L., Orgeret, F., Gesta, M., Rodde, C., Heizer, I., Weimerskirch, H., Guinet, C., 2017. Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators. *Methods Ecol. Evol.* 9, 64–77. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12845>
- Craighead, F.C., Craighead, J.J., Cote, C.E., Buechner, H.K., 1972. Satellite and Ground Radiotracking of Elk, ANASA, Washington Animal Orientation and Navigation. Washington D.C.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., Caswell, H., 2013. A Stage-Based Population Model for Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation [WWW Document]. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939225>
- Cueto, E., Sukumar, N., Calvo, B., Martínez, M.A., Cegoñino, J., Doblaré, M., 2003. Overview and recent advances in natural neighbour Galerkin methods. *Arch. Comput. Methods Eng.* 10, 307–384. <https://doi.org/10.1097/PAT.0b013e3283429f6c>
- ## D
- Darwin, C.R., 1869. Chapter IV. Natural selection; or the survival of the fittest, in: Murray, J. (Ed.), *Origin of Species*.
- Davis, R.W., Hagey, W., Horning, M., 2004. Monitoring the behavior and multi-dimensional movements of Weddell seals using an animal-borne video and data recorder. *Mem. Natl. Inst. Polar Res.* 148–154.
- DEAL, 2011. Diagnostic sur l'invasion biologique aux Antilles Françaises.
- Debache, I., Jeantet, L., Chevallier, D., Bergouignan, A., Sueur, C., 2020. A lean and performant hierarchical model for human activity recognition using body-mounted sensors. *Sensors (Switzerland)* 20. <https://doi.org/10.3390/s20113090>
- DeSantis, D.L., Mata-Silva, V., Johnson, J.D., Wagler, A.E., 2020. Integrative Framework for Long-Term Activity Monitoring of Small and Secretive Animals: Validation With a Cryptic Pitviper. *Front. Ecol. Evol.* 8, 1–14. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00169>
- Dickinson, E.R., Twining, J.P., Wilson, R., Stephens, P.A., Westander, J., Marks, N., Scantlebury, D.M., 2021. Limitations of using surrogates for behaviour classification of accelerometer data: refining methods using random forest models in Caprids. *Mov. Ecol.* 9, 1–14. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00265-7>
- Dodge, K.L., Galuardi, B., Miller, T.J., Lutcavage, M.E., 2014. Leatherback turtle movements, dive behavior, and habitat characteristics in ecoregions of the Northwest Atlantic Ocean. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091726>
- Donaldson, M.R., Hinch, S.G., Suski, C.D., Fisk, A.T., Heupel, M.R., Cooke, S.J., 2014. Making connections in aquatic ecosystems with acoustic telemetry monitoring. *Front. Ecol. Environ.* 12, 565–573. <https://doi.org/10.1890/130283>
- Dornfeld, T.C., Robinson, N.J., Tomillo, P.S., Paladino, F. V., 2015. Ecology of solitary nesting olive ridley sea turtles at Playa Grande, Costa Rica. *Mar. Biol.* 162, 123–139. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2583-7>
- Dow, W., Karen Eckert, Palmer, M., 2007. An atlas of sea turtle nesting habitat for the wider Caribbean region. WIDECASSTech. Rep. 6, 267.
- DuBois, A.B., Cavagna, G.A., Fox, R.S., 1976. Locomotion of bluefish. *J. Exp. Zool.* 195, 223–235. <https://doi.org/10.1002/jez.1401950207>
- ## E
- Eckert, K.L., Bjørndal, K.A., Abreu-grobois, F.A., Donnelly, M., 1999. Research and management techniques for the conservation of sea turtles, IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication. <https://doi.org/10.1037/h0033590>
- Eckert, K.L., Hemphill, A.H., 2005. Sea Turtles as Flagships for Protection of the Wider Caribbean Region. *Mast* 3, 119–143.
- Eckert, S.A., Eckert, K.L., Ponganis, P., Kooyman, G.L., 1989. Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Can. J. Zool.* 67, 2834–2840. <https://doi.org/10.1139/z89-399>
- Eckert, S.A., Nellis, D.W., Eckert, K.L., Kooyman, G.L., 1986. Diving patterns of two leatherback sea turtles (*dermochelys coriacea*) during interesting intervals at Sandy Point, St Croix, U.S. Virgin Islands. *Herpetologica* 42, 381–388.
- Elhacham, E., Ben-Uri, L., Grozovski, J., Bar-On, Y.M., Milo, R., 2020. Global human-made mass exceeds all living biomass. *Nat.* 2020 5887838 588, 442–444. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-3010-5>
- Enstipp, M.R., Ciccione, S., Gineste, B., Milbergue, M., Ballorain, K., Ropert-Coudert, Y., Kato, a., Plot, V., Georges, J.-Y., 2011. Energy expenditure of freely swimming adult green turtles (*Chelonia mydas*) and its link with body acceleration. *J. Exp. Biol.* 214, 4010–4020. <https://doi.org/10.1242/jeb.062943>
- Enstipp, M.R., Ciccione, S.S., Gineste, B., Milbergue, M., Ballorain, K., Ropert-coudert, Y., Kato, A., Plot, V., Georges, J.Y., Ciccione, S.S., Narazaki, T., Sato, K., Georges, J.Y., 2016. Energy expenditure of adult green turtles (*Chelonia mydas*) at their foraging grounds and during simulated oceanic migration. *Funct. Ecol.* 30, 1810–1825. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12667>
- Epp, M. V., Fournet, M.E.H., Davoren, G.K., 2021. Humpback whale call repertoire on a northeastern Newfoundland foraging ground. *Mar. Mammal Sci.* <https://doi.org/10.1111/mms.12859>
- Esteban, N., Mortimer, J.A., Hays, G.C., 2017. How numbers of nesting sea turtles can be overestimated by nearly a factor of two. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2581>
- ## F
- Fehlmann, G., King, A.J., 2016. Bio-logging. *Curr. Biol.* 26, R830–R831. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.033>

Bibliographie

- Fehlmann, G., O’Riain, M.J., Hopkins, P.W., O’Sullivan, J., Holton, M.D., Shepard, E.L.C., King, A.J., 2017. Identification of behaviours from accelerometer data in a wild social primate. *Anim. Biotelemetry* 5, 6. <https://doi.org/10.1186/s40317-017-0121-3>
- Ferrara, C.R., Mortimer, J.A., Vogt, R.C., 2014a. First Evidence that Hatchlings of *Chelonia mydas* Emit Sounds. *Copeia* 2014, 245–247. <https://doi.org/10.1643/CE-13-087>
- Ferrara, C.R., Vogt, R.C., Harfush, M.R., Sousa-Lima, R.S., Albavera, E., Tavera, A., 2014b. First evidence of leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) embryos and hatchlings emitting sounds. *Chelonian Conserv. Biol.* 13, 110–114. <https://doi.org/10.2744/CCB-1045.1>
- Ferrara, C.R., Vogt, R.C., Sousa-Lima, R.S., 2013. Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in chelonians. *J. Comp. Psychol.* 127, 24–32. <https://doi.org/10.1037/a0029656>
- Ferrara, C.R., Vogt, R.C., Sousa-Lima, R.S., 2012. Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in chelonians. *J. Comp. Psychol.* 127, 24–32. <https://doi.org/10.1037/a0029656>
- Ferrara, C.R., Vogt, R.C., Sousa-Lima, R.S., Lenz, A., Morales-Mávil, J.E., 2019. Sound Communication in Embryos and Hatchlings of *Lepidochelys kempii*. *Chelonian Conserv. Biol.* 18, 279–283. <https://doi.org/10.2744/CCB-1386.1>
- Figgenger, C., Bernardo, J., Plotkin, P.T., 2019. Beyond trophic morphology: stable isotopes reveal ubiquitous versatility in marine turtle trophic ecology. *Biol. Rev.* 94, 1947–1973. <https://doi.org/10.1111/brv.12543>
- Figó, D., Diniz, P.C., Ferreira, D.R., Cardoso, J.M.P., 2010. Preprocessing techniques for context recognition from accelerometer data. *Pers. Ubiquitous Comput.* 14, 645–662. <https://doi.org/10.1007/s00779-010-0293-9>
- Fleming, A.E., 1995. Digestive efficiency of the Australian abalone *Haliotis rubra* in relation to growth and feed preference. *Aquaculture* 134, 279–293. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)00055-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)00055-7)
- Fontaine, J.J., Martin, T.E., 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol. Lett.* 9, 428–434. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x>
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T., Mao, J.S., 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86, 1320–1330. <https://doi.org/10.1890/04-0953>
- Fossette, S., Ferrarolii, S., Tanaka, H., Ropert-Coudert, Y., Arai, N., Sato, K., Naito, Y., Maho, Y. Le, Georges, J.-Y., 2007. Dispersal and dive patterns in gravid leatherback turtles during the nesting season in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 338:
- Fossette, S., Gaspar, P., Handrich, Y., Maho, Y. Le, Georges, J.Y., 2008. Dive and beak movement patterns in leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during interesting intervals in French Guiana. *J. Anim. Ecol.* 77, 236–246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01344.x>
- Fossette, S., Gleiss, A.C., Myers, A.E., Garner, S., Liebsch, N., Whitney, N.M., Hays, G.C., Wilson, R.P., Lutcavage, M.E., 2010. Behaviour and buoyancy regulation in the deepest-diving reptile: the leatherback turtle. *J. Exp. Biol.* 213, 4074–4083. <https://doi.org/10.1242/jeb.048207>
- Fossette, S., Schofield, G., Lilley, M.K.S., Gleiss, A.C., Hays, G.C., 2012. Acceleration data reveal the energy management strategy of a marine ectotherm during reproduction. *Funct. Ecol.* 26, 324–333. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01960.x>
- Frazier, J., 2005. Marine Turtles: The Role of Flagship Species in Interactions Between People and the Sea. *Mast* 3, 5–38.
- Frazier, J., 2003. Prehistoric and ancient historic interactions between humans and marine turtles. *Biol. sea turtles* 2, 1–38. <https://doi.org/doi:10.1201/9781420040807.ch1>
- Friedlingstein, P., O’Sullivan, M., Jones, M.W., Andrew, R.M., Hauck, J., Olsen, A., Peters, G.P., Peters, W., Pongratz, J., Sitch, S., Le Quééré, C., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Alin, S., Aragão, L.E.O.C., Arneeth, A., Arora, V., Bates, N.R., Becker, M., Benoit-Cattin, A., Bittig, H.C., Bopp, L., Bultan, S., Chandra, N., Chevallier, F., Chini, L.P., Evans, W., Florentie, L., Forster, P.M., Gasser, T., Gehlen, M., Gilfillan, D., Gkritzalis, T., Gregor, L., Gruber, N., Harris, I., Hartung, K., Haverd, V., Houghton, R.A., Ilyina, T., Jain, A.K., Joetzjer, E., Kadono, K., Kato, E., Kitidis, V., Korsbakken, J.I., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lenton, A., Lienert, S., Liu, Z., Lombardozzi, D., Marland, G., Metzl, N., Munro, D.R., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S.I., Niwa, Y., O’Brien, K., Ono, T., Palmer, P.I., Pierrot, D., Poulter, B., Resplandy, L., Robertson, E., Rödenbeck, C., Schwinger, J., Séférian, R., Skjelvan, I., Smith, A.J.P., Sutton, A.J., Tanhua, T., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Van Der Werf, G., Vuichard, N., Walker, A.P., Wanninkhof, R., Watson, A.J., Willis, D., Wiltshire, A.J., Yuan, W., Yue, X., Zaehle, S., 2020. Global Carbon Budget 2020. *Earth Syst. Sci. Data* 12, 3269–3340. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3269-2020>
- Fuentes, M.M.P.B., Meletis, Z.A., Wildermann, N.E., Ware, M., 2021. Conservation interventions to reduce vessel strikes on sea turtles: A case study in Florida. *Mar. Policy* 128, 104471. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOL.2021.104471>
- Fuller, J.L., Gordon, T., 1948. The Radio Inductograph - A Device for Recording Physiological Activity in Unrestrained Animals. *Science (80-)*. 108, 287–288.
- Fuller, M.R., Seegar, W.S., Schueck, L.S., 1998. Routes and Travel Rates of Migrating Peregrine Falcons *Falco peregrinus* and Swainson’s Hawks *Buteo swainsoni* in the Western Hemisphere. *J. Avian Biol.* 29, 433. <https://doi.org/10.2307/3677162>

G

- Galeotti, P., Sacchi, R., Fasola, M., Ballasina, D., 2005. Do mounting vocalisations in tortoises have a communication function? A comparative analysis. *Herpetol. J.* 15, 61–71.
- Gans, C., Maderson, P.F.A., 1973. Sound producing mechanisms in recent reptiles: Review and comment. *Integr. Comp. Biol.* 13, 1195–1203. <https://doi.org/10.1093/icb/13.4.1195>
- Gao, J., Tian, M., 2016. Analysis of over-consumption of natural resources and the ecological trade deficit in China based on ecological footprints. *Ecol. Indic.* 61,

- 899–904.
<https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2015.10.044>
- Geiger, S., 2019. Package “rblt” 1–12.
- Georges, J.Y., Fossette, S., Billes, A., Ferraroli, S., Fretey, J., Grémillet, D., Le Maho, Y., Myers, A.E., Tanaka, H., Hays, G.C., 2007. Meta-analysis of movements in Atlantic leatherback turtles during the nesting season: Conservation implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 338, 225–232. <https://doi.org/10.3354/meps338225>
- Giles, J.C., Davis, J.A., McCauley, R.D., Kuchling, G., 2009. Voice of the turtle: The underwater acoustic repertoire of the long-necked freshwater turtle, *Chelodina oblonga*. *J. Acoust. Soc. Am.* 126, 434–443. <https://doi.org/10.1121/1.3148209>
- Gillespie, T.W., 2001. Remote sensing of animals. *Prog. Phys. Geogr.* 25, 355–362. <https://doi.org/10.1191/030913301680193814>
- Girondot, M., Godfrey, M.H., Ponge, L., Rivalan, P., 2007. Modeling approaches to quantify leatherback nesting trends in French Guiana and Suriname. *Chelonian Conserv. Biol.* [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2007\)6\[37:MATQLN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2007)6[37:MATQLN]2.0.CO;2)
- Girondot, M., Rivalan, P., Wongsopawiro, R., Briane, J.P., Hulin, V., Caut, S., Guirlet, E., Godfrey, M.H., 2006. Phenology of marine turtle nesting revealed by statistical model of the nesting season. *Handb. Environ. Chem. Vol. 5 Water Pollut.* 6, 1–12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-11>
- Glenn, E.P., Jerrold, L.D., 1993. Foraging Ecology of Bison and Cattle on a Mixed Prairie : Implications for Natural Area Management Author (s): Glenn E . Plumb and Jerrold L . Dodd Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1942096> . FORAGING. *Ecol. Appl.* 3, 631–643.
- Graf, P.M., Wilson, R.P., Qasem, L., Hackländer, K., Rosell, F., 2015. The use of acceleration to code for animal behaviours; a case study in free-ranging Eurasian beavers *Castor fiber*. *PLoS One* 10, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136751>
- Greif, S., Yovel, Y., 2019. Using on-board sound recordings to infer behaviour of free-moving wild animals. *J. Exp. Biol.* 222, jeb184689. <https://doi.org/10.1242/jeb.184689>
- Guinet, C., Servera, N., Deville, T., Beauplet, G., 2005. Changes in subantarctic fur seal pups’ activity budget and diving behaviours throughout the rearing period. *Can. J. Zool.* 83, 962–970. <https://doi.org/10.1139/z05-087>
- H**
- Hadetskyi, V., 2019. Analysis of the physical measures and videos of sea turtles and modeling of their behavior based on sensors’ data.
- Hailman, J.P., Elowson, M.A., 1992. Ethogram of the Nesting Female Loggerhead (*Carette caretta*). *Herpetological* 48, 1–30.
- Halsey, L.G., Green, J. a, Wilson, R.P., Frappell, P.B., 2008. Accelerometry to Estimate Energy Expenditure during Activity: Best Practice with Data Loggers. *Physiol. Biochem. Zool.* 82, 396–404. <https://doi.org/10.1086/589815>
- Halsey, Lewis G., Jones, T.T., Jones, D.R., Liebsch, N., Booth, D.T., 2011. Measuring energy expenditure in sub-adult and hatchling sea turtles via accelerometry. *PLoS One* 6, e22311. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022311>
- Halsey, Lewis G., Portugal, S.J., Smith, J.A., Murn, C.P., Wilson, R.P., 2009. Recording raptor behavior on the wing via accelerometry. *J. F. Ornithol.* 80, 171–177. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2009.00219.x>
- Halsey, L. G., Shepard, E.L.C., Quintana, F., Gomez Laich, A., Green, J.A., Wilson, R.P., 2009. The relationship between oxygen consumption and body acceleration in a range of species. *Comp. Biochem. Physiol. - A Mol. Integr. Physiol.* 152, 197–202. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.09.021>
- Halsey, L. G., White, C.R., Enstipp, M.R., Wilson, R.P., Butler, P.J., Martin, G.R., Grémillet, D., Jones, D.R., 2011. Assessing the validity of the accelerometry technique for estimating the energy expenditure of diving double-crested cormorants *phalacrocorax auritus*. *Physiol. Biochem. Zool.* 84, 230–237. <https://doi.org/10.1086/658636>
- Hamann, M., Godfrey, M.H., Seminoff, J.A., Arthur, K., Barata, P.C.R., Bjørndal, K.A., Bolten, A.B., Broderick, A.C., Campbell, L.M., Carreras, C., Casale, P., Chaloupka, M., Chan, S.K.F., Coyne, M.S., Crowder, L.B., Diez, C.E., Dutton, P.H., Epperly, S.P., Fitz Simmons, N.N., Formia, A., Girondot, M., Hays, G.C., Cheng, I.J., Kaska, Y., Lewison, R., Mortimer, J.A., Nichols, W.J., Reina, R.D., Shanker, K., Spotila, J.R., Tomás, J., Wallace, B.P., Work, T.M., Zbinden, J., Godley, B.J., 2010. Global research priorities for sea turtles: Informing management and conservation in the 21st century. *Endanger. Species Res.* 11, 245–269. <https://doi.org/10.3354/esr00279>
- Hammerschlag, N., Gallagher, A.J., Lazarre, D.M., 2011. A review of shark satellite tagging studies. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.12.012>
- Hancock, J., Vieira, S., Lima, H., Schmitt, V., Pereira, J., Rebelo, R., Girondot, M., 2019. Overcoming field monitoring restraints in estimating marine turtle interesting period by modelling individual nesting behaviour using capture-mark-recapture data. *Ecol. Modell.* 402, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.04.013>
- Hanke, G., Galgani, F., Werner, S., Oosterbaan, L., Nilsson, P., Fleet, D., Kinsey, S., Thompson, R., Palatinus, A., Van Franeker, J., Vlachogianni, T., Scoullou, M., Veiga, J., Matiddi, M., Alcaro, L., Maes, T., Korpinen, S., Budziak, A., Leslie, H., Gago, J., Liebezeit, 2013. Guidance on Monitoring of Marine Litter in European Seas. Publ. Off. Eur. Union JRC83985. <https://doi.org/10.2788/99475>
- Harcourt, R., Sequeira, A.M.M., Zhang, X., Roquet, F., Komatsu, K., Heupel, M., McMahon, C., Whoriskey, F., Meekan, M., Carroll, G., Brodie, S., Simpfendorfer, C., Hindell, M., Jonsen, I., Costa, D.P., Block, B., Muelbert, M., Woodward, B., Weise, M., Aarestrup, K., Biuw, M., Boehme, L., Bograd, S.J., Cazau, D., Charrassin, J.B., Cooke, S.J., Cowley, P., de Bruyn, P.J.N., Jeanniard du Dot, T., Duarte, C., Eguíluz, V.M., Ferreira, L.C., Fernández-Gracia, J., Goetz, K., Goto, Y., Guinet, C., Hammill, M., Hays, G.C., Hazen, E.L., Hückstädt, L.A., Huvneers, C., Iverson, S., Jaaman,

- S.A., Kittiwattanawong, K., Kovacs, K.M., Lydersen, C., Moltmann, T., Naruoka, M., Phillips, L., Picard, B., Queiroz, N., Reverdin, G., Sato, K., Sims, D.W., Thorstad, E.B., Thums, M., Treasure, A.M., Trites, A.W., Williams, G.D., Yonehara, Y., Fedak, M.A., 2019. Animal-borne telemetry: An integral component of the ocean observing toolkit. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00326>
- Harris, R.B., Fancy, S.G., Douglas, D.C., Garner, G.W., Amstrup, S.C., McCabe, T.R., Pank, L.F., 1990. Tracking wildlife by satellite: current systems and performance. *Fish Wildl. Tech. Rep. - US Fish Wildl. Serv.* 30.
- Hart, K.M., White, C.F., Iverson, A.R., Whitney, N., 2016. Trading shallow safety for deep sleep: Juvenile green turtles select deeper resting sites as they grow. *Endanger. Species Res.* 31, 61–73. <https://doi.org/10.3354/esr00750>
- Hatase, H., Omuta, K., Tsukamoto, K., 2010. Oceanic residents, neritic migrants: A possible mechanism underlying foraging dichotomy in adult female loggerhead turtles (*Caretta caretta*). *Mar. Biol.* 157, 1337–1342. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1413-9>
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Godfrey, M.H., Godley, B.J., 2009. Climate change and marine turtles. *Endanger. Species Res.* 7, 137–154. <https://doi.org/10.3354/esr00198>
- Hays, G.C., Glen, F., Broderick, A.C., Godley, B.J., Metcalfe, J.D., 2002. Behavioural plasticity in a large marine herbivore: Contrasting patterns of depth utilisation between two green turtle (*Chelonia mydas*) populations. *Mar. Biol.* 141, 985–990. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0885-7>
- Hays, G.C., Houghton, J.D.R., Isaacs, C., King, R.S., Lloyd, C., Lovell, P., 2004. First records of oceanic dive profiles for leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, indicate behavioural plasticity associated with long-distance migration. *Anim. Behav.* 67, 733–743. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.011>
- Hays, G.C., Marshall, G.J., Seminoff, J.A., 2007. Flipper beat frequency and amplitude changes in diving green turtles, *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.* 150, 1003–1009. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0412-3>
- Hazel, J., Lawler, I.R., Hamann, M., 2009. Diving at the shallow end: Green turtle behaviour in near-shore foraging habitat. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 371, 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.01.007>
- Heerah, K., Andrews-Goff, V., Williams, G., Sultan, E., Hindell, M., Patterson, T., Charrassin, J.B., 2013. Ecology of Weddell seals during winter: Influence of environmental parameters on their foraging behaviour. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 88–89, 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.08.025>
- Heerah, K., Cox, S.L., Blevin, P., Guinet, C., Charrassin, J.-B., 2019. Validation of dive foraging indices using archived and transmitted acceleration data: the case of the Weddell seal. *Front Ecol Env.* 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00030>
- Heerah, K., Hindell, M., Guinet, C., Charrassin, J.B., 2014. A new method to quantify within dive foraging behaviour in marine predators. *PLoS One* 9, e99329. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099329>
- Heppell, S.S., Crowder, L.B., Crouse, D.T., 1996. Models to Evaluate Headstarting as a Management Tool for Long-Lived. *Ecol. Appl.* 6, 556–565. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2269391>
- Hildebrand, J., 2009. Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 395, 5–20. <https://doi.org/10.3354/meps08353>
- Hill, R.D., 1986. Microcomputer monitor and blood sampler for free-diving Weddell seals. *J. Appl. Physiol.* 61, 1570–1576.
- Hill, R.D., Zapol, M., Roger, D., Schneider, R.C., Lig-, G.C., Schuette, A.H., Elliott, R.L., 1987. Heart rate and body temperature diving of Weddell seals during free 344–351.
- Hily, C., Duchêne, J., Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Gigou, A., Payri, C., Védie, F., 2010. Les herbiers de phanérogames marines de l'outre-mer français, écosystèmes associés aux récifs coralliens.
- Hindle, A.G., Rosen, D.A.S., Trites, A.W., 2010. Swimming depth and ocean currents affect transit costs in steller sea lions eumetopias jubatus. *Aquat. Biol.* 10, 139–148. <https://doi.org/10.3354/ab00279>
- Hochscheid, S., 2014. Why we mind sea turtles' underwater business: A review on the study of diving behavior. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 450, 118–136. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.016>
- Hochscheid, S., Godley, B.J., Broderick, A.C., Wilson, R.P., 1999. Reptilian diving: Highly variable dive patterns in the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185, 101–112. <https://doi.org/10.3354/meps185101>
- Hochscheid, S., Wilson, R.P., 1999. A new method for the determination of at-sea activity in sea turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185, 293–296.
- Holland, R.A., Wikelski, M., Kümmeth, F., Bosque, C., 2009. The secret life of oilbirds: New insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *PLoS One* 4, 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008264>
- Houghton, J.D.R., Broderick, A.C., Godley, B.J., Metcalfe, J.D., Hays, G.C., 2002. Diving behaviour during the interesting interval for loggerhead turtles *Caretta caretta* nesting in Cyprus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 227, 63–70. <https://doi.org/10.3354/meps227063>
- Houghton, J.D.R., Doyle, T.K., Davenport, J., Wilson, R.P., Hays, G.C., 2008. The role of infrequent and extraordinary deep dives in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *J. Exp. Biol.* 211, 2566–2575. <https://doi.org/Doi.10.1242/Jeb.020065>
- Houston, A.I., Mcnamara, J.M., 1999. Models of adaptive behaviour: An approach based on state. Cambridge University Press.
- Hur, T., Bang, J., Huynh-The, T., Lee, J., Kim, J.I., Lee, S., 2018. Iss2Image: A novel signal-encoding technique for CNN-based human activity recognition. *Sensors* 18. <https://doi.org/10.3390/s18113910>
- I
Ifremer, 2017. Biodiversité Marine [WWW Document]. URL <https://www.ifremer.fr/Expertise/Eau-Biodiversite/Biodiversite-Marine> (accessed 9.20.21).
- Indeck, K.L., Girola, E., Torterotot, M., Noad, M.J., Dunlop, R.A., 2021. Adult female-calf acoustic communication signals in migrating east Australian humpback whales.

Bibliographie

- Bioacoustics 30, 341–365. <https://doi.org/10.1080/09524622.2020.1742204>
- International Union of the Conservation of Nature (IUCN), 2020. IUCN red list of threatened species [WWW Document]. URL <https://www.iucnredlist.org/> (accessed 3.25.21).
- IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.1111/padr.12283>
- IPCC, 2021. Summary for Policymakers, in: Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M.I., Huang, M., Leitzell, K., Lonnoy, E., Matthews, J.B.R., Maycock, T.K., Waterfield, T., Yelekçi, O., Yu, R., Zhou, B. (Eds.), Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. pp. 1–3949.
- IUCN, 2020. IUCN red list of threatened species [WWW Document]. Int. Union Conserv. Nat. Nat. Resour. URL <http://www.iucnredlist.org/search> (accessed 1.11.18).
- IUCN Species Survival Commission, 2012. IUCN RED LIST CATEGORIES AND CRITERIA Version 3.1 Second edition.
- ## J
- Jeantet, L., Dell'Amico, F., Forin-Wiart, M.-A., Coutant, M., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Regis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., de Thoisy, B., Le Maho, Y., Brucker, M., Châtelain, N., Laesser, R., Crenner, F., Handrich, Y., Wilson, R., Chevallier, D., 2018. Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data. *J. Exp. Biol.* 221. <https://doi.org/10.1242/jeb.177378>
- Jeantet, L., Planas-Bielsa, V., Benhamou, S., Geiger, S., Martin, J., Siegwalt, F., Lelong, P., Gresser, J., Etienne, D., Hiélaud, G., Arque, A., Regis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillot, T., Andreani, L., Campistron, G., Delvaux, H., Guyon, C., Richard, S., Lefebvre, F., Aubert, N., Hahold, C., le Maho, Y., Chevallier, D., 2020. Behavioural inference from signal processing using animal-borne multi-sensor loggers: a novel solution to extend the knowledge of sea turtle ecology. *R. Soc. Open Sci.* 7, 200139. <https://doi.org/10.1098/rsos.200139>
- Jeantet, L., Vigon, V., Geiger, S., Chevallier, D., 2021. Fully convolutional neural network: a solution to infer animal behaviours from multi-sensor data. *Ecol. Modell.* 450. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109555>
- Johnsen, I., Erikstad, K.E., Sæther, B.-E., Saether, B.-E., 1994. Regulation of Parental Investment in a Long-Lived Seabird, the Puffin *Fratercula arctica*: An Experiment. *Oikos* 71, 273. <https://doi.org/10.2307/3546276>
- Johnson, S.A., Ehrhart, L.M., 1996. Reproductive Ecology of the Florida Green Turtle: Clutch Frequency. *J. Hered.* 30, 407–410. <https://doi.org/10.2307/1565180>
- Jones, T.T., Seminoff, J.A., 2013. Feeding biology: advances from field-based observations, physiological studies, and molecular techniques, in: Wyneken, J., Lohmann, K.J., Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*, Volume III. Boca Raton, Florida, pp. 213–221.
- Jonsen, I.D., Flemming, J.M., Myers, R.A., 2005. Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology* 86, 2874–2880. <https://doi.org/10.1890/04-1852>
- Jonsen, I.D., McMahon, C.R., Patterson, T.A., Auger-Méthé, M., Harcourt, R., Hindell, M.A., Bestley, S., 2019. Movement responses to environment: fast inference of variation among southern elephant seals with a mixed effects model. *Ecology* 100, 1–8. <https://doi.org/10.1002/ecy.2566>
- Jouma'a, J., Bras, Y. Le, Picard, B., Guinet, C., 2017. Three-dimensional assessment of hunting strategies in a deep diving predator, southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 573, 255–268. <https://doi.org/10.3354/meps12191>
- ## K
- Kelley, J.L., Magurran, A.E., Macías García, C., 2006. Captive breeding promotes aggression in an endangered Mexican fish. *Biol. Conserv.* 133, 169–177. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.002>
- Kemp, D.J., Wiklund, C., Gotthard, K., 2006. Life history effects upon contest behaviour: Age as a predictor of territorial contest dynamics in two populations of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Ethology* 112, 471–477. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01173.x>
- Kenward, R.E., 2001. A manual for wildlife radio tagging. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2001\)113\[0258:ol\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2001)113[0258:ol]2.0.co;2)
- Killick, R., Fearnhead, P., Eckley, I.A., 2012. Optimal detection of changepoints with a linear computational cost. *J. Am. Stat. Assoc.* 107, 1590–1598. <https://doi.org/10.1080/01621459.2012.737745>
- Kooyman, G.L., 2004. Genesis and evolution of bio-logging devices: 1963 – 2002. *Mem. Natl. Polar Res. Inst.* 15–22.
- Kooyman, G.L., 1965. Techniques Used in Measuring Diving capacities of weddell seals. *Polar Rec. (Gr. Brit.)* 12, 391–394.
- Kooyman, G.L., Gentry, R., Urquhart, D., 1976. Northern Fur Seal Diving Behavior: A New Approach to Its Study. *Science (80-)* 193, 411–412.
- Korn, Horst, Stadler, Jutta, Bonn, Aletta, 2019. Global Developments: Policy Support for Linking Biodiversity, Health and Climate Change, in: Marselle, M.R., Stadler, J., Korn, H., Irvine, K.N., Bonn, A. (Eds.), *Biodiversity and Health in the Face of Climate Change*. Springer International Publishing, pp. 315–328. https://doi.org/10.1007/978-3-030-02318-8_14
- Korpela, J., Suzuki, H., Matsumoto, S., Mizutani, Y., Samejima, M., Maekawa, T., Nakai, J., Yoda, K., 2020. Machine learning enables improved runtime and precision for bio-loggers on seabirds. *Commun. Biol.* 3, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01356-8>
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter,

- I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol. Lett.* 13, 597–605. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>
- ## L
- Ladds, M.A., Salton, M., Hocking, D.P., McIntosh, R.R., Thompson, A.P., Slip, D.J., Harcourt, R.G., 2018. Using accelerometers to develop time-energy budgets of wild fur seals from captive surrogates. *PeerJ* 6, e5814. <https://doi.org/10.7717/peerj.5814>
- Lalonde, R.G., 1991. Optimal Offspring Provisioning when Resources are not Predictable. *Am. Nat.* 138, 680–686.
- Lavender, A.L., Bartol, S.M., Bartol, I.K., 2014. Ontogenetic investigation of underwater hearing capabilities in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) using a dual testing approach. *J. Exp. Biol.* 217, 2580–2589. <https://doi.org/10.1242/jeb.096651>
- LeMunyan, C.D., White, W., Nyberg, E., Christian, J.J., 1959. Design of a Miniature Radio Transmitter for Use in Animal Studies. *J. Wildl. Manage.* 23, 107. <https://doi.org/10.2307/3797755>
- León, Y.M., Bjørndal, K.A., 2002. Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 249–258. <https://doi.org/10.3354/meps245249>
- Lewis, R.L., Crowder, L.B., Read, A.J., Freeman, S.A., 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.004>
- Liaw, A., Wiener, M., 2002. Classification and Regression by randomForest. *R news* 2, 18–22. <https://doi.org/10.1177/154405910408300516>
- Lindborg, R., Neidhardt, E., Smith, J.R., Schwartz, B., Hernandez, V., Savage, A., Witherington, B., 2019. An Ethogram Describing the Nesting Behavior of Green Sea Turtles (*Chelonia mydas*). *Herpetologica* 75, 114. <https://doi.org/10.1655/d-18-00015>
- Linnebjerg, J.F., Huffeldt, N.P., Falk, K., Merkel, F.R., Mosbech, A., Frederiksen, M., 2014. Inferring seabird activity budgets from leg-mounted time-depth recorders. *J. Ornithol.* 155, 301–306. <https://doi.org/10.1007/s10336-013-1015-7>
- Louzao, M., Delord, K., García, D., Afán, I., Arcos, J.M., Weimerskirch, H., 2021. First days at sea: depicting migration patterns of juvenile seabirds in highly impacted seascapes. *PeerJ* 9, 1–23. <https://doi.org/10.7717/peerj.11054>
- Lush, L., Wilson, R.P., Holton, M.D., Hopkins, P., Marsden, K.A., Chadwick, D.R., King, A.J., 2018. Classification of sheep urination events using accelerometers to aid improved measurements of livestock contributions to nitrous oxide emissions. *Comput. Electron. Agric.* 150, 170–177. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2018.04.018>
- Lutcavage, M.E., Lutz, P.L., 1997. Diving physiology, in: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*. pp. 277–296.
- Lutcavage, M.E., Plotkin, P., Witherington, B., Peter, L., 1997. Human Impacts on Sea Turtle Survival, *The Biology of Sea Turtles*.
- Lynch, J.M., 2018. Quantities of Marine Debris Ingested by Sea Turtles: Global Meta-Analysis Highlights Need for Standardized Data Reporting Methods and Reveals Relative Risk. *Environ. Sci. Technol.* 52, 12026–12038. <https://doi.org/10.1021/ACS.EST.8B02848>
- ## M
- Maréchal, J.-P.P., Meesters, E.H., Vedie, F., Hellio, C., 2013. Occurrence of the alien seagrass *Halophila stipulacea* in Martinique (French West Indies). *Mar. Biodivers. Rec.* 6, 1–5. <https://doi.org/10.1017/S1755267213000961>
- Martin, H., Evans, W.E., Bowers, C.A., 강용목, 1971. Methods for radio tracking marine mammals in the open sea. *IEEE 1971 Conf. Eng. Ocean Environ.* 44–49. <https://doi.org/10.1109/OCEANS.1971.1160995>
- Martin, K.J., Alessi, S.C., Gaspard, J.C., Tucker, A.D., Bauer, G.B., Mann, D.A., 2012a. Underwater hearing in the loggerhead turtle (*Caretta caretta*): a comparison of behavioral and auditory evoked potential audiograms 3001–3009. <https://doi.org/10.1242/jeb.066324>
- Martin, K.J., Alessi, S.C., Gaspard, J.C., Tucker, A.D., Bauer, G.B., Mann, D.A., 2012b. Underwater hearing in the loggerhead turtle (*Caretta caretta*): a comparison of behavioral and auditory evoked potential audiograms. *J. Exp. Biol.* 215, 3001–3009. <https://doi.org/10.1242/jeb.066324>
- Martin, M., Gridley, T., Elwen, S., Charrier, I., 2021. Extreme ecological constraints lead to high degree of individual stereotypy in the vocal repertoire of the Cape fur seal (*Arctocephalus pusillus pusillus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7, 1–16.
- Martiskainen, P., Järvinen, M., Skön, J.-P., Tiirikainen, J., Kolehmainen, M., Mononen, J., 2009. Cow behaviour pattern recognition using a three-dimensional accelerometer and support vector machines. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 119, 32–38. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.03.005>
- Mattson, W.J., 1980. Herbivory in Relation to Plant Nitrogen Content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11, 119–161. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001003>
- Mazaris, A.D., Broder, B., Matsinos, Y.G., 2006. An individual based model of a sea turtle population to analyze effects of age dependent mortality. *Ecol. Modell.* 198, 174–182. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.012>
- Mazaris, A.D., Fiksen, Ø., Matsinos, Y.G., 2005. Using an individual-based model for assessment of sea turtle population viability. *Popul. Ecol.* 47, 179–191. <https://doi.org/10.1007/s10144-005-0220-5>
- Mazaris, A.D., Schofield, G., Gkazinou, C., Almpandou, V., Hays, G.C., 2017. Global sea turtle conservation successes. *Sci. Adv.* 3. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600730>
- McCauley, R.D., Fewtrell, J., Duncan, A.J., Jenner, C., Jenner, M.-N., Penrose, J.D., Prince, R.I.T., Adhitya, A., Murdoch, J., McCabe, K., 2000. MARINE SEISMIC SURVEYS— A STUDY OF ENVIRONMENTAL IMPLICATIONS. *APPEA J.* 40, 692. <https://doi.org/10.1071/aj99048>
- McKenna, L.N., Paladino, F. V., Tomillo, P.S., Robinson, N.J., 2019. Do Sea Turtles Vocalize to Synchronize Hatching or Nest Emergence? *Copeia* 107, 120–123. <https://doi.org/10.1643/CE-18-069>

Bibliographie

- Miller, J.D., 1997. Reproduction in sea turtles, in: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), *The Biology of Sea Turtles*. pp. 51–81L.
- Miller, J.D., Limpus, C.J., Godfrey, M.H., 2003. Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching and Emergence of loggerhead turtles, in: Bolten, A., Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead Sea Turtles*. Smithsonian Press, Washington D.C., pp. 125–143.
- Milletari, F., Navab, N., Ahmadi, S.A., 2016. V-Net: Fully convolutional neural networks for volumetric medical image segmentation. *Proc. - 2016 4th Int. Conf. 3D Vision, 3DV 2016* 565–571. <https://doi.org/10.1109/3DV.2016.79>
- Mirjalili, S., 2015. The ant lion optimizer. *Adv. Eng. Softw.* 83, 80–98. <https://doi.org/10.1016/j.advengsoft.2015.01.010>
- Monteiro, C.C., Carmo, H.M.A., Santos, A.J.B., Corso, G., Sousa-Lima, R.S., 2019. First Record of Bioacoustic Emission in Embryos and Hatchlings of Hawksbill Sea Turtles (*Eretmochelys imbricata*). *Chelonian Conserv. Biol.* CCB-1382.1. <https://doi.org/10.2744/CCB-1382.1>
- Moran, K.L., Bjorndal, K.A., 2005. Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305, 235–247. <https://doi.org/10.3354/meps305235>
- Morjan, C.L., 2003. How rapidly can maternal behavior affecting primary sex ratio evolve in a reptile with environmental sex determination? *Am. Nat.* 162, 205–219. <https://doi.org/10.1086/376583>
- Morreale, S.J., Standora, E.A., Spotila, J.R., Paladino, F.V., 1996. Migration corridor for sea turtles. *Nature*.
- Morris, J.R.W., 1973. Accelerometry-A technique for the measurement of human body movements. *J. Biomech.* 6, 729–736. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(73\)90029-8](https://doi.org/10.1016/0021-9290(73)90029-8)
- Mortimer, J.A., Donnelly, M., Group), (IUCN SSC Marine turtle Specialist, 2008. *Eretmochelys imbricata*. IUCN Red List Threat. Species. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T8005A12881238.en>
- Mrosovsky, N., 1972. Spectrographs of the Sounds of Leatherback Turtles. *Herpetologica* 28, 256–258.
- Mrosovsky, N., Dutton, P.H., Whitmore, C.P., 1984. Sex ratios of two species of sea turtle nesting in Suriname. *Can. J. Zool.* 62, 2227–2239. <https://doi.org/10.1139/z84-324>
- Musick, J.A., Limpus, C.J., 1997. 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles, in: *The Biology of Sea Turtles*. pp. 51–81.
- Naito, Y., 2004. New steps in bio-logging science. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. issue* 58, 50–57.
- Naito, Y., Asaga, T., Ohyama, Y., 1990. Diving behavior of adélie penguins determined by time-depth recorder. *Condor* 92, 582–586.
- Naito, Y., Leboeuf, J., Asaga, T., Huntley, A.C., 1989. Long-Term Diving Records of an Adult Female Northern Elephant Seal Long-Term Diving Records of an Adult Female. *Antarct. Rec.* 33, 1–9.
- Namgail, T., Fox, J.L., Bhatnagar, Y.V., 2007. Habitat shift and time budget of the Tibetan argali: The influence of livestock grazing. *Ecol. Res.* 22, 25–31. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0015-y>
- Narazaki, T., Sato, K., Abernathy, K.J., Marshall, G.J., Miyazaki, N., 2013. Loggerhead Turtles (*Caretta caretta*) Use Vision to Forage on Gelatinous Prey in Mid-Water. *PLoS One* 8, e66043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066043>
- Narazaki, T., Sato, K., Abernathy, K.J., Marshall, G.J., Miyazaki, N., 2009. Sea turtles compensate deflection of heading at the sea surface during directional travel. *J. Exp. Biol.* 212, 4019–26. <https://doi.org/10.1242/jeb.034637>
- Nathan, R., Spiegel, O., Fortmann-Roe, S., Harel, R., Wikelski, M., Getz, W.M., 2012. Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *J. Exp. Biol.* 215, 986–96. <https://doi.org/10.1242/jeb.058602>
- National Research Council, C. on S.T.P.M., 2010. Assessment of sea-turtle status and trends: Integrating demography and abundance, Committee on Sea Turtle Population Methods. National Academies Press, Washington, USA. <https://doi.org/10.17226/12889>
- Nelms, S.E., Piniak, W.E.D., Weir, C.R., Godley, B.J., 2016. Seismic surveys and marine turtles: An underestimated global threat? *Biol. Conserv.* 193, 49–65. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.020>
- Nishizawa, H., Noda, T., Yasuda, T., Okuyama, J., Arai, N., Kobayashi, M., 2013. Decision tree classification of behaviors in the nesting process of green turtles (*Chelonia mydas*) from tri-axial acceleration data. *J. Ethol.* 31, 315–322. <https://doi.org/10.1007/s10164-013-0381-1>
- Nivière, M., Chambault, P., Pérez, T., Etienne, D., Bonola, M., Martin, J., Barnérias, C., Védie, F., Mailles, J., Dumont-Dayot, É., Gresser, J., Hiélard, G., Régis, S., Lecerf, N., Thieulle, L., Duru, M., Lefebvre, F., Milet, G., Guillemot, B., Bildan, B., de Montgolfier, B., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillat, T., Queneherve, P., Woignier, T., Safi, M., Le Maho, Y., Petit, O., Chevallier, D., 2018. Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle. *Biol. Conserv.* 223, 170–180. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.002>
- Novillo, O., Pertusa, J.F., Tomás, J., 2017. Exploring the presence of pollutants at sea: Monitoring heavy metals and pesticides in loggerhead turtles (*Caretta caretta*) from the western Mediterranean. *Sci. Total Environ.* 598, 1130–1139. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.090>
- Ogden, J.C., 1980. Faunal relationships in Caribbean seagrass beds. *Handb. Seagrass Biol. An Ecosyst. Perspect.* 173–198.
- Ogden, J.C., Robinson, L., Whitlock, K., Daganhardt, H., Cebula, R., 1983. Diel foraging patterns in juvenile green turtles (*Chelonia mydas* L.) in St. Croix United States virgin islands. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 66, 199–205. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90160-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90160-0)
- Okuyama, J., Kataoka, K., Kobayashi, M., Abe, O., Yoseda, K., Arai, N., 2012. The regularity of dive performance

- in sea turtles: A new perspective from precise activity data. *Anim. Behav.* 84, 349–359. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.033>
- Okuyama, J., Kawabata, Y., Naito, Y., Arai, N., Kobayashi, M., 2009. Monitoring beak movements with an acceleration datalogger: A useful technique for assessing the feeding and breathing behaviors of sea turtles. *Endanger. Species Res.* 10, 39–45. <https://doi.org/10.3354/esr00215>
- Okuyama, J., Nakajima, K., Noda, T., Kimura, S., Kamihata, H., Kobayashi, M., Arai, N., Kagawa, S., Kawabata, Y., Yamada, H., Kobayashi, M., Arai, N., Kagawa, S., Kawabata, Y., Yamada, H., 2013. Ethogram of Immature Green Turtles: Behavioral Strategies for Somatic Growth in Large Marine Herbivores. *PLoS One* 8, e65783. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065783>
- ## P
- Pagano, A.M., Rode1, K.D., Cutting, A., Owen, M.A., Jensen, S., Ware, J. V., Robbins, C.T., Durner, G.M., Atwood, T.C., Obbard, M.E., Middel, K.R., Thiemann, G.W., Williams, T.M., 2017. Using tri-axial accelerometers to identify wild polar bear behaviors. *Endanger. Species Res.* 32, 19–33. <https://doi.org/10.3354/esr00779>
- Papale, E., Prakash, S., Singh, S., Batibasaga, A., Buscaino, G., Piovano, S., 2020. Soundscape of green turtle foraging habitats in fiji, South Pacific. *PLoS One* 15, 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236628>
- Péron, C., Chevallier, D., Galpin, M., Chatelet, A., Anthony, E.J., Le Maho, Y., Gardel, A., 2013. Beach morphological changes in response to marine turtles nesting: a preliminary study of Awala-Yalimapo beach, French Guiana (South America). *J. Coast. Res.* 65, 99–104. <https://doi.org/10.2112/si65-018.1>
- Petit, I.J., González, C.F., Gusmao, J.B., Álvarez-Varas, R., Hinojosa, I.A., 2020. Resting Dynamics and Diel Activity of the Green Turtle (*Chelonia mydas*) in Rapa Nui, Chile. *Chelonian Conserv. Biol.* 19, 124–132. <https://doi.org/10.2744/CCB-1374.1>
- Phillips, B.L., Shine, R., 2006. An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: Cane toads and black snakes in Australia. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1545–1550. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3479>
- Piacenza, S.E., Richards, P.M., Heppell, S.S., 2019. Fathoming sea turtles: monitoring strategy evaluation to improve conservation status assessments. *Ecol. Appl.* 29, e01942. <https://doi.org/10.1002/eap.1942>
- Piniak, W.E.D., 2012. Acoustic Ecology of Sea Turtles: Implications for Conservation by Acoustic Ecology of Sea Turtles: Implications for Conservation 136.
- Piniak, W.E.D., Mann, D.A., Harms, C.A., Jones, T.T., Eckert, S.A., 2016. Hearing in the juvenile green sea turtle (*Chelonia mydas*): A comparison of underwater and aerial hearing using auditory evoked potentials. *PLoS One* 11, 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159711>
- Polovina, J.J., Howell, E., Parker, D.M., Balazs, G.H., 2003. Dive-depth distribution of loggerhead (*Carretta carretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific: Might deep longline sets catch fewer turtles? *Fish. Bull.* 101, 189–193.
- Pope, C.H., 1955. The reptile world. A natural history of the snakes, lizards, turtles, and crocodilians. New York.
- Pörtner, H.-O., Scholes, R.J., Agard, J., Archer, E., Bai, X., Barnes, D., Burrows, M., Chan, L., Cheung, W.L. (William), Diamond, S., Donatti, C., Duarte, C., Eisenhauer, N., Foden, W., Gasalla, M.A., Handa, C., Hickler, T., Hoegh-Guldberg, O., Ichii, K., Jacob, U., Insarov, G., Kiessling, W., Leadley, P., Leemans, R., Levin, L., Lim, M., Maharaj, S., Managi, S., Marquet, P.A., McElwee, P., Midgley, G., Oberdorff, T., Obura, D., Osman, E., Pandit, R., Pascual, U., Pires, A.P.F., Popp, A., Reyes-García, V., Sankaran, M., Settele, J., Shin, Y.-J., Sintayehu, D.W., Smith, P., Steiner, N., Strassburg, B., Sukumar, R., Trisos, C., Val, A.L., Wu, J., Aldrian, E., Parmesan, C., Pichs-Madruga, R., Roberts, D.C., Rogers, A.D., Díaz, S., Fischer, M., Hashimoto, S., Lavorel, S., Wu, N., Ngo, H., 2021. Scientific outcome of the IPBES-IPCC co-sponsored workshop on biodiversity and climate change. Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4659158>
- Portugal, S.J., White, C.R., 2018. Miniaturization of biologgers is not alleviating the 5% rule. *Methods Ecol. Evol.* 9, 1662–1666. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13013>
- Priede, I.G., 1984. A basking shark (*Cetorhinus maximus*) tracked by satellite together with simultaneous remote sensing. *Fish. Res.* 2, 201–216.
- Priede, I.G., Swift, S.M., 1992. Wildlife telemetry remote monitoring and tracking of animals. Ellis Horwood Limited.
- ## Q
- Queiroz, N., Humphries, N.E., Couto, A., Vedor, M., da Costa, I., Sequeira, A.M.M., Mucientes, G., Santos, A.M., Abascal, F.J., Abercrombie, D.L., Abrantes, K., Acuña-Marrero, D., Afonso, A.S., Afonso, P., Anders, D., Araujo, G., Arauz, R., Bach, P., Barnett, A., Bernal, D., Berumen, M.L., Bessudo Lion, S., Bezerra, N.P.A., Blaison, A. V., Block, B.A., Bond, M.E., Bonfil, R., Bradford, R.W., Braun, C.D., Brooks, E.J., Brooks, A., Brown, J., Bruce, B.D., Byrne, M.E., Campana, S.E., Carlisle, A.B., Chapman, D.D., Chapple, T.K., Chisholm, J., Clarke, C.R., Clua, E.G., Cochran, J.E.M., Crochelet, E.C., Dagorn, L., Daly, R., Cortés, D.D., Doyle, T.K., Drew, M., Duffy, C.A.J., Erikson, T., Espinoza, E., Ferreira, L.C., Ferretti, F., Filmalter, J.D., Fischer, G.C., Fitzpatrick, R., Fontes, J., Forget, F., Fowler, M., Francis, M.P., Gallagher, A.J., Gennari, E., Goldsworthy, S.D., Gollock, M.J., Green, J.R., Gustafson, J.A., Guttridge, T.L., Guzman, H.M., Hammerschlag, N., Harman, L., Hazin, F.H.V., Heard, M., Hearn, A.R., Holdsworth, J.C., Holmes, B.J., Howey, L.A., Hoyos, M., Hueter, R.E., Hussey, N.E., Huvaneers, C., Irion, D.T., Jacoby, D.M.P., Jewell, O.J.D., Johnson, R., Jordan, L.K.B., Jorgensen, S.J., Joyce, W., Keating Daly, C.A., Ketchum, J.T., Klimley, A.P., Kock, A.A., Koen, P., Ladino, F., Lana, F.O., Lea, J.S.E., Llewellyn, F., Lyon, W.S., MacDonnell, A., Macena, B.C.L., Marshall, H., McAllister, J.D., McAuley, R., Mejer, M.A., Morris, J.J., Nelson, E.R., Papastamatiou, Y.P., Patterson, T.A.,

- Peñaherrera-Palma, C., Pepperell, J.G., Pierce, S.J., Poisson, F., Quintero, L.M., Richardson, A.J., Rogers, P.J., Rohner, C.A., Rowat, D.R.L., Samoilys, M., Semmens, J.M., Sheaves, M., Shillinger, G., Shivji, M., Singh, S., Skomal, G.B., Smale, M.J., Snyders, L.B., Soler, G., Soria, M., Stehfest, K.M., Stevens, J.D., Thorrold, S.R., Tolotti, M.T., Towner, A., Travassos, P., Tyminski, J.P., Vandeperre, F., Vaudo, J.J., Watanabe, Y.Y., Weber, S.B., Wetherbee, B.M., White, T.D., Williams, S., Zárate, P.M., Harcourt, R., Hays, G.C., Meekan, M.G., Thums, M., Irigoien, X., Eguiluz, V.M., Duarte, C.M., Sousa, L.L., Simpson, S.J., Southall, E.J., Sims, D.W., 2019. Global spatial risk assessment of sharks under the footprint of fisheries. *Nature* 572, 461–466. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1444-4>
- R**
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rast, W., Kimmig, S.E., Giese, L., Berger, A., 2020. Machine learning goes wild: Using data from captive individuals to infer wildlife behaviour. *PLoS One* 15. <https://doi.org/https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227317>
- Rees, A.F., Alfaro-Shigueto, J., Barata, P.C.R., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Bourjea, J., Broderick, A.C., Campbell, L.M., Cardona, L., Carreras, C., Casale, P., Ceriani, S.A., Dutton, P.H., Eguchi, T., Formia, A., Fuentes, M.M.P.B., Fuller, W.J., Girondot, M., Godfrey, M.H., Hamann, M., Hart, K.M., Hays, G.C., Hochscheid, S., Kaska, Y., Jensen, M.P., Mangel, J.C., Mortimer, J.A., Naro-Maciel, E., Ng, C.K.Y., Nichols, W.J., Phillott, A.D., Reina, R.D., Revuelta, O., Schofield, G., Seminoff, J.A., Shanker, K., Tomás, J., van de Merwe, J.P., Van Houtan, K.S., Vander Zanden, H.B., Wallace, B.P., Wedemeyer-Strombel, K.R., Work, T.M., Godley, B.J., 2016. Are we working towards global research priorities for management and conservation of sea turtles? *Endanger. Species Res.* 31, 337–382. <https://doi.org/10.3354/esr00801>
- Reina, R.D., Abernathy, K.J., Marshall, G.J., Spotila, J.R., 2005. Respiratory frequency, dive behaviour and social interactions of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 316, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.10.002>
- Reina, R.D., Mayor, P.A., Spotila, J.R., Piedra, R., Paladino, F. V., 2002. Nesting Ecology of the Leatherback Turtle, *Dermochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica: 1988-1989 to 1999-2000. *Copeia* 2002, 653–664.
- Resheff, Y.S., Rotics, S., Harel, R., Spiegel, O., Nathan, R., 2014. AcceleRater: a web application for supervised learning of behavioral modes from acceleration measurements. *Mov. Ecol.* 2, 27. <https://doi.org/10.1186/s40462-014-0027-0>
- Riaux-Gobin, C., Ashworth, M.P., Kociolek, J.P., Chevallier, D., Saenz-Agudelo, P., Witkowski, A., Daniszewska-Kowalczyk, G., Gaspar, C., Lagant, M., Touron, M., Carpentier, A., Stabile, V., Planes, S., 2021. Epizoic diatoms on sea turtles and their relationship to host species, behaviour and biogeography: a morphological approach. *Eur. J. Phycol.* 56, 359–372. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1843077>
- Richards, S.A., Wilson, W.G., 2000. Adaptive feeding across environmental gradients and its effect on population dynamics. *Theor. Popul. Biol.* 57, 377–390. <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1464>
- Riley, S.P.D., Pollinger, J.P., Sauvajot, R.M., York, E.C., Bromley, C., Fuller, T.K., Wayne, R.K., 2006. A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. *Mol. Ecol.* 15, 1733–1741. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02907.x>
- Rode, K.D., Farley, S.D., Robbins, C.T., 2006. Behavioral responses of brown bears mediate nutritional effects of experimentally introduced tourism. *Biol. Conserv.* 133, 70–80. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.021>
- Roff, D.A., 2002. Life history evolution. Massachusetts.
- Roost, T., Schies, J.-A., Girondot, M., Lelong, P., Martin, J., Siegwalt, J., Jeantet, L., Bonola, M., Benhalilou, A., Murgale, C., Andreani, L., Jacaria, F., Campistron, F., Lathière, A., Hielard, A., Arqué, G., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Pimentell, E., Lafolle, R., Thobor, F., Arthus, M., Etienne, D., Allenou, J.-P., Desigaux, Florian Larcher, E., Larcher, C., Lo Curto, A., Befort, J., Maceno-Panevel, Myriane Lepori, M., Chevallier, P., Chevallier, T., Meslier, S., Landreau, A., Habold, C., Robin, J.-P., Le Maho, Y., Chevallier1, D., n.d. Fibropapillomatosis prevalence, distribution and etiology in immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles).
- Ropert-Coudert, Y., Beaulieu, M., Hanuise, N., Kato, A., 2010. Diving into the world of biologging. *Endanger. Species Res.* <https://doi.org/10.3354/esr00188>
- Ropert-Coudert, Y., Grémillet, D., Kato, A., Ryan, P.G., Naito, Y., Le Maho, Y., 2004. A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. *Anim. Behav.* 67, 985–992. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.09.010>
- Ropert-coudert, Y., Wilson, R.P., 2005. Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front. Ecol. Environ.* 3, 437–444. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003)
- Rosen, D.A.S., Gerlinsky, C.G., Trites, A.W., 2018. Telemetry tags increase the costs of swimming in northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Mar. Mammal Sci.* 34, 385–402. <https://doi.org/10.1111/MMS.12460>
- RStudio Team, 2020. Citing RStudio – RStudio Support [WWW Document]. RStudio Integr. Dev. RStudio.
- Russell, D.J., Balazs, G.H., 2015. Increased use of non-native algae species in the diet of the Green Turtle (*Chelonia mydas*) in a primary pasture ecosystem in Hawaii. *Aquat. Ecosyst. Heal. Manag.* 18, 342–346. <https://doi.org/10.1080/14634988.2015.1027140>
- Russell, D.J., Balazs, G.H., 2009. Dietary shifts by green turtles (*Chelonia mydas*) in the kaneohe bay region of the hawaiian islands: A 28-year study. *Pacific Sci.* 63, 181–192. <https://doi.org/10.2984/049.063.0202>

S

- Sacchi, R., Galeotti, P., Fasola, M., Gerzeli, G., 2004. Larynx morphology and sound production in three species of testudinidae. *J. Morphol.* 261, 175–183. <https://doi.org/10.1002/jmor.10236>
- Sakamoto, K.Q., Sato, K., Ishizuka, M., Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S., 2009. Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLoS One* 4. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005379>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2019.01.020>
- Saunders, J., Inman, V., Eberhardt H., 1953. The major determinants in normal and pathological gait. *J Bone Jt. Surg Am.* x, 543–558.
- Scheibe, K.M., Schleusner, T., Berger, A., Eichhorn, K., Langbein, J., Dal Zotto, L., Streich, W.J., 1998. ETHOSYS (R) - New system for recording and analysis of behaviour of free-ranging domestic animals and wildlife. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 55, 195–211. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(97\)00072-5](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(97)00072-5)
- Schofield, G., Katselidis, K., 2007. Behaviour analysis of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* from direct in-water observation. *Endanger. Species Res.* 2, 71–79. <https://doi.org/10.3354/esr002071>
- Seegar, W.S., Cutchis, P.N., Fuller, M.R., Suter, J.J., Bhatnagar, V., Wall, J.G., 1996. Fifteen years of satellite tracking development and application to wildlife research and conservation. *Johns Hopkins APL Tech. Dig. (Applied Phys. Lab.* 17, 401–410.
- Sellers, W.I., Crompton, R.H., 2004. Automatic monitoring of primate locomotor behaviour using accelerometers. *Folia Primatol.* 75, 279–293. <https://doi.org/10.1159/000078939>
- Sellers, W.I., Varley, J.S., Waters, S.S., 1998. Remote monitoring of locomotion using accelerometers: A pilot study. *Folia Primatol.* 69, 82–85. <https://doi.org/10.1159/000052700>
- Seminoff, J.A., 2004. *Chelonia mydas* [WWW Document]. IUCN Red List Threat. Species. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468.en>
- Seminoff, J.A., Jones, T.T., Marshall, G.J., 2006. Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: What's missing from dive profiles? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322, 269–280. <https://doi.org/10.3354/meps322269>
- Seminoff, J.A., Shanker, K., 2008. Marine turtles and IUCN Red Listing: A review of the process, the pitfalls, and novel assessment approaches. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 356, 52–68. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.007>
- Shier, D.M., Owings, D.H., 2006. Effects of predator training on behavior and post-release survival of captive prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Biol. Conserv.* 132, 126–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.020>
- Shiomi, K., Narazaki, T., Sato, K., Shimatani, K., Arai, N., Ponganis, P.J., Miyazaki, N., 2010. Data-processing artefacts in three-dimensional dive path reconstruction from geomagnetic and acceleration data. *Aquat. Biol.* 8, 299–304. <https://doi.org/10.3354/ab00239>
- Siegwalt, F., 2021. Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins des Antilles françaises. Université de Strasbourg.
- Siegwalt, F., Benhamou, S., Girondot, M., Jeantet, L., Martin, J., Bonola, M., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Benhalilou, A., Murgale, C., Mailliet, T., Andreani, L., Campistron, G., Jacaria, F., Hielard, G., Arqué, A., Etienne, D., Gresser, J., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Védie, F., Barnerias, C., Thieulle, L., Guimera, C., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., George, F., Eggenspieler, J., Woignier, T., Allenou, J.-P., Louis-Jean, L., Chanteur, B., Béranger, C., Crillon, J., Brador, A., Habold, C., Maho, Y. Le, Robin, J.-P., Chevallier, D., 2020. High fidelity of sea turtles to their foraging grounds revealed by satellite tracking and capture-mark-recapture: New insights for the establishment of key marine conservation areas. *Biol. Conserv.* 250, 108742. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742>
- Sommer, U., Stibor, H., Katechakis, A., Sommer, F., Hansen, T., 2002. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production:primary production. *Hydrobiologia* 484, 11–20. <https://doi.org/10.1023/A:1021340601986>
- Soulé, M.E., 1985. What is Conservation Biology? A new synthetic discipline addresses the dynamics and problems of perturbed and ecosystems. *Bioscience* 35, 727–734. <https://doi.org/10.2307/1310054>
- Southwood, A.L., Reina, R.D., Jones, V.S., Jones, D.R., 2003. Seasonal diving patterns and body temperatures of juvenile green turtles at Heron Island, Australia. *Can. J. Zool.* 81, 1014–1024. <https://doi.org/10.1139/z03-081>
- Spotila, J.R., 2004. *Sea Turtles : A Complete Guide To Their Biology, Behavior, And Conservation*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Standora, E.A., Spotila, J.R., 1985. Temperature dependent sex determination in sea turtles. *Copeia*. <https://doi.org/10.2307/1444765>
- Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C., 2007. *Foraging : behavior and ecology*. University of Chicago Press.
- Storelli, M.M., Marcotrigiano, G.O., 2003. Heavy metal residues in tissues of marine turtles. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 397–400. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00230-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00230-8)
- Strikwerda, T.E., Black, H.D., Levanon, N., Howey, P.W., 1985. The bird-borne transmitter. *Johns Hopkins APL Tech. Dig. (Applied Phys. Lab.* 6, 60–67.
- Strubell, E., Ganesh, A., McCallum, A., 2020. Energy and policy considerations for modern deep learning research. *AAAI 2020 - 34th AAAI Conf. Artif. Intell.* 1393–13696. <https://doi.org/10.1609/aaai.v34i09.7123>
- Sueur, J., Aubin, T., Simonis, C., 2008. Equipment review: Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics* 18, 213–226. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753600>
- Sutherland, W.J., 1998. The importance of behavioral studies in conservation biology. *Anim. Behav.* <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0896>

T

- Taquet, C., Taquet, M., Dempster, T., Soria, M., Ciccione, S., Roos, D., Dagorn, L., 2006. Foraging of the green sea turtle *Chelonia mydas* on seagrass beds at Mayotte Island (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 306, 295–302. <https://doi.org/10.3354/meps306295>
- Thaxter, C.B., Ross-Smith, V.H., Clark, J.A., Clark, N.A., Conway, G.J., Masden, E.A., Wade, H.M., Leat, E.H.K., Gear, S.C., Marsh, M., Booth, C., Furness, R.W., Votier, S.C., Burton, N.H.K., 2015. Contrasting effects of GPS device and harness attachment on adult survival of Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* and Great Skuas *Stercorarius skua*. *Int. J. avian Sci.* 158, 279–290. <https://doi.org/10.1111/IBI.12340>
- Thayer, G.W., Bjorndal, K.A., Ogden, J.C., Williams, S.L., Zieman, F.C., 1984. Role of larger herbivores in seagrass community. *Estuaries* 7, 351–376.
- The Northwest Atlantic Leatherback Working Group, 2019. *Dermochelys coriacea* (Northwest Atlantic Ocean subpopulation). IUCN Red List Threat. Species. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T46967827A83327767.en>
- Thiebault, A., Charrier, I., Pistorius, P., Aubin, T., 2019. At sea vocal repertoire of a foraging seabird. *J. Avian Biol.* 50, 1–14. <https://doi.org/10.1111/jav.02032>
- Thierry, A.M., Massemin, S., Handrich, Y., Raclot, T., 2013. Elevated corticosterone levels and severe weather conditions decrease parental investment of incubating Adélie penguins. *Horm. Behav.* 63, 475–483. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.12.011>
- Thomson, J.A., Heithaus, M.R., 2014. Animal-borne video reveals seasonal activity patterns of green sea turtles and the importance of accounting for capture stress in short-term biologging. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 450, 15–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.020>
- Tieleman, B.I., Dijkstra, T.H., Klasing, K.C., Visser, G.H., Williams, J.B., 2008. Effects of experimentally increased costs of activity during reproduction on parental investment and self-maintenance in tropical house wrens. *Behav. Ecol.* 19, 949–959. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn051>
- Timko, R.E., Kolz, A.L., 1982. Satellite Sea Turtle Tracking. *Mar. Fish. Rev.* 44.
- Treasure, A.M., Roquet, F., Ansorge, I.J., Bester, M., Boehme, L., Bornemann, H., Charrassin, J.-B., Chevallier, D., Costa, D.P., Fedak, M.A., Guinet, C., Hammill, M.O., Harcourt, R.G., Hindell, M.A., Kovacs, K.M., Lea, M.-A., Lovell, P., Lowther, A.D., Lydersen, C., McIntyre, T., McMahon, C.R., Muelbert, M.M.C., Nicholls, K., Picard, B., Reverdin, G., Trites, A.W., Williams, G.D., De Bruyn P.J.N., 2017. Marine Mammals Exploring the Oceans Pole to Pole A Review of the MEOP Consortium. *Oceanography* 30, 132–138. <https://doi.org/https://doi.org/10.5670/oceanog.2017.234>
- Tremblay, Y., Cook, T.R., Cherel, Y., 2005. Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet shags. *Can. J. Zool.* 83, 971–982. <https://doi.org/10.1139/z05-085>
- Trivers, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection, in: Campbell BG (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man: The Darwinian Pivot.*

<https://doi.org/10.4324/9781315129266-7>

- Tucek, J., Nel, R., Girondot, M., Hughes, G., 2014. Age-size relationship at reproduction of South African female loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Endanger. Species Res.* 23, 167–175. <https://doi.org/10.3354/esr00562>
- Tucker, A.D., 2010. Nest site fidelity and clutch frequency of loggerhead turtles are better elucidated by satellite telemetry than by nocturnal tagging efforts: Implications for stock estimation. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 383, 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.11.009>
- Tyson, R.B., Piniak, W.E.D., Domit, C., Mann, D., Hall, M., Nowacek, D.P., Fuentes, M.M.P.B., 2017. Novel Bio-Logging Tool for Studying Fine-Scale Behaviors of Marine Turtles in Response to Sound. *Front. Mar. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00219>

V

- Vergne, A.L., Avril, A., Martin, S., Mathevon, N., 2007. Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: Do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften* 94, 49–54. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0156-4>
- Viada, S.T., Hammer, R.M., Racca, R., Hannay, D., Thompson, M.J., Balcom, B.J., Phillips, N.W., 2008. Review of potential impacts to sea turtles from underwater explosive removal of offshore structures. *Environ. Impact Assess. Rev.* 28, 267–285. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2007.05.010>
- Vissing, M.S., Fox, A.D., Clausen, P., 2020. Non-stop autumn migrations of light-bellied brent geese *branta bernicla hrota* tracked by satellite telemetry - Racing for the first *Zostera* bite? *Wildfowl* 70, 76–93.

W

- Wallace, B.P., DiMatteo, A.D., Hurley, B.J., Finkbeiner, E.M., Boltzen, A.B., Chaloupka, M.Y., Hutchinson, B.J., Alberto Abreu-Grobois, F., Amorocho, D., Bjorndal, K.A., Bourjea, J., Bowen, B.W., Dueñas, R.B., Casale, P., Choudhury, B.C., Costa, A., Dutton, P.H., Fallabrino, A., Girard, A., Girondot, M., Godfrey, M.H., Hamann, M., López-Mendilaharsu, M., Marcovaldi, M.A., Mortimer, J.A., Musick, J.A., Nel, R., Pilcher, N.J., Seminoff, J.A., Tröng, S., Witherington, B., Mast, R.B., 2010. Regional Management Units for Marine Turtles: A Novel Framework for Prioritizing Conservation and Research across Multiple Scales. *PLoS One* 5, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015465>
- Wallace, B.P., Kilham, S.S., Paladino, F. V., Spotila, J.R., 2006. Energy budget calculations indicate resource limitation in Eastern Pacific leatherback turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 318, 263–270. <https://doi.org/10.3354/meps318263>
- Wallace, B.P., Kot, C.Y., Dimatteo, A.D., Lee, T., Crowder, L.B., Lewison, R.L., 2013a. Impacts of fisheries bycatch on marine turtle populations worldwide: Toward conservation and research priorities. *Ecosphere* 4, 1–49. <https://doi.org/10.1890/ES12-00388.1>
- Wallace, B.P., Sotherland, P.R., Tomillo, P.S., Reina, R.D., Spotila, J.R., Paladino, F. V., 2007. Maternal investment in reproduction and its consequences in leatherback turtles. *Oecologia* 152, 37–47.

Bibliographie

- <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0641-7>
- Wallace, B.P., Tiwari, M., Girondot, M., 2013b. *Dermochelys coriacea* (Southwest Indian Ocean subpopulation). IUCN Red List Threat. Species. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T46967863A46967866.en>.
- Wang, G., 2019. Machine learning for inferring animal behavior from location and movement data. *Ecol. Inform.* 49, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2018.12.002>
- Wang, J., Chen, Y., Hao, S., Peng, X., Hu, L., 2019. Deep learning for sensor-based activity recognition: A survey. *Pattern Recognit. Lett.* 119, 3–11. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2018.02.010>
- Watanabe, Y.Y., Takahashi, A., 2013. Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 2199–2204. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216244110>
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *PNAS* 106, 12377–12381.
- Weber, N., Weber, S.B., Godley, B.J., Ellick, J., Witt, M., Broderick, A.C., 2013. Telemetry as a tool for improving estimates of marine turtle abundance. *Biol. Conserv.* 167, 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.030>
- Weimerskirch, H., Zimmermann, L., Prince, P.A., 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behav. Ecol.* 12, 22–30. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.beheco.a000374>
- Wever, E.G., 1978. The Reptile Ear, The Reptile Ear: its structure and function. <https://doi.org/10.2307/j.ctvbcd2f0>
- White, G.C., Garrott, R.A., 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press.
- White, T.C., 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 86, 71–86.
- Wibbels, T., Bevan, E., 2019. *Lepidochelys kempii*. IUCN Red List Threat. Species. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T11533A155057916.en>.
- Williams, G.C., 1966. Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *Am. Nat.* 100, 687–690. <https://doi.org/10.1086/282461>
- Williams, H.J., Taylor, L.A., Benhamou, S., Bijleveld, A.I., Clay, T.A., de Grissac, S., Demšar, U., English, H.M., Franconi, N., Gómez-Laich, A., Griffiths, R.C., Kay, W.P., Morales, J.M., Potts, J.R., Rogerson, K.F., Rutz, C., Spelt, A., Trevaill, A.M., Wilson, R.P., Börger, L., 2019. Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *J. Anim. Ecol.* 00, 1–21. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094>
- Wilson, C., 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. <https://doi.org/10.1080/10871200390180145>
- Wilson, M., Tucker, A.D., Beedholm, K., Mann, D.A., 2017. Changes of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) dive behavior associated with tropical storm passage during the inter-nesting period. *J. Exp. Biol.* 220, 3432–3441. <https://doi.org/10.1242/jeb.162644>
- Wilson, R.P., Börger, L., Holton, M.D., Scantlebury, D.M., Gómez-Laich, A., Quintana, F., Rosell, F., Graf, P.M., Williams, H., Gunner, R., Hopkins, L., Marks, N., Geraldini, N.R., Duarte, C.M., Scott, R., Strano, M.S., Robotka, H., Eizaguirre, C., Fahlman, A., Shepard, E.L.C., 2020. Estimates for energy expenditure in free-living animals using acceleration proxies: A reappraisal. *J. Anim. Ecol.* 89, 161–172. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13040>
- Wilson, R.P., Holton, M.D., di Virgilio, A., Williams, H., Shepard, E.L.C., Lambertucci, S., Quintana, F., Sala, J.E., Balaji, B., Lee, E.S., Srivastava, M., Scantlebury, D.M., Duarte, C.M., 2018. Give the machine a hand: A Boolean time-based decision-tree template for rapidly finding animal behaviours in multi-sensor data. *Methods Ecol. Evol.* 2018, 1–10. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13069>
- Wilson, R.P., Rose, K.A., Gunner, R., Holton, M.D., Marks, N.J., Bennett, N.C., Bell, S.H., Twining, J.P., Hesketh, J., Duarte, C.M., Bezodis, N., Jezek, M., Painter, M., Silovsky, V., Crofoot, M.C., Harel, R., Arnould, J.P.Y., Allan, B.M., Whisson, D.A., Alagaili, A., Scantlebury, D.M., 2021. Animal lifestyle changes acceptable mass limits for attached tags. *bioRxiv* 2021.04.27.441641.
- Wilson, R.P., Shepard, E.L.C., Laich, A.G., Frere, E., Quintana, F., 2010. Pedalling downhill and freewheeling up; A penguin perspective on foraging. *Aquat. Biol.* 8, 193–202. <https://doi.org/10.3354/ab00230>
- Wilson, R.P., Shepard, E.L.C., Liebsch, N., 2008. Prying into the intimate details of animal lives: Use of a daily diary on animals. *Endanger. Species Res.* 4, 123–137. <https://doi.org/10.3354/esr00064>
- Wilson, R.P., White, C.R., Quintana, F., Halsey, L.G., Liebsch, N., Martin, G.R., Butler, P.J., 2006. Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: The case of the cormorant. *J. Anim. Ecol.* 75, 1081–1090. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01127.x>
- Winters, G., Beer, S., Willette, D.A., Viana, I.G., Chiquillo, K.L., Beca-Carretero, P., Villamayor, B., Azcárate-García, T., Shem-Tov, R., Mwabvu, B., Migliore, L., Rotini, A., Oscar, M.A., Belmaker, J., Gamliel, I., Alexandre, A., Engelen, A.H., Procaccini, G., Rilov, G., 2020. The tropical seagrass *Halophila stipulacea*: Reviewing what we know from its native and invasive habitats, alongside identifying knowledge gaps. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–28. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00300>
- Worton, B.J., 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70, 164–168.

Y

- Yasuda, T., Arai, N., 2009. Changes in flipper beat frequency, body angle and swimming speed of female green turtles *Chelonia mydas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 386, 275–286. <https://doi.org/10.3354/meps08084>

Bibliographie

Yoda, K., Sato, K., Niizuma, Y., Kurita, M., Naito, Y., 1999. Precise monitoring of porpoising behaviour of Adélie penguins determined using acceleration data loggers. *J. Exp. Biol.* 202, 3121–3126.

Z

Zdravevski, E., Lameski, P., Trajkovik, V., Kulakov, A., Chorbev, I., Goleva, R., Pombo, N., Garcia, N., 2017. Improving Activity Recognition Accuracy in Ambient-Assisted Living Systems by Automated Feature Engineering. *IEEE Access* 5, 5262–5280. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2017.2684913>

Annexes

Annexe 1: A lean and Performant Hierarchical Model for Human Activity Recognition Using Body-Mounted Sensors

Isaac Debache, Lorène Jeantet, Damien Chevallier, Audrey Bergouignan and Cédric Sueur.

Article

A Lean and Performant Hierarchical Model for Human Activity Recognition Using Body-Mounted Sensors

Isaac Debache ^{1,*}, Lorène Jeantet ¹ , Damien Chevallier ¹, Audrey Bergouignan ^{1,2}  and Cédric Sueur ^{1,3} 

- ¹ Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC) UMR 7178 Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Université de Strasbourg, 67000 Strasbourg, France; lorene.jeantet@iphc.cnrs.fr (L.J.); damien.chevallier@iphc.cnrs.fr (D.C.); audrey.bergouignan@iphc.cnrs.fr (A.B.); cedric.sueur@iphc.cnrs.fr (C.S.)
- ² Division of Endocrinology, Metabolism, and Diabetes and Anschutz Health and Wellness Center, University of Colorado, School of Medicine, Aurora, CO 80045, USA
- ³ Institut Universitaire de France, Saint-Michel 103, 75005 Paris, France
- * Correspondence: isaac.debache@iphc.cnrs.fr; Tel.: +33-(0)3-88-10-74-53

Received: 30 March 2020; Accepted: 25 May 2020; Published: 29 May 2020



Abstract: Here we propose a new machine learning algorithm for classification of human activities by means of accelerometer and gyroscope signals. Based on a novel hierarchical system of logistic regression classifiers and a relatively small set of features extracted from the filtered signals, the proposed algorithm outperformed previous work on the DaLiAc (Daily Life Activity) and mHealth datasets. The algorithm also represents a significant improvement in terms of computational costs and requires no feature selection and hyper-parameter tuning. The algorithm still showed a robust performance with only two (ankle and wrist) out of the four devices (chest, wrist, hip and ankle) placed on the body (96.8% vs. 97.3% mean accuracy for the DaLiAc dataset). The present work shows that low-complexity models can compete with heavy, inefficient models in classification of advanced activities when designed with a careful upstream inspection of the data.

Keywords: accelerometers; sensors; human activity recognition; machine learning

1. Introduction

Physical activity monitoring with wearable sensors has various scientific, medical and industrial applications, such as physical activity epidemiology [1], fall detection in the elderly population [2] and for smartwatch applications [3]. Among the existing sensors, accelerometers (sometimes coupled with gyroscopes [4]) are regularly used for activity monitoring, mainly because of their relatively high accuracy, low price and small size [5,6]. Methods for human activity recognition (HAR) using wearable motion sensors were thoroughly investigated and reported in the scientific literature, and a large number of studies demonstrated their ability to predict activity with a high level of accuracy [7,8].

Despite these advances in the field, studies in physical activity epidemiology have mostly used opaque, proprietary algorithms [9–11], hence limiting comparability between studies and innovation in the spectrum of activities studied. This situation is probably due to the complexity of the algorithms proposed in the literature, which have grown long and difficult to implement as the HAR tasks became more challenging. Thus, there is a need for a simple yet performant algorithm that scientists could easily implement when analyzing accelerometer data.

Existing transparent HAR methods usually rely on supervised machine learning models to map between motion signals and activities. All methods rely on the assumptions that different physical

activities are reflected by different, characteristic signals and that it should be possible to discriminate between activities with appropriate, meaningful features extracted from the signal [8,12]. HAR models can be divided into two main families: classical machine learning models and neural networks [13]. In the classical approach, activities are discriminated by means of handcrafted features extracted from segments of the signal in the time and frequency domains (e.g., mean, standard deviation or maximum frequency) [8,12]. Such features have proved useful in discriminating activities in various models, such as tree-based models, support vector machines (SVM), logistic regression (LR), k-nearest-neighbors (KNN), naïve Bayes classifiers and hidden Markov models (HMM) [7,12]. In contrast, neural networks can be fed directly with the raw signal and are automatically tuned in order to detect discriminative features [13,14]. Neural networks have been proposed in different variants, such as convolutional neural networks (CNN) and recurrent networks [14].

The automatic feature detection of neural network models makes them capable of detecting very complex, highly discriminative features and patterns in the data [13]. CNN drawing upon advances in computer vision have recently proved powerful in HAR and outperformed classical machine learning models (e.g., [15,16]). Although very performant, deep learning models are very slow to train, and finding the optimal architecture for the task at hand is most often a tedious process [14]. The effectiveness of automatic feature learning comes, thus, at a high computational price, which makes it often more efficient to rely on human domain knowledge for feature extraction [13]. Furthermore, the long process of model selection makes the final model hardly generalizable to similar but different tasks [14,17].

Classical supervised machine learning methods, in contrast, are easier to train but their shallow learning can make them less performant in difficult classification tasks [13]. To make up for these deficiencies, researchers using classical models must handcraft a very large number of increasingly complex features, sometimes amounting to several thousand [8,18]. Because too many features can impair the performances of the models and make training computationally impractical, researchers must engage in a process of feature selection in order to form a small subset of highly informative features, which are subsequently fed into the classification models [19]. This process of feature selection can be in itself complex [18], resulting in computationally expensive, inefficient and sometimes unclear classification algorithms.

Several studies demonstrated the usefulness of a hierarchical classification system for HAR with increasing accuracy while keeping the algorithm reasonably simple [20–22]. This system consists of assigning precise target classes to samples in two steps. In the first step, a base classifier discriminates between meta-classes regrouping several similar target classes. In the second step, classifiers specific to each meta-class discriminate between the final target classes. With a strong base-level classifier, such systems can manually prevent potential misclassification [21] and combine different classifiers for different tasks, each “specializing” in a different problem solving task [20]. Finally, a hierarchical system provides an interesting insight into the performance of the algorithm solving a basic classification, which can represent an objective per se.

The goal of this article is to propose a high-performance, fast and easy-to-implement algorithm for HAR, which could compete with state-of-the-art complex algorithms, including those based on neural network models. The proposed algorithm relies on a novel hierarchical system and a relatively small set of highly informative features extracted from the filtered signals, and was evaluated against the public Daily Living Activity (DaLiAc) dataset presented below [20]. Because this algorithm was specifically designed for the classification task of the DaLiAc dataset, we further assessed its generalizability by testing it against another dataset, the mHealth dataset [23]. Finally, given that many popular activity monitors (e.g., ActiGraph or ActivPal in health studies) are not equipped with gyroscopes, we assessed the usefulness of adding gyroscopes to the accelerometers by comparing the performance of the algorithm when gyroscope data were included and when they were not.

2. Materials and Methods

2.1. The DaiLAc Dataset

The DaLiAc (Daily Living Activity) dataset consists of the signals of accelerometers and gyroscopes placed on the chests, wrists, hips and ankles of 19 adults performing thirteen daily activities in semi-controlled conditions. The activities include a wide range of simple and complex activities: lying, sitting, standing, dish washing, vacuum-cleaning, sweeping, walking, running, ascending stairs, descending stairs, bicycling with a resistance of 50 Watts, bicycling with a resistance of 100 Watts and rope jumping. Details about the subjects and the experimental designs can be found elsewhere [20].

2.2. Processing

Acceleration signals are known to be composed of a dynamic component (acceleration of the body) and a gravitational one. As a consequence, some authors suggested applying a low-pass filter to the acceleration signal in order to isolate the gravitational component and infer the inclination of the device in space [8,24]. Using a Butterworth filter (first order, with a threshold of 2 Hz), we separated the accelerometer signals into dynamic and gravitational components (AC and DC components, respectively). Unlike the widespread approach, we treated raw acceleration, AC and DC components as three separate signals all along the feature extraction process. AC and DC components reflect two different aspects of physical activity, orientation and motion, and as such should be treated as two independent signals. For instance, periodicity metrics extracted for the signals can be different, but equally interesting, when looking at orientation and motion over time. Thus, we ended up, for each sensor, with the following time-series: three total acceleration signals (along each axis), three AC, three DC and three gyroscope signals. All signals were downsampled to 51.2 Hz (we sampled every fourth datapoint from the original data) and normalized.

All signals were segmented along the time axis into windows of five seconds with a 50% overlap, as done by other authors [25], in order to make evaluation comparable with other algorithms tested on the same data [15].

2.3. Feature Extraction

We define as \mathbf{x} the signals (raw accelerometer and gyroscope data, AC and DC) over an N -length window (here, we used 5-s windows and a sampling frequency of 51.2 Hz, hence $N = 256$). For each windowed signal \mathbf{x} , the following statistics were computed in the time-domain:

- Mean, standard deviation, skewness and kurtosis;
- The following percentiles: [0, 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 95, 100];
- Range: $\max(\mathbf{x}) - \min(\mathbf{x})$;
- RMS: $\sqrt{\frac{1}{n} \text{sum}(\mathbf{x}^2)}$;
- Zero-crossing: the number of times the signal crossed the mean.

To the mean-subtracted signal $\mathbf{x}' = \mathbf{x} - \bar{\mathbf{x}}$, we applied the Fourier transformation. We define an amplitude vector $\hat{\mathbf{x}}$ as the absolute values of the Fourier transform:

$$\hat{\mathbf{x}} = \left\{ |\hat{f}(\xi)| \mid \xi \in \left[0, +\frac{N}{2}\right] \right\} \quad (1)$$

The following frequency domain features were computed for all vectors $\hat{\mathbf{x}}$:

- Energy: $E = \text{sum}(\hat{\mathbf{x}}^2)$;
- Entropy: $H = -\frac{\mathbf{p} \cdot \log(\mathbf{p})}{\log_2(\frac{N}{2})}$, where $\mathbf{p} = \frac{\hat{\mathbf{x}}}{\text{sum}(\hat{\mathbf{x}})}$;
- Centroid: $c = \xi \cdot \mathbf{p}$, where $\xi = \left\{ \xi \mid \xi \in \left[0, +\frac{N}{2}\right] \right\}$;

- Bandwidth: $b = \delta \cdot p$, where $\delta = \xi - c$;
- Maximum frequency: $\operatorname{argmax}(f(\xi))$.

2.4. Classification

Classification was done using a two-level hierarchical system, as illustrated in Figure 1. For all classification tasks in the system, the following classifiers were tested: LR (with a L2 regularization and a penalty coefficient equal to one); KNN with $k = 5$; gradient boosting (GB) (500 estimators, selecting 10 features at a time); and SVM. For additional comparability, a convolutional network was also tested (architecture in Figure 2) taking as input the four signals (AC, DC, accelerometer and gyroscope) and their Fourier transform. Classification was done using all 15 possible combinations of device locations on the subjects' body (e.g., ankle, ankle + chest and ankle + chest + wrist).

We used Python's Scikit-learn [26] and Tensorflow [27] libraries for the analysis, and unless otherwise specified, their default parameters. The Python scripts of the project are available on the Github repository (see Supplementary Materials).

2.5. Evaluation Method

In order to evaluate the performances of the proposed models, a leave-one-subject-out procedure was followed: models were tested against data from one subject after being trained on all others, for each subject of the 19 subjects in the dataset. This procedure was adopted by the first study on the dataset and followed by several subsequent studies (Table 1). Reserving a fraction of each subject's data for testing instead a fraction of the subjects themselves can result in an upward bias of the estimate of the performance metric, since models learn the patterns that are specific to the subjects and can better classify them during testing. Moreover, averaging scores of all iterations in a leave-one-subject-out procedure is preferable to a single hold-out test on a several subjects, as it reduces bias in the accuracy estimator, especially in small datasets [20].

For all models, we reported the mean and standard deviation of the accuracy (rate of correctly classified samples) for the 19 leave-one-subject-out rounds. To present a complete picture, for models based on the four devices, we also presented the confusion matrix, and the f-score, which is the harmonic mean of precision (true positives/(true positives + false positives)) and recall (true positives/(true positives + false negatives)).

Table 1. Overview of previous algorithms applied to the DaLiAc dataset (with testing on unseen subjects).

Authors	Year	Classifiers	Mean Accuracy Score (%)	Remark
Leutheuser et al. [20]	2013	SVM, AdaBoost, KNN	89.6	Reference paper
Chen et al. [28]	2016	SVM	93.4	
Nazabal et al. [29]	2016	HMM	95.8	Merged the two bicycle activities
Zdravevski et al. [18]	2017	SVM	93.4	
Hur et al. [15]	2018	CNN	96.4	
Jurca et al. [30]	2018	LSTM	87.2	
Huynh-The et al. [16]	2019	CNN	95.7	
Proposed algorithm	2020	LR	97.3	

SVM = support vector machine; KNN = k nearest neighbors; HMM = hidden Markov model; CNN = convolutional neural network; LSTM = long short time memory; LR = logistic regression.

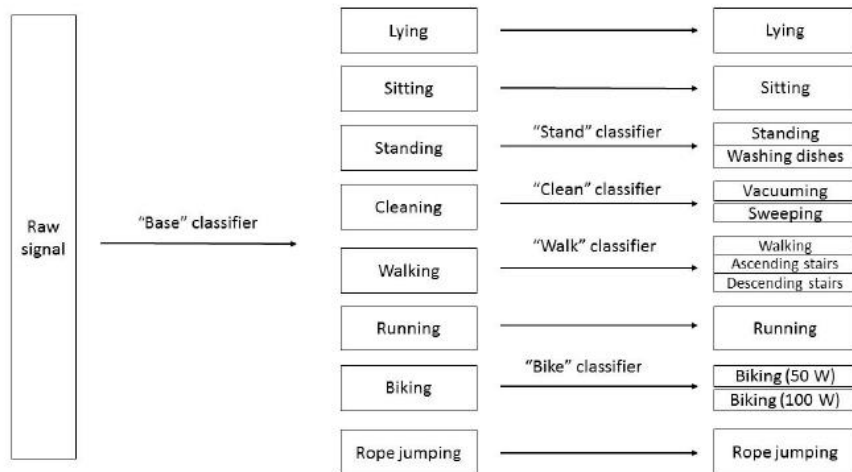


Figure 1. Illustration of our hierarchical classification system.

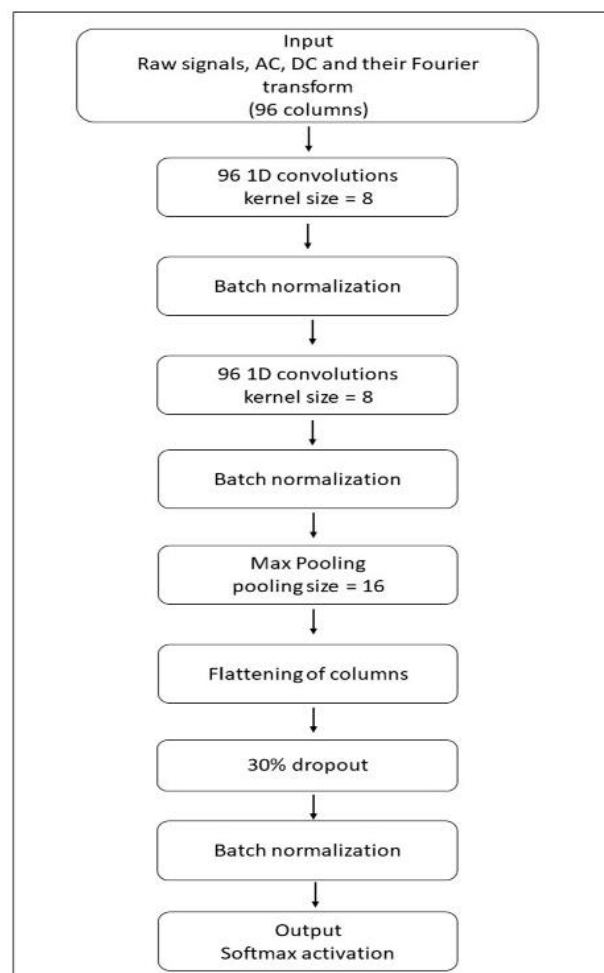


Figure 2. The architecture of the convolutional neural network tested here. Except for the output, all layers were activated with the *RELU* function.

2.6. Generalization on the mHealth Dataset

The algorithm presented in this article was designed to address the specific classification task of the DaLiAc dataset. It was therefore deemed desirable to validate this algorithm on other data, collected in different conditions and presenting a different classification task. To do so, we used the

algorithm on the mHealth dataset [23] that contains labelled body-worn accelerometer, gyroscope and magnetometer signals collected while subjects were performing different activities. The accelerometer, gyroscope and magnetometer sensors were placed on the lower arm and the ankle. In addition, a device placed on the chest recorded accelerometer data only. Data for the activities were collected in an out-of-the lab environment with no constraints on the way activities must be executed; subjects were asked to try their best when executing them. The activities were the following: standing still, sitting and relaxing, lying down, walking, climbing stairs, bending the waist forward, frontal elevation of arms, bending the knees (crouching), cycling, jogging, running and jumping forwards and backwards. We trained and tested the data using the exact same algorithm, hyper-parameters and validation procedure as those presented here for the DaLiAc dataset. We used a flat classification, since classes seemed clearly distinct from each other.

3. Results

3.1. Results for the DaLiAc Dataset

For the five classification models (LR, GB, KNN, SVM and CNN), accuracy is reported for each combination of devices and for each task in the hierarchical system (Table 2, and in Tables A and B in Supplementary Materials). Overall classification accuracy was highest for LR (based on data from all four devices) with 97.30% accuracy, followed by GB (all devices) with 96.94%, SVM (all devices) with 96.84%, CNN (three devices, ankle, chest and wrist) with 95.42% and KNN (three devices, ankle, chest and wrist) with 91.82%. When looking at sub-tasks in the hierarchical classification system, GB is very slightly better than LR in the base-level classification (99.23% vs. 99.21%). GB outperformed LR also in distinguishing between standing and washing dishes (97.40% vs. 97.06%) and between walking, ascending and descending stairs (99.08% vs. 98.72%). When we combined the best classifiers for all sub-tasks, overall mean accuracy rose by 0.04%. As this improvement remains very marginal, we refer to the system based exclusively on LR as the best algorithm. The confusion matrix for the final classification with LR is shown in Table 3.

The training time varied significantly across the models studied. Using Google Colab (with GPU accelerator) and the parameters mentioned above, training and predicting data following the leave-one-out procedure (i.e., 19 times) for the DaLiAc dataset lasted 4.5 min with LR and KNN, 7.2 min for SVM, 10.7 min for GB and over half an hour for CNN (Table 2). The entire feature extraction phase for the 19 subjects (over six hours of observations in total) took about 30 s.

Regarding the locations of the devices on the body, the best choices of one, two and three locations out of the four studied were chest (93.39% with SVM), ankle + wrist (96.81% with LR) and ankle + wrist + chest (97.06% with LR), respectively (Table 2). Table 4 shows a comparison of the classification accuracies based on both accelerometers and gyroscopes with those obtained with accelerometers only. The loss in mean accuracy was relatively small when leaving out gyroscopes (−0.4%, −0.4%, −0.1% and −2.5% for the best four, three, two and one locations using LR, respectively).

3.2. Results for the mHealth Dataset

The ability of our algorithm to generalize was further validated on the mHealth dataset, using all accelerometer, gyroscope and magnetometer signals. We obtained very good average scores on the mHealth dataset with GB (98.7% ± 2.6%), LR (98.2% ± 2.7%) and SVM (97.2% ± 3.7%), but less good ones with KNN (92.7% ± 4.3%) and CNN (87.7% ± 7.5%).

Table 2. Best mean (maximum) and standard deviation (minimum) of accuracy score by classification task and classifier.

Task →	Base		Stand/Washing Dishes		Vacuum/Sweep		Walk/Ascending Stairs/Descending Stairs		Bike 50 Watt/ Bike 100 Watt		Overall		Execution Time
↓ Classifiers	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	
SVM	0.9911	0.0076	0.9716	0.0365	0.9397	0.0521	0.9872	0.0076	0.9495	0.0577	0.9684	0.0166	7.2 min
Best sensor combination	ACHW	AH	ACHW	AHW	ACHW	HW	A	A	ACH	C	ACHW	AHW	
CNN	0.9896	0.0093	0.965	0.0498	0.9364	0.0607	0.9799	0.0168	0.9259	0.0577	0.9542	0.022	32.0 min
Best sensor combination	ACW	ACW	AW	A	ACW	ACW	ACH	ACHW	AHW	ACH	ACW	ACW	
KNN	0.984	0.0128	0.9336	0.0742	0.8642	0.0633	0.9873	0.0085	0.8042	0.0754	0.9182	0.0233	4.5 min
Best sensor combination	ACW	AW	ACHW	ACHW	ACW	ACW	AC	AC	AC	ACH	ACW	ACW	
GB	0.9923	0.0057	0.974	0.0313	0.9292	0.0487	0.9908	0.0063	0.9408	0.0546	0.9694	0.0188	10.7 min
Best sensor combination	ACH	AHW	ACHW	ACHW	ACHW	AHW	ACH	ACH	ACW	CHW	ACHW	ACHW	
LR	0.9921	0.0069	0.9706	0.0354	0.9444	0.0453	0.9872	0.0099	0.9547	0.0493	0.973	0.0135	4.5 min
Best sensor combination	AHW	AW	ACW	AHW	ACW	AHW	AC	A	ACHW	AW	ACHW	AW	

Legend: SD = standard deviation, A = ankle, C = chest, H = hip, W = wrist.

Table 3. Aggregated confusion matrix for all leave-one-subject-out rounds (logistic regression). Class-specific precision, recall and f-score ($\beta = 1$) are reported for each class of the DaLiAc dataset. Values in bold (diagonal) represent correct predictions.

	Sit	Lie	Stand	Wash	Vacuum	Sweep	Walk	Stairs-Up	Stairs-Down	Run	Bike 50W	Bike 100W	Jump
sit	430	0	17	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
lie	1	455	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
stand	2	0	442	8	0	0	1	0	0	0	0	0	0
wash	0	0	2	924	7	4	0	0	0	0	0	0	0
vacuum	0	0	0	7	422	25	0	0	0	0	0	0	0
sweep	0	0	6	4	23	704	4	2	0	0	0	0	0
walk	0	0	3	1	4	5	2010	11	6	1	0	0	0
stairsup	0	0	0	0	0	1	6	312	1	0	0	0	0
stairsdown	0	0	0	0	0	0	5	2	266	0	0	0	0
run	0	0	0	0	0	0	0	0	0	910	1	0	0
bike 50W	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	877	46	0
bike 100W	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	883	2
jump	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	243
precision	0.993	1.00	0.940	0.976	0.926	0.953	0.992	0.954	0.974	0.999	0.959	0.950	0.992
recall	0.956	0.998	0.976	0.986	0.930	0.948	0.985	0.975	0.974	0.999	0.950	0.958	1.000
f_score	0.974	0.999	0.958	0.981	0.927	0.950	0.989	0.964	0.974	0.999	0.954	0.955	0.996

Table 4. Comparison of classification accuracy on the DaLiAc dataset with versus without gyroscope data for all combinations of devices.

	Accelerometer/Gyroscope		Accelerometer Only		Mean Difference
	Mean	sd	Mean	sd	
ankle	0.920	0.03	0.921	0.02	0.0010
chest	0.926	0.03	0.901	0.03	0.0250
hip	0.894	0.04	0.867	0.05	0.0270
wrist	0.867	0.5	0.809	0.05	0.0580
ankle chest	0.959	0.02	0.954	0.02	0.0050
ankle hip	0.943	0.03	0.941	0.02	0.0020
ankle wrist	0.968	0.01	0.958	0.01	0.0100
chest hip	0.943	0.03	0.93	0.03	0.0130
chest wrist	0.954	0.02	0.934	0.03	0.0200
hip wrist	0.945	0.03	0.926	0.03	0.0190
ankle chest hip	0.960	0.02	0.956	0.02	0.0040
ankle chest wrist	0.970	0.02	0.966	0.02	0.0040
ankle hip wrist	0.968	0.01	0.964	0.01	0.0040
chest hip wrist	0.962	0.02	0.949	0.02	0.0130
ankle chest hip wrist	0.973	0.02	0.969	0.02	0.0040

4. Discussion

Compared with previous works tested on the DaLiAc data set, the proposed algorithm, based on careful handcrafted features extracted from the signals, represents a threefold improvement. First, the proposed algorithm performs better than major works tested against the DaLiAc dataset (97.30% accuracy with LR versus 96.40% for the best model so far with CNN [15]) (see Table 1). Likewise, our algorithm with GB and LR yielded less than 2% classification error on the mHealth dataset. By comparison, Jordano et al. [31] identified seven studies evaluated against the mHealth dataset, and when applying the same leave-one-subject-out procedure, the accuracy for the best algorithm was 94.66%. Zdravevski et al. [18] using a hold-out dataset for testing (subjects 7–10) reached 99.8% accuracy. By applying the same procedure and the same windowing strategy, we reached an accuracy of 99.7% with our algorithm (LR).

Second, compared to state-of-the-art CNN, the proposed algorithm performed best with fast-training models, such as logistic regression (32 min for the former versus 4.5 min for the latter).

Third, these superior results were obtained with simple and robust tools in machine learning that do not require preliminary hyper-parameter optimization and feature selection, such as LR. In fact, hyper-parameters optimization of classifiers (most notably neural networks) and feature selection can be a daunting, time-consuming task, and was shown to lead to over-fitting and poor generalization [32]. This was corroborated by the validation of the algorithm against the mHealth dataset. Simple classifiers based on handcrafted features, which required no or little hyper-parameter tuning, generalized very well on a new dataset, while CNN, which performed well on DaLiAc, for which it was tuned, yielded poor results on mHealth.

It is difficult to fully explain how our algorithm outperformed previous algorithms using classical machine learning classifiers by around 4%, as authors do not always specify all the decisions that they make during data processing before reaching the results. Using the DaLiAc dataset, we undertook a few steps to identify the innovations that made our algorithm more accurate. First, running our algorithm with a flat classification system instead of the hierarchical system proposed here resulted in

1.81% decrease in mean accuracy. Second, by extracting features performed on the acceleration signal only, without including the AC and DC components as we did, the decrease in accuracy amounted to 2.63%. The additional 1.27% difference with the two best-performing algorithms using classical methods by Chen [28] and by Zdravevsky [18] can be attributed to a good trade-off between the number of features and their informativeness. In fact, the former study omitted very important features (i.e., no frequency domain features were extracted), while the latter may have had too many of them (4871 before selection).

Large-scale past public health studies in activity monitoring, such as NHANES [1], have relied only on accelerometer sensors to derive activities. Yet, many of the state-of-the-art algorithms have been developed for a combination of accelerometer and gyroscope data. We have shown here that with our algorithm, the decrease in accuracy following the removal of gyroscope signals was marginal. This will help designers of future studies make an informed decision about the trade-off between cost and accuracy.

Despite this promising improvement, two caveats need to be highlighted. The first caveat relates to the nature of our data. HAR algorithms are tested against clean data of activities performed in a characteristic manner as part of a relatively structured protocol. Realistic data, however, can contain fewer characteristic activities (e.g., slouching) which represent a greater challenge to classify. To that extent, very recent attempts to create benchmark activity datasets simulating real conditions [33] are an important development in the field and new algorithms should preferably be assessed using these data. In addition, people in real conditions tend to switch rapidly between activities. Consequently, windows of five seconds are probably too long to capture a single activity. A possible solution would be to view sets of activities that are often performed together (e.g., standing and walking around) as activities per se. Another solution is to consider smaller windows, for instance, of one second. Smaller windows are known to be less good when aiming to capture cyclical activities [25] and can result in a decrease in total accuracy and longer training. In fact, running our algorithm on one-second windows resulted in a drop of 2.9% and lasted almost five times as long as with the five-second windows commonly used (data not shown). Limiting this loss in accuracy by applying dynamic windowing methods [25,34] is an interesting direction for future development.

A second caveat pertains to the ranking of the models tested in this study. A better choice of the hyper-parameters of the powerful SVM, GB or CNN models could have resulted in another ranking. Our points are to emphasize that a simple approach based on domain knowledge can result in a fast, robust and performant model; and that issues of generalizability and tedious processes of model selection must be acknowledged in the evaluation of a new algorithm.

5. Conclusions

In this paper, we propose a novel algorithm for HAR from motion signals (accelerometers and gyroscopes), which significantly improves upon previous work in terms of computational expenses, inferential robustness and classification accuracy. Using a hierarchical classification system with LR, and a relatively small set of features extracted not only from the acceleration signal, but also from low-pass filtered and high-pass filtered signals, proved highly useful in solving our classification task. From a practical perspective, we showed that two devices placed on the wrist and the ankles resulted in an accuracy that is practically as good as with two additional accelerometers on the chest and the hip, and that using the method proposed here, the additional information brought by the gyroscope was marginal.

Future research should focus on data that better simulate real life conditions, with their swift transitions between activities and less characteristic behaviors. New, simple models should be developed to better adapt to these conditions, while relying, as much as possible, on domain knowledge.

Supplementary Materials: The following are available on the project's GitHub repository: <https://github.com/Meiselocker/har>. Tables A and B: Mean accuracy and standard by model and sensor location, Python scripts. Evaluation datasets.

Author Contributions: I.D. and L.J.—study design, algorithm development and manuscript draft; C.S., D.C. and A.B.—study design and manuscript writing. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: Agence Nationale de la Recherche: HANC ANR-15-CE36-0005, Institut Universitaire de France: 2019, Centre National de la Recherche Scientifique: Défi S2C3, Conseil Régional d'Alsace: 2016.

Conflicts of Interest: All authors declare no conflicts of interest.

References

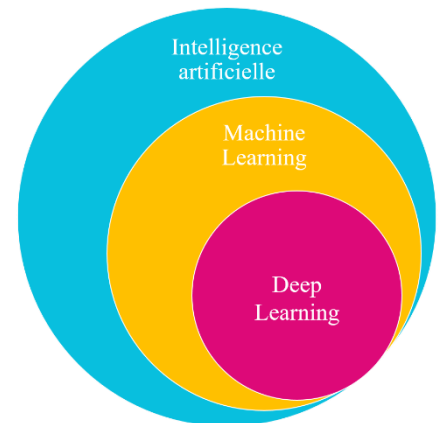
1. Healy, G.N.; Matthews, C.E.; Dunstan, D.W.; Winkler, E.A.H.; Owen, N. Sedentary time and cardio-metabolic biomarkers in US adults: NHANES 2003–06. *Eur. Heart J.* **2011**, *32*, 590–597. [CrossRef] [PubMed]
2. Kangas, M.; Konttila, A.; Lindgren, P.; Winblad, I.; Jämsä, T. Comparison of low-complexity fall detection algorithms for body attached accelerometers. *Gait Posture* **2008**, *28*, 285–291. [CrossRef] [PubMed]
3. Weiss, G.M.; Timko, J.L.; Gallagher, C.M.; Yoneda, K.; Schreiber, A.J. Smartwatch-based activity recognition: A machine learning approach. In Proceedings of the 2016 IEEE-EMBS International Conference on Biomedical and Health Informatics (BHI), Las Vegas, NV, USA, 24–27 February 2016; pp. 426–429.
4. Sun, B.; Wang, Y.; Banda, J. Gait Characteristic Analysis and Identification Based on the iPhone's Accelerometer and Gyrometer. *Sensors* **2014**, *14*, 17037–17054. [CrossRef] [PubMed]
5. Plasqui, G.; Bonomi, A.G.; Westerterp, K.R. Daily physical activity assessment with accelerometers: New insights and validation studies. *Obes. Rev.* **2013**, *14*, 451–462. [CrossRef]
6. Garnotel, M.; Bastian, T.; Romero-Ugalde, H.M.; Maire, A.; Dugas, J.; Zahariev, A.; Doron, M.; Jallon, P.; Charpentier, G.; Franc, S.; et al. Prior automatic posture and activity identification improves physical activity energy expenditure prediction from hip-worn triaxial accelerometry. *J. Appl. Physiol.* **2017**, *124*, 780–790. [CrossRef]
7. Awais, M.; Mellone, S.; Chiari, L. Physical activity classification meets daily life: Review on existing methodologies and open challenges. In Proceedings of the 2015 37th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC), Milan, Italy, 25–29 August 2015; pp. 5050–5053.
8. Figo, D.; Diniz, P.C.; Ferreira, D.R.; Cardoso, J.M. Preprocessing Techniques for Context Recognition from Accelerometer Data. *Pers. Ubiquitous Comput.* **2010**, *14*, 645–662. [CrossRef]
9. Migueles, J.H.; Cadenas-Sanchez, C.; Ekelund, U.; Delisle Nyström, C.; Mora-Gonzalez, J.; Löf, M.; Labayen, I.; Ruiz, J.R.; Ortega, F.B. Accelerometer Data Collection and Processing Criteria to Assess Physical Activity and Other Outcomes: A Systematic Review and Practical Considerations. *Sports Med.* **2017**, *47*, 1821–1845. [CrossRef]
10. Bai, J.; Di, C.; Xiao, L.; Evenson, K.R.; LaCroix, A.Z.; Crainiceanu, C.M.; Buchner, D.M. An Activity Index for Raw Accelerometry Data and Its Comparison with Other Activity Metrics. *PLoS ONE* **2016**, *11*, e0160644. [CrossRef]
11. Chen, K.Y.; Bassett, D.R.J. The Technology of Accelerometry-Based Activity Monitors: Current and Future. *Med. Sci. Sports Exerc.* **2005**, *37*, S490. [CrossRef]
12. Bao, L.; Intille, S.S. Activity Recognition from User-Annotated Acceleration Data. In *Pervasive Computing*; Ferscha, A., Mattern, F., Eds.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2004; pp. 1–17.
13. Wang, J.; Chen, Y.; Hao, S.; Peng, X.; Hu, L. Deep learning for sensor-based activity recognition: A survey. *Pattern Recognit. Lett.* **2019**, *119*, 3–11. [CrossRef]
14. Hammerla, N.Y.; Halloran, S.; Plötz, T. Deep, Convolutional, and Recurrent Models for Human Activity Recognition Using Wearables. *arXiv* **2016**, arXiv:1604.08880.
15. Hur, T.; Bang, J.; Huynh-The, T.; Lee, J.; Kim, J.-I.; Lee, S. Iss2Image: A Novel Signal-Encoding Technique for CNN-Based Human Activity Recognition. *Sensors* **2018**, *18*, 3910. [CrossRef] [PubMed]
16. Huynh-The, T.; Hua, C.-H.; Kim, D.-S. Visualizing Inertial Data For Wearable Sensor Based Daily Life Activity Recognition Using Convolutional Neural Network *. In Proceedings of the 2019 41st Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC), Berlin, Germany, 23–27 July 2019; pp. 2478–2481.

Annexe 2 : Fiche Mémo Machine learning

Cette fiche mémo a pour vocation à aider dans la compréhension des termes techniques qui s'inscrivent dans le vocabulaire du 'machine learning' qui ont pu apparaître dans ce manuscrit de thèse. Elle correspond à une présentation très succincte.

Intelligence Artificielle : Ensemble de techniques et d'algorithmes donnant la possibilité à une machine de simuler l'intelligence humaine (raisonnement, planification, créativité)

Machine Learning (Apprentissage automatique ou autonome) : champ d'étude de l'intelligence artificielle qui repose sur des techniques mathématiques permettant à une machine/ordinateur d'apprendre par elle-même à réaliser une tâche à partir de données. Il existe alors deux branches : l'**apprentissage automatique supervisé** et l'**apprentissage automatique non supervisé**.



Deep Learning (Apprentissage profond): méthodes d'apprentissage automatique qui permettent d'accéder à un haut niveau d'abstraction grâce à la succession d'opérations mathématiques linéaires et non linéaires organisées sous la forme d'un **réseau de neurones**.

Apprentissage automatique supervisé : nous parlons d'apprentissage supervisé lorsque l'algorithme apprend à réaliser une tâche à partir de données étiquetées/labélisées.

Apprentissage automatique non supervisé : nous parlons d'apprentissage non supervisé lorsque nous ne disposons pas de données labélisées.

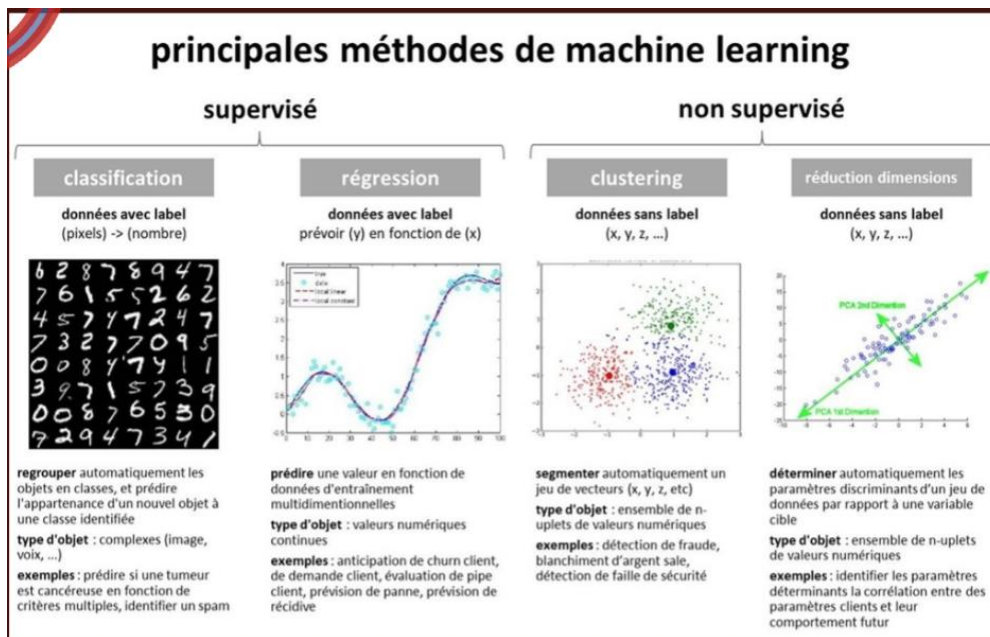


Figure 1 : Récapitulatif des principales méthodes de machine learning. Cette image est tirée de la présentation de Vincent Vigon, disponible sur son site web (<http://irma.math.unistra.fr/~vigon/>).

Dans le contexte de cette thèse, nous sommes intéressées principalement aux méthodes d'apprentissages supervisé auxquelles nous avons opposé deux notions ; les **algorithmes d'apprentissage dits classiques**, et les algorithmes reposant sur le **deep learning**, à l'image du V-net. Ainsi, nous nous concentrons par la suite à détailler ces deux notions.

1. Algorithme d'apprentissage supervisé dit classique

Les algorithmes d'apprentissage supervisé ont été catégorisés 'classiques' dans ce manuscrit de thèse lorsque ces derniers ne reposaient pas sur un **réseau de neurones**. Cette dénomination est subjective et vient du fait que l'identification automatique des comportements en écologie s'est jusqu'à maintenant uniquement basée sur ces algorithmes. Il existe une grande variété d'algorithmes répondant à ces critères dont je propose une liste non exhaustive, que j'ai pu utiliser au cours de ma thèse :

CART (Classification And Regression Tree) : ensemble de règles de décision hiérarchiques afin de classer différents comportements préalablement identifiés. Il forme un arbre dichotomique où à chaque nœud, une valeur seuil d'une variable descriptive est définie afin de subdiviser l'échantillon en deux sous-ensembles et former deux nœuds descendants.

RandomForest : algorithme qui repose sur une forêt d'arbres décisionnels formés sur le principe du CART. Chaque arbre décisionnel est formé à partir de variables explicatives choisies aléatoirement et d'un sous-ensemble de l'échantillon observé obtenu selon le principe du *bootstrap*. Ainsi un ensemble d'arbres est produit et la prédiction majoritairement obtenue est retenue

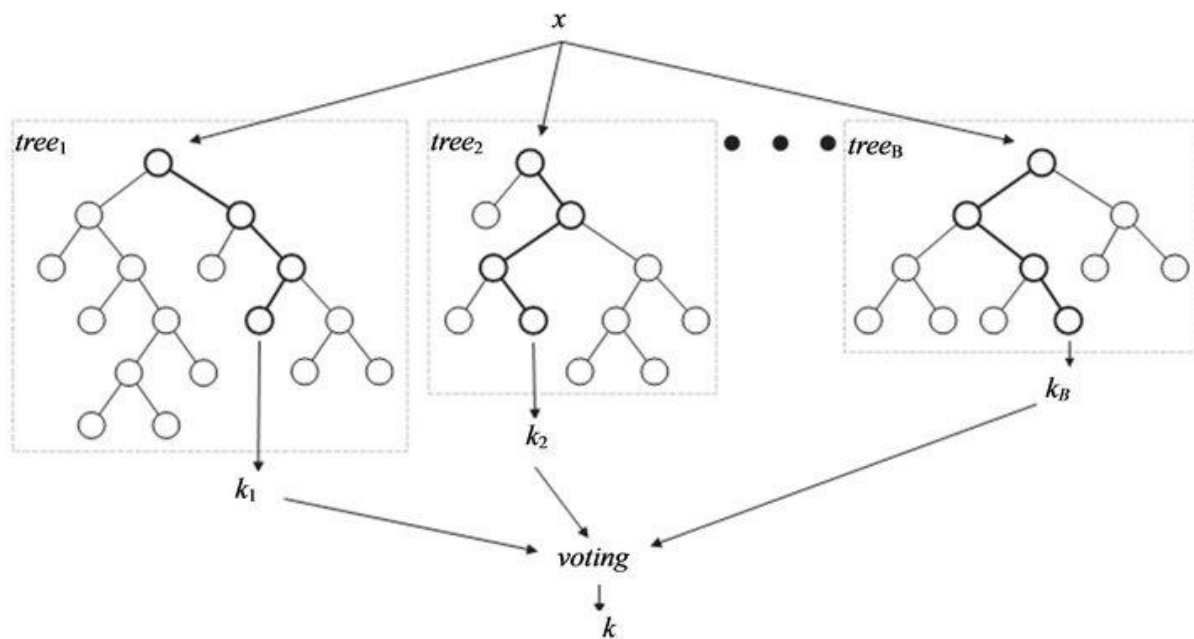


Figure 2 : Représentation du RandomForest où une forêt d'arbres décisionnels formés sur le principe du CART (source : Nguyen et al. 2013)

Extreme Gradient Boosting (EGB) : EGB est une autre méthode d'apprentissage où un ensemble d'arbres décisionnels est créé. Contrairement au RandomForest, l'EGB repose sur des arbres de décision peu profonds construits de manière itérative, avec une optimisation des paramètres de l'arbre le plus récent, tout en conservant les paramètres des arbres précédents afin de réduire le sur-ajustement. Les arbres subséquents se concentrent sur les prédictions incorrectes antérieures, en essayant de les corriger et de minimiser la fonction de perte de déviance

Support Vector Machine (SVM) : Les SVMs construisent un hyperplan pour séparer les observations transformées, tout en essayant de maximiser la distance des observations par rapport à cet hyperplan de séparation. Fondamentalement, le SVM est un classificateur binaire. Les classifications multi-classes peuvent être implémentées en traitant de tels problèmes

comme un ensemble de binaires - par exemple, en construisant un ensemble de classifieurs, où chaque classifieur compare une des classes contre toutes les autres classes.

Régression Logistique : l'algorithme utilise une technique "un contre tous" ; il réduit un scénario multi-classes en plusieurs scénarios binaires, où un modèle logistique est créé pour chaque classe par rapport à toutes les classes restantes.

Linear discriminant analysis (LDA, ou l'analyse discriminante linéaire) : l'algorithme réduit la dimensionnalité des données en maximisant la variance entre les classes tout en minimisant la variance au sein des classes.

2- Deep learning

Neurone formel : représentation mathématique et informatique d'un neurone biologique. Ce neurone artificiel possède une ou plusieurs entrées et une sortie qui correspondent respectivement aux dendrites et à un axone d'un neurone biologique. Mathématiquement cela correspond à attribuer un poids à chaque entrée et réaliser une opération mathématique par la suite. Les poids vont être ajustés lors de l'entraînement.

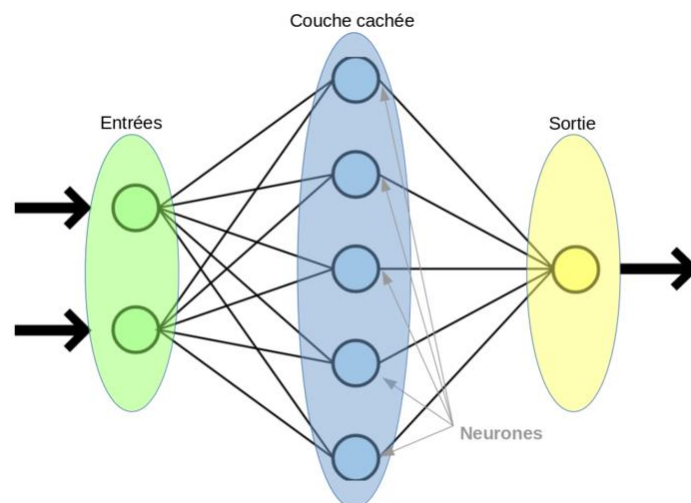


Figure 3 : Représentation simplifiée d'un réseau de neurones (source : Natural Solution).

Réseau de neurones artificiels: algorithme constitué de plusieurs neurones formels organisés en couche cachée. Un réseau de neurone est dit profond lorsqu'il dispose d'au moins 2 couches cachées.

Les réseaux de neurones se différencient par leur architecture caractérisée par le nombre de neurones dans chaque couche, le nombre de couches, la nature des relations entre les neurones, les fonctions d'assemblage et d'activation de chaque neurone.

Le réseau de neurone fonctionne de la manière suivante ; un signal x est placé dans la première couche et transformé à travers les couches successives. En ajustant les poids W de manière itérative, le modèle est entraîné à détecter automatiquement les caractéristiques du signal qui permettent une classification correcte dans l'une des classes y de la couche de sortie.

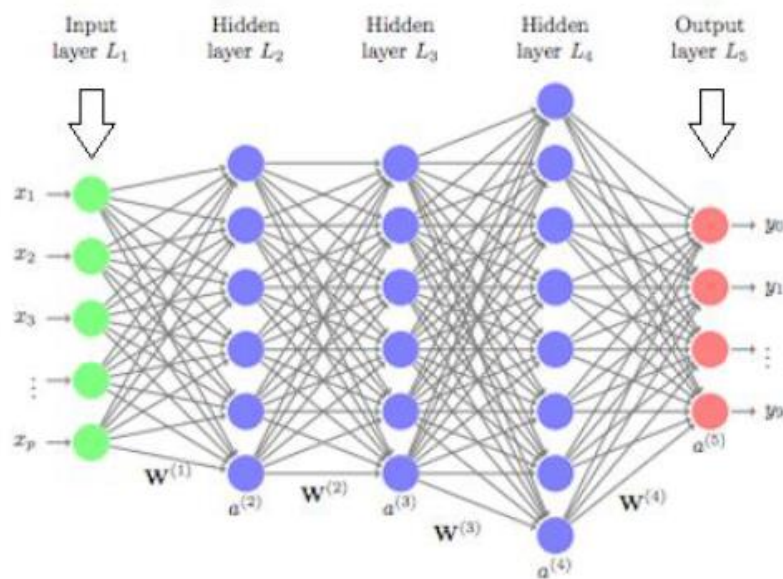


Figure 5 : Exemple d'un réseau de neurones (Figure tirée de la thèse d'Isaac Debache, Debache, 2020).

Debache, I., 2020. Relationships between Urban Environment , Physical Activity and Health. Université de Strasbourg.

Nguyen, C., Wang, Y., Nguyen, H.N., 2013. Random forest classifier combined with feature selection for breast cancer diagnosis and prognostic. J. Biomed. Sci. Eng. 06, 551–560. <https://doi.org/10.4236/jbise.2013.65070>

Annexe 3 : Liste des articles étudiant les tortues marines à partir d'accéléromètre

Référence	Titre	Auteurs	Année	Espèce	Nombre d'individus équipés	Site d'étude
Narazaki et al. 2009	Sea turtles compensate deflection of heading at the sea surface during directional travel.	T. Narazaki, K. Sato, K. J. Abernathy, G. J. Marshall and N. Miyazaki	2009	Tortue Caouanne	8	Japan
Yasuda & Arai. 2009	Changes in flipper beat frequency, body angle and swimming speed of female green turtles <i>Chelonia mydas</i>	T. Yasuda, N. Arai	2009	Tortue Verte	4	Thailand
Fossette et al. 2010	Behaviour and buoyancy regulation in the deepest-diving reptile : the leatherback turtle	S. Fossette, A. Gleiss, A. Myers, S. Garner, N. Liebsch, N. Whitney, G. Hays, R. Wilson, M. Lutcavage	2010	Tortue Luth	5	United States Virgin Islands
Okuyama et al. 2009	Monitoring beak movements with an acceleration datalogger: a useful technique for assessing the feeding and breathing behaviors of sea turtles	J. Okuyama, Y. Kawabata, Y. Naito, N. Arai, M. Kobayashi	2009	Tortue Caouanne	6	Japan
Shiomi et al. 2010	Data-processing artefacts in three-dimensional dive path reconstruction from geomagnetic and acceleration data	K. Shiomi, T. Narazaki, K. Sato, K. Shimatani, N. Arai, P. Ponganis, N. Miyazaki,	2010	Tortue Caouanne	8	Japan
Halsey et al. 2011	Measuring Energy Expenditure in Sub-Adult and Hatchling Sea Turtles via Accelerometry	L. Halsey, T. Jones, D. Jones, N. Liebsch, D. Booth	2011	Tortue Verte, Tortue Caouanne	8	Australia
Enstipp et al. 2011	Energy expenditure of freely swimming adult green turtles (<i>Chelonia mydas</i>) and its link with body acceleration	M. Enstipp, S. Ciccione, B. Gineste, M. Milbergue, K. Ballorain, Y. Ropert-Coudert, A. Kato, V. Plot, JY. Georges	2011	Tortue Verte	6	La Réunion, France
Fossette et al. 2012	Acceleration data reveal the energy management strategy of a marine ectotherm during reproduction	S. Fossette, G. Schofield, M. Lilley, A. Gleiss, G. Hays	2012	Tortue Caouanne	6	Zakynthos, Greece
Okuyama et al. 2012	The regularity of dive performance in sea turtles : a new perspective from precise activity data	J. Okuyama, K. Kataoka, M. Kobayashi, O. Abe, K. Yoseda, N. Arai	2012	Tortue Imbriquée	4	Japan

Nishizawa et al. 2013	Decision tree classification of behaviors in the nesting process of green turtles (<i>Chelonia mydas</i>) from tri-axial acceleration data	H. Nishizawa, T. Noda, T. Yasuda, J. Okuyama, N. Arai, M. Kobayashi	2013	Tortue Verte	2	Japan
Narazaki et al. 2013	Loggerhead Turtles (<i>Caretta caretta</i>) Use Vision to Forage on Gelatinous Prey in Mid-Water	T. Narazaki, K. Sato, K. Abernathy, G. Marshall, N. Miyazaki	2013	Tortue Caouanne	13	Japan
Okuyama et al. 2013	Ethogram of Immature Green Turtles : Behavioral Strategies for Somatic Growth in Large Marine Herbivores	J. Okuyama, K. Nakajima, T. Noda, S. Kimura, H. Kamihata, M. Kobayashi, N. Arai, S. Kagawa, Y. Kawabata, H. Yamada	2013	Tortue Verte	8	Japan
Okuyama et al. 2014	Surfacers change their dive tactics depending on the aim of the dive: Evidence from simultaneous measurements of breaths and energy expenditure	J. Okuyama, R. Tabata, K. Nakajima, N. Arai, M. Kobayashi, S. Kagawa	2014	Tortue Verte	11	Japan
Enstipp et al. 2016	Energy expenditure of adult green turtles (<i>Chelonia mydas</i>) at their foraging grounds and during simulated oceanic migration	M. Enstipp, K. Ballorain, S. Ciccione, T. Narazaki, K. Sato, JY. Georges	2016	Tortue Verte	13	Mayotte, France
Hart et al. 2016	Trading shallow safety for deep sleep: juvenile green turtles select deeper resting sites as they grow	K. Hart, C. White, A. Iverson, N. Whitney	2016	Tortue Verte	11	USA
Tyson et al. 2017	Novel Bio-Logging Tool for Studying Fine-Scale Behaviors of Marine Turtles in Response to Sound	R. Tyson, W. Piniak, C. Domit, D. Mann, M. Hall, D. Nowacek, M. Fuentes	2017	Tortue Verte	1	Brazil
Wilson et al. 2017	Changes of loggerhead turtle (<i>Caretta caretta</i>) dive behavior associated with tropical storm passage during the inter-nesting period	M. Wilson; A. Tucker; K. Beedholm; D. Mann	2017	Tortue Caouanne	5	USA
Jeantet et al. 2018	Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data	L. Jeantet, F. Dell'Amico, MA. Forin-Wiart, M. Coutant, M. Bonola, D. Etienne, J. Gresser, S. Regis, N. Lecerf, F. Lefebvre, B. de Thoisy, Y. Le Maho, M. Brucker, N. Châtelain, R. Laesser, F. Crenner, Y. Handrich, R. Wilson, D. Chevallier	2018	Tortue Verte, Tortue Imbriquée, Tortue Caouanne	3	La Rochelle, France

Shiozawa et al. 2019	Behavioural characteristics of loggerhead turtles (<i>Caretta caretta</i>) in a submerged bag net of a setnet observed in a bycatch simulation and the development of a turtle releasing device	M. Shiozawa, D. Shiode, J. Okuyama, F. Hu, T. Tokai	2019	Tortue Caouanne	5	Japan
Okuyama et al. 2020	Heart rate and cardiac response to exercise during voluntary dives in captive sea turtles (<i>Cheloniidae</i>)	J. Okuyama, M. Shiozawa, D. Shiode	2020	Tortue Verte	11	Japan
Jeantet et al. 2020	Behavioural inference from signal processing using animal-borne multi-sensor loggers: a novel solution to extend the knowledge of sea turtle ecology	L. Jeantet, V. Planas-Bielsa, S. Benhamou, S. Geiger, J. Martin, F. Siegwalt, P. Lelong, J. Gresser, D. Etienne, G. Hiélaud, A. Arque, S. Regis, N. Lecerf, C. Frouin, A. Benhalilou, C. Murgale, T. Maillet, L. Andreani, G. Campistron, H. Delvaux, C. Guyon, S. Richard, F. Lefebvre, N. Aubert, C. Hibold, Y. Le Maho, D. Chevallier	2020	Tortue Verte	13	Martinique, France
Jeantet et al. 2021	Fully convolutional neural network : a solution to infer animal behaviours from multi-sensor data	L. Jeantet, S. Geiger, V. Vigon, D. Chevallier	2021	Tortue Verte	13	Martinique, France
Gunner et al. 2021	Activity of loggerhead turtles during the U-shaped dive: insights using angular velocity metrics	R. Gunner, R. Wilson, M. Holton, R. Scott, A. Arkwright, A. Fahlman, M. Ulrich, P. Hopkins, C. Duarte, C. Eizaguirre	2021	Tortue Caouanne	5	Boa Vista, Cape Verde

Annexe 4: Food Selection and habitat use patterns of immature green turtle (*Chelonia mydas*) on Caribbean seagrass beds dominated by the alien species *Halophila stipulacea*

Flora Siegwalt^{1*}, Lorène Jeantet^{1*}, Pierre Lelong¹, Jordan Martin¹, Cindy Assio¹, Clément Grand¹, Marc Bonola¹, Marc Girondot², Paco Bustamante³, Abdelwahab Benhalilou⁴, Céline Murgale⁴, Lucas Andreani⁴, François Jacaria⁴, Guilhem Campistron⁴, Charlène Barotin⁵, Gaëlle Buret-Rochas⁵, Philippe Barre⁵, Gaëlle Hielard⁶, Alexandre Arqué⁶, Sidney Régis¹, Nicolas Lecerf¹, Cédric Frouin¹, Fabien Lefebvre⁷, Nathalie Aubert⁷, Mosiah Arthus⁸, Denis Etienne⁹, Jean-Pierre Allenou¹⁰, César Delnatte¹¹, Rachelle Lafolle⁵, Florence Thobor⁵, Pascale Chevallier⁵, Tao Chevallier⁵, Muriel Lepori⁵, Yvon Le Maho¹, Caroline Hibold¹, Jean-Patrice Robin¹, Damien Chevallier^{12*}

1 Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, 23 rue Becquerel, 67000 Strasbourg, France

2 Laboratoire Écologie, Systématique, Évolution, AgroParisTech, CNRS, Université Paris Saclay, 91405 Orsay, France

3 Université de La Rochelle, CNRS, LIENSs UMRi 7266, 2 rue Olympe de Gouges, 17000 La Rochelle, France

4 Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, France

5 INRAe Nouvelle-Aquitaine-Poitiers, Le Chêne RD 150, CS 80006, 86600 Lusignan, France

6 Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, France

7 Association ACWAA, rue grand fleur, quartier Epinay, 97228 Sainte-Luce, France

8 Roots of the sea – Rasin Lamne, 10 Res Filao des Caraïbes 97228 Sainte-Luce

9 DEAL Martinique, Pointe de Jaham, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France

10 IFREMER Délégation de Martinique, 79 route de Pointe-Fort, 97231 Le Robert, France

11 ONF International, 78 route de Moutte, 97207 Fort-de-France, France

12 BOREA Research Unit, MNHN, CNRS 7208, Sorbonne Université, IRD 207, UCN, UA, Paris, France

***Corresponding authors**

Keywords

Plant-herbivore relationships / invasive species / fine-scale habitat use / diet

Abstract

Marine herbivores face rapid changes in the coastal ecosystems where they forage. In the Caribbean, the recent and fast expansion of the invasive phanerogam species *Halophila stipulacea* is threatening native seagrass meadow ecosystem. So far, *H. stipulacea* is escaping most Caribbean herbivores, certainly because of its recent introduction or lower nutritional value. To assess the impact of *H. stipulacea* invasion on fine-scale foraging habitat selection and food resource selection of immature green turtles and understand how green turtle adapted to this rapid change, we focused on critical foraging sites for immature green turtles in Les Anses d'Arlet, Martinique. The analysis of seagrass distribution changes and nutritional content, together with turtle behaviour and resource selection, shows that *H. stipulacea* may be of higher nutritional value for turtles than previously thought. Although green turtles selected the native seagrass *Thalassia testudinum* in multi-species seagrass beds, many individuals fed on *H. stipulacea*. The presence of resident individuals in bays entirely invaded by *H. stipulacea* suggest green turtles may increasingly forage on this species. If the expansion of *H. stipulacea* may have been facilitated by factors such as shipping, anchor scarring and fishing activities, elevated water turbidity in front of water gullies certainly played also a role. In this context, protection of native seagrass beds and immature green turtles from human disturbances is urgently required to ensure the long-term adaptation of green turtles to this new foraging environment.

1. Introduction

Foraging habitats are key areas for the conservation of certain animal species. Indeed, for species with delayed sexual maturity and for which individuals in advanced lifestages have high reproductive value (Frazer, 1989) or are essential for young survival, such as seabirds (Braby et al., 2011) and sea turtles (Crouse et al., 2013; Heppell et al., 1996), foraging grounds should be considered critical for population recovery. Investigating foraging habitat use, diet composition and food selection can help to target the most valuable resources for a species and therefore allow an effective protection of these habitats.

Site selection may be influenced by predation risk (Hays, 2008), intra- (Svanbäck and Bolnick, 2005) and interspecific competition (Fritz et al., 1996), or food availability (Squires, 1982). Diet and food selection may be driven by forage occurrence and relative abundance (Chetri et al., 2017; López-Mendilaharsu et al., 2008), prey size and speed (Chevallier et al., 2008), or nitrogen and phosphorus content (Bjorndal, 1980; Moran and Bjorndal, 2007). These extrinsic factors may also interact with the consumer intrinsic characteristics, like body condition or size (Hays, 2008; Whitman et al., 2019). The Optimal Foraging Theory postulates that natural selection has favoured individuals with the best fitness, i.e. the highest growth rate, reproductive output, and survival (MacArthur and Pianka, 1966). Thus, resource selection strategies maximising energy acquisition may have been retained over time (Benhamou, 1993).

Marine megaherbivores (manatees, dugongs and green turtle (*Chelonia mydas*)), which largely depend on the well-functioning of marine coastal environments, have developed adaptive physiological traits and behavioural strategies to maximise nutritional value intake from seagrass ingestion (Thayer et al., 1984). In turn, they can induce structural changes in their foraging environment, and thus modify the availability of resources to other species (review by Coleman and Williams, 2002). Therefore, understanding the interactions between these endangered megaherbivores and their ecosystems is crucial for successful conservation strategies.

Marine conservation is all the more important as coastal marine ecosystems are facing strong anthropogenic pressures and are jeopardised by a fast reduction in their areas as is the case with seagrass meadows which suffered a global loss of 29 % since 1879 (Waycott et al., 2009). In areas like the Greater Caribbean, seagrass ecosystems are mainly threatened by coastal activities related to tourism, pollution and the resulting eutrophication, as well as climate change (Creed et al., 2003; Short et al., 2007). The expansion of invasive species such as sea urchins and exotic plants also hinders the development of native seagrasses (Creed et al., 2003; Ruiz et al., 1997; Williams, 2007; Williams and Smith, 2007).

The arrival of the exotic seagrass species *Halophila stipulacea* in the Caribbean has indeed raised new worries. Originating from the Red Sea, it reached the western Atlantic Ocean, probably transported by pleasure boats and spread rapidly around the eastern Caribbean islands after a first record in 2002 (Ruiz et al., 2017; Vera et al., 2014; Willette et al., 2014). Its rapid expansion and growth may be facilitated by its ecological flexibility in terms of substrate, depth, light intensity, temperature and salinity, together with its efficiency in absorbing nutrients (Winters et al., 2020a). *H. stipulacea* has been considered an invasive species in the Caribbean

due to its rapid expansion and strong competitive ability (Winters et al., 2020a), thus contributing to rapidly modifying native plant communities.

In the green turtle, juveniles are known to shift from a carnivorous to a predominantly herbivorous diet upon recruitment to neritic habitats (Jones and Seminoff, 2013, Amarocho and Reina 2007, Campos et al. 2020). Classified as endangered on the International Union for Conservation of Nature Red List, mainly due to past overharvesting and ongoing bycatch (Dow et al., 2007), green turtles may additionally suffer from the rapid change in available food resources.

Only few studies mentioned the presence of non-native species in green turtles' diet. In Hawaii, it took about 10-12 years for highly invasive species and 20-30 years for slow-growing algae, to compose the majority of green turtle' diets (Russell and Balazs, 2009, 2015). In the Eastern Caribbean the first occasional grazing events on *H. stipulacea* by green turtles were reported in 2014 but the relatively short time since its arrival (four years) may have been insufficient to be significantly included in turtles' diet (Becking et al., 2014; Willette et al., 2014). Moreover, this was always observed within assemblages dominated by the native seagrass *T. testudinum*, which was significantly preferred over *H. stipulacea* (Christianen et al., 2018; Whitman et al., 2019). In Martinique, *H. stipulacea* now entirely covers the main foraging habitats of immature green turtles. The first record of *H. stipulacea* in Martinique was in 2006, and within four years, nearly 90% of the changes in the seabed composition took advantage of *H. stipulacea* (Maréchal et al., 2013). Hence, it is important to assess the impact of *H. stipulacea* invasion on foraging habitat and food resource selections of immature green turtles and understand how they adapted to this rapid change.

Our study focused on the seagrass beds of Les Anses d'Arlet (Martinique), a green turtle foraging hotspot where immatures spend many years until reaching sexual maturity (Bonola et al., 2019; Chambault et al., 2018; Siegwalt et al., 2020). We assessed seagrass bed composition, determined nutritional content and digestibility of plants, recorded turtle behaviour and movement to analyse foraging habitat selection, and analysed turtle bite counts to infer diet and food preferences. Because Martinique's multispecies seagrass meadows are dominated by *H. stipulacea*, and given the high fidelity of immature green turtles to their feeding grounds (Siegwalt et al., 2020), we hypothesized that they might now consume non-negligible proportions of *H. stipulacea*.

2. Materials and Methods

2.1 Ethics statements

The protocol of this study was approved by the Conseil National de la Protection de la Nature and the French Ministry for Ecology (permit numbers: 2013154-0037 and 201710-0005) and followed the recommendations of the Police Prefecture of Martinique.

2.2 Study site

We conducted our study in five bays of Les Anses d'Arlet: Anse Noire, Anse Dufour, Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière (south-west coast of Martinique, French West Indies, **Fig S1**). Seagrass and to a lesser extent macroalgae, constitute the majority of the benthic biota but rock and coral habitats are also present. Grande Anse (~75 ha), Anse du Bourg (~30 ha) and Anse Chaudière (~40 ha) are large bays where grow algae and the three main phanerogams found in Martinique, i.e. two native species (*Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum*) and one invasive species (*Halophila stipulacea*) (Hily et al., 2010). Anse Noire (~8 ha) and Anse Dufour (~10 ha) are only covered by algae and *H. stipulacea*.

2.3 Algo-floristic composition and resource availability

The algo-floristic compositions of the bays were assessed in 2016 and in 2018. No precise mapping was done in Anse Noire and Anse Dufour, as *H. stipulacea* covered nearly 100% of their seabed, with few algae on the rocky banks. In Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière, meadows between 2 and 15-20 m depth were entirely surveyed, at predefined points located every ten metres along GPS-based transects. At each sampling point, a close picture of the ground was taken within 1 m² quadrats, either using an underwater camera linked to a monitor on a boat or by scuba-divers using GoPro Hero 4 Silver cameras. The benthic vegetal composition and cover percentages of macroalgae species, grouped into *Algae*, and seagrass species (*H. stipulacea*, *S. filiforme*, and *T. testudinum*), were recorded on the pictures *a posteriori*. For macroalgae and each of the seagrass species, the cover surface was ranked in seven classes (0%, 1-12%, 13-25%, 26-50%, 51-75%, 76-99%, 100%).

Using the 'natural neighbor' interpolation scheme (Cueto et al., 2003) available in QGIS (version 3.10.0, QGIS Development Team, 2020), we created raster maps for each plant and for both years. Once vectorised, surface areas of all polygons composing each of the percentage classes were extracted, multiplied by the corresponding median class percentage to determine the total area available equivalent to a 100% cover. Maps of algae and each seagrass species were then combined into algo-floristic maps showing dominant species distribution.

Finally, we used the Voronoi function in QGIS to build the composition map based on the presence/absence of the different plants. The maps of Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière were thus subdivided into polygons delimiting the different plant communities (n=15) at a fine scale. When vegetation was absent, sand was depicted on the maps. The availability of these different plant assemblages at the site scale, and at each point on the map was then calculated.

2.4 Video recording of feeding events

Field observations were realised in the five bays from May to September 2016, from December 2016 to May 2017, in February, April and June 2018, and from June to October 2019. Three snorkelers prospected a bay daily either from 7:00 to 12:00, or 11:00 to 14:00 or 14:00 to 19:00 to ensure the data were spread over daytime. Once a turtle was spotted, the snorkelers video-recorded its behaviours with GoPro Hero 4 Silver cameras, using the focal sampling technique at a minimal distance of 4 meters. The bays being highly frequented, most turtles are used to human presence and their behaviour usually seems unaffected by the presence of snorkelers. Nevertheless, if snorkeler presence appeared to stress a turtle that changed behaviour, location or direction, they stopped recording and moved away. Snorkelers' GPS location (recorded 30 to 60 times/min) was used as a proxy for turtle location. A total of 235 hours of recordings were obtained during 254 focal follows, of which 117 hours of sequences with feeding activity were extracted and analysed by field observers.

2.5 Foraging habitat selection

Foraging habitat selection was only investigated for individuals evolving in bays with multi-specific seagrass beds. Using behavioural and trajectory data obtained from direct observations, GPS-derived locations were associated with the behavioural category recorded at the same time. Individuals followed less than one minute were discarded. The tracks of 62 individuals obtained in Grande Anse in 2016-17 (n=44) and 2018-19 (n=12), and in Anse du Bourg/Anse Chaudière in 2016-17 (n=2) and in 2018 (n=4) were analysed to investigate fine-scale foraging habitat selection.

We performed a compositional analysis of habitat use to test whether immatures preferentially select specific plant communities during foraging activities (Aebischer et al., 1993). A habitat is considered 'preferred' if individuals use it more than expected from its availability. Based on the Voronoi composition maps we identified fifteen distinct plant communities (see 2.3) that we gathered into four main habitat types: monospecific seagrass

meadows of *H. stipulacea* (H), algal meadows (A), communities composed of *H. stipulacea* and algae (HA), and all other compositions with at least one native species in a monospecific or mixed meadow (M). The composition maps were used to calculate the relative abundance (so-called "availability") of the different habitat types at the site scale, while habitat use by each GPS-tracked turtle was calculated using the proportion of locations within each of these habitat types. We used the R software (v.4.0.0, R Core Team, 2020) and the 'compana' function from the *adehabitatHS* package (v.0.3.15, Calenge, 2020) to perform this analysis. Random habitat use (i.e. no habitat preference) was tested with a chi-square test (see Aebischer et al., 1993 for details). Then, the habitat types were ranked in order of preference based on pairwise t-tests.

2.6 Diet composition and food selectivity

From the video recording analysis and for each foraging bout, bites (as defined by Thomson et al., 2018) were counted and assigned a prey category: *H. stipulacea*, *S. filiforme*, *T. testudinum*, Algae (any species of macroalgae) or Other (typically animal prey, and occasionally squid or fish discards, or food scraps such as eggshells). Bite count was used to infer the individual-level diet composition. We did not consider bites for which prey could not be identified and according to (Thomson et al., 2018b) only individuals with ≥ 30 confidently identified bites ($n=61$) were considered. Due to the low occurrence and the unknown availability of Other resources, Other was not included in the food selectivity analysis. We calculated the average diet composition of individuals (mean proportion of bites on each resource \pm SD), distinguishing between those living in sites where *H. stipulacea* is the unique seagrass species available (monospecific sites, $n=34$) and sites where native and invasive seagrasses are present (multispecific sites, $n=27$).

In the multispecific bays (Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière), to investigate food selection of immature green turtles at population level, we used the compositional analysis similarly to foraging habitat selection. We compared the proportion of bites on each resource to their availability at the site scale based on the composition maps of the corresponding year. At individual level, resource use was also tested using the Manly's selection ratio w_i (Manly et al., 2002), with the 'widesIII' function of the R package *adehabitatHS* (Calenge, 2020). For each individual, this index is calculated as $w_i = o_i/\pi_i$, where o_i is the proportion of bites on the i item and π_i the proportion of i in the study site. The index gives values between zero and ∞ . Values equal to 1 indicate random feeding, values under 1 indicate negative selection, or avoidance, and values above 1 indicate positive selection, or preference.

2.7 Nutritional composition and digestibility of native and invasive plants

2.7.1 Plant sampling and processing

Between 2015 and 2020, we collected macroalgae and seagrass species (leaves of *T. testudinum*, *S. filiforme* and leaves and rhizomes of *H. stipulacea*, as rhizomes of this species are easily accessible for feeding) at several sampling points in Grande Anse and Anse Noire to assess their nutritional composition. Fewer samples of *S. filiforme* and algae were collected because of their paucity in the environment (thus avoiding affecting seagrass dynamics). Leaves were assigned the categories "young" or "old". Once collected, samples were rinsed three times in fresh water to remove debris, invertebrates, epiphytes and excess salt. Excess water was removed using a salad spinner and a clean cloth, and the fresh weight (FW) of each sample was determined. Samples were dried at 50°C for 48 h, and packed in airtight bags for transport to the laboratory. Samples were then freeze-dried until constant mass, i.e. successive weighing did not differ by more than 0.1%, to determine the dry weight (DW). Dried samples were ground (RETSCH ZM200 grinder) to obtain a homogeneous powder.

2.7.2 Nutritional composition and digestibility determination

Samples were freeze-dried again before analyses to eliminate any traces of water that would appear during grinding processing. They were analysed in duplicate except when their mass was too low. For analyses, samples were weighed to the nearest 0.001 g:

- a) Energy content was determined on 1 g pellets using a Parr 6200 calorimeter calibrated with benzoic acid.
- b) Total mineral content: samples of 1 g were burned at 500°C for 24 hours, and weighed again to measure the amount of remaining ashes.
- c) Carbon and Nitrogen content: we performed the Dumas combustion method, associated with a thermal conductivity detector so that gases produced during the reaction were quantified and the percentage of C and N together with the C:N ratio in the sample obtained (Caria et al., n.d.; Chang and Zhang, 2017; Smith and Tabatabai, 2003).
- d) Soluble carbohydrates content: soluble carbohydrates (polysaccharides) were measured on a continuous flow chain, using the neocuproin method (adapted from Brown, 1961).
- e) Fibre content: we used the Van Soest sequential fibre solubilisation method (Goering and Van Soest, 1970). This method classifies the cell wall components of a plant into

three types of insoluble residues: neutral detergent fibre (NDF), acid detergent fibre (ADF), and acid detergent lignin (ADL) residues (Godin et al., 2011). Lignin = (ash-free) ADL, Cellulose = ADF – ADL, Hemicellulose = NDF – ADF.

- f) Enzymatic digestibility: we estimated the potential digestibility of plant samples through the action of enzymes: pepsin, cellulase, amyloglucosidase (method adapted from Aufrère, 2007).

Differences in plant nutritional content and digestibility between groups were analysed using Student's t-tests and ANOVAs or non-parametric alternatives (Mann-Whitney-Wilcoxon or Kruskal-Wallis tests). When a significant difference between plant species was raised, we performed multiple pairwise-comparisons between groups. We used alpha values set at 0.05. Statistics were performed in R (R Core Team, 2020). Results expressed on a dry or fresh weight basis are presented as means \pm standard errors (SE).

3. Results

3.1 Algo-floristic maps of the multispecific bays

Marine plants covered 89% in 2016, and 84% in 2018 of Grande Anse are, while they covered 100% in 2016, and 91% in 2018 of the combined areas of Anse du Bourg and Anse Chaudière. From 2016 to 2018, we found only small positive or negative variations in terms of coverage of the total area by each plant, ranging from 0.4 to 7.5%. Thus, in 2018, *H. stipulacea* covered 56% and 59% of the total area, *T. testudinum* 12% and 12%, *S. filiforme* 7 % and 3%, and algae 9% and 16%, in Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière, respectively (**Fig 1**).

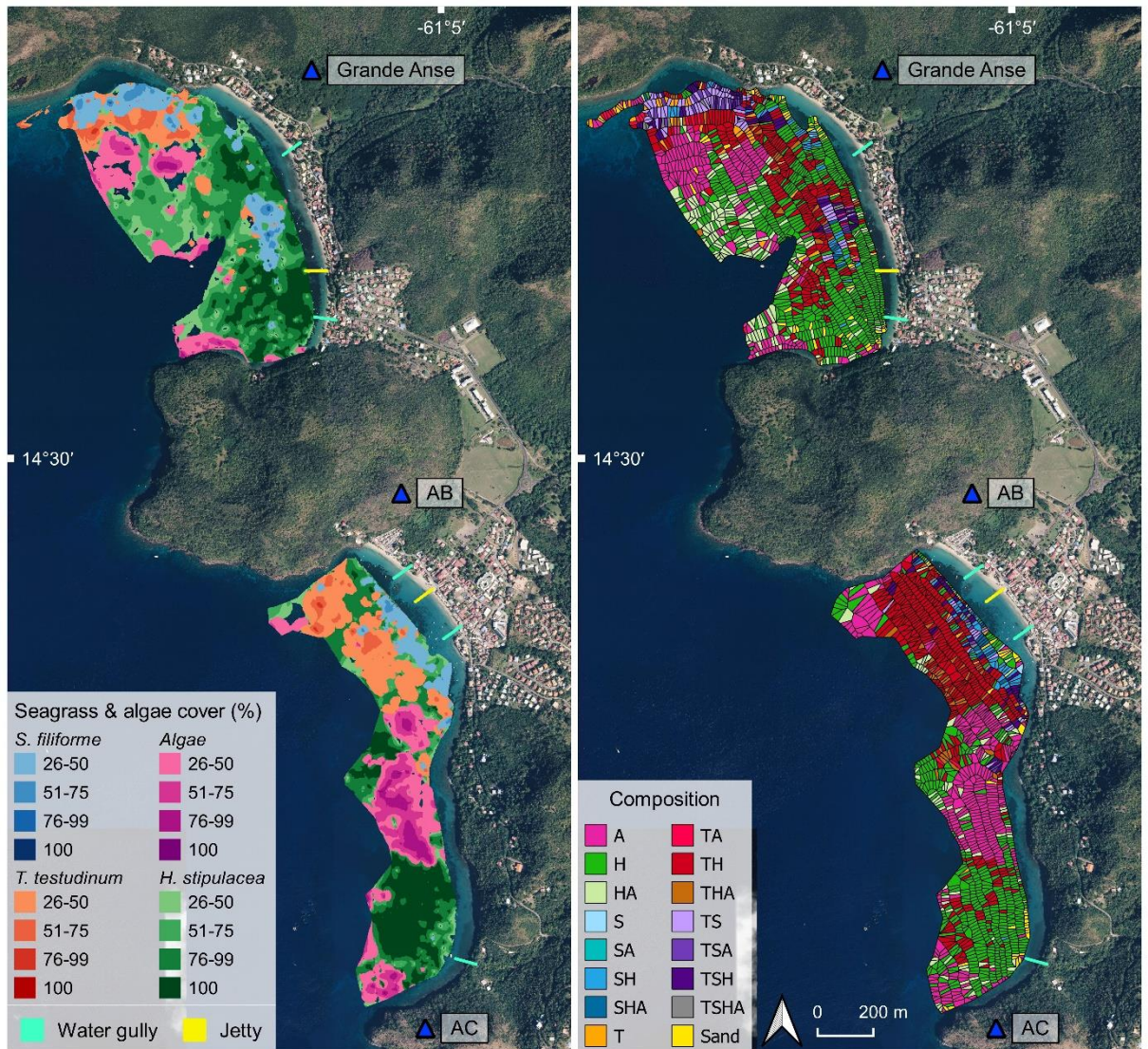


Fig 1. Algo-floristic map (left) and Voronoi map (right) showing the algo-floristic composition of Grande Anse and Anse du Bourg (AB)/Anse Chaudière (AC) from surveys conducted in 2018. In the left panel, *S. filiforme*, the least available at the bay scale, is shown in the foreground, followed by *Algae*, *T. testudinum*, and *H. stipulacea* in the background. In the right panel, the *Algae* (A), and seagrasses *T. testudinum* (T), *S. filiforme* (S), *H. stipulacea* (H) and their combinations form fifteen distinct plant communities.

3.2 Foraging habitat selection

At the population level, in the multispecific bays (Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière), the random habitat use hypothesis was rejected ($\lambda=0.2305$, $\chi^2=90.98$, $p<0.0001$), meaning that proportion of location in each of the four main habitats, obtained from GPS-tracks, was significantly different from a proportion based on habitat availability. The pairwise t-tests

and the ranking matrix (**Table S1**) showed that habitats with at least one native species (M) were significantly preferred over habitats composed of *H. stipulacea* or/and algae (H, A, HA). There was no detectable difference in the selection of habitats H and HA, while A was the least selected habitat of the four habitats.

3.3 Diet composition and food selection

In sites with monospecific stands of *H. stipulacea*, 24 of the 27 followed individuals foraged on *H. stipulacea* (**Fig 2.A**, bar chart). Overall, *H. stipulacea* was the item the most represented in the diet ($82 \pm 34\%$ of the bites), followed by *Algae* ($12 \pm 28\%$) and *Other* ($6 \pm 15\%$) (**Fig 2.A**, pie chart). In sites with multispecific seagrass meadows, 26 of the 34 followed individuals foraged on *H. stipulacea* (**Fig 2.B**, bar chart), which represented $29 \pm 38\%$ of the bites, on average (**Fig 2.B**, pie chart), with high variability among individuals. Native seagrass species were the most represented in the diet (*T. testudinum* $51 \pm 36\%$, *S. filiforme* $19 \pm 28\%$). *Algae* and *Other* items were very rare ($<0.01\%$).

At population level, in the multi-specific bays, the random food use hypothesis was rejected ($\lambda = 0.1766$, $\chi^2 = 58.99$, $p < 0.0001$), with *T. testudinum* significantly preferred over *S. filiforme*, *H. stipulacea* and *Algae*, the latter being the least selected. At individual level, about 47% of the turtles positively selected more than one food resource (**Table S2**). *T. testudinum* and *S. filiforme* were selected positively by 76% and 44% of the monitored turtles, respectively, while *H. stipulacea* and *Algae* were positively selected by 24% and 3% of them, respectively. This means that 76% of the turtles avoided the invasive seagrass, and 97% avoided *Algae*.

The energy, Carbon and Nitrogen content were higher in *T. testudinum* than in *S. filiforme*) had the same digestibility and composition, except for their content in energy, C, N, cellulose (24-36% lower in *S. filiforme*) and soluble carbohydrates (180% higher in *S. filiforme*). The nutritional composition of *Algae* showed higher intra-individual variability than in seagrass because of the inclusion of several species. Averages obtained were nevertheless quite similar to those of either seagrass (when looking at test significance), except for mineral content (>580% higher in *Algae* compared to native species). *Algae* had higher digestibility than native (>190%) but not invasive seagrass species. The composition of *H. stipulacea* rhizomes was comparable to that of its leaves, except for their content in N, hemicellulose and lignin (30-42% lower in rhizomes), their C:N ratio and soluble carbohydrate content (71 and 950% higher in rhizomes, respectively). Digestibility rates were close for the two tissues of the invasive species

Compared to native seagrasses, *H. stipulacea* had lower energy (-13 to -37%), C (-13 to -35%), N (-33 to -71%) and lignin content (-74 to -84%), but higher C:N ratio (+28 to +129%). Soluble carbohydrate content was higher (+740%) in rhizomes of *H. stipulacea* compared to *T. testudinum*, but lower (-71%) in its leaves compared to *S. filiforme*. Hemicellulose content of *H. stipulacea* rhizomes was lower (-39 to -44%) than in native species, and cellulose content of both tissues was lower (-29 to -34%) than in *T. testudinum*. Yet, digestibility of both leaves and rhizomes of *H. stipulacea* was higher (+25 to +27%) than in leaves of *S. filiforme*. The results in dry weight are given in **Fig. S2** and **Table S3**, to allow easier comparison with other published studies.

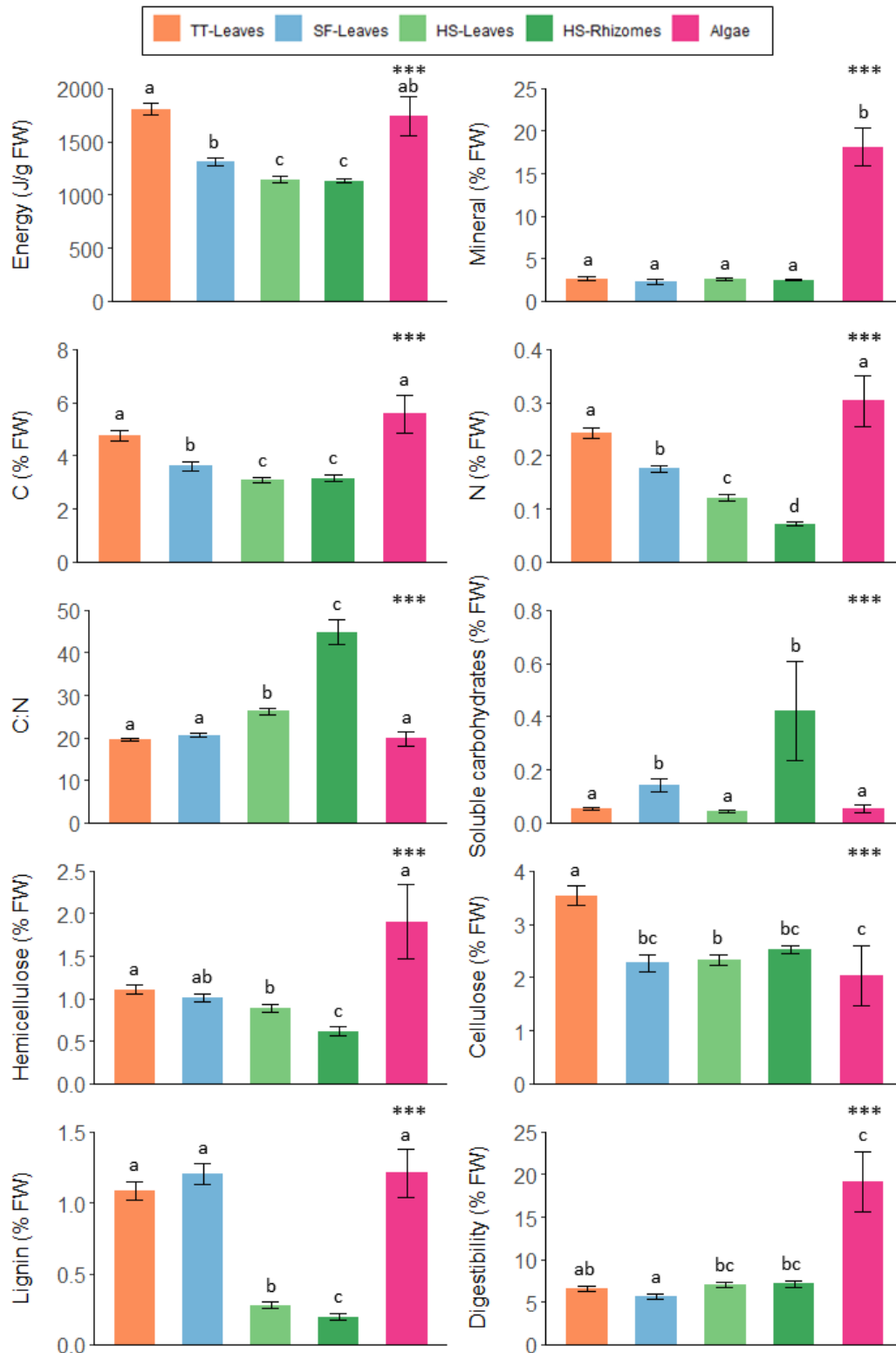


Fig. 3: Comparison of nutritional composition and digestibility (mean \pm SE), expressed on a fresh weight (FW) basis, of seagrasses (TT: *T. testudinum*; SF: *S. filiforme*, HS: *H. stipulacea*) and Algae. Refer to Table S3 for exact values and sample sizes. * indicate Kruskal-Wallis tests evidenced significant differences with $p < 0.001$. Groups with the same letter on top are not significantly different (based on multiple pairwise-comparisons).**

4. Discussion

4.1 Expansion of *H. stipulacea* in Martinique

The algo-floristic maps of 2016 and 2018 highlighted the dominance of *H. stipulacea* in Les Anses d'Arlet, with a cover of 56% in Grande Anse and 59% in Anse du Bourg and Anse Chaudière in 2018, while it is the only remaining seagrass species in Anse Noire and Anse Dufour. *H. stipulacea* was first recorded in Martinique in 2006 and spread from North to South (Ortolé, 2012). In 2011, its presence was only reported in Anse Noire (Direction de l'Environnement de l'Amenagement et du Logement - Guadeloupe et Martinique, 2011), while in 2012, it reached Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière (survey from F. Védie, DEAL Martinique). This fast expansion in Martinique has been observed on other neighbouring islands and is characteristic of the Caribbean (Willette et al., 2014; Willette and Ambrose, 2009; Winters et al., 2020a).

Although it is still difficult to explain why *H. stipulacea* is growing faster in the Caribbean than in the Mediterranean and Red Sea (Winters et al., 2020b), some expansion factors have been identified. Firstly, the main vector of dispersion of the invasive species is shipping. While pleasure yachts probably carried *H. stipulacea* from the Mediterranean to the Caribbean, the increase in boat traffic and inter-island vessel transit heavily contributed to its fast expansion (Ruiz and Ballantine, 2004; Willette and Ambrose, 2009). This explains the presence in particular of monospecific stands of *H. stipulacea* near ports and anchorages (Fig. 2, Willette and Ambrose, 2009). Fishing activities also likely contributed to the spread of the plant by generating fragments when removing fish traps and dispersing them with each trap relocation. Moreover, *H. stipulacea* has high ability to colonize bare sand where conditions are not favourable for native species (Winters et al., 2020a). In the 2004-2007 period, Anse Noire and Anse Dufour were mostly composed of bare substrates (Legrand et al., 2010; OMMM, 2009). These small bays are often subject to swell and sediment mixing causing turbidity and reduction in light levels. Therefore, limited competition with the native species, despite the unfavourable conditions, facilitated the establishment of *H. stipulacea* and may explain why it is the only remaining seagrass species in these bays. In sites with multispecific seagrass meadows, its expansion may have been more difficult and some areas remain dominated by native species (Fig. 2). Still, the distribution pattern of the three seagrass species in 2016/2018, also compared to the 2004-2007 biocenosis distribution (Legrand et al., 2010; OMMM, 2009), suggest that *H. stipulacea* first intruded into the landscape where soil cover was lowest (sea sponge and gorgonians communities) and at places more prone to disturbance. Areas where *H. stipulacea*

was found in monospecific beds in 2016/2018 mostly correspond to mooring zones or are located close to gullies (Fig. 2). The presence of gullies, whose water flows into the sea mainly during the rainy season, create a significant input of nutrients, therefore increasing the turbidity of the environment. Only areas where native meadows were dense or had been spared mechanical disturbances (central zone of Grande Anse temporarily closed to mooring in 2003) have been preserved from total invasion by *H. stipulacea*. Today, the lack of a defined anchorage zone and the presence of anchors and chains that scrape the bottom continue to destroy native seagrass patches and create vacant spaces for *H. stipulacea*. Although the floristic compositions assessed in 2016 and 2018 showed a relatively small progression of *H. stipulacea*, an exhaustive survey at the scale of Martinique, carried out yearly, is necessary to assess its progression on the long-term and identify impacts on native plant communities.

4.2 Resource selection in immature green turtles

In sites with multispecific seagrass meadows, foraging habitat and food selection study revealed that the immature green turtles favoured habitats with at least one native species in a monospecific or mixed meadow and preferentially selected *T. testudinum* in their diet composition (Fig. 4 & 5). These results are consistent with other studies conducted in the Caribbean. Christianen et al., (2018) showed that green turtles selected *T. testudinum* when presented with the three species (*H. stipulacea*, *T. testudinum* and *S. filiforme*) in Bonaire (Caribbean Netherlands). They also highlighted a change in grazing locations to shallower areas where native seagrass species were still predominant. In Guadeloupe, Whitman et al., (2019) highlighted the preference of green turtles for *S. filiforme* in multispecific seagrass meadows. Thus, around six years after the introduction of *H. stipulacea* in the sites monitored, green turtles were still consuming the native species and avoiding the invasive species. Nevertheless, similar to Christianen et al. (2018) and Whitman et al. (2019), we found high inter-individual variability in diet composition, with some individuals positively selecting *H. stipulacea* (16% of monitored individuals). At Anse Noire and Anse Dufour, where native seagrass species completely disappeared being replaced by *H. stipulacea*, green turtles integrated *H. stipulacea* in their diet (Fig. 3A). Therefore, it was important to go further and analyse the composition of native species compared to the invasive one.

To understand green turtle food selection and the potential impact of a change in that diet, selectivity for food resources may be influenced by several factors, such as forage relative availability (López-Mendilaharsu et al., 2008), nitrogen and phosphorus content; (Moran and Bjorndal, 2007), as well as energy content (Arthur and Balazs, 2008). Nitrogen and energy

contents of plants were linked to turtle growth rate and reproductive parameters in different experiments (Bjørndal, 1980). Therefore, turtles may target resources with the highest proportions of these elements to meet their energy requirements and increase their fitness. Compared to native seagrasses, *H. stipulacea* had lower energy, C, and N content (Fig. 5). It was likely that the strong preference for native seagrass species, and in particular for *T. testudinum*, was related to the nutritional benefits they might confer. But food choice may also be influenced by the composition of the samples in vitamins, minerals, essential amino acids and soluble carbohydrates or by fibre content and digestibility (Bjørndal, 1980). *H. stipulacea* had slightly higher mineral content, larger soluble carbohydrates content in rhizomes and greater digestibility than native species (Fig. 5). This digestibility may be due to the lower lignin content in *H. stipulacea* than native species. Other parameters can influence the digestibility of nutritional components, and digestibility measured in vitro cannot take into account all interactions involved in digestion. Bjørndal, (1980b) actually measured that in vivo digestibility of organic matter, energy, hemicellulose and protein increased significantly with turtle body size. Further research on overall digestibility is needed to accurately test for a difference between native and invasive species considering the body size of green turtles.

4.3 Consequences and future expansion of *H. stipulacea*

We showed in this study, that immature green turtles avoided the invasive species *H. stipulacea* and preferentially foraged for the native ones when possible. However, some bays were completely covered by the invasive species and green turtles integrated the invasive species to their dietary. Composition analyse of the three plants revealed that *H. stipulacea* had lower energy and N content. Therefore, integrating *H. stipulacea* in their dietary may affect growing green turtles. Study comparing growth rate between wild and captive conditions showed that growth rate of sea turtle was under nutritional control. (refer to Bjørndal, 1985). We can thus expect that a shift from native to lower-energy plant may reduce the growth rate of the turtles and delay sexual maturity. The capture-mark-recapture studies currently being conducted at both sites will allow for long-term comparison of growth rate between these multi and monospecific bays. We can also expect changes in the green turtles' behaviour. Thus, turtles may modify their activity budget to adapt to lower energy acquisition by decreasing the time allocated to energy-demanding activities and increasing rest time, or alternatively by increasing the proportion of time devoted to eating, and thus, the amount of material consumed. Further investigations are required to identify the impact of the colonisation of *H. stipulacea* on green turtles and their adaptive capacities to this fast changing environment.

Herbivores, and thus green turtles, impact seagrass communities through grazing pressure (Christianen et al., (2012), Thayer et al., (1984)). The fact that green turtles favoured native species in the Caribbean may increase the rate and spatial extent of *H. stipulacea* (Christianen et al., (2018), Whitman et al., (2019)). Grazing *S. filiforme* and *T. testudinum* prevents the growth of thick canopies of these native seagrasses, reducing competition and facilitating the establishment of *H. stipulacea* (Maréchal et al., 2013; Steiner and Willette, 2015; Willette and Ambrose, 2012). In addition, consumption of *H. stipulacea* generates fragments. The latter can survive for days in the water column, settle, and take root leading to the expansion of the invasive plant (Willette et al., 2020). The effects of climate change in *H. stipulacea* expansion are still very little studied. A recent study showed different responses to sea warming according to the population of *H. stipulacea* (Nguyen et al., 2020). The increase in sea temperature would reduce *H. stipulacea* meadows in its native regions while it would facilitate its spread in the Mediterranean Sea, a region invaded 150 years ago. Therefore, it is difficult to predict the future range expansions of *H. stipulacea* in the Caribbean. Species distribution models could help to predict the potential for range expansion of the invasive species but require precise current distribution as well as environmental data. It is therefore essential that a rigorous monitoring of *H. stipulacea* on the scale of Martinique be set up in order to improve this knowledge.

5. Conclusion & conservation implications

The invasive species *H. stipulacea* has spread rapidly in the Caribbean and is now modifying native seagrasses meadows. In Martinique, a hot-spot for immature green turtles, *H. stipulacea* covers some bays entirely and remains prevalent in other bays where native species still resist its expansion. We showed here that green turtles, in multi-species seagrass meadows, consumed *H. stipulacea* but still preferentially selected the native species. However, in the sites where *H. stipulacea* is the only remaining species, immature green turtles completely integrated the invasive species into their diet. We expect that this shift would impact their growth rate as the composition analyses revealed that *H. stipulacea* was less energetic and contained less nitrogen than native species. It is difficult today to predict the evolution of *H. stipulacea* in Martinique, but a rigorous monitoring must be set up to evaluate precisely its progression. In addition, actions to limit its expansion can be implemented. Today, the lack of a defined anchorage zone and the presence of anchors and chains that scrape the bottom destroy native seagrass patches and create vacant spaces for *H. stipulacea*. It is therefore important to protect areas containing native species by limiting anchoring and using buoy mooring systems. Setting up systems to filter the water in the gullies before releasing it, as well as checking the efficiency

of the wastewater treatment plants, will also help to improve the quality of seawater. This will benefit both the native seagrass beds and the green turtles. The preservation of seagrass beds is essential to ensure the healthy growth of immature green turtles, future breeders of the Atlantic Ocean, and thus protect this endangered species as well as the whole ecosystem they live in.

6. References

- Aebischer, N.J., Robertson, P.A., Kenward, R.E., 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74, 1313–1325.
- Arthur, K.E., Balazs, G.H., 2008. A comparison of Immature Green Turtles (*Chelonia mydas*) Diets among seven sites in the Main Hawaiian Islands. *Pacific Sci.* 62, 205–217. [https://doi.org/10.2984/1534-6188\(2008\)62\[205:ACOIGT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2984/1534-6188(2008)62[205:ACOIGT]2.0.CO;2)
- Becking, L., van Bussel, T., Debrot, A., Christianen, M., 2014. First record of a Caribbean green turtle (*Chelonia mydas*) grazing on invasive seagrass (*Halophila stipulacea*). *Caribb. J. Sci.* 48, 162–163. <https://doi.org/10.18475/cjos.v48i3.a05>
- Benhamou, S., 1993. L’optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Rev. d’écologie* 48.
- Bjorndal, K.A., 1985. Nutritional ecology of sea turtles. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.* 736–751.
- Bjorndal, K.A., 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.* 56, 147–154. <https://doi.org/10.1007/BF00397131>
- Bonola, M., Girondot, M., Robin, J.P., Martin, J., Siegwalt, F., Jeantet, L., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Etienne, D., Gresser, J., Hielard, G., Arqué, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Sutter, E., Védie, F., Barnerias, C., Thieulle, L., Bordes, R., Guimera, C., Aubert, N., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Duru, M., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Sikora, M., Rateau, F., George, F., Eggenspieler, J., Woignier, T., Allenou, J.P., Louis-Jean, L., Chanteur, B., Béranger, C., Crillon, J., Brador, A., Habold, C., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2019. Fine scale geographic residence and annual primary production drive body condition of wild immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles). *Biol. Open* 8. <https://doi.org/10.1242/bio.048058>
- Braby, J., Braby, S.J., Braby, R.J., Altwegg, R., 2011. Immature survival and age at first breeding of Damara Terns: Conservation from a non-breeding perspective. *Ardea* 99, 185–190. <https://doi.org/10.5253/078.099.0208>
- Calenge, C., 2020. Package “adehabitatHS” - Analysis of Habitat Selection by Animals.

- Chambault, P., de Thoisy, B., Huguin, M., Martin, J., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Hiélaud, G., Mailles, J., Védie, F., Barnerias, C., Sutter, E., Guillemot, B., Dumont-Dayot, É., Régis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., Frouin, C., Aubert, N., Guimera, C., Bordes, R., Thieulle, L., Duru, M., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Queneherve, P., Woignier, T., Allenou, J.P., Cimiterra, N., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Rangon, L., Chanteux, N., Chanteur, B., Béranger, C., Le Maho, Y., Petit, O., Chevallier, D., 2018. Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking. *Ecol. Evol.* 8, 12790–12802. <https://doi.org/10.1002/ece3.4708>
- Chetri, M., Odden, M., Wegge, P., 2017. Snow leopard and himalayan Wolf: Food habits and prey selection in the central Himalayas, Nepal. *PLoS One* 12, 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170549>
- Chevallier, D., Baillon, F., Robin, J.P., Le Maho, Y., Massemin-Challet, S., 2008. Prey selection of the black stork in the African wintering area. *J. Zool.* 276, 276–284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00488.x>
- Christianen, M.J.A., Govers, L.L., Bouma, T.J., Kiswara, W., Roelofs, J.G.M., Lamers, L.P.M., van Katwijk, M.M., 2012. Marine megaherbivore grazing may increase seagrass tolerance to high nutrient loads. *J. Ecol.* 100, 546–560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01900.x>
- Christianen, M.J.A., Smulders, F.O.H., Engel, M.S., Nava, M.I., Willis, S., Debrot, A.O., Palsbøll, P.J., Vonk, J.A., Becking, L.E., 2018. Megaherbivores may impact expansion of invasive seagrass in the Caribbean. *J. Ecol.* 107, 45–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021>
- Coleman, F.C., Williams, S.L., 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 17, 40–44. <https://doi.org/10.1080/03155986.1999.11732391>
- Creed, J.C., Philips, R.C., Van Tussenbroek, B.I., 2003. The seagrasses of the Caribbean, in: Green, E.P., Short, F.T. (Eds.), *World Atlas of Seagrasses*. The University of California Press, Berkeley, USA, pp. 234–242.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., Caswell, H., 2013. A Stage-Based Population Model for Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation [WWW Document]. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939225>

- Cueto, E., Sukumar, N., Calvo, B., Martínez, M.A., Cegoñino, J., Doblaré, M., 2003. Overview and recent advances in natural neighbour Galerkin methods. *Arch. Comput. Methods Eng.* 10, 307–384. <https://doi.org/10.1097/PAT.0b013e3283429f6c>
- Direction de l'Environnement de l'Amenagement et du Logement - Guadeloupe et Martinique, D., 2011. Diagnostic sur l'invasion biologique aux Antilles Françaises. 3, 141.
- Frazer, N.B., 1989. Management options: a philosophical approach to population models, in: Ogren, L. (Ed.), *Proceedings of the Second Western Atlantic Turtle Symposium*. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-226. U. S. Department of Commerce. Miami, pp. 198–207.
- Fritz, H., De Garine-Wichatitsky, M., Letessier, G., 1996. Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland: the influence of cattle spatial behaviour. *J. Appl. Ecol.* 33, 589–598.
- Hays, G.C., 2008. Sea turtles: A review of some key recent discoveries and remaining questions. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 356, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.016>
- Hepell, S.S., Crowder, L.B., Crouse, D.T., 1996. Models to Evaluate Headstarting as a Management Tool for Long-Lived. *Ecol. Appl.* 6, 556–565. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2269391>
- Hily, C., Duchêne, J., Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Gigou, A., Payri, C., Védie, F., 2010. Les herbiers de phanérogames marines de l'outre-mer français, écosystèmes associés aux récifs coralliens.
- Lechowicz, M.J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52, 22–30. <https://doi.org/10.1007/BF00349007>
- Legrand, H., Lenfant, P., Sotheran, I.S., Foster-Smith, R.L., Galzin, R., Maréchal, J.P., 2010. Mapping marine benthic habitats in Martinique (French West Indies). *Caribb. J. Sci.* 46, 267–282. <https://doi.org/10.18475/cjos.v46i2.a15>
- López-Mendilaharsu, M., Gardner, S.C., Riosmena-Rodriguez, R., Seminoff, J.A., 2008. Diet selection by immature green turtles (*Chelonia mydas*) at Bahía Magdalena foraging ground in the Pacific Coast of the Baja California Peninsula, México. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 88, 641–647. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001057>
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am. Nat.* 100, 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>
- Manly, F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L., Erickson, W.P., 2002. *Ressource selection by animals: statistical design and analysis for field studies - Second Edition*, Journal of Chemical Information and Modeling. Kluwer Academic Publisher.

- Maréchal, J.P., Meesters, E.H., Védie, F., Hellio, C., 2013. Occurrence of the alien seagrass *Halophila stipulacea* in Martinique (French West Indies). *Mar. Biodivers. Rec.* 6, 1–5. <https://doi.org/10.1017/S1755267213000961>
- Moran, K.L., Bjorndal, K.A., 2007. Simulated green turtle grazing affects nutrient composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.* 150, 1083–1092. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0427-9>
- Nguyen, H.M., Yadav, N.S., Barak, S., Lima, F.P., Sapir, Y., Winters, G., 2020. Responses of Invasive and Native Populations of the Seagrass *Halophila stipulacea* to Simulated Climate Change. *Front. Mar. Sci.* 6, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00812>
- OMMM, 2009. Base de données cartographique des fonds marins côtiers de la Martinique : Biocénoses benthiques, Rapport technique. 76p. Fort de France.
- Ortolé, C., 2012. Dynamique de population de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* en Martinique.
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., Hines, A.H., 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool.* 37, 621–632. <https://doi.org/10.1093/icb/37.6.621>
- Ruiz, H., Ballantine, D.L., 2004. Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* in the tropical west Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 75, 131–135.
- Ruiz, H., Ballantine, D.L., Sabater, J., 2017. Continued spread of the seagrass *Halophila stipulacea* in the Caribbean: Documentation in Puerto Rico and the British Virgin Islands. *Gulf Caribb. Res.* 28, SC5–SC7.
- Russell, D.J., Balazs, G.H., 2015. Increased use of non-native algae species in the diet of the Green Turtle (*Chelonia mydas*) in a primary pasture ecosystem in Hawaii. *Aquat. Ecosyst. Heal. Manag.* 18, 342–346. <https://doi.org/10.1080/14634988.2015.1027140>
- Russell, D.J., Balazs, G.H., 2009. Dietary shifts by green turtles (*Chelonia mydas*) in the Kaneohe Bay region of the Hawaiian Islands: A 28-year study. *Pacific Sci.* 63, 181–192. <https://doi.org/10.2984/049.063.0202>
- Short, F., Carruthers, T., Dennison, W., Waycott, M., 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350, 3–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>
- Siegwalt, F., Benhamou, S., Girondot, M., Jeantet, L., Martin, J., Bonola, M., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron,

- G., Jacaria, F., Hielard, G., Arqué, A., Etienne, D., Gresser, J., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Védie, F., Barnerias, C., Thieulle, L., Guimera, C., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., George, F., Eggenpieler, J., Woignier, T., Allenou, J.-P., Louis-Jean, L., Chanteur, B., Béranger, C., Crillon, J., Brador, A., Habold, C., Maho, Y. Le, Robin, J.-P., Chevallier, D., 2020. High fidelity of sea turtles to their foraging grounds revealed by satellite tracking and capture-mark-recapture: New insights for the establishment of key marine conservation areas. *Biol. Conserv.* 250, 108742. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742>
- Squires, V.R., 1982. Behaviour of free-ranging livestock on native grasslands and shrub-lands. *Trop. Grasslands* 161–170.
- Steiner, S.C.C., Willette, D.A., 2015. The expansion of *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae, Angiospermae) is changing the seagrass landscape in the Commonwealth of Dominica, Lesser Antilles. *Caribb. Nat.* 22, 19.
- Svanbäck, R., Bolnick, D.I., 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evol. Ecol. Res.* 7, 993–1012.
- Thayer, G.W., Bjorndal, K.A., Ogden, J.C., Williams, S.L., Zieman, F.C., 1984. Role of larger herbivores in seagrass community. *Estuaries* 7, 351–376.
- Thomson, J.A., Whitman, E.R., Garcia-Rojas, M.I., Bellgrove, A., Ekins, M., Hays, G.C., Heithaus, M.R., 2018a. Individual specialization in a migratory grazer reflects long-term diet selectivity on a foraging ground: implications for isotope-based tracking. *Oecologia* 188, 429–439. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4218-z>
- Thomson, J.A., Whitman, E.R., Garcia-Rojas, M.I., Bellgrove, A., Ekins, M., Hays, G.C., Heithaus, M.R., 2018b. Individual specialization in a migratory grazer reflects long-term diet selectivity on a foraging ground: implications for isotope-based tracking. *Oecologia* 188, 429–439. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4218-z>
- Vera, B., Moreno, L.C.C., Van, B.I., 2014. *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae): A recent introduction to the continental waters of Venezuela. *Caribb. J. Sci.* 48, 66–70.
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *PNAS* 106, 12377–12381.
- Whitman, E., Heithaus, M., Barcia, L., Brito, D., Rinaldi, C., Kiszka, J., 2019. Effect of seagrass nutrient content and relative abundance on the foraging behavior of green turtles in the

- face of a marine plant invasion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 628, 171–182. <https://doi.org/10.3354/meps13092>
- Willette, D.A., Ambrose, R.F., 2012. Effects of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* on the native seagrass, *Syringodium filiforme*, and associated fish and epibiota communities in the Eastern Caribbean. *Aquat. Bot.* 103, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.06.007>
- Willette, D.A., Ambrose, R.F., 2009. The distribution and expansion of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* in Dominica, West Indies, with a preliminary report from St. Lucia. *Aquat. Bot.* 91, 137–142. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.04.001>
- Willette, D.A., Chalifour, J., Debrot, A.O.D., Engel, M.S., Miller, J., Oxenford, H.A., Short, F.T., Steiner, S.C.C., Védie, F., 2014. Continued expansion of the trans-Atlantic invasive marine angiosperm *Halophila stipulacea* in the Eastern Caribbean. *Aquat. Bot.* 112, 98–102. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.10.001>
- Willette, D.A., Chiquillo, K.L., Cross, C., Fong, P., Kelley, T., Toline, C.A., Zweng, R., Muthukrishnan, R., 2020. Growth and recovery after small-scale disturbance of a rapidly-expanding invasive seagrass in St. John, U.S. Virgin Islands. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 523, 151265. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151265>
- Williams, S.L., 2007. Introduced species in seagrass ecosystems: status and concerns. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 350, 89–110. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.032>
- Williams, S.L., Smith, J.E., 2007. A Global Review of the Distribution, Taxonomy, and Impacts of Introduced Seaweeds. *Ann. Rev. Ecol., Evol. Syst.* 38, 36. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095543>
- Winters, G., Beer, S., Willette, D.A., Viana, I.G., Chiquillo, K.L., Beca-Carretero, P., Villamayor, B., Azcárate-García, T., Shem-Tov, R., Mwabvu, B., Migliore, L., Rotini, A., Oscar, M.A., Belmaker, J., Gamliel, I., Alexandre, A., Engelen, A.H., Procaccini, G., Rilov, G., 2020a. The Tropical Seagrass *Halophila stipulacea*: Reviewing What We Know From Its Native and Invasive Habitats, Alongside Identifying Knowledge Gaps. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–28. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00300>
- Winters, G., Beer, S., Willette, D.A., Viana, I.G., Chiquillo, K.L., Beca-Carretero, P., Villamayor, B., Azcárate-García, T., Shem-Tov, R., Mwabvu, B., Migliore, L., Rotini, A., Oscar, M.A., Belmaker, J., Gamliel, I., Alexandre, A., Engelen, A.H., Procaccini, G., Rilov, G., 2020b. The tropical seagrass *halophila stipulacea*: Reviewing what we know from its native and invasive habitats, alongside identifying knowledge gaps. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–28. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00300>

The following supplementary material accompanies the article

Food selection and habitat use patterns of immature green turtles (*Chelonia mydas*) on Caribbean seagrass beds dominated by the alien species *Halophila stipulacea*

Flora Siegwalt*, Lorène Jeantet*, Pierre Lelong, Jordan Martin, Cindy Assio, Clément Grand, Marc Bonola, Marc Girondot, Paco Bustamante, Abdelwahab Benhalilou, Céline Murgale, Lucas Andreani, François Jacaria, Guilhem Campistron, Anthony Lathière, Charlène Barotin, Gaëlle Buret-Rochas, Philippe Barre, Gaëlle Hielard, Alexandre Arqué, Sidney Régis, Nicolas Lecerf, Cédric Frouin, Fabien Lefebvre, Nathalie Aubert, Mosiah Arthus, Denis Etienne, Jean-Pierre Allenou, César Delnatte, Rachelle Lafolle, Florence Thobor, Pascale Chevallier, Tao Chevallier, Muriel Lepori, Yannick Tursi, Pierre-Walter Varkala, Yvon Le Maho, Caroline Habold, Jean-Patrice Robin, Damien Chevallier*

*Corresponding authors. E-mail addresses: flora.siegwalt@gmail.com (F. Siegwalt), lorene.jeantet@iphc.cnrs.fr (L. Jeantet), damien.chevallier@iphc.cnrs.fr (D. Chevallier)

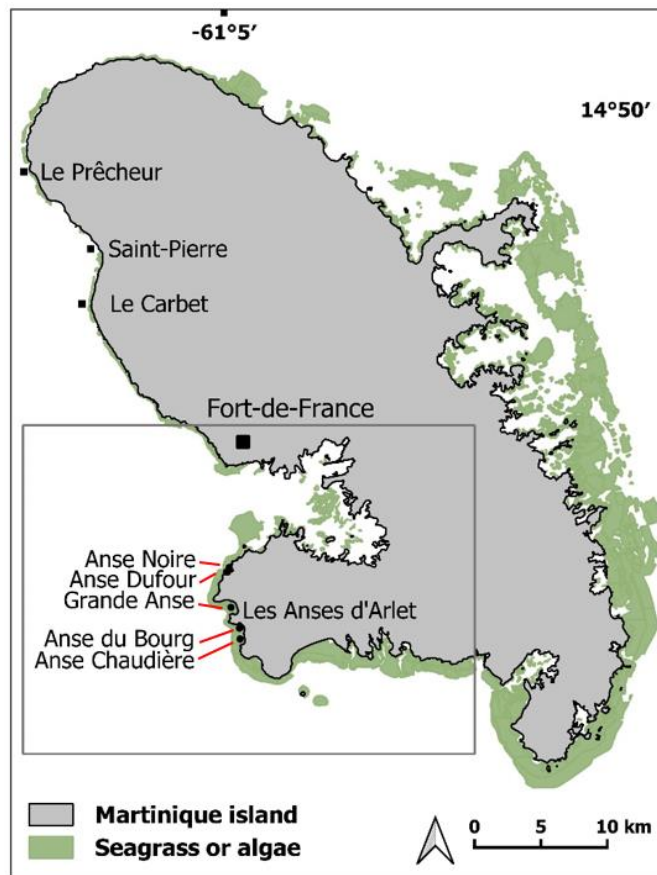


Figure S1: Location of the study area, in the south-west of Martinique Island, French Caribbean. Red lines indicate the locations of the five study sites.

Table S1. Simplified ranking matrix of habitat preference of immature green turtles in Martinique. A: Algal meadow, H: monospecific seagrass meadows of *H. stipulacea*, HA: communities composed of *H. stipulacea* and algae, M: all other compositions with at least one native species in a monospecific or mixed meadow. A triple sign represents significant deviation from random.

	A	H	HA	M	RANK
A		---	---	---	4
H	+++		+	---	2
HA	+++	-		---	2
M	+++	+++	+++		1

Table S2. Food selection determined from the availability of food resources by site and from bite counts of 34 focal follows of immature green turtles, with the ‘widesIII’ function of adehabitatHS R package (Calenge, 2020), which uses the Manly’s selection ratios w_i (Manly, 2002). Khi2Lj: selectivity test statistic, df: degrees of freedom. A p-value < 0.05 indicates the individual does not select food resources randomly. The index w_i was used to inferring positively selected food resources among *H. stipulacea* (HS), *T. testudinum* (TT), *S. filiforme* (SF), and *Algae* (A).

Turtle ID	Food preferences using the availability of resources by site			
	Test of food selection (based on w_i)			Positively selected food (based on w_i)
	Khi2Lj	df	p-value	
GA16-79	1462.83	3	0	TT/SF
GA16-81	310.36	2	0	TT/SF
GA16-82	76.15	1	0	HS/TT
GA16-84	1410.71	2	0	TT/SF
GA16-85	861.23	2	0	TT/SF
GA16-87	657.57	3	0	TT/SF
GA16-88	256.92	2	0	TT/SF
GA1617-6	43.70	0	0	HS
GA1617-21	17.00	1	3,75E-05	HS/TT
GA1617-63	37.01	0	0	HS
GA1617-79	53.23	2	2,76E-12	TT/SF
GA1617-82	246.21	1	0	SF
GA18-3	22.71	0	0	HS
GA18-11	163.81	0	0	HS
GA18-40	757.06	3	0	TT/SF
GA18-42	14.60	0	0	HS
GA18-44	586.47	2	0	TT/SF
GA1819-16	64.05	2	1,23E-14	HS/A
GA19-1	103.37	2	0	TT/SF
GA19-2	10.78	2	4,57E-03	TT/SF
GA19-3	165.70	2	0	TT/SF
GA19-5	487.22	2	0	TT/SF
GA19-6	314.40	1	0	TT
GA19-7	179.58	1	0	TT
GA19-8	252.29	2	0	TT
GA19-9	417.10	1	0	TT
GA19-10	1268.99	2	0	TT
GA19-11	637.07	3	0	TT
AB1617-33	289.02	0	0	TT
AB18-52	461.21	1	0	TT
AB18-58	7906.68	2	0	SF
AB19-14	99.71	1	0	TT
AB19-15	120.37	0	0	TT
AB19-16	222.53	1	0	TT

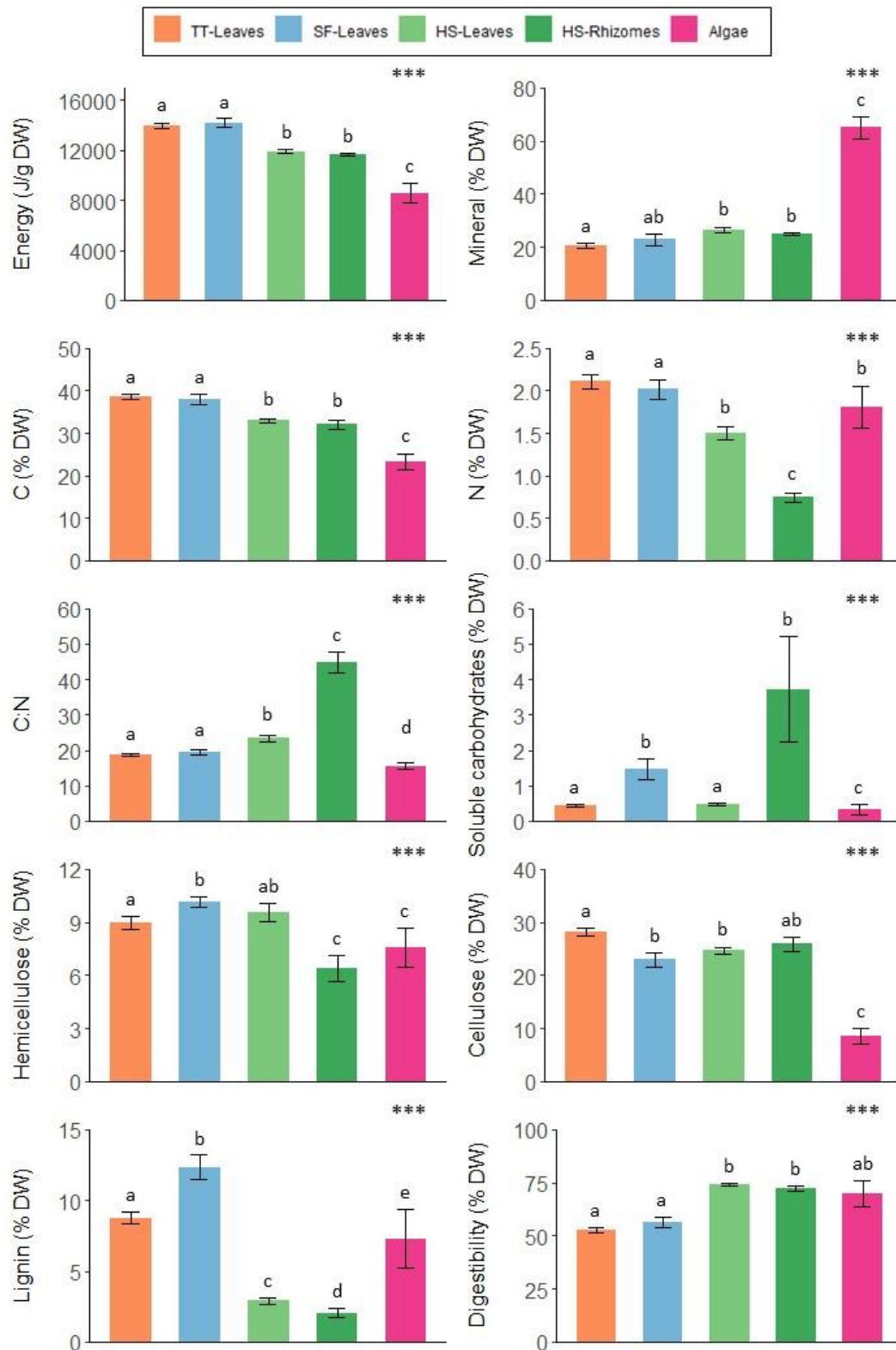


Fig. S2: Comparison of nutritional composition and digestibility (mean \pm SE), expressed on a dry weight (DW) basis, of seagrasses (TT: *T. testudinum*; SF: *S. filiforme*, HS: *H. stipulacea*) and Algae. Refer to Table S3 for exact values and sample sizes. * indicate Kruskal-Wallis tests evidenced significant differences with $p < 0.001$. Groups with the same letter on top are not significantly different (based on multiple pairwise-comparisons).**

Table S3. Nutritional composition and digestibility of the seagrasses *T. testudinum* (TT), *S. filiforme* (SF), *H. stipulacea* (HS) and *Algae*, expressed in dry weight (DW) and fresh weight (FW).

	TT-Leaves		SF-Leaves		HS-Leaves		HS-Rhizomes		Algae	
	n	Mean ± SE	n	Mean ± SE	n	Mean ± SE	n	Mean ± SE	n	Mean ± SE
Energy (J/g DW)	40	14004.40 ± 211.40	26	14204.24 ± 391.38	64	11919.03 ± 188.49	67	11627.91 ± 120.48	31	8546.00 ± 774.71
Energy (J/g FW)	40	1805.60 ± 57.54	26	1308.67 ± 39.96	64	1140.86 ± 29.25	67	1130.72 ± 20.73	31	1740.36 ± 183.12
Mineral (% DW)	38	20.62 ± 1.08	24	22.81 ± 2.13	64	26.42 ± 0.96	66	24.97 ± 0.68	29	65.03 ± 4.26
Mineral (% FW)	38	2.65 ± 0.17	24	2.30 ± 0.25	64	2.60 ± 0.13	66	2.48 ± 0.09	29	18.12 ± 2.20
C (% DW)	28	38.48 ± 0.62	19	38.09 ± 1.24	34	32.95 ± 0.52	12	32.04 ± 1.13	31	23.25 ± 1.85
C (% FW)	23	4.74 ± 0.20	14	3.61 ± 0.16	24	3.09 ± 0.11	12	3.15 ± 0.13	12	5.57 ± 0.71
N (% DW)	28	2.11 ± 0.08	19	2.02 ± 0.12	34	1.50 ± 0.08	12	0.75 ± 0.05	31	1.81 ± 0.24
N (% FW)	23	0.24 ± 0.01	14	0.18 ± 0.01	24	0.12 ± 0.01	12	0.07 ± 0.01	12	0.30 ± 0.05
C:N ratio (samples with DW values)	28	18.71 ± 0.47	19	19.43 ± 0.59	34	23.43 ± 0.94	12	44.83 ± 2.88	31	15.53 ± 1.04
C:N ratio (samples with FW values)	23	19.56 ± 0.37	14	20.53 ± 0.45	24	26.26 ± 0.73	12	44.83 ± 2.88	12	19.83 ± 1.72
Soluble carbohydrates (% DW)	23	0.44 ± 0.05	14	1.46 ± 0.28	24	0.46 ± 0.03	12	3.72 ± 1.49	12	0.33 ± 0.15
Soluble carbohydrates (% FW)	23	0.05 ± 0.00	14	0.14 ± 0.03	24	0.04 ± 0.00	12	0.42 ± 0.19	12	0.05 ± 0.02
Hemicellulose (% DW)	23	8.98 ± 0.35	14	10.14 ± 0.31	24	9.54 ± 0.52	12	6.38 ± 0.72	12	7.58 ± 1.13
Hemicellulose (% FW)	23	1.11 ± 0.05	14	1.01 ± 0.05	24	0.89 ± 0.05	12	0.62 ± 0.05	12	1.91 ± 0.44
Cellulose (% DW)	23	28.15 ± 0.75	14	22.97 ± 1.39	24	24.66 ± 0.58	12	25.94 ± 1.33	12	8.63 ± 1.51
Cellulose (% FW)	23	3.53 ± 0.18	14	2.27 ± 0.16	24	2.34 ± 0.09	12	2.52 ± 0.08	12	2.04 ± 0.57
Lignine (% DW)	23	8.74 ± 0.41	14	12.36 ± 0.89	24	2.90 ± 0.21	12	2.05 ± 0.30	12	7.29 ± 2.06
Lignine (% FW)	23	1.08 ± 0.06	14	1.20 ± 0.07	24	0.28 ± 0.02	12	0.19 ± 0.02	12	1.21 ± 0.17
Digestibility (% DW)	23	52.90 ± 1.25	14	56.53 ± 2.49	24	74.31 ± 0.65	12	72.20 ± 1.41	12	69.90 ± 6.18
Digestibility (% FW)	23	6.61 ± 0.31	14	5.65 ± 0.36	24	7.06 ± 0.26	12	7.18 ± 0.38	12	19.21 ± 3.53

Annexe 5: Definition and associated category of the behaviour observed from the video-recorder data and associated with a unique acceleration-gyroscope-depth signal.

Ce tableau est disponible dans le Matériel Supplémentaire de l'article Jeantet et al. 2020.

Category	Behaviour	Definition
	Breathing	Turtle is breathing one time at the surface
Feeding	Catching Catching jellyfish Chewing on movement Chewing stationary Chewing jellyfish Grabbing on movement Grabbing stationary Grabbing the wall	Turtle is catching a floating element in water Turtle is catching a jellyfish Turtle is chewing seagrass or algae and keeps swimming Turtle is chewing seagrass or algae landing at the bottom Turtle is chewing a jellyfish Turtle is grabbing seagrass or algae at the bottom and keeps swimming Turtle is grabbing seagrass or algae landing at the bottom Turtle is grabbing seagrass or algae from a wall or a rock
Gliding	Gliding ascent Gliding descent	Turtle is swimming passively without flipper beat toward the surface Turtle is swimming passively without flipper beat toward the bottom
Resting	Resting Resting active Resting in flow Resting watching	Turtle is resting at the bottom without moving Turtle is resting at the bottom but it is agitated and moves the head Turtle is resting in the flow leading to passive body movement Turtle is resting at the bottom watching behind
Scratching	Scratching Scratching head Scratching camera	Turtle is scratching its shell Turtle is scratching its head Turtle is scratching and the camera touches the rock or other element
	Staying at the surface	Turtle is breathing several time at the surface
Swimming	Stepping back Swimming 1 ascent Swimming 1 descent Swimming 1 horizontally Swimming ascent Swimming descent Swimming horizontally Swimming fast ascent Swimming fast descent Swimming fast horizontally Swimming in place Swimming on the sea floor	Turtle is moving backward at the bottom Turtle is swimming toward the surface using one front flipper Turtle is swimming toward the bottom using one front flipper Turtle is swimming horizontally using one front flipper Turtle is swimming toward the surface Turtle is swimming toward the bottom Turtle is swimming horizontally Turtle is swimming fast toward the surface Turtle is swimming fast toward the bottom Turtle is swimming fast horizontally Turtle is swimming but stays in place Turtle is moving landing at the bottom

	Prospection Watching Left U-turn Right U-turn	Turtle is swimming slowly prospecting on the right and on the left Turtle is swimming watching behind Turtle is turning on the left Turtle is turning on the right
Unknown	Escape Flipper beat Foraging Interaction Landing Obstacle Pursuit Regurgitating Sand Shaking Shaking head Hunting jellyfish	Turtle is escaping to avoid aggression from another turtle. Turtle is scratching its head with its flipper Turtle is touching the bottom to search for something Turtle is touching another turtle with its beak Turtle is abruptly landing at the bottom Turtle is taking an obstacle Turtle is pursuing a second turtle Turtle is regurgitating Turtle is on the ground and sending the sand up with its front flippers Turtle is shaking Turtle is shaking its head Turtle is modifying its trajectory to catch a jellyfish

Lorène JEANTET

Identification automatique des comportements à partir de bio-loggers : une solution pour améliorer nos connaissances sur l'écologie des tortues marines ?

Résumé

La Plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) alertait en 2019 qu'un million d'espèces animales et végétales sont désormais menacées d'extinction. L'étude du comportement animal peut apporter une contribution significative à la conservation en améliorant les connaissances sur l'écologie des espèces et permettre l'élaboration de mesures de protection adaptées et effectives. Ainsi, l'objectif de cette thèse était de développer une méthode d'identification automatique des comportements à partir de bio-loggers pour des espèces menacées difficiles à observer, les tortues marines. A partir du déploiement de caméras embarquées couplées à des accéléromètres, gyroscopes et capteurs de pression sur les tortues vertes en Martinique, un puissant réseau de neurones profonds (deep learning), a été entraîné pour répondre à cet objectif. L'application de cette méthode sur cette même population via le déploiement de bio-loggers sur plusieurs jours nous a permis d'identifier des mesures de protection concrètes et adaptées aux enjeux économiques de la région.

Mots clés : tortues marines, accéléromètre, bio-logging, deep learning, V-net, stratégie énergétique, écologie comportementale.

Résumé en anglais

The Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) warned in 2019 that one million animal and plant species are now threatened with extinction. The study of animal behavior can make a significant contribution to conservation by improving knowledge of species' ecology and enabling the development of appropriate and effective protection measures. Thus, the aim of this thesis was to develop a method of automatic identification of behaviors from bio-loggers for endangered species that are difficult to observe, and in particular sea turtles. From the deployment of on-board cameras coupled with accelerometers, gyroscopes and pressure sensors on green turtles in Martinique, a powerful deep neural network (deap learning) was trained to meet this objective. The application of this method on this same population via the deployment of bio-loggers over several days allowed us to identify concrete protection measures adapted to the economic issues of the region.

Keywords: sea turtles, accelerometer, bio-logging, deep learning, V-net, energetic strategy, behavioral ecology.