

Écologie trophique de la tortue verte Chelonia mydas dans les herbiers marins des Antilles françaises : rôles et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation par Halophila stipulacea

Flora Siegwalt-Baudin

▶ **To cite this version:**

Flora Siegwalt-Baudin. Écologie trophique de la tortue verte Chelonia mydas dans les herbiers marins des Antilles françaises : rôles et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation par Halophila stipulacea. Médecine humaine et pathologie. Université de Strasbourg, 2021. Français. ⟨NNT : 2021STRAJ088⟩. ⟨tel-04416390⟩

HAL Id: tel-04416390

https://theses.hal.science/tel-04416390v1

Submitted on 25 Jan 2024

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.



HAL Authorization

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ

CNRS – Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien UMR 7178

Département Ecologie, Physiologie et Ethologie

THÈSE présentée par :

Flora SIEGWALT--BAUDIN

Soutenue le **25 juin 2021**

Pour obtenir le grade de **Docteur de l'Université de Strasbourg**

Discipline / Spécialité : Biologie de l'Environnement et des Populations / Ecologie / Biologie de la Conservation



Ecologie trophique de la Tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins des Antilles françaises

Rôles et conséquences dans la dynamique des écosystèmes
dans un contexte de colonisation par *Halophila stipulacea*

THÈSE dirigée par :	**Damien CHEVALLIER**	Ingénieur de Recherches, Université de Strasbourg, IPHC-DEPE
	Jean-Patrice ROBIN	Directeur de Recherches, Université de Strasbourg, IPHC-DEPE
RAPPORTEURS :	**Vincent RIDOUX**	Enseignant-chercheur, Université de La Rochelle, PELAGIS
	Jehan-Hervé LIGNOT	Enseignant-chercheur, Université de Montpellier, MARBEC
EXAMINATRICE interne :	**Céline LE BOHEC**	Chargée de recherches, Université de Strasbourg, IPHC-DEPE
EXAMINATRICE externe :	**Katia BALLORAIN**	Docteure, Centre d'Etude et de Découverte des Tortues Marines (CEDTM)

À mon petit frère Kylian,

à qui j'espère un jour faire découvrir les merveilles du monde sous-marin

Remerciements

Cette thèse ne représente pas seulement le moyen d'obtenir un titre ou un diplôme supplémentaire, le diplôme « ultime » du doctorat. Cette thèse reflète et met en forme 4 années de travail. Elle représente en quelque sorte l'aboutissement d'un travail de longue haleine, aboutissement qui est certainement imparfait, perfectible, et incomplet puisque d'autres publications suivront peut-être, et parce qu'elle fait certainement naître de nouveaux questionnements, de nouvelles hypothèses, qui nécessiteront d'être validées ou réfutées dans d'autres études, dans d'autres thèses… La connaissance n'est jamais totalement objective et exhaustive, elle repose sur le savoir et les expériences passés, dépend de la philosophie contemporaine et des normes et techniques scientifiques actuelles. Une fois qu'elle est acquise, elle est déjà dépassée et pousse à vouloir en apprendre toujours davantage. À nous d'accepter cette part de volatilité, à nous de savoir jusqu'où l'on souhaite aller, sans perdre de vue nos objectifs. Le doctorat ne représente pas seulement des années d'études ou un premier emploi. On oublie souvent la dimension humaine, et toutes les compétences et connaissances annexes que ces années nous apportent, connaissance de nous-mêmes, entre autres, affirmation et découverte de nos valeurs les plus profondes, et de ce à quoi nous aspirons véritablement. Avant de vouloir connaître le monde, « connais-toi toi-même », était-il inscrit sur le temple de Delphes. Mais là encore, le chemin est long, en constante évolution, la destination jamais totalement fixée, et c'est ce qui nous permet d'être en mouvement, de nous mettre en action et d'aller de l'avant. Si le sujet de ma thèse m'a véritablement animée, c'est qu'il m'a permis à la fois de mieux comprendre les animaux sauvages que sont les tortues marines et les relations qu'elles entretiennent avec leur environnement, et de partager ma passion, de transmettre un message, pour susciter l'intérêt et sensibiliser à la nécessité de préserver la biodiversité, de protéger ces espèces en danger. Tout ça n'aurait jamais été possible sans vous tous, sans votre participation, sans votre implication, sans vos encouragements, c'est pourquoi, du fond du cœur, je tiens à vous adresser mes remerciements les plus sincères.

Je remercie en premier lieu mes directeurs de thèse, Damien Chevallier et Jean-Patrice Robin, de m'avoir permis de réaliser mon stage de Master 2, puis mon doctorat à leurs côtés. Je vous suis très reconnaissante de la confiance que vous m'avez accordée, et de votre soutien durant toutes ces années. Merci, Damien, d'avoir pris le temps de partager tes connaissances et ta passion des tortues marines, de m'avoir formée, de m'avoir encouragée et remotivée dans les moments de doute. Merci de m'avoir permis de vivre tous ces moments extraordinaires à la découverte d'animaux sauvages, en Martinique et en Guyane, merci de faire vivre ce beau et grand projet pour permettre d'en savoir toujours davantage sur les tortues marines, afin d'assurer leur conservation. Ta ténacité et ta dévotion envers ton travail ne cessent de m'impressionner. JP, merci de m'avoir encadrée et formée dans la joie et la bonne humeur, au labo pour le travail de paillasse, et aussi pour ton aide pour mener à bien toutes les manips. Merci pour tes nombreuses relectures, ton souci du détail. Merci pour ta présence et ton soutien durant toute la période que j'ai passée à Strasbourg. Merci aussi pour tes blagues et jeux de mots. Même s'il me manque encore quelques références pour tout comprendre, j'ai bien progressé ! Vous m'avez tous les deux donné l'envie de continuer à m'impliquer dans l'acquisition de connaissances, et surtout dans la conservation des écosystèmes et des espèces menacées.

Ma thèse repose sur l'implication et la collaboration d'une grande équipe, dans laquelle chacun a joué son rôle et apporté sa pierre à l'édifice. Je remercie les ingénieurs et stagiaires de terrain et de laboratoire, Jordan Martin, Marc Bonola, Pierre Lelong, Clément Grand, Cindy Assio, Kyrian Medjkal, Charles Renaud, Barbara Leibnitz, Servane Cornou, Louis Dutrieux, Timothée Gérard, Selvi Inkaya, Lucas Matuszyk, Anne-Constance Comau, et Zoé Sins, pour les longues heures passées à collecter et analyser les données. Merci aux apnéistes, Sidney Régis, Nicolas Lecerf, Cédric Frouin, Fabien Lefebvre, Nathalie Aubert (et tous les autres !) qui nous permettent de plonger dans le monde des tortues marines et sans qui l'étude des tortues immatures serait impossible. Vous m'impressionnez, par vos capacités physiques, votre sang-froid, votre persévérance ! Merci Lucas Andreani, à la fois apnéiste, capitaine de bord, et plongeur, d'avoir partagé ta bonne humeur ! Merci Céline Murgale, François Jacaria, Guilhem Campistron, et les stagiaires plongeurs Clément, Florence Thobor, Rachelle Lafolle et son frère, et surtout un grand merci à Wahé qui

soutient le projet depuis de nombreuses années, à travers Plongée Passion et POEMM. Un merci tout particulier à Didier Puccini pour avoir assuré la communication médiatique du projet en Martinique, et à Muriel Lepori, que j'embrasse bien fort, et que je remercie pour son soutien, son engagement dans le projet, et son accompagnement lors des sorties sur le terrain. Je garde un souvenir incroyable de notre matinée passée ensemble à l'Anse Dufour ! Merci au personnel de la recherche qui a contribué à la production et la rédaction des articles scientifiques : Yvon Le Maho, Simon Benhamou, Marc Girondot, Paco Bustamante, Jean-Pierre Allenou, Emmanuel Sutter, Fabien Védie, César Delnatte, Jean-Philippe Maréchal, et Charlène Barotin. Merci notamment à tous ceux de la DEAL, de l'Office de l'Eau, et de l'ONFi de Martinique qui se sont impliqués dans ce projet, notamment lors des campagnes de CMR !

Je remercie mes anciens professeurs, ceux qui ont contribué à me faire aimer l'école et les sciences (car 25 ans, c'est long !) : Maryse, A. Porebski, C. Fort, Mme Zerr, Mme Eichinger, Mr Winckler, Mme Gallizia, F. Gauer, J. de Montigny et S. Potier, et bien sûr : Sylvie Massemin, Cédric Sueur et Marie Pelé. Je remercie tout particulièrement Philippine Chambault, de m'avoir donné l'envie de prendre la relève, et tous ceux du DEPE, et notamment C. Habold, V. Viblanc, A. Bergouignan, C. Le Bohec, J. Jumeau... Un grand merci à Lorène Jeantet d'avoir été ma « binôme » de thèse, même si quand l'une était à Strasbourg, l'autre était souvent à l'autre bout du monde. C'était très sympathique de pouvoir partager cette expérience avec toi ! Merci à tous mes collègues, mes amis doctorants (et aussi les non-doctorants), d'avoir été là pour moi, à un moment ou à un autre : Isaac, Julie, Lorène G., Meven, Charlotte-Anaïs, Lison, Agnes, Antonin, et ma team du bureau 1012 Florian Kletty et les Aye-Ayes Martin Quque et Théo Constant, toujours présents quand j'avais besoin d'aide pour les stats, pour aller planter des légumes dans la parcelle Free'cureuil de notre jardin partagé, pour partager des blagues ou pour un reboost de motivation ! Heureusement que vous avez été là ☺

J'ai eu l'occasion de beaucoup voyager dans le cadre de cette thèse, et j'ai rencontré des personnes formidables ! Merci notamment à Françoise Claro, Mayeul Dalleau, Alexandre Girard, Tony Nalovic, Claire Jean et Katia Ballorain du Groupe Tortues Marines France de m'avoir intégrée dans cette grande équipe du GTMF. J'ai eu la chance de vous rencontrer lors de l'ISTS au Japon en 2018, de vous retrouver à La Rochelle, puis à Charleston en 2019. J'admire votre travail, votre authenticité, et j'espère vivement vous recroiser, à La Réunion ou en Guyane peut-être ! Merci à tous les Martiniquais qui ont rendu mon année dans les DOM riche en rencontres et en découvertes. Je pense à ceux de Lokal Life (Juliette Lambert, Anne-Laure Mallard, Noëlambre Olivier, Thomas Gudin, Marine, Sylvie Vassaux, Pascale Bijoux et tant d'autres !) avec qui j'ai participé au marché coopératif, à l'Alternaval de France, à la création du collectif Zéro Déchet Martinique, à de nombreux ramassages de déchets et aux sympathiques kolé kanari et koudmen ! Merci à la grande famille du Ranch Jack, de m'avoir permis de m'évader un peu, tout en respectant les besoins de vos chevaux. Les gens comme vous sont rares ! Merci Marie-Laure et Florian, d'avoir partagé avec nous de chouettes moments en Martinique, et merci à mon adorable petite chienne Kili de nous avoir choisis pour être sa famille.

Merci aux membres de ma famille pour leur intérêt et leur soutien pendant ma thèse et merci à mes amis d'être toujours là à mes côtés, même à plusieurs milliers de kilomètres : Alexandra L., Johanna L., Laetitia H., Alice R., Julie B., Lucie V., Carole et Thomas B., les anciens Aye-Ayes de ma promo, dont Alice G., Maud S., Marilou P. Je ne remercierai jamais assez Marina D. d'être là en toutes circonstances et de m'offrir des vacances de rêve ! Merci à mes amis de Sarrebourg : Manon B., Franck B., Gaëtan B. et l'équipe du BCS, mais aussi tous les plongeurs et apnéistes du CPS qui m'ont permis de passer mon niveau 2 avant d'aller en Martinique ! Merci à mon adorable voisine Jenn de prendre si bien soin de moi en cette période de rédaction de la thèse. Et enfin, merci à Jody Cassaigne, qui me suit et me supporte depuis plus de 8 ans. Merci de me laisser vivre ma passion, de m'accompagner et de me soutenir dans mes choix, merci de partager tous ces moments avec moi. Tu rends tous ces moments encore meilleurs.

Pour finir, j'adresse mes plus grands remerciements aux membres de mon comité de suivi de thèse ainsi qu'aux membres du jury de soutenance, et à Fanny Kerninon, membre invitée. Vous avez permis d'enrichir cette thèse de vos connaissances et de votre expérience, ce qui m'a été très précieux.

Merci à tous, aussi à ceux que je n'ai pas cités, de m'avoir permis de réaliser cette belle thèse.

Liste des publications et présentations

Articles publiés dans des revues scientifiques

1. 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., Vedie, 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, bio048058, 1–10. https://doi.org/10.1242/bio.048058

2. Jeantet, L., Planas-Bielsa, V., Benhamou, S., Geiger, S., Martin, J., **Siegwalt, F.**, Lelong, P., Gresser, J., Etienne, D., Hiélard, G., Arque, A., Regis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Delvaux, H., Guyon, C., Richard, S., Lefebvre, F., Aubert, N., Habold, 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

3. **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., 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. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742

Articles en cours de rédaction

1. Roost, T., Schies, J.-A., Girondot, M., Lelong, P., Martin, J., **Siegwalt, F.**, Jeantet, L., Bonola, M., Benhalilou, A., Murgale, C., Andreani, L., Jacaria, F., Campistron, G., Hielard, G., Arqué, A., Bocaly, M., Etienne, D., Gresser, J., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Lafolle, R., Thobor, F., Bouaziz, M., Allenou, J.-P., Desigaux, F., Larcher, E., Larcher, C., Lepori, M., Habold, C., Robin, J.-P., Le Maho, Y., Chevallier, D. **Fibropapillomatosis prevalence and distribution in immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles).**

2. **Siegwalt, F.**, Jeantet, L., Lelong, P., Martin, J., Assio, C., Grand, C., Bonola, M., Benhamou, S., Bustamante, P., Benhalilou, A., Murgale, C., Andreani, L., Jacaria, F., Campistron, G., Hielard, G., Arqué, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Arthus, M., Etienne, D., Allenou, J.-P., Bouaziz, M., Gresser, J., Vedie, F., Sutter, E., Delnatte, C., Maréchal, J.-P., Lepori, M., Habold, C., Robin, J.-P., Le Maho, Y., Chevallier, D. **Influencing factors in resource selection by immature green turtles (*Chelonia mydas*) on Caribbean seagrass beds dominated by the alien species *Halophila stipulacea*.**

3. **Siegwalt, F.**, Grand, C., Lelong, P., Martin, J., Jeantet, L., Benhalilou, A., Lafolle, R., Thobor, F., Brousse, P., Habold, C., Le Maho, Y., Robin, J.-P., Chevallier, D. **In-water counts of immature green turtles along transects: developing a new method for sea turtle census over seagrass meadows.**

4. Siegwalt, F., Lelong, P., Martin, J., Grand, C., Assio, C., Jeantet, L., Bonola, M., Benhalilou, A., Murgale, C., Andreani, L., Jacaria, F., Campistron, G., Hielard, G., Arqué, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Aubert, N., Lafolle, R., Thobor, F., Arthus, M., Etienne, D., Allenou, J.-P., Bouaziz, M., Desigaux, F., Gresser, J., Vedie, F., Sutter, E., Copin, C., Brousse, P., Lepori, M., Habold, C., Robin, J.-P., Le Maho, Y., Chevallier, D. **Immature green turtle density and carrying capacity estimates in a Caribbean foraging ground dominated by the non-native seagrass species *Halophila stipulacea***

Articles de vulgarisation scientifique

1. **Siegwalt, F.**, Jeantet, L., Arque, A., Assio, C., Benhamou, S., Bonola, M., Chambault, P., Cremades, C., Etienne, D., Girondot, M., Grand, C., Gresser, J., Hielard, G., Laurent, M., Lelong, P., Lecerf, N., Le Maho, Y., Martin, J., Rateau, F., Regis, S., Robin, J.-P., Sikora, M., Sutter, E., Vedie, F. & Chevallier, D. 2019. **Ecologie trophique de la tortue verte dans les Antilles françaises.** La Feuille Marine, Actualités 2016-2018 des herbiers d'Outre-mer, Bulletin n°3, IFRECOR, avril 2019.

2. Chambault, P., Arque, A., Assio, C., Benhamou, S., Bonola, M., Cremades, C., Etienne, D., Girondot, M., Grand, C., Gresser, J., Hielard, G., Jeantet, L., Laurent, M., Lelong, P., Lecerf, N., Le Maho, Y., Martin, J., Rateau, F., Regis, S., Robin, J.-P., **Siegwalt, F**., Sikora, M., Sutter, E., Vedie, F. & Chevallier, D. 2019**. Connexion entre les habitats des juvéniles et des adultes chez la tortue verte de l'Atlantique à l'aide de la génétique et du suivi satellitaire.** La Feuille Marine, Actualités 2016-2018 des herbiers d'Outre-mer, Bulletin n°3, IFRECOR, avril 2019.

Présentations lors de congrès nationaux et internationaux

1. **Siegwalt, F.**, Trophic Ecology of the Green turtle (*Chelonia mydas*) in the Caribbean, role of this species on ecosystem dynamics in a colonization context of the invasive phanerogam *Halophila stipulacea*. Communication orale au **3e Colloque d'Ecophysiologie Animale**, 6-8 Novembre 2017, **Strasbourg**, France.

2. **Siegwalt, F.**, Trophic Ecology of the Green turtle (*Chelonia mydas*) in the Caribbean, role of this species on ecosystem dynamics in a colonization context of the invasive phanerogam *Halophila stipulacea*. Présentation du sujet de thèse, 9 novembre 2017, lors d'un **BEEPS** (Behaviour, Evolution, Ecology and Physiology Seminar), **Strasbourg**, France.

3. **Siegwalt, F.**, Ecologie trophique de la tortue verte (*Chelonia mydas*) dans les Antilles françaises : Rôle et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea* : Présentation des résultats de master et du sujet de thèse. Communication orale au **Colloque Pluridisciplinaire sur les Espèces Introduites : entre bénéfices sociétaux et dangers pour les écosystèmes**, 21-24 Novembre 2017, **Fort-de-France**, Martinique, France.

4. **Siegwalt, F.**, Etienne, D., Martin, J., Bonola, M., Gresser, J., Vedie, F., Le Maho, Y., Robin, J.-P. & Chevallier, D., Trophic Ecology of the Green turtle (Chelonia mydas) in the Caribbean, in the context of the colonization of the coasts by the invasive phanerogam *Halophila stipulacea*. Communication orale à l'**International Sea Turtle Symposium**, 16-23 Février 2018, **Kobe**, Japan.

5. **Siegwalt, F.**, Ecologie trophique de la tortue verte (*Chelonia mydas*) dans les Antilles françaises : Rôle et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea* : Présentation du sujet de thèse et des premiers résultats. Communication orale au **3e Colloque du Groupe Tortues Marines France**, 12-16 Novembre 2018, **La Rochelle**, France.

6. **Siegwalt, F.**, Benhamou, S., Girondot, M., Jeantet, L., Martin, J., Regis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., Frouin, C., Etienne, D., Gresser, J., Vedie, F., Sutter, E., Hielard, G., Arqué, A., Robin, J.-P. & Chevallier, D., First evidence of high site-fidelity of immature Green turtles (*Chelonia mydas*) in Caribbean foraging grounds, revealed by satellite tracking and mark-recapture : A key marine area for conservation. Poster présenté par Siegwalt, F. à l'**International Sea Turtle Symposium**, 2-9 Février 2019, **Charleston**, South Carolina, USA.

Evènements et projets de vulgarisation scientifique à destination du grand public et des scolaires

1. **Siegwalt, F.**, Ecologie trophique de la tortue verte (*Chelonia mydas*) dans les Antilles françaises : Rôle et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea*. Conférence à destination du grand public, 20 Octobre 2017, **Les Anses d'Arlet**, Martinique, France.

2. **Siegwalt, F**. & Jeantet, L., Une journée sur le terrain pour étudier le comportement et l'écologie des tortues marines afin de mieux les protéger. Ateliers de découverte de la recherche scientifique sur les tortues marines, destinés à des écoliers dans le cadre des projets des Aires Marines Educatives de Martinique, en partenariat avec le Carbet des Sciences, les Explorations de Monaco, et l'association POEMM, plusieurs ateliers en 2017, 2018, 2019, **Grande Anse d'Arlet**, Martinique, France.

3. **Siegwalt, F**. & Jeantet, L., Etudier le comportement et l'écologie des tortues marines. Ateliers de découverte de la recherche scientifique, destinés à des collégiens dans le cadre des journées **Kids University** organisées par le Jardin des Sciences, 25 Mai 2018, **Strasbourg**, France.

4. **Siegwalt, F.**, Ecologie trophique de la tortue verte (*Chelonia mydas*) dans les Antilles françaises : Rôle et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea*. **Ma thèse en 180 secondes**, finale Alsace le 18 mars 2021 organisée par le Jardin des Sciences, **Strasbourg**, France.

Formations

Éthique de la Recherche

1. Charte de déontologie des métiers de la Recherche, Unistra, 2017, 3h.
2. Intégrité scientifique dans les métiers de la recherche, Fun Mooc, Université de Bordeaux, 2019, 10h.

Sciences et Recherche

1. Formation à la conception de projet utilisant les animaux (niveau 1), Unistra, 2018, 56h.
2. Analyse des données multidimensionnelles, Fun Mooc, Agrocampus Ouest, 2020, 15h.

Expression et vulgarisation scientifique

1. Initiation à la vulgarisation scientifique, Jardin des Sciences, Unistra, 2018, 13h.
2. Communiquer sa recherche - Préparation d'une conférence grand public, Jardin des Sciences, Unistra, 2018, 3h.
3. Make Science make sense – communicating science with nonscientists, Samuel Krahl, IGBMC, 2018, 6h.
4. Kids University : conduite d'un projet de réalisation d'un atelier de médiation scientifique, Jardin des Sciences, Unistra, 2018, 14h.
5. Prise de parole en public, Unistra, 2020, 6h.

Organisation, création et gestion de projets

1. Gérer son temps et ses priorités, Unistra, 2018, 7h.
2. Participation à l'organisation du colloque d'écophysiologie animale, CEPA III, CNRS-IPHC, 2017, 10h.
3. La CLE des Champs, mise en place et entretien d'un jardin partagé en permaculture à l'initiative des doctorants du DEPE, campus CNRS-IPHC, collaboration avec le Centre de Loisirs Educatif, depuis juin 2018, environ 1h hebdomadaire.

Autres

1. Europe – visite du Parlement européen, Strasbourg, 2017, 2h.
2. Career Symposium – ouverture professionnelle après une thèse, ADDAL, Unistra, 2017, 3h.

Table des matières

REMERCIEMENTS **V**

LISTE DES PUBLICATIONS ET PRESENTATIONS **VII**

FORMATIONS **X**

TABLE DES MATIERES **XIII**

PREAMBULE **2**

1 INTRODUCTION GENERALE **6**

1.1 Ecosystèmes et biodiversité : des richesses menacées **7**
1.1.1 Classification de la Terre en biomes, écorégions, écosystèmes 7
1.1.2 Structure et fonctionnement d'un écosystème 13
1.1.3 Biodiversité, menaces et conservation 20
1.1.4 Protection du milieu marin : cadre législatif 26

1.2 Herbiers, algueraies et herbivores **28**
1.2.1 Herbiers marins et algueraies : des écosystèmes côtiers à part entière 28
1.2.2 Les relations plantes – herbivores marins 33
1.2.3 Les tortues marines 35

1.3 Problématique et objectifs de la thèse **45**

2 CONTEXTE REGIONAL : UNE ESPECE MENACEE DANS UN ENVIRONNEMENT MENACE **48**

2.1 La Grande Caraïbe **49**

2.2 Les tortues marines dans les Caraïbes et en Martinique : contexte historique et actuel **51**

2.3 Des mesures de protection et de conservation **55**
2.3.1 Dans les Caraïbes 55
2.3.2 Dans les Antilles Françaises 58

2.4 Les herbiers marins et algueraies des Caraïbes et de Martinique **62**
2.4.1 Etats des lieux 62
2.4.2 Introduction d'espèces exotiques marines 64

2.5 Zone d'étude **67**
2.5.1 Description de la zone d'étude 67
2.5.2 Sites d'étude sélectionnés 70

3 PROTOCOLES EXPERIMENTAUX **76**

3.1 Étude des Tortues vertes sur le terrain 77
3.1.1 Missions de Capture-Marquage-Recapture 77
3.1.2 Suivis comportementaux et spatiaux 83
3.1.3 Abondance et densité de population par anse 86
3.1.4 Nécropsies 86

3.2 Etude des herbiers sur le terrain 88
3.2.1 Relevés phytosociologiques en vue de cartographier les herbiers 88
3.2.2 Collectes et détermination de la biomasse des herbiers 88
3.2.3 Suivi temporel et détermination de la croissance et de la productivité des herbiers 90
3.2.4 Prélèvement des échantillons végétaux pour analyse de leur composition 92

3.3 Analyses de laboratoire 94
3.3.1 Préparation des échantillons, et détermination des masses fraîches et sèches et du contenu en eau 94
3.3.2 Analyses de la composition des ressources alimentaires végétales 94
3.3.3 Analyses isotopiques sur tissus de Tortues vertes et de leurs ressources alimentaires potentielles 98

4 FIDELITE DES TORTUES VERTES IMMATURES A LEURS ZONES D'ALIMENTATION – DE NOUVELLES PERSPECTIVES POUR L'ETABLISSEMENT DE ZONES DE CONSERVATION MARINES 102

5 ZONE GEOGRAPHIQUE DE RESIDENCE ET PRODUCTION PRIMAIRE DETERMINENT LA CONDITION CORPORELLE DES TORTUES VERTES IMMATURES EN MARTINIQUE 122

6 FACTEURS INFLUENÇANT LA SELECTION DES RESSOURCES CHEZ LES TORTUES VERTES IMMATURES (*CHELONIA MYDAS*), SUR LES HERBIERS MARINS DOMINES PAR L'ESPECE EXOTIQUE ENVAHISSANTE *HALOPHILA STIPULACEA* 136

7 DEVELOPPEMENT D'UNE NOUVELLE METHODE DE COMPTAGE DES TORTUES MARINES LE LONG DE TRANSECTS EN MER 182

8 ESTIMATION DE LA DENSITE DE TORTUES VERTES IMMATURES ET DE LA CAPACITE DE CHARGE DES HERBIERS SUR UNE ZONE D'ALIMENTATION DES CARAÏBES DOMINEE PAR L'ESPECE INVASIVE *HALOPHILA STIPULACEA* 204

9 CONCLUSION ET PROPOSITIONS DE MESURES DE CONSERVATION 246

9.1 Bilan des connaissances acquises au cours de la thèse, limites, et perspectives 247

9.2 Recommandations quant aux mesures de conservation et de restauration à développer 250

10 ANNEXES 256

10.1 Détail imagé du protocole relatif au suivi temporel et à la détermination de la croissance et de la productivité des herbiers 256
10.1.1 Quadrats laissés intacts 257
10.1.2 Quadrats soumis à une pression d'herbivorie simulée 261

10.2 Inférence du comportement à partir du traitement du signal issu d'enregistreurs multicapteurs embarqués : une solution novatrice pour étendre les connaissances sur l'écologie des tortues marines 266

10.3 Distribution de la prévalence de la fibropapillomatose et facteurs d'influence chez les Tortues vertes immatures de la Martinique 282

11 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 286

RESUME 305

ABSTRACT 305

Préambule

Le 13 août 2020, *Nature Communications Earth and Environment* publiait l'article de King et al. (2020), qui confirme que la fonte de la calotte glaciaire du Groenland est désormais irrémédiable, en raison des bouleversements climatiques. Ces glaciers ont en quelque sorte franchi un point de non-retour, puisque les chutes de neige qui reconstituent la calotte glaciaire chaque année ne contrebalancent plus les pertes d'eau liées à la fonte des glaciers.

En 2020, les températures de juillet ont été les deuxièmes plus chaudes jamais enregistrées (depuis que des enregistrements climatiques ont lieu), avec 0,92°C de plus que la moyenne du XXe siècle, et tant les Caraïbes que l'ensemble de l'hémisphère nord ont enregistré leur mois de juillet le plus chaud depuis 141 ans (**Figure 0-1**) (Di Liberto, 2020).

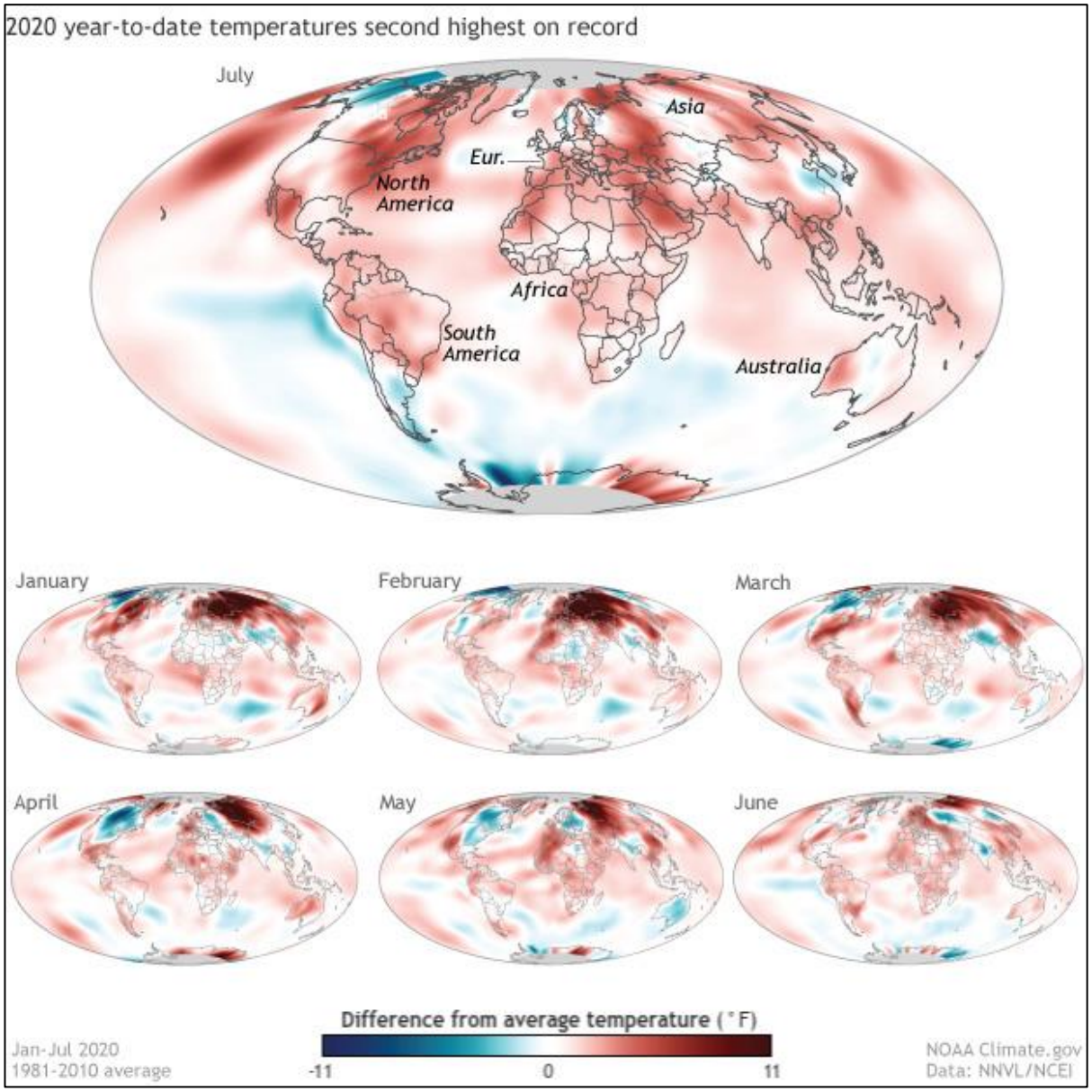


Figure 0-1. Différence de température par rapport à la moyenne, pour les mois de janvier à juillet 2020. Les couleurs rouges représentent les régions qui étaient jusqu'à 6°C plus chaudes que la moyenne, et les couleurs bleues représentent les régions qui étaient jusqu'à 6°C plus froides que la moyenne. Le réchauffement climatique a dominé les mois de janvier à juillet 2020, avec un mois de juillet affichant des températures supérieures à la moyenne dans de nombreuses régions du monde. Extrait de Di Liberto, 2020.

En 2019-20, près de 19 millions d'hectares de végétation ont brûlé à travers l'Australie. L'origine de ces incendies pourrait être liée à une période prolongée de vagues de chaleur initiée en décembre 2018, des températures moyennes et maximales records (depuis les premiers enregistrements en 1910) et des précipitations inférieures de 40 % à la moyenne des précipitations (enregistrées entre 1961 et 1990) (Filkov et al., 2020). Une étude détaillée des feux de forêt s'étant produits dans le sud-est de l'Australie (New South Wales et Victoria) entre 1988 et 2020 a par ailleurs confirmé que ceux de 2019-20 avaient été plus étendus, mais pas proportionnellement plus sévères que les incendies précédents, sauf dans certains types de forêts (tropicales humides notamment) (Collins et al., 2021). La superficie absolue des feux considérés comme très sévères, entraînant une mortalité généralisée ou une perte de feuillage dans la canopée (~1,8 millions d'hectares sur les 7 millions brûlés) représentait ~44 % de la surface brûlée par ce type d'incendies au cours des 33 années étudiées (Collins et al., 2021). Ces résultats témoignent du fait que de plus en plus de régions sont touchées par les effets des changements climatiques, conduisant à des modifications majeures des sols et des habitats, à une perte d'habitats naturels pour la faune et la flore, et engendrant de ce fait une perte de biodiversité sans précédent (GIEC, 2014).

Il est probable que les effets des activités anthropiques contribuent à l'émergence de phénomènes climatiques extrêmes (GIEC, 2014). On note par exemple une intensification des fortes précipitations à l'échelle mondiale, et une augmentation de l'activité cyclonique tropicale, en termes de fréquence et de puissance, dans certaines régions comme le Pacifique Nord et l'Atlantique Nord (Easterling et al., 2000; GIEC, 2014). En 2005, l'ouragan Katrina, l'un des plus puissants de l'histoire, a frappé les Etats-Unis de plein fouet, et plus particulièrement les états de la Nouvelle Orléans et la Louisiane. Plus de 1 800 personnes ont péri dans les intempéries. En 2017, l'ouragan Irma touchait les Caraïbes, dévastant les îles de Saint-Martin, la Dominique et Saint-Barthélemy. Un an après, c'est Michael, considéré comme la tempête la plus puissante à avoir frappé les États-Unis depuis 1969, qui avait fait 72 morts et des milliards de dollars de dégâts. En 2019, l'ouragan Dorian de catégorie 5 frappait les Bahamas de ses pluies torrentielles, avec des vents avoisinant les 300 km/h. Des milliers d'habitations furent détruites ou endommagées. Notons que la croissance démographique et l'attrait croissant des populations pour les zones côtières à climat tropical, plus exposées aux tempêtes, sont également des facteurs qui expliquent l'augmentation des dégâts matériels et humains (Easterling et al., 2000).

Ce ne sont que quelques exemples parmi d'autres qui illustrent les changements globaux auxquels notre planète Terre est actuellement soumise. Aujourd'hui, « à la différence des périodes géologiques antérieures où les changements ont été induits par des catastrophes et événements naturels, l'homme, au cœur de l'anthropocène, est le principal moteur du changement actuel » (Triplet, 2020). Pourtant, les bouleversements environnementaux et climatiques semblent n'être considérés comme des « catastrophes » que lorsque les vies humaines et leurs activités sont impliquées, alors que le changement climatique est partout, même là où l'humain ne semble pas le voir. Pour la nature, ces éléments font partie d'un processus dynamique, si bien que les activités humaines ayant altéré l'environnement naturel font nécessairement partie du système. Elles sont déjà ou seront à leur tour impactées, entre autres, par des évènements climatiques extrêmes.

Dynamisé par une croissance continue de la population mondiale, du développement, de l'urbanisation, de l'industrialisation et de l'utilisation des ressources, l'homme continue de dominer les écosystèmes de notre planète alors qu'il commence seulement à en percevoir la valeur (Messerli et al., 2000). En décembre 2016, les signataires de la Conférence des parties à la convention sur les changements climatiques de Cancún (ou COP 16) ont déclaré : « *nous devons agir d'urgence pour affronter la crise environnementale traversée par notre planète et qui menace le bien-être des générations actuelles et futures en conséquence des effets négatifs sur la biodiversité* [...]. *La vie de la planète et notre avenir commun sont en jeu. Il est urgent de prendre des mesures vigoureuses de manière responsable afin d'assurer la survie du capital naturel, de la richesse biologique et des écosystèmes sains qui soutiennent notre développement et notre bien-être. Nous devons donc faire preuve d'encore plus d'ambition et de*

volonté politique par des engagements volontaires additionnels et novateurs à la hauteur des besoins et des circonstances. »

Afin de prendre des mesures appropriées et efficaces, il est essentiel et urgent que les pouvoirs publics et les citoyens, et avant tout, les scientifiques, comprennent le fonctionnement des écosystèmes, le rôle des espèces dans les mécanismes en jeu, et l'impact des activités humaines sur la biodiversité dans un contexte de changement global. Évidemment, en raison de moyens humains, logistiques et financiers limités, il est impossible d'étudier l'ensemble des espèces, ni de les étudier de manière exhaustive. Pour axer sa recherche sur une problématique, une question, puis un environnement spécifique et une espèce cible pour y répondre, le scientifique va nécessairement avoir à faire un choix. Ce choix peut être guidé par la présence ou l'absence de résultats publiés dans la littérature, l'état critique d'une population et la nécessité à réagir rapidement, l'importance que peut revêtir une espèce dans le fonctionnement d'un écosystème et l'impact que pourrait engendrer sa préservation sur celle d'autres espèces, mais également, il faut l'avouer, par la disponibilité des financements sur une thématique, et par l'intérêt et la sensibilité de chacun.

L'introduction générale de ce manuscrit a pour objectif de vous partager une partie des connaissances et principes fondamentaux qui sont au cœur de mon sujet de thèse, mais aussi et surtout de vous guider dans la réflexion qui a été la nôtre, la mienne, dans la conduite de cette étude ; étude qui a alimenté durant ces quatre dernières années ma passion pour la vie sauvage et sa préservation.

1 Introduction générale



1.1 Ecosystèmes et biodiversité : des richesses menacées

1.1.1 Classification de la Terre en biomes, écorégions, écosystèmes

Selon Patrick Triplet (2020), les macroécosystèmes, ou biomes, désignent de vastes entités biogéographiques caractérisées par leur macro-climat et les populations végétales et animales qui s'y trouvent. Leurs limites sont généralement floues et dépendent des caractéristiques utilisées pour classifier ou faciliter la cartographie de ces communautés écologiques majeures. Lorsque l'on parle de grands biomes, ce sont avant tout les phytocénoses (groupements végétaux) qui sont utilisées pour les délimiter, puisque les espèces végétales présentes fournissent une information rapidement interprétable quant aux conditions climatiques (températures et précipitations) du milieu. En revanche, la distinction entre biomes ne permet pas d'appréhender la variation qui existe dans les processus, la structure et la composition des communautés présentes au sein d'un biome — puisque ces dernières peuvent varier en fonction de la zone géographique, entre ou au sein des continents ou bassins océaniques — , ni même les variations existantes entre les organismes d'une même communauté (Begon et al., 2006; Olson and Dinerstein, 2002). La classification en provinces et écorégions va au-delà de la classification en biomes en intégrant la dimension géographique. Ainsi, un type de biome (raisonnement à l'échelle de la planète) peut englober une ou plusieurs écorégions sur chaque continent ou dans chaque bassin océanique, chaque écorégion englobant une aire à travers laquelle la composition spécifique est relativement homogène (Olson et al., 2001; Olson and Dinerstein, 2002; Spalding et al., 2007). Les écorégions définies par les scientifiques étant très nombreuses, je me limiterai à introduire les principaux types de biomes (**Figure 1-1**). Les informations apportées dans ce chapitre sont essentiellement extraites des publications de Triplet (2020), Begon et al. (2006, Chapter 1.5), Olson et al. (2002) et Spalding et al. (2007).

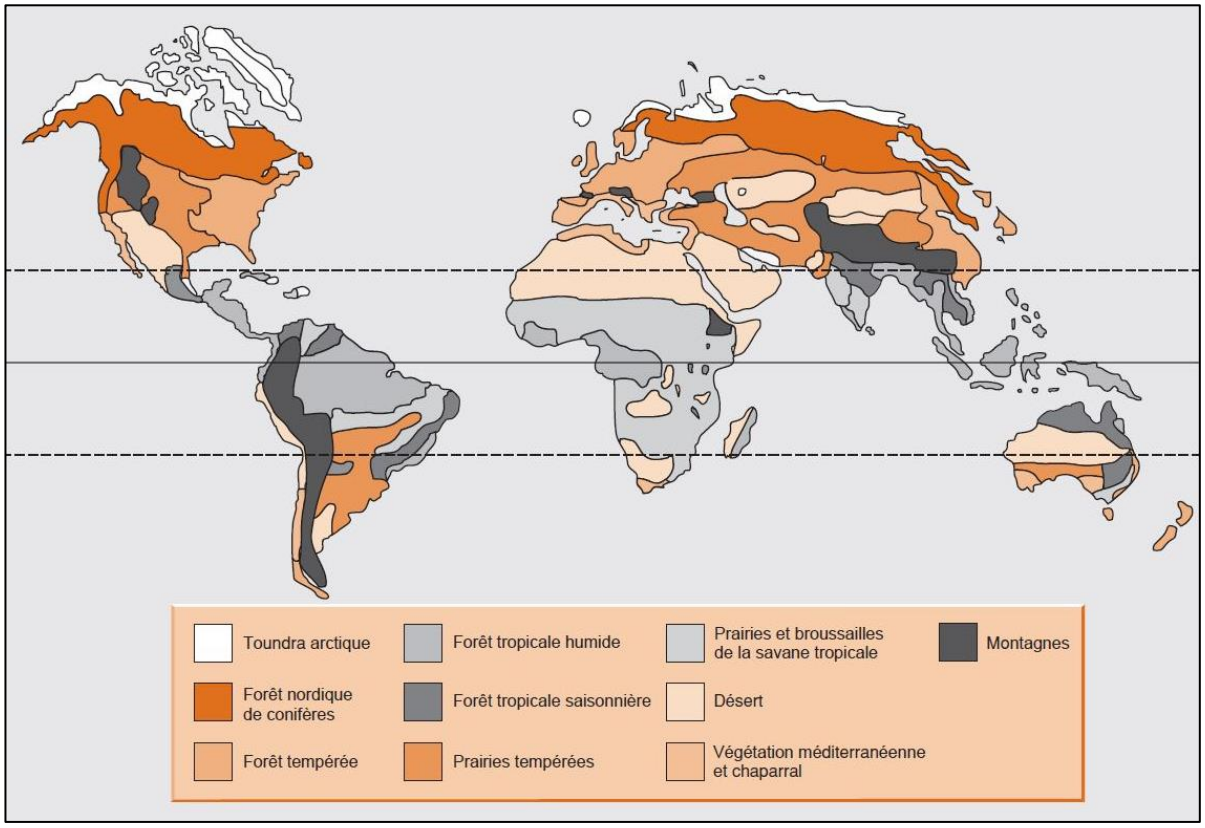


Figure 1-1. Répartition mondiale des principaux biomes définis selon la végétation. Adapté de Audesirk and Audesirk (1996).

Parmi les biomes terrestres naturels (**Figure 1-1**), les zones désertiques (tropicales, tempérées ou froides), caractérisées par de très faibles précipitations et une végétation quasi-absente, sont bien représentées sur Terre. *A contrario*, on trouve des espèces végétales diverses et variées dans les forêts, qu'elles soient tropicales humides, côtières de conifères et humides tempérées, nordiques de conifères (appelées également Taïga) ou tempérées. D'autres types de macroécosystèmes sont caractérisés par une végétation tolérante à la sécheresse et résistante au feu, comme par exemple les prairies tempérées dominées par des graminées, les savanes, constituées d'espèces végétales recouvrant le sol avec quelques massifs d'arbres épars, et les chaparrals comprenant davantage de buissons et d'arbustes. On trouve par ailleurs la toundra, localisée autour du cercle arctique, dans quelques îles subantarctiques ou à haute altitude, caractérisée par des hivers froids, la présence de vent, de neige et de glace, du permafrost (sol gelé en permanence), une végétation majoritairement herbacée (lichens, mousses, herbes et carex, arbres nains) quasi-absente dans les déserts polaires. Enfin, les montagnes caractérisent des environnements en altitude, où les conditions (pente, climat, sol, végétation) peuvent varier de manière importante entre deux localisations proches. Selon le climat retrouvé dans ces macroécosystèmes, la faune y est plus ou moins abondante et diversifiée. La forêt tropicale humide bénéficie d'un ensoleillement et de précipitations importantes tout au long de l'année, favorisant un couvert végétal persistant, une productivité et une richesse spécifique très élevées. À l'inverse, en zone désertique où la productivité végétale est faible et les espèces présentes généralement peu digestibles, la faune est peu développée. En Antarctique, on peut néanmoins retrouver quelques invertébrés, ainsi que des mammifères et oiseaux marins qui sont principalement présents sur les côtes et tirent profit des ressources marines. Dans la toundra, la faune native est rejointe par d'autres insectes, mammifères et oiseaux migrateurs lors de la saison la plus douce. De la même manière, l'occurrence de la faune dans les forêts tempérées est plus importante à partir du printemps, tandis que certaines espèces vivant dans la taïga ont développé des stratégies leur permettant de survivre à l'hiver. Dans les macroécosystèmes à prairies comme les savanes, c'est la saison la plus chaude et sèche qui limite la présence et la survie des espèces animales. L'abondance saisonnière de graines permet d'approvisionner les insectes, et ainsi, les oiseaux migrateurs. Les grands prédateurs se nourrissent des herbivores, dont les populations sont également contrôlées par la sécheresse et la famine qu'elle engendre. Néanmoins, les cultures et l'élevage du bétail amoindrissent de plus en plus la surface des terres disponibles à la faune sauvage. Cette classification classique des macroécosystèmes terrestres ne tient en effet pas compte de la présence de l'homme et de ses activités. En réponse à cela, la notion d'anthrome ou biome anthropogénique a été apportée afin de nommer les entités dont les caractéristiques écologiques principales résultent des interactions entre les humains et les écosystèmes (Ellis and Ramankutty, 2008; Triplet, 2020). Basé sur des analyses de densité de population humaine, de l'utilisation et de la couverture du sol, plusieurs catégories ont été définies, incluant, entre autres, les zones urbaines, villages (pastoraux, rizicoles…), terres cultivées, pâturages, et zones forestières peuplées (Ellis et al., 2010; Ellis and Ramankutty, 2008). Une autre classification basée sur les pressions anthropiques majeures contrôlant la dynamique évolutive des surfaces terrestres et aquatiques a été créée pour cartographier et mettre en évidence quatre grands types d'anthrome (**Figure 1-2** ; Jørgensen et al., 2019).

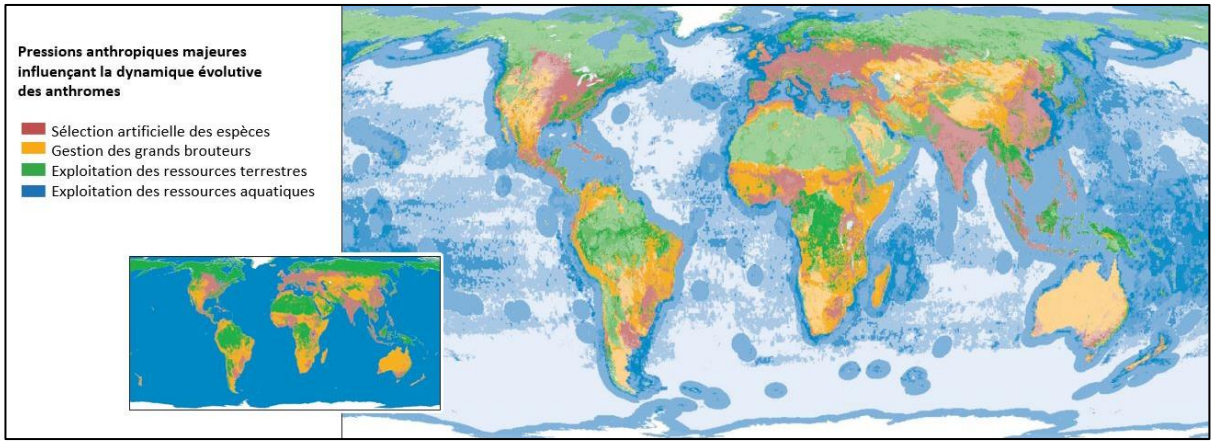


Figure 1-2. Biomes anthropogéniques regroupés par type de contrôle direct de l'évolution par l'homme : sélection artificielle des espèces couvrant la surface (rouge) ; sélection, gestion et contrôle des grands herbivores brouteurs généralement domestiqués (jaune), exploitation des ressources de faune et de flore sur terre (vert) et en mer (bleu). Les nuances de couleur indiquent l'intensité du contrôle. Adapté de Jørgensen et al. (2019).

La classification des macroécosystèmes n'est pas limitée aux zones terrestres. À l'échelle la plus large, on peut distinguer deux types de biomes aquatiques : ceux d'eau douce, regroupant les sources, rivières, étangs et lacs notamment, et ceux d'eau salée. Le milieu marin couvrant près de 71 % de la surface du globe et équivalant à près de 361,13 millions de km^2 d'eau (Martínez et al., 2007), les macroécosystèmes marins représentent la plus grande partie de la biosphère. Ils peuvent être définis selon le climat, la profondeur et les processus spatio-temporels qui s'y jouent, distinguant ainsi les biomes suivants : biomes de type pélagique, abyssal, hadal ou polaire, mer et plateau continental de zone tempérée, zones d'upwelling (remontée d'eau froide riche en nutriments) tempérées ou tropicales, et zones tropicales coralliennes (**Figure 1-3** ; Olson and Dinerstein, 2002). De fait, le milieu marin est subdivisé en couches horizontales, superposées, et définies selon la proximité du substrat, la profondeur et la pénétration de la lumière dans l'eau (**Figure 1-4**). Ainsi, on oppose la zone océanique pélagique à la zone benthique, cette dernière étant située au plus près du substrat, c'est-à-dire du sédiment organique et inorganique constituant le fond marin. Au sein de la zone océanique, la zone photique permet aux organismes photosynthétiques de fonctionner grâce à la pénétration des rayons lumineux et à une haute teneur en oxygène ; le phytoplancton et le zooplancton à la base des réseaux trophiques, y sont les organismes dominants. Au-delà, la raréfaction de la lumière, puis son absence, conduisent à un appauvrissement des formes de vie, en zones aphotique et abyssale, respectivement. La zone océanique joue un rôle critique dans les processus climatiques, abrite des espèces à larges aires de répartition et supporte de nombreuses espèces d'intérêt commercial. Néanmoins, les eaux océaniques épipélagiques sont généralement moins riches en terme de biomasse et de diversité spécifique que les eaux situées en zone néritique, étroitement liées au littoral (Jennings et al., 2008) (**Figure 1-4**).

Avec 1 634 701 km de côtes, les milieux marins interagissent intimement avec les écosystèmes terrestres (Burke et al., 2001). Les côtes comprennent des rivages sableux ou rocheux, des falaises, des plaines côtières vallonnées ou plates, des plateaux côtiers étroits ou vastes et une grande variété de zones humides telle que les estuaires, les marais salants et les deltas, dont la dynamique détient une influence sur celle des écosystèmes situés sur le littoral et le plateau continental, à savoir, les mangroves, la plupart des récifs coralliens, les herbiers marins et les algueraies, caractéristiques des zones benthiques néritiques (Martínez et al., 2007; Millenium Ecosystem Assessment, 2005a). Les types de climat que l'on trouve sur les côtes étant tout aussi variables qu'en milieu terrestre, allant du climat tropical sec ou humide aux climats tempéré et polaire, les associations d'espèces sont également influencées par les caractéristiques climatiques de l'environnement.

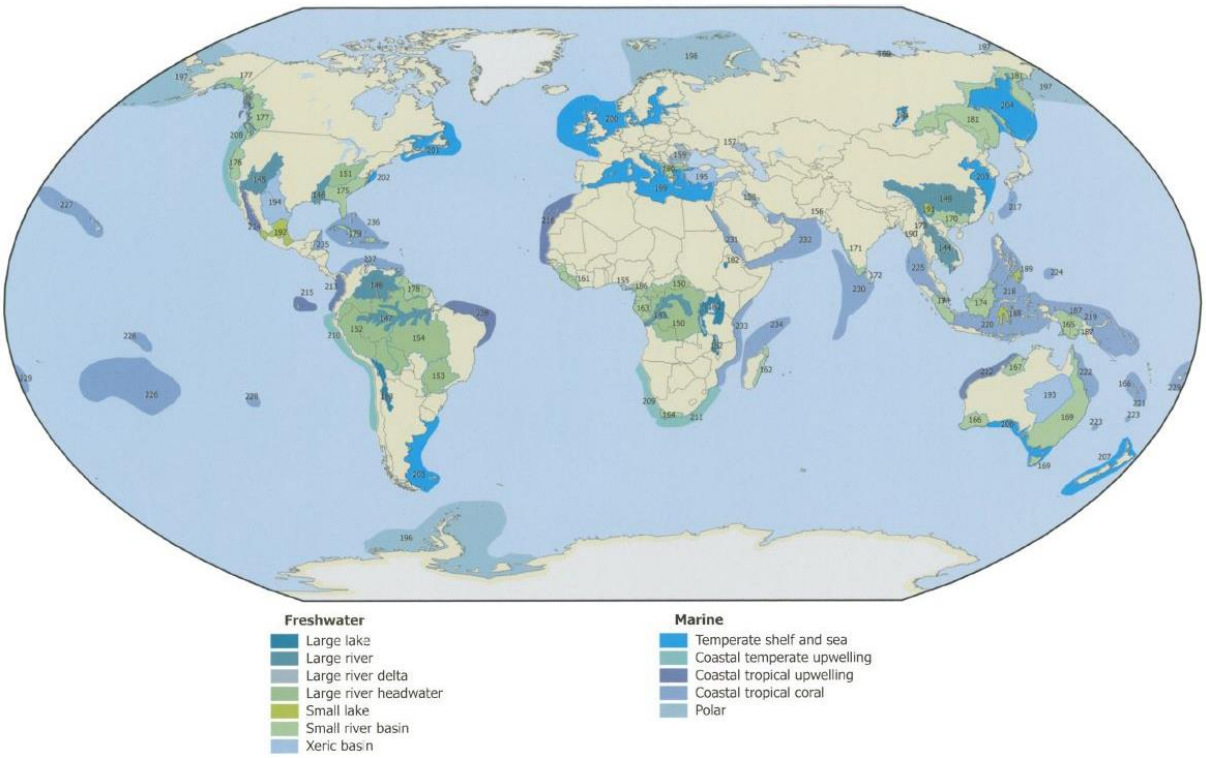


Figure 1-3. Ecorégions dulcicoles et marines associées à différents types de biomes (cf. légende) et faisant partie de « The Global 200 ». Ces écorégions ont été retenues au vu des paramètres descriptifs utilisés pour caractériser la structure de la biodiversité au niveau mondial (rareté mondiale des habitats, richesse spécifique, présence d'espèces endémiques, de taxons supérieurs inhabituels, de phénomènes écologiques ou évolutifs particuliers). Elles nécessitent donc de bénéficier de mesures de conservation et de gestion, de manière prioritaire. Extrait de Olson and Dinerstein (2002). Les numéros correspondent aux écorégions listées dans l'article cité.

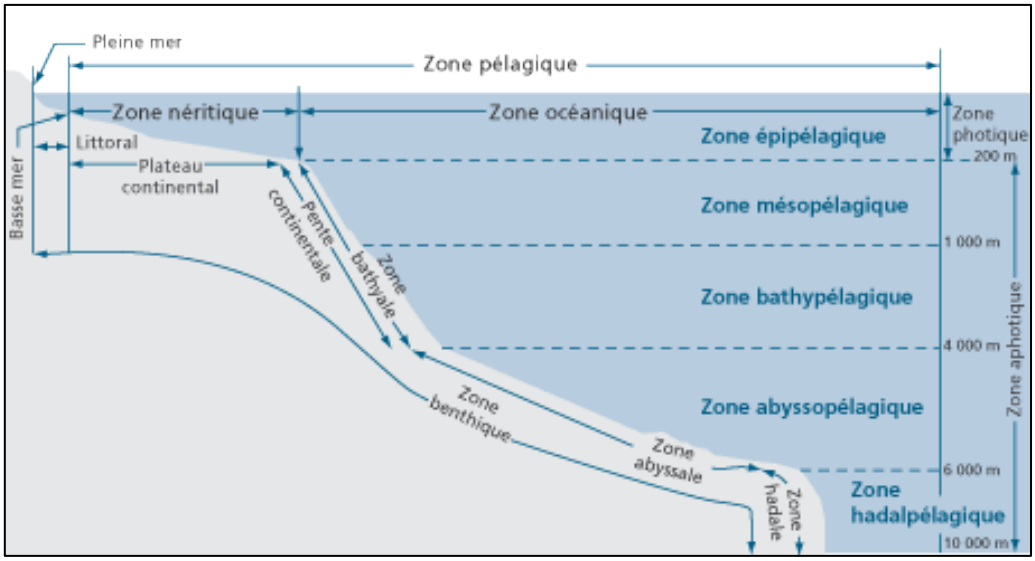


Figure 1-4. Subdivisions verticales des fonds marins. Extrait de FAO, n.d.

En zones tropicales et subtropicales, les mangroves, parfois classées dans les écosystèmes terrestres, se développent le long du littoral, à l'interface entre terre et mer, sur des côtes protégées. Les mangroves sont essentiellement formées par des espèces végétales de type palétuviers, de hauteur et couvert différents, qui ont développé des traits morphologiques et physiologiques leur permettant de croître dans un sol présentant un niveau de salinité spécifique, dans des conditions anaérobies, et de tolérer l'immersion, grâce, par exemple, à un système racinaire aérien typique (Hogarth, 2007). En réduisant l'énergie de la houle notamment lors des évènements cycloniques, et en filtrant les polluants des écoulements terrestres, les mangroves ont un rôle essentiel de protection des côtes et des écosystèmes marins (Hogarth, 2007). Elles abritent une faune riche et diversifiée (entre autres : crustacés, bivalves, gastéropodes, sauropsidés et mammifères marins), constituent un habitat refuge important, ainsi qu'une zone de fraie et de nurserie pour les poissons et leurs juvéniles notamment, si bien que leur rôle s'étend bien au-delà de leur limite géographique (Nagelkerken et al., 2008).

De la même manière, les récifs coralliens abritent une importante vie marine, bien qu'ils couvrent au plus 1% de la surface océanique (Martínez et al., 2007). Ces derniers sont construits par les polypes mous de coraux dans des conditions spécifiques : eau claire, oxygénée, entre 20 et 30°C, à salinité stable, permettant aux algues symbiotiques (les zooxanthelles) de fournir à leurs hôtes les nutriments nécessaires à la formation de leur exosquelette calcaire (Walker and Wood, 2005). Outre les récifs frangeants, récifs barrières et atolls, on retrouve également des récifs en zone mésophotique (c'est-à-dire jusqu'à 150 m de profondeur environ), et même dans des zones bien plus profondes où la lumière est quasi-inexistante (Walker and Wood, 2005). D'autres espèces de coraux forment également des récifs ou jardins coralliens dans les eaux polaires d'Europe du Nord et du Groenland. Ces écosystèmes ne sont pas épargnés par les changements climatiques et souffrent de la hausse des températures et du niveau de la mer, ainsi que de l'acidification des océans ; phénomènes qui conduisent à un blanchissement des colonies coralliennes et à leur extinction (GIEC, 2014).

Les herbiers marins et algueraies, moins connus, mais présents sous presque toutes les latitudes, sont basés sur des communautés de macrophytes benthiques (c'est-à-dire fixées au fond), constituées de phanérogames marines, associées à des algues pluricellulaires macroscopiques. Herbiers et algueraies, végétaux chlorophylliens, se développent essentiellement à l'étage infralittoral (entre le niveau de marée basse et la limite compatible avec leur survie). La limite de profondeur inférieure de ces espèces végétales est dépendante de l'écologie de chaque espèce et des caractéristiques du milieu (température, luminosité, turbidité, salinité, courants, etc.) mais se situe en général vers 15-20 m dans l'océan et 30-40 m en mer Méditerranée (Larkum et al., 2006; Short et al., 2007). Les espèces sciaphiles (qui tolèrent ou exigent un éclairement de faible intensité, principalement des algues) peuvent coloniser les fonds marins à l'étage circalittoral (qui s'étend approximativement de 40 m de profondeur jusqu'à la limite de la zone euphotique, à savoir, 100 m de profondeur). Ces deux étages constituent le système phytal. De plus amples informations concernant ce type d'écosystème côtier marin seront apportées dans le chapitre **1.2.1. Herbiers marins et algueraies : des écosystèmes côtiers à part entière**.

Bien que les récifs coralliens arborent une richesse spécifique impressionnante, d'autres écosystèmes moins charismatiques (Duarte et al., 2008) abritent des espèces peu communes, endémiques, et/ou des processus écologiques ou évolutifs rares ou menacés. Lorsque l'on considère les cinq facteurs anthropiques majeurs responsables de la perte de biodiversité et des changements dans les écosystèmes, on constate que leur impact a été très fort au cours du siècle passé sur les eaux continentales et côtières (**Figure 1-5** ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005b). De plus, les écosystèmes côtiers continuent à se dégrader fortement puisqu'ils subissent encore aujourd'hui une pression croissante de la part de ces cinq facteurs d'impact (**Figure 1-5** ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005b), d'où la nécessite d'étudier le fonctionnement de ces écosystèmes et de comprendre la manière dont ils sont impactés pour mieux définir les mesures à mettre en place pour les protéger et les gérer de manière

durable. Ainsi, et au regard du sujet de thèse, le reste de l'introduction et les exemples présentés seront focalisés sur le milieu marin côtier, et plus spécifiquement, sur les herbiers marins.

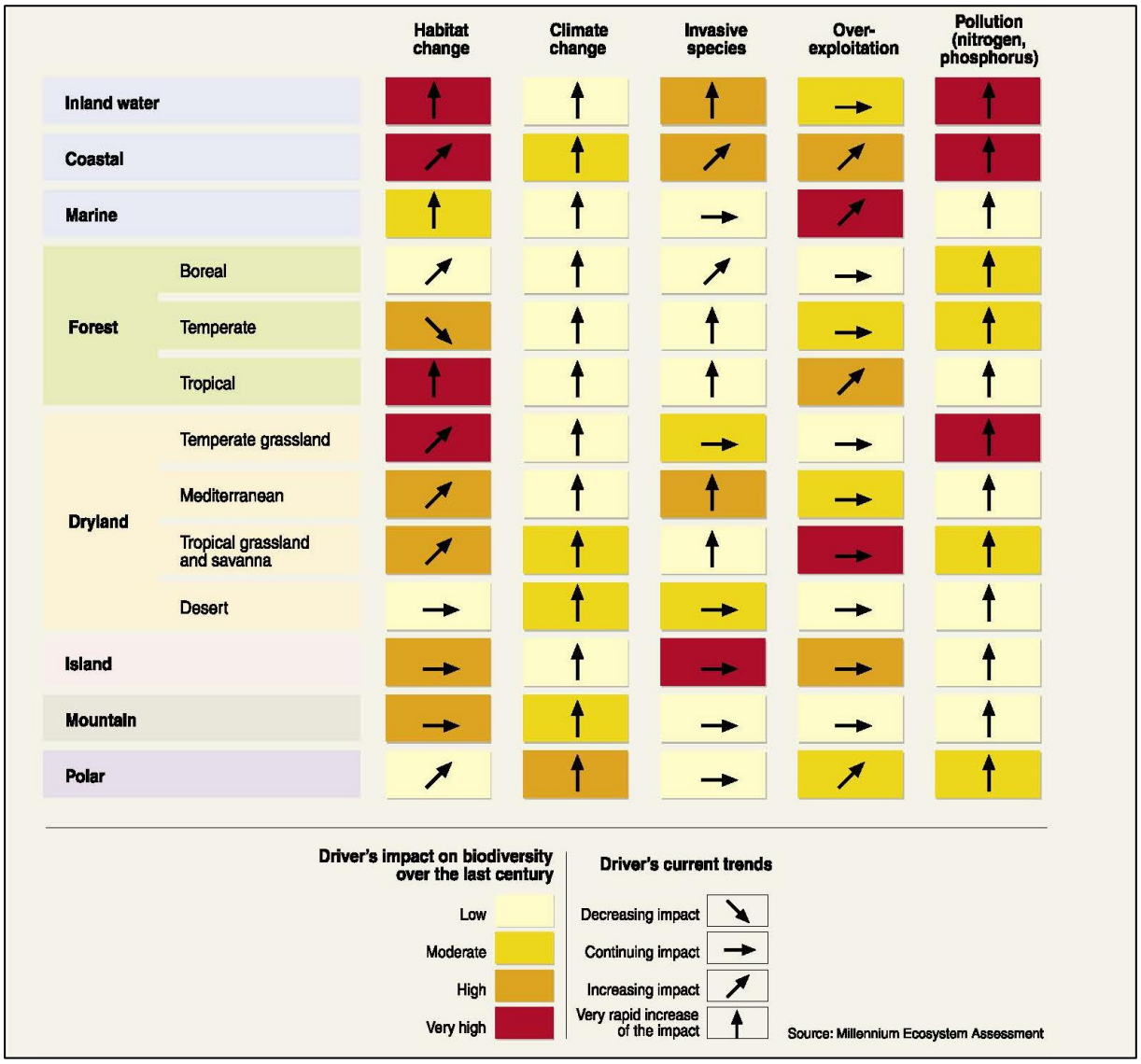


Figure 1-5. Principaux facteurs directs de changement dans la biodiversité et les écosystèmes. La couleur de la cellule indique l'impact de chaque facteur sur la biodiversité dans chaque type d'écosystème au cours des 50 à 100 dernières années. Un impact élevé signifie qu'au cours du siècle dernier, le facteur examiné a considérablement modifié la biodiversité dans ce biome ; un impact faible indique qu'il a eu peu d'influence sur la biodiversité dans le biome. Les flèches indiquent la tendance du changement. Les flèches horizontales indiquent une persistance du niveau d'impact actuel ; les flèches diagonales et verticales indiquent des tendances d'impact progressivement croissantes. Ainsi, par exemple, si un écosystème a subi un impact très élevé d'un facteur particulier au cours du siècle dernier (comme l'impact des espèces envahissantes sur les îles), une flèche horizontale indique que cet impact très élevé est susceptible de perdurer. La figure présente les impacts et tendances au niveau mondial, qui peuvent être différents de ceux au sein de régions spécifiques. Extrait de Millenium Ecosystem Assessment (2005b).

1.1.2 Structure et fonctionnement d'un écosystème

1.1.2.1 Interactions et perturbations au sein du système

Un écosystème est défini comme un complexe dynamique au sein duquel interagissent la biocénose, ou ensemble des communautés d'organismes vivants, et le biotope, ou environnement physico-chimique (CDB, 1992). La distribution géographique des interactions dynamiques, ou processus écosystémiques, détermine les limites de l'écosystème. Néanmoins, un écosystème reste généralement « ouvert » puisqu'il communique avec le ou les écosystèmes voisins, à travers les flux biologiques, biophysiques et chimiques (par ex. le flux de carbone ou de graines disséminées par les consommateurs), le mouvement des organismes et les relations trophiques (Triplet, 2020). Ces liens permettent le maintien d'une productivité accrue dans l'habitat considéré, la persistance des populations, et confèrent plus de **résilience** aux différents écosystèmes communicants (Unsworth et al., 2015). Ainsi, à travers les flux d'énergie et de matière entre différents écosystèmes connectés et au sein d'un écosystème (écosystème d'intérêt et écosystèmes dits « de soutien ») se crée une véritable unité fonctionnelle ; l'ensemble de leurs constituants étant liés par des relations causales qui déterminent et façonnent la structure et la fonctionnalité de l'écosystème ou de l'habitat d'intérêt. Certaines boucles de rétroaction, ainsi que des facteurs externes à ces boucles, mais agissant sur ces dernières, impliquent des paramètres physico-chimiques du milieu, tels que courant, luminosité, turbidité, et structure tridimensionnelle de l'habitat, si l'on prend l'exemple d'un herbier marin en tant qu'écosystème centré sur les phanérogames marines (**Figure 1-7** : boucles jaune, marron et rouge). Le dérèglement ou la survenue d'un de ces facteurs peut néanmoins agir comme une **perturbation** (cf. Boudouresque, 2011; Pergent et al., 2012). L'écosystème parviendra ou non à faire face en fonction de ses caractéristiques et de son état. Un herbier exposé à un stress prolongé tel qu'une eau turbide est en capacité de se maintenir s'il est doté de traits favorisant sa **résistance**, par exemple, un stockage important de glucides dans les rhizomes lui permettant de mobiliser ses réserves énergétiques lorsque la photosynthèse est moins efficace. Si, au contraire, la perturbation est brutale et cause l'arrachage des plants, ce sont des traits favorisant son rétablissement (ou « recovery ») qui lui seront avantageux : banque de graines, survie des fragments dans la colonne d'eau. Un système déjà affaibli par un stress chronique sera moins **résilient** et aura plus de mal à faire face à une perturbation épisodique additionnelle (cf. revue de Unsworth et al., 2015).

Mais structure et fonctions d'un écosystème ne reposent pas exclusivement sur des facteurs abiotiques, mais aussi sur des caractéristiques biotiques. Des interactions entre les herbiers et d'autres organismes entrent en jeu, comme par exemple les algues, avec lesquelles il existe des relations de compétition pour les ressources (espace, nutriments, luminosité). Une augmentation de l'abondance de ces dernières entraîne une diminution de celle des phanérogames marines, ce qui met en évidence l'existence de relations causales négatives (**Figure 1-7** : boucle de rétroaction verte). Les interactions trophiques, et notamment la prédation, sont des facteurs additionnels à prendre en compte : les superprédateurs peuvent indirectement altérer la productivité primaire en se nourrissant de consommateurs primaires ou d'herbivores via des processus descendants (ou « top-down control » ; **Figure 1-7** : partie droite). À l'inverse, la croissance et la productivité des producteurs primaires peuvent contrôler la dynamique des communautés animales d'échelons trophiques supérieurs par des processus ascendants (ou « bottom-up control » ; **Figure 1-7** : boucle de rétroaction bleue). Les deux types de processus agissent de concert, mais un déséquilibre dans l'un des maillons, engendré par quelconque autre facteur (dit « facteur externe », cf. **Figure 1-7**), peut conduire à des effets en cascade se répercutant sur tous les maillons du réseau ; c'est ce que l'on nomme une cascade trophique (Unsworth et al., 2015). Pour illustrer ce phénomène, prenons l'exemple des forêts sous-marines de varech (ou « kelp forests ») de l'océan Pacifique nord (Estes et al., 1998; Jackson et al., 2001; Jones et al., 1997). En raison de la déplétion des stocks de poissons, qui constituent l'essentiel du régime alimentaire des phoques, ces derniers ont vu leur population baisser drastiquement. Leurs prédateurs, les orques, se sont alors rabattus sur les otaries, déjà menacées par le commerce de la fourrure et qui étaient elles aussi des prédateurs-clés. Leur déclin a alors permis l'essor des populations d'oursins herbivores, laissant les forêts de macro algues brunes en proie au surpâturage et

les conduisant à se raréfier, alors que ces dernières étaient d'importantes ingénieures d'écosystèmes, en réduisant l'impact des vagues et courants, en maintenant une eau claire, et en fournissant un habitat pour de multiples autres espèces. Les interactions alimentaires génèrent ainsi des effets réciproques sur la démographie des proies et des prédateurs, en fonction des ratios proies/prédateurs (équations de Lotka-Volterra), mais aussi avec des effets qui peuvent dépendre du nombre (pair ou impair) de niveaux entre le maillon considéré et le niveau le plus haut du réseau trophique (Berryman, 1992; Estes et al., 1998).

Étant donné les perturbations importantes et récurrentes auxquelles font face les être vivants et leurs populations, une partie de leurs capacités de résistance et de résilience ont été dégradées, voire détruites. Il devient urgent de fournir à ces derniers le moyen d'accroître à nouveau leurs capacités de résistance, de résilience, et donc d'adaptation, pour assurer leur sauvegarde. À l'échelle de l'écosystème entier, ceci passe par le maintien de : la variabilité génétique et phénotypique au sein de chaque espèce, la diversité des espèces, et la continuité de l'habitat (Unsworth et al., 2015). Ces champs d'action ne sont néanmoins pas suffisants pour assurer la préservation d'un écosystème. La prise en compte et la gestion des paramètres biophysiques, mais aussi biologiques, sont essentielles (Unsworth et al., 2015). Ceci passe, entre autres, par la réduction du nombre de pressions appliquées sur l'écosystème, le renforcement de la continuité écologique entre différents types d'écosystèmes, et la sauvegarde des différents maillons du réseau trophique qui entrent en jeu dans le maintien des processus ascendants et descendants.

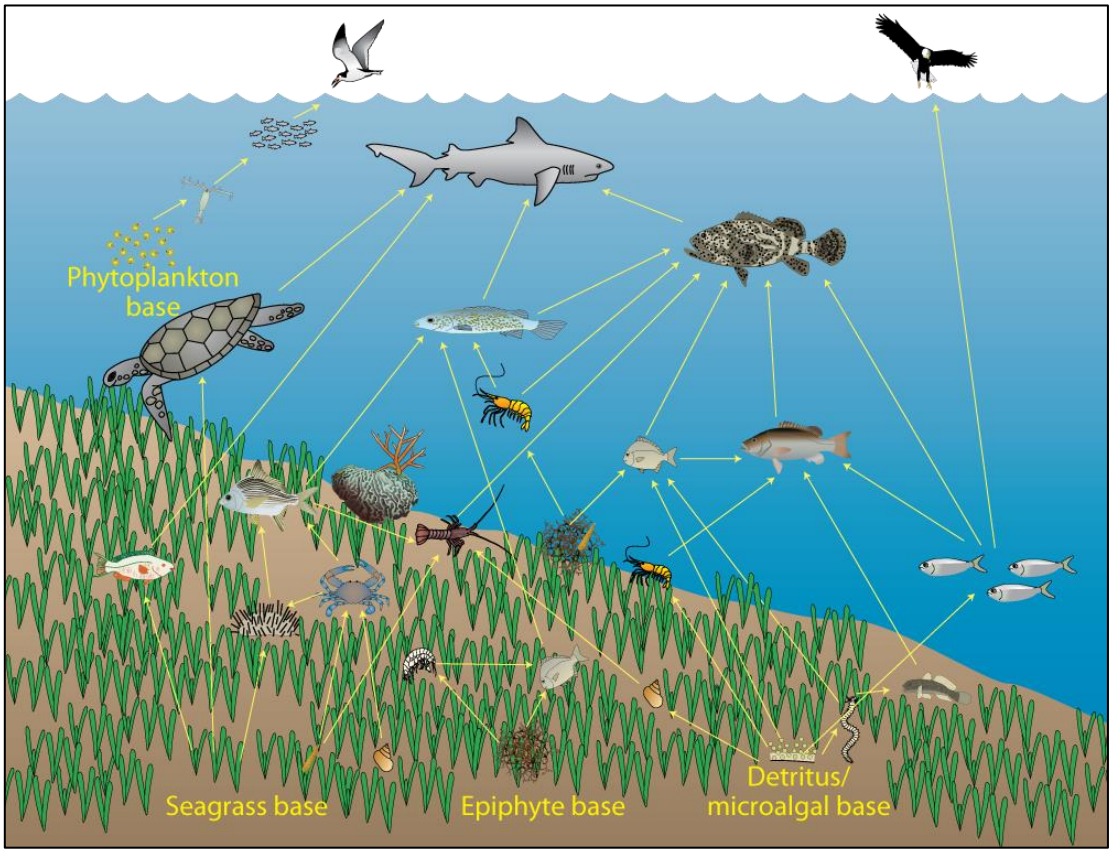


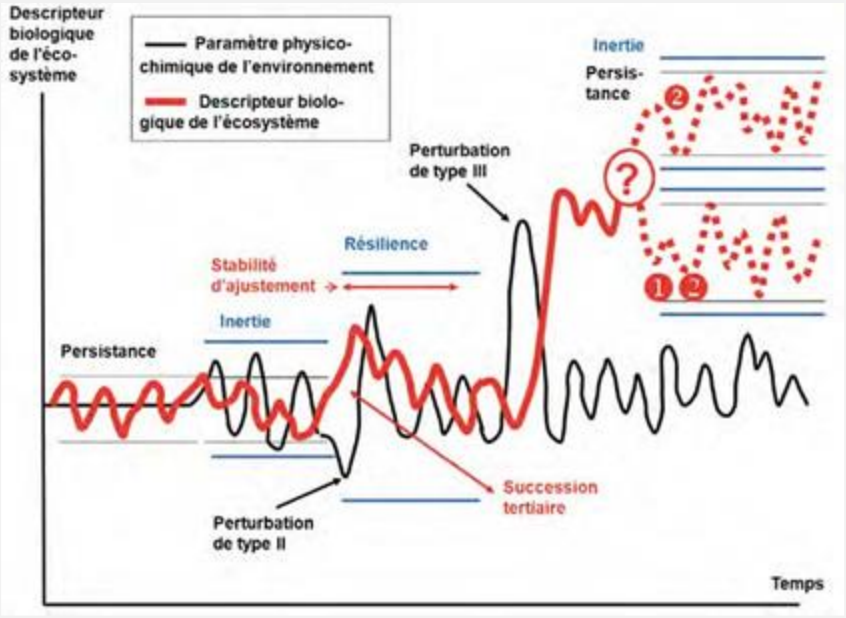
Figure 1-6. Diagramme conceptuel illustrant la manière dont un herbier marin, ici de Floride du Sud, supporte le réseau trophique. Extrait de Kruczynski and Fletcher, 2012.

Box 1 : Perturbations, Résistance et Résilience

Les écosystèmes sont soumis à des **perturbations**, c'est-à-dire des évènements localisés, généralement imprévisibles, de durée et d'intensité variables, qui, en endommageant, déplaçant, ou détruisant des organismes vivants, sont le moteur de la dynamique des écosystèmes. Les perturbations peuvent être épisodiques : courtes et intenses (ex : feu, cyclone), à récurrence élevée (ex : marées, broutage), ou bien chroniques et représenter une pression progressive (ex : intensification de la pêche, réchauffement climatique). En créant des espaces vacants, les perturbations peuvent générer une opportunité de colonisation pour de nouveaux organismes.

L'écosystème réagit de manière variable en fonction des perturbations rencontrées. Naturellement, et même en l'absence de perturbations, les descripteurs biologiques de l'écosystème fluctuent, ce qui correspond au phénomène de **persistance**. Lorsqu'une perturbation (dite de type I) survient, la réaction de l'écosystème oscille avec une amplitude similaire à celle qui se produit naturellement en l'absence de perturbations : l'écosystème est dans sa zone d'**inertie**, ou de **résistance**. Il conserve sa trajectoire habituelle et se maintient dans un état relativement stable (un état d'inertie, d'équilibre dynamique), dans lequel il conserve une composition et une structure suffisantes lui permettant d'assurer ses fonctions (en son sein et avec les écosystèmes avec lesquels il interagit). La résistance d'un écosystème est accrue par la redondance fonctionnelle, c'est-à-dire, par le fait qu'un processus particulier peut être réalisé par plusieurs espèces d'un même écosystème, si tant est que ces espèces ne répondent pas de la même manière à la perturbation. En effet, une espèce peut être capable de remplacer totalement ou partiellement une autre espèce en jouant un rôle similaire. Une perturbation de type II a pour effet d'engendrer une réaction supérieure à celle de l'état de persistance. Tant que cette perturbation n'entraîne pas la destruction de l'écosystème et qu'il parvient à retourner à son état antérieur ou à un état similaire à ce dernier (selon des modalités et une vitesse qui lui sont propres, également appelées stabilité d'ajustement), l'écosystème se trouve dans sa zone de **résilience**. Un écosystème est plus ou moins résilient, et ceci en fonction du temps qu'il met à se réorganiser pour récupérer son état « initial », à retrouver son fonctionnement habituel. La capacité de résilience dépend également de l'effet d'assurance (ou « insurance effect»), qui augmente avec la diversité biologique (des gènes, des espèces et de leurs traits et réponses) et la continuité de l'habitat. Une perturbation de type III conduira l'écosystème à sortir de sa zone de résilience et aura pour effet d'entraîner des modifications profondes dans sa composition et son fonctionnement, ou sa **destruction**. Un nouvel écosystème pourra se former en fonction des conditions environnementales et suivra à nouveau les étapes de la succession écologique, d'un écosystème pionnier à un écosystème climacique théorique.

Références : Triplet (2020) ; Unsworth et al. (2015) ; Pergent et al. (2012).



Schématisation de la réaction d'un écosystème (ou de l'un de ses descripteurs biologiques) aux fluctuations des paramètres physico-chimiques (pouvant être engendrées par des perturbations), en fonction du temps : persistance, inertie, résilience. D'après Pergent et al. (2012) et Boudouresque (2011).

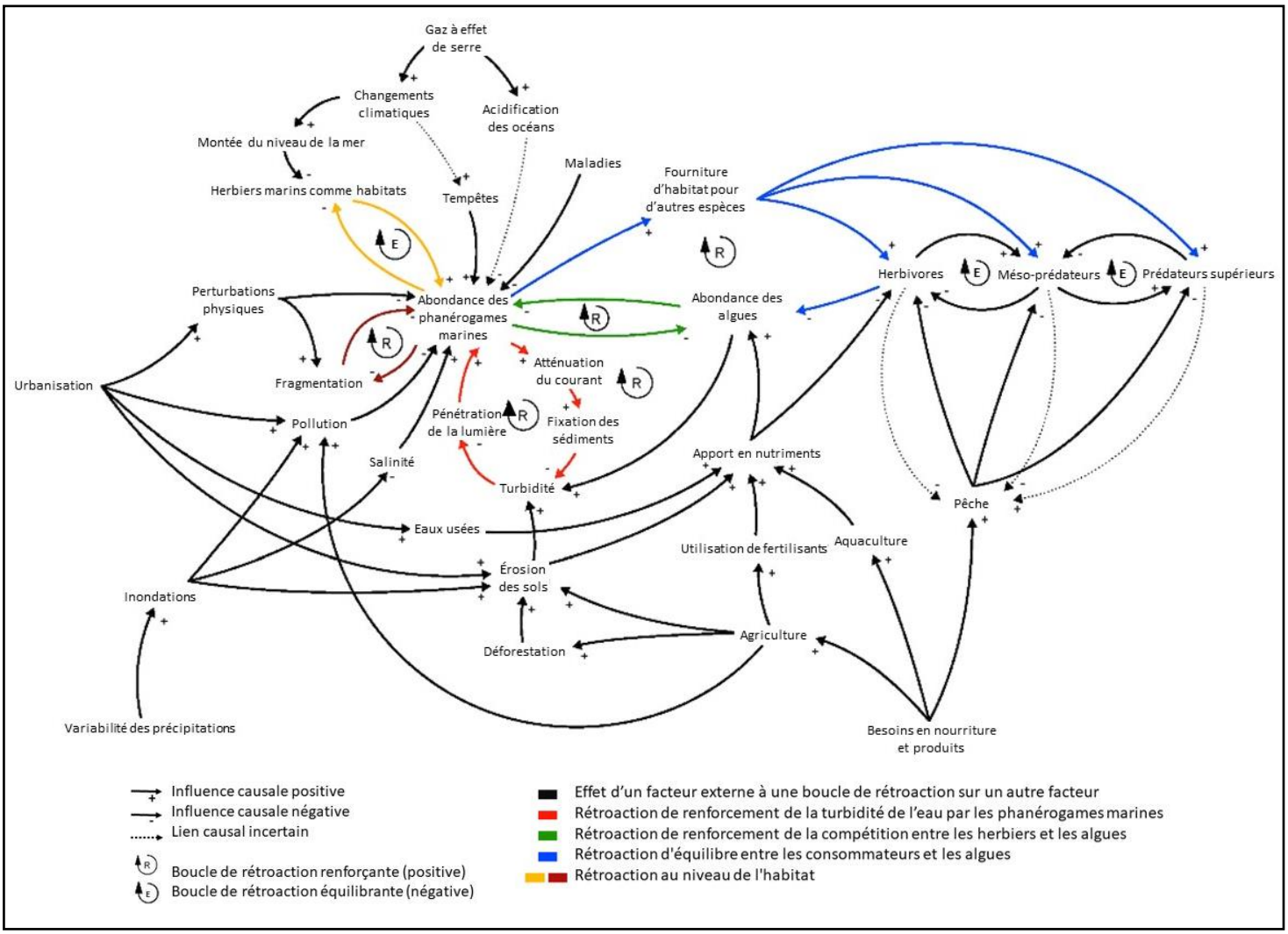


Figure 1-7. Diagramme des boucles causales, dans le contexte d'un changement de régime des transitions d'un herbier marin. Les couleurs indiquent les différentes rétroactions qui sous-tendent les transitions de l'herbier, et les relations avec les facteurs externes sont indiquées en noir. Extrait de Biggs et al., 2018.

1.1.2.2 L'alimentation : paramètre d'étude clé de la structure et du fonctionnement d'un écosystème

L'étude des réseaux trophiques est donc essentielle pour permettre une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes et pour agir en faveur de la préservation de ces derniers et de la conservation des espèces menacées. Les réseaux trophiques décrivent les flux de matière et d'énergie qui surviennent à travers les relations alimentaires (relations proies-prédateurs) qu'entretiennent les groupes d'organismes de différents niveaux : producteurs primaires (en majeure partie les végétaux photosynthétiques qui produisent de la matière organique), herbivores, consommateurs primaires et secondaires si l'on considère de la matière organique vivante comme élément de base (voie des herbivores), ou entre les décomposeurs, détritivores et microbivores, consommateurs primaires et secondaires, si le maillon initial est constitué de matière organique morte (particulaire ou dissoute, issue de plantes ou animaux morts, de fèces) en cours de décomposition (voie détritique) (Begon et al., 2006; Moore et al., 2004) (**Figure 1-7** : partie droite, et **Figure 1-6**). L'étude de l'**alimentation** et de ses composantes, notamment à travers la description du régime alimentaire de différentes espèces, populations, et individus, permet de déterminer leur niveau trophique et les interactions qu'ils entretiennent, afin de mieux comprendre leur place et leurs rôles dans l'écosystème. Se focaliser sur **la nutrition** permet par ailleurs d'appréhender comment un être vivant répond à ses besoins physiologiques et gère sa balance énergétique. Ainsi, le champ disciplinaire qu'est l'écologie trophique vise à « comprendre les déterminismes et les conséquences écologiques des relations alimentaires et de l'acquisition des ressources nutritives par les êtres vivants » (Perga et al., 2018).

Box 2 : Alimentation et Nutrition

L'alimentation englobe tous les comportements et activités relatifs à : la recherche de nourriture (=approvisionnement, fourragement), la sélection alimentaire, la préhension et la manipulation, l'acquisition et l'ingestion des items alimentaires, à travers la prédation ou le pâturage.

La nutrition, quant à elle, se réfère aux processus et mécanismes physiques et biochimiques par lesquels un organisme vivant transforme des aliments pour assurer son fonctionnement.

Références : Benhamou (1993) ; Triplet (2020)

Box 3 : Fitness

La fitness, valeur adaptative ou sélective d'un individu, représente, dans la théorie de l'évolution, la capacité d'un individu à contribuer à la génération suivante (autrement appelée aptitude phénotypique), c'est-à-dire, à survivre jusqu'au stade adulte, à se reproduire, et à produire des descendants viables et capables de se reproduire à leur tour. Les paramètres démographiques généralement utilisés pour mesurer la fitness d'un individu sont le taux de croissance, le taux de survie et le succès reproducteur. En génétique des populations, la fitness d'un individu représente la contribution d'un individu (ou génotype) au pool génétique de la génération suivante, la valeur sélective d'un allèle donné d'un gène étant calculée comme le rapport de l'effectif des individus (les descendants) ayant ce génotype à la génération t+1 par rapport à l'effectif des individus parents ayant ce génotype à la génération t.

Références : Benhamou, 1993 ; Triplet, 2020 ; Ydenberg et al., 2007.

Dans le domaine de l'écologie comportementale, l'utilisation des ressources a principalement été appréhendée selon la théorie des stratégies optimales d'approvisionnement ou "Optimal Foraging Theory" (OFT; Emlen, 1966; MacArthur and Pianka, 1966; Pyke, 1984; Schoener, 1971). La théorie postule que la sélection naturelle a favorisé les individus ayant la meilleure **fitness**, et donc, le taux de croissance le plus élevé et/ou le taux de mortalité le plus bas (Ydenberg et al., 2007), et de ce fait, a conduit à l'émergence et au maintien des stratégies les plus appropriées pour maximiser l'acquisition d'énergie par unité de temps et sur le long terme (Benhamou, 1993; Kamil et al., 1987). Le choix étant limité par les caractéristiques de l'animal, et contraint par ses capacités ou sa condition physique, mais également par des facteurs abiotiques, chaque comportement est associé à des coûts et bénéfices pour sa croissance, sa survie et sa reproduction, et il s'agit alors d'adopter une stratégie qui représente le meilleur compromis pour minimiser les coûts et maximiser les bénéfices, sur le long terme, dans un environnement et un contexte spécifiques (Bailey et al., 1996; Kamil and Roitblat, 1985).

Il existe de multiples méthodes, utilisables de manière complémentaire, qui permettent de répondre à diverses questions relevant du domaine de l'écologie trophique (voir Majdi et al., 2018 pour revue). L'étude des relations prédateurs-proies impliquant des organismes macroscopiques, à l'échelle de l'individu ou de la population, peut se baser sur des **méthodes d'observations des individus** ou sur des **indicateurs biologiques ou biochimiques** permettant de retracer leur comportement alimentaire. Dans le milieu naturel, l'activité d'alimentation peut être mise en évidence à l'aide de *capteurs de mouvements* (accéléromètres, gyroscopes), de *profondeur*, et de *température interne* qui peuvent être couplés à des *systèmes d'enregistrement de la localisation* (balises Argos et/ou GPS) ou à l'*analyse des parasites du système gastro-intestinal*, qui renseignent sur la position géographique de l'animal lors du nourrissage. De manière plus spécifique, il est possible de déterminer la composition du régime alimentaire à partir d'observations directement réalisées par des *observateurs* ou à l'aide de *dispositifs technologiques* tels que des stations vidéos, pièges photographiques, drones, caméras embarquées, ou encore en *analysant ce qui a été ingéré* (récupération du bol alimentaire par lavages stomacaux, dissection/nécropsie et analyse du contenu intestinal), voire *excrété* (par analyses des fèces, à l'aide d'approches moléculaires permettant de discriminer les proies consommées grâce à leur ADN). Une *analyse biochimique des traceurs de biomasse* peut également être envisagée, notamment lorsque l'observation du comportement alimentaire, la collecte du bol alimentaire ou d'excréments sont impossibles. Il s'agit d'éléments ou de molécules qui sont issus des ressources trophiques, qui contribuent à la création de biomasse chez le consommateur et se retrouvent ainsi dans ses tissus ou fluides biologiques. La recherche et l'étude de ces biomarqueurs (**isotopes stables** ; acides gras, acides aminés et sucres aminés non synthétisés par le consommateur ; contaminants tels que métaux traces et composés organiques xénobiotiques qui s'accumulent dans certains tissus d'organismes animaux ou végétaux particuliers et qui peuvent être bio-magnifiés, c'est-à-dire de plus en plus concentrés dans les tissus à mesure qu'ils sont transmis à des organismes ayant un niveau trophique de plus en plus élevé) chez un consommateur permettent d'apporter des renseignements quant aux ressources qu'il a consommées, et de quelle manière l'élément traceur est assimilé. L'utilisation des **isotopes stables** comme biomarqueurs consiste à comparer les ratios de deux isotopes stables d'un élément (par exemple : carbone – C, azote – N , soufre – S , hydrogène – H et deutérium –D, oxygène – O) d'une ressource alimentaire potentielle et de son consommateur présumé, chez lesquels on aura prélevé un échantillon de tissu biologique (derme, muscle, sang, écaille, plume ou poil, ou organisme entier) pour réaliser les analyses, en tenant compte du fait que les espèces, individus, et tissus ont des facteurs de discrimination trophique différents puisque certains mécanismes physiologiques et cellulaires conduisent à une assimilation moins efficace de l'isotope le plus lourd (Majdi et al., 2018; Michener and Lajtha, 2008). La comparaison des signatures isotopiques des différents échantillons permet ainsi d'estimer la position trophique des organismes étudiés (le ratio isotopique $^{15}N:^{14}N$ ou « $\delta^{15}N$ » évoluant dans le même sens que le niveau trophique), leur zone d'alimentation (les ratios $^{13}C/^{12}C$ ou « $\delta^{13}C$ » et $^{34}S/^{32}S$ « $\delta^{34}S$ » étant plus élevés en milieu marin océanique et chez les macroalgues, et plus faibles en milieu marin côtier et chez les phanérogames marines par exemple), le type de ressources sur lesquelles ils s'alimentent (des ressources différentes ayant des signatures isotopiques différentes) et les proportions associées (Bradshaw et al., 2017; Cardona et al., 2009; Haywood et al., 2019). La variabilité du régime alimentaire entre individus ou populations d'une même espèce peut également être investiguée, et la variabilité temporelle peut être mise en évidence par le biais d'analyses sur des prélèvements espacés dans le temps ou en utilisant des tissus qui se renouvellent sur des fenêtres temporelles variées (jours-semaines : sang ; mois : peau, muscles ; années : écailles ; Di Beneditto et al., 2017), ce qui influence également le renouvellement des isotopes stables (« isotopic turnover ») (Majdi et al., 2018; Michener and Lajtha, 2008).

Box 4 : Isotope stable

Les isotopes d'un même élément chimique sont des atomes ayant un même nombre de protons et d'électrons, mais un nombre de neutrons qui diffère. Les isotopes dits « stables » ne sont pas radioactifs ; ils sont énergétiquement stables et ne se dégradent pas. C'est le cas lorsque le nombre de protons et de neutrons est similaire.

Références : Michener and Lajtha, 2008

La manière dont se nourrissent les organismes, mais aussi la qualité et la quantité de leurs ressources alimentaires (minérales ou organiques) influencent inévitablement leurs survie, croissance, et fécondité, et ainsi la démographie de leurs populations. Ceci peut conduire à étudier d'une part la composition des items alimentaires et la part digérée/absorbée/assimilée par l'organisme, et d'autre part la réponse de ces organismes (Majdi et al., 2018). Plusieurs des méthodes évoquées précédemment, en plus d'identifier les ressources ciblées, permettent de quantifier l'apport alimentaire. Chez les herbivores, l'apport alimentaire est un paramètre qui peut par ailleurs être évalué en faisant un **suivi des ressources alimentaires** en présence et en l'absence du consommateur, en l'excluant de certaines zones à l'aide d'exclos par exemple (Bakker et al., 2016). La prise en compte de la disponibilité alimentaire dans l'environnement est quant à elle essentielle à l'étude de la sélection alimentaire. La **qualité des ressources** peut être évaluée en analysant leur composition en laboratoire. Ainsi, il peut être informatif de chercher la présence ou de déterminer, entre autres, le ratio C:N:P ; la composition en macronutriments (qui fournissent de l'énergie) : protéines, lipides et glucides ; le contenu en énergie ; le contenu en fibres et la digestibilité ; les micronutriments : acides gras polyinsaturés (de type ω3) et phytostérols, caroténoïdes (qui stimulent la réponse immunitaire et sont dotés de propriétés antioxydantes), acides aminés essentiels, vitamines, minéraux (comme le cuivre, cobalt, fer, manganèse, molybdène, sélénium, zinc), oligoéléments (review de Majdi et al., 2018).

Une autre approche permettant d'évaluer la qualité de l'habitat d'alimentation et de la nourriture, et de déterminer quels facteurs influencent la sélection alimentaire et les relations trophiques, consiste à quantifier les effets du comportement alimentaire sur la santé et la fitness du consommateur à l'aide de **marqueurs écophysiologiques**. L'écophysiologie est un autre domaine de l'écologie qui étudie les adaptations fonctionnelles des organismes aux facteurs écologiques propres à leur environnement, en intégrant leurs réponses physiologiques et comportementales (Triplet, 2020). La quantité d'énergie disponible dans l'environnement, et acquise, peut conditionner l'émergence d'adaptations physiologiques et comportementales spécifiques, à différents stades de vie, afin de maintenir un bilan énergétique positif sur le long terme. Ainsi, le stockage externe (sous forme de réserves de nourriture consommable et dissimulée) et/ou interne d'énergie et de composants impliqués dans le métabolisme énergétique (principalement des lipides sous forme de triglycérides chez les animaux; glucides simples comme le saccharose chez les plantes, et complexes comme l'amidon ou les fructanes de type inuline chez les plantes (Bhatla and Lal, 2018), amidon floridéen chez les algues rouges (Choat and Clements, 1998)), permet de faire face à des conditions environnementales sous-optimales (perturbation physique du milieu, pénurie alimentaire) ou d'anticiper une dépense énergétique importante (migration, reproduction, défense du territoire, etc.) (Bjorndal, 1985; Drent and Daan, 1980; Humphries et al., 2003; Plot et al., 2013). La réduction du métabolisme (chez certains végétaux : dormance secondaire des graines accompagnée d'une déshydratation de ces dernières, et diminution de l'activité physique voire de la température corporelle chez les animaux en diapause, torpeur ou hibernation) est une autre stratégie permettant de réduire la dépense énergétique dans des conditions environnementales sous-optimales (Bhatla and Lal, 2018; Brown et al., 2004; Humphries et al., 2003). Un moyen d'estimer le stockage d'énergie de manière quantitative chez les animaux consiste à déterminer la **composition corporelle de l'individu**, c'est-à-dire, la masse lipidique *vs* la masse corporelle non-adipeuse, de manière directe ou indirecte (cf. revue de Bhatla and Lal, 2018). Pour ce faire, il existe plusieurs méthodes, plus ou moins invasives dont : dissection et pesée des différents tissus et organes corporels ; dosage des nutriments (lipides, protéines, glucides) dans les tissus ; et approches électriques : mesure de conductivité électrique totale du corps, bio-impédance, imagerie par résonance magnétique, tomographie informatisée (ou « scanner »). Le statut nutritionnel peut être appréhendé grâce à des approches biochimiques : dosages de certains métabolites, électrolytes, enzymes, nutriments dans les fluides corporels pour mettre en évidence un état de santé préoccupant lié par exemple à une déficience en nutriments essentiels. Un paramètre supplémentaire, la condition corporelle, peut également être apprécié à l'aide d'indices basés sur l'observation et la morphométrie des individus, méthode qui requiert peu de manipulations, et donc, peu invasive ; critère essentiel à prendre en compte dans le cadre d'études sur des espèces sauvages, menacées, et protégées.

1.1.3 Biodiversité, menaces et conservation

La biodiversité a été définie dans l'article 2 de la Convention sur la Diversité Biologique comme « La variabilité parmi les organismes vivants de toutes les origines et comprenant, entre autres, les écosystèmes terrestres et marins, ainsi que les autres écosystèmes aquatiques, et les complexes écologiques desquels ils font partie ; cela inclut la diversité parmi et entre les espèces, ainsi que celle des écosystèmes » (CDB, 1992), et inclut donc tout aussi bien la variabilité génétique entre individus que celle entre les biomes (Hooper et al., 2005). En passant d'un monde dominé par la nature à un monde dominé par l'homme, les menaces qui pèsent sur la biodiversité ont évolué et se sont accentuées. Les causes à l'origine de l'érosion de la biodiversité peuvent être classées en trois catégories : les causes naturelles (comprenant, entre autres, la sécheresse et l'érosion éolienne et hydrique), les causes anthropiques, et les causes liées au cadre juridique et institutionnel (par exemple, en raison d'une réglementation inexistante, inadaptée, incohérente, non ou mal appliquée) (Triplet, 2020). En outre, ces menaces pour la biodiversité peuvent s'additionner les unes aux autres, interagir, et amplifier leurs effets, ce qui confronte la biodiversité à des changements bien plus nombreux et rapides qu'auparavant, puisque le taux d'extinction actuel est déjà plus élevé que celui des 5 épisodes d'extinction de masse précédents (Barnosky et al., 2011). À cette vitesse, l'ampleur moyenne de ces 5 crises biologiques pourrait être atteinte d'ici 300 ans, alors que les précédentes extinctions ont généralement mis plusieurs centaines de milliers d'années, voire des millions d'années, et ont été causées par des évènements géologiques et climatiques naturels (Barnosky et al., 2011). Lorsque l'on considère les cinq facteurs anthropiques majeurs responsables de la perte de biodiversité et des changements dans les écosystèmes, qui sont : la destruction et la dégradation des habitats, les changements climatiques, la propagation des espèces invasives, la surexploitation des ressources naturelles et des espèces, et la pollution, on remarque que leur impact est majeur et en forte augmentation sur les écosystèmes côtiers dulcicoles et marins (**Figure 1-5** ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005b).

Si on se focalise sur les écosystèmes côtiers aquatiques (dulcicoles et marins), on constate qu'ils fournissent à eux seuls près de 95 % de la valeur issue des biens et services écosystémiques générés par la totalité des écosystèmes côtiers (aquatiques + terrestres), alors qu'ils ne représentent que 5 % de la surface de ces derniers (**Tableau 1** ; Martínez et al., 2007). Le concept de biens et services écosystémiques permet d'évaluer la valeur monétaire immédiate générée par les écosystèmes sous forme d' « avantages socio-économiques directs et indirects [procurés] aux populations humaines » (Triplet, 2020). Outre leur valeur monétaire, les fonctions qu'ils assurent, pour les humains, mais également pour l'écosystème et la biodiversité *per se*, sont essentielles.

Les herbiers par exemple, jouent un rôle important dans les cycles biogéochimiques, entre autres, du carbone, de l'azote, des nutriments. De fait, ils modifient la composition biochimique et l'hydrodynamique de l'environnement, fournissent des habitats et matières premières aux organismes qui y vivent mais aussi aux écosystèmes voisins, sous forme minérale, ou organique *via* les réseaux trophiques. Ils protègent également les côtes des perturbations physiques lors des tempêtes, et filtrent et stabilisent les sédiments issus des eaux de ruissellement, tout comme le font les mangroves (**Tableau 1-1**, **Figure 1-8**) (Costanza et al., 1997; Martínez et al., 2007; Silvestri and Bagstad, 2010).

Tableau 1-1. Biens et services écosystémiques fournis par les écosystèmes côtiers aquatiques. Adapté de Martínez et al., 2007.

Ecosystem types	Ecosystem services																	
	GR	CR	DR	WR	WS	EC	SF	NC	WT	P	BC	H	FP	RM	Gen	Rec	Cul	SP	ES
Sandy shores			x			x				x		x		x		x	x	x	No data
Coral reefs			x						x		x	x	x	x		x	x	x	6075
Mangroves			x					x	x			x	x	x		x		x	9990
Sea grass								x						x				x	19,004
Coastal shelf								x			x		x	x			x		1610
Swamps–floodplains	x		x	x	x				x			x	x	x		x	X		19,580
Estuaries			x					x			x	x	x	x		x	x	x	22,832

GR = gas regulation; CR = climate regulation; DR = disturbance regulation; WR = water regulation; WS = water supply; EC = erosion control; SF = soil formation; NC = nutrient cycling; WT = waste treatment; P = pollination; BC = biological control; H = habitat/refugia; FP = food production; RM = raw material; Gen = genetic resources; Rec = recreation; Cul = cultural; SP = storm protection. Ecosystem service values (ES) ($ US per ha per year) are given according to Costanza et al. (1997) and Sutton and Costanza (2002).

Les écosystèmes marins côtiers sont néanmoins fortement menacés par les activités anthropiques et leurs conséquences, comme le rapportent Larkum et al. (2006) (se référer à leur ouvrage pour le paragraphe suivant). Un apport important en nutriments comme l'azote et le phosphore (provenant des zones d'aquaculture ou des eaux de ruissellement chargées en fertilisants à cause de l'érosion des sols due aux techniques agricoles utilisées, des eaux usées domestiques ou industrielles relarguées dans les zones côtières urbaines, **Figure 8**) peut faciliter la croissance rapide des algues, rendant le milieu anoxique, turbide, imperméable à la lumière, et donc peu favorable à la croissance des herbiers et coraux en raison de ce phénomène d'eutrophisation. Les ancres et chaines de bateaux ainsi que les chaluts de pêche provoquent des perturbations mécaniques ; les opérations de dragage de sable détruisent également directement les fonds marins, ou indirectement, en augmentant considérablement la sédimentation et la turbidité de l'eau ; et le déversement de polluants en zones côtières ou à l'abord des ports, tels que les hydrocarbures, peut conduire à l'affaiblissement et à la mort des herbiers, quand les plants ont incorporé les produits pétrochimiques dans leurs tissus. La fragmentation engendrée par ces facteurs menace d'autant plus l'intégrité structurelle et la fonctionnalité des herbiers en tant qu'habitats, tout comme la surexploitation des ressources marines qui engendre des dérèglements dans les réseaux trophiques, et l'introduction d'espèces invasives, telles que *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa racemosa*, deux algues introduites en Mer Méditerranée qui ont impacté les herbiers autochtones *Cymodocea nodosa* et *Posidonia oceanica.*

La forte connectivité écologique et physique entre les écosystèmes marins côtiers (récifs coralliens, herbiers, mangroves, marais salants, estuaires) et les écosystèmes terrestres joue un rôle important dans la conservation de la biodiversité et le maintien des services écosystémiques (**Figure 11** ; Silvestri and Bagstad, 2010), car elle les rend plus résilients face à certaines perturbations, mais également plus vulnérables, car exposés aux conséquences de perturbations qui touchent en premier lieu d'autres biomes.

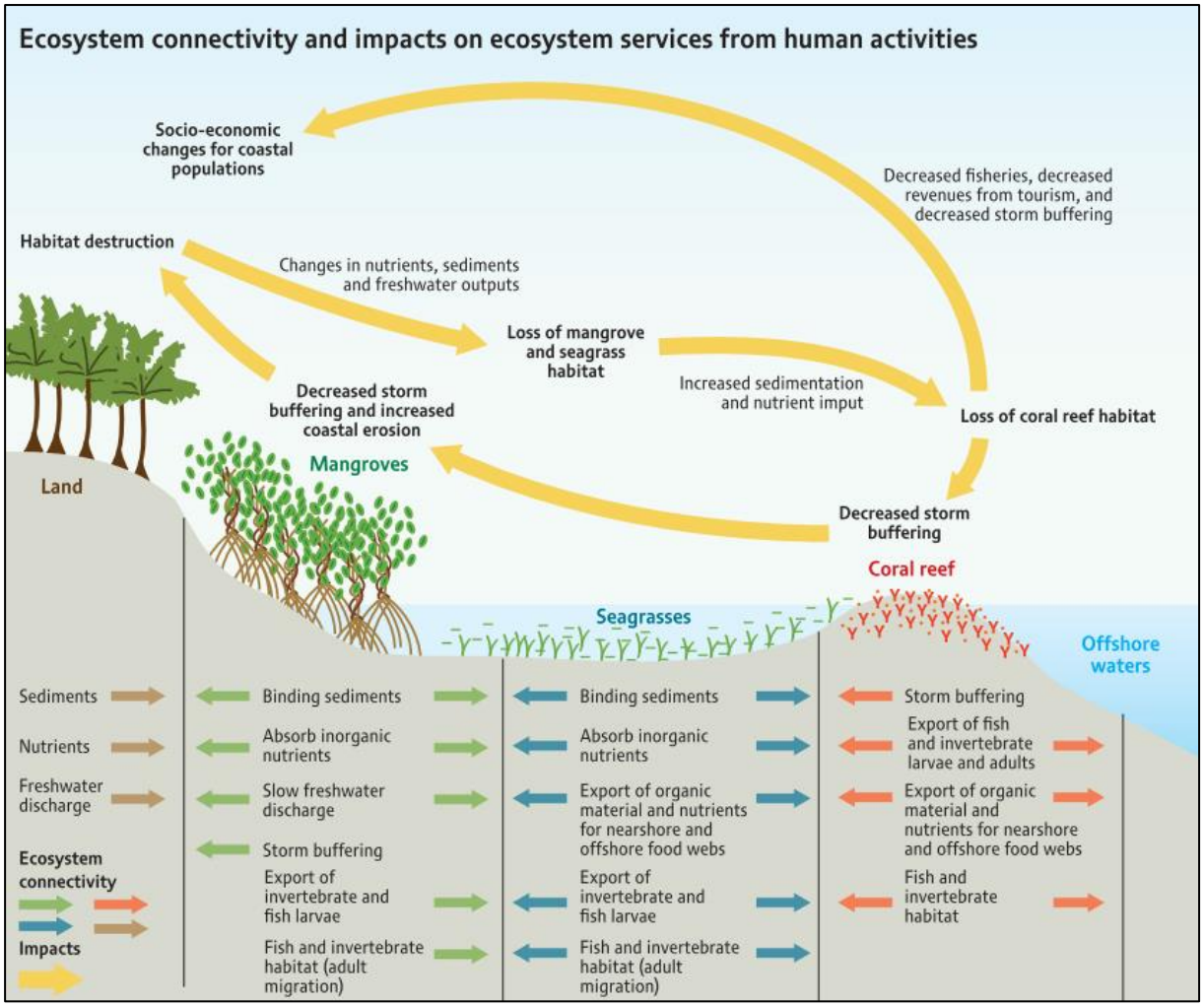


Figure 1-8. Diagramme représentant la connectivité des écosystèmes entre les mangroves, les herbiers marins et les récifs coralliens. La connectivité écologique et physique entre les écosystèmes est représentée pour chaque écosystème : terrestre (flèches brunes), mangroves (flèches vertes), herbiers marins (flèches bleues) et récifs coralliens (flèches rouges). Les rétroactions potentielles entre les écosystèmes dues aux impacts des différentes activités humaines sur les services écosystémiques sont également indiquées (flèches jaunes). Extrait de Silvestri and Bagstad, 2010.

Le réchauffement climatique provoque, entre autres, une fonte accrue des calottes glaciaires (Groenland, Antarctique…) et du manteau neigeux de l'hémisphère Nord (GIEC, 2014). Ce phénomène entraine à son tour une augmentation du niveau de la mer (**Figure 12** : graphique "Sea level") qui touche particulièrement les marais salants et les mangroves qui se retrouveront immergés et certainement en incapacité à migrer vers la terre en raison du développement urbain (Hoegh-Guldberg et al., 2018; Short et al., 2016) ; mais également les herbiers des estuaires en eau douce ou saumâtre dont la salinité augmentera (Short and Neckles, 1999). La productivité végétale sera également affectée par l'augmentation de la profondeur et donc, la réduction de la luminosité et l'intensification des mouvements de l'eau qui augmentera d'autant plus la turbidité du milieu (Short and Neckles, 1999). Ainsi, les changements climatiques globaux n'épargnent pas les écosystèmes marins côtiers, les organismes qui y vivent, et les services écosystémiques associés ; et ces derniers courent un risque d'autant plus grand que les émissions de CO2 continuent d'augmenter (**Figure 12**). Le réchauffement climatique impacte également directement les récifs coralliens et herbiers, notamment ceux qui se situent dans des zones où les conditions sont proches de leur limite de tolérance thermique, et particulièrement pendant les épisodes caniculaires (Hoegh-Guldberg et al., 2018). L'augmentation de la température de l'eau inflige un stress important aux algues unicellulaires photosynthétiques

endosymbiotiques (des dinoflagellés appelés zooxanthelles) qui fournissent dioxygène et nutriments aux polypes des récifs coralliens, ce qui entraine leur expulsion et engendre un phénomène de blanchiment corallien qui impacte, par exemple, la Grande Barrière de Corail au large de l'Australie à grande échelle ; et provoque également une acidification des océans, et donc, un déficit en ions carbonates (CO_3^{2-}) essentiels à la fabrication du squelette calcaire des coraux (Jackson et al., 2014; Océan et climat, 2015; Waycott et al., 2007). Concernant les herbiers, l'élévation de la température peut altérer leurs mécanismes physiologiques, croissance, et reproduction sexuelle, ce qui pourrait conduire à des modifications dans les communautés végétales existantes et à une redistribution des espèces en fonction de leurs exigences écologiques (Short and Neckles, 1999; Valle et al., 2014; Waycott et al., 2007), mais ceci risque également de compromettre leur capacité à stocker du carbone, qui équivaut à environ 0,6 à 2 % des émissions anthropiques mondiales, et même de mener au relargage du carbone bleu séquestré dans les herbiers et les sédiments qu'ils retiennent (Arias-Ortiz et al., 2018; IPCC, 2014). En effet, lorsque les plantes meurent, une boucle de rétroaction renforçante est initiée : de la matière organique est libérée, il y a perte de stabilisation des sédiments, ces conditions favorisent la prolifération du phytoplancton, des bactéries ("bloom") et des macroalgues, l'eau devient plus turbide et les conditions du milieu moins favorables à la croissance et à la maintenance des herbiers (Arias-Ortiz et al., 2018) (**Figure 8**). Une fois fragilisés, ces organismes créateurs d'habitats deviennent moins résistants aux évènements climatiques extrêmes qui se font de plus en plus fréquents ; et sont plus sensibles aux maladies et autres perturbations du milieu, car les impacts de facteurs divers s'additionnent et peuvent être synergiques (Gattuso et al., 2015).

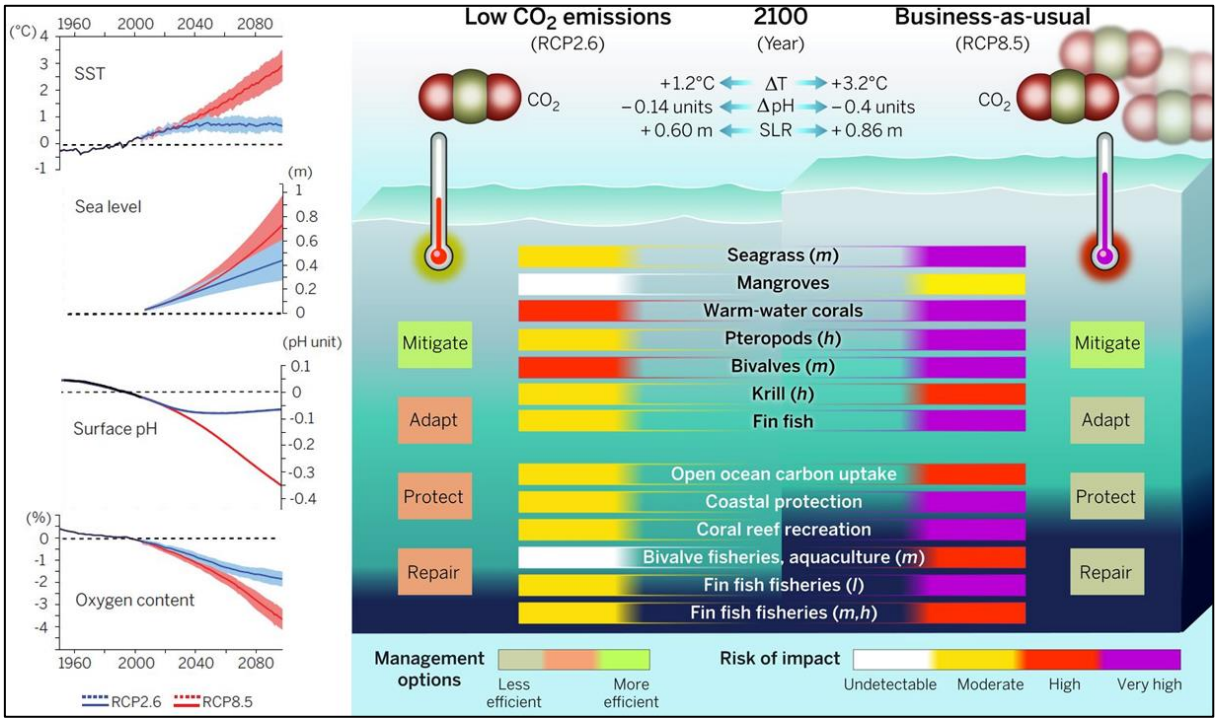
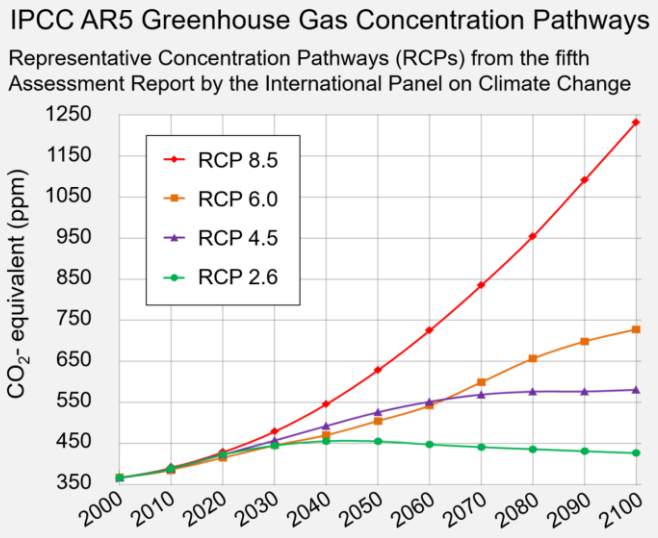


*Figure 1-9. Graphiques de gauche : Évolution de l'environnement au cours de la période industrielle et du 21e siècle pour un scénario de maintien du statu quo (**RCP2.6** : tracés bleus) et un scénario d'émissions contrôlées de CO_2 conforme à l'objectif d'augmentation maximale de 2°C de la température de surface du globe (**RCP8.5** : tracés rouges) fixé par la Convention-cadre des Nations unies sur les changements climatiques et en adéquation avec l'Accord de Copenhague. Variations de la moyenne mondiale de la température océanique de surface (SST : Sea Surface Temperature), du niveau de la mer (Sea level), du pH de la surface de la mer (échelle de pH totale), et de l'oxygène dissous. Schéma de droite : Modifications de la physique et de la chimie des océans et impacts sur les organismes, écosystèmes et les services écosystémiques (l, m, h : basses, moyennes et hautes latitudes, respectivement) d'ici à 2100, selon 2 scénarios d'émissions de CO_2. Les changements de température de surface de l'eau (ΔT) et de pH (ΔpH) entre 2090 et 2099 sont relatifs à la période préindustrielle (1870 à 1899). L'élévation du niveau de la mer (SLR : Sea Level Rise) en 2100 est relative à 1901. L'évaluation des risques par les experts n'a pas pris en compte les stratégies d'adaptation génétique, d'acclimatation ou de réduction des risques pour l'homme (atténuation et adaptation sociétale). Mitigate = Atténuer. Adapté d'après Gattuso et al. (2015).*

Nous faisons face à deux crises planétaires : une crise climatique et une crise de la biodiversité, qui sont intriquées et se renforcent mutuellement. L'océan et ses organismes ont, parmi leurs nombreux rôles, un rôle régulateur de climat. Près de 30% du CO_2 anthropique émis depuis 1750 a été capturé par les mers et océans (Gattuso et al., 2015). La quantité d'énergie additionnelle reçue par la Terre depuis 1970 (en raison des **forçages radiatifs** anthropiques) a été emmagasinée à plus de 90% par les océans, ce qui se reflète par une augmentation de la température des océans (notamment celle de surface ; **Figure 1-9** : graphique « SST »), et en conséquence, une élévation relativement faible de la température moyenne de la surface terrestre d'environ 1°C en un siècle, température qui pourrait, selon le scénario **RCP8.5**, connaître une augmentation de 8°C d'ici à 2300 (Gattuso et al., 2015; GIEC, 2014). Mais les changements climatiques globaux surviennent avec une ampleur et une rapidité telles que l'océan ne peut pas « absorber » cette énergie et ces molécules supplémentaires sans conséquences sur ses propriétés physico-chimiques, sur les cycles biogéochimiques, sur les caractéristiques océanographiques locales et globales, sur la dynamique des écosystèmes marins et côtiers, et sur la phénologie et la biogéographie des espèces (cf. Gattuso et al., 2015). Les organismes, la biodiversité, sont impactés, et leurs fonctions altérées. C'est un cercle vicieux pour lequel il n'existe pas de remède miracle, mais des actions de gestion concrètes qui visent à atténuer, voire, dans le meilleur scénario (**RCP2.6**) à inverser la tendance afin d'entamer une réduction de nos émissions de CO_2 d'ici à 2100 pour tenter de limiter le risque d'impact sur l'océan (**Figure 1-9** : schéma) et ne pas amplifier davantage les crises climatiques et biologiques (GIEC, 2014; Hanna et al., 2019). En effet, à mesure que le taux de CO_2 atmosphérique augmente, les solutions de gestion basées sur la protection (construire ou maintenir la résilience des écosystèmes), l'adaptation (des organismes et sociétés humaines), la réparation (des dommages déjà causés) ou la restauration du milieu marin, de ses populations d'organismes, ses écosystèmes, et des biens et services fournis, se réduisent. Ces solutions deviennent malheureusement peu efficaces et lentes, d'où la nécessité d'anticiper la dégradation des écosystèmes, de diminuer directement les pressions (c'est-à-dire les facteurs de

Box 5 : RCP et forçage radiatif

En climatologie, les scénarios RCP (pour « Representative Concentration Pathway ») ou scénarios de trajectoire du forçage radiatif, sont 4 scénarios de modélisation du climat futur (jusqu'en 2300) établis par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) pour son cinquième rapport, l'AR5 (IPCC Fifth Assessment Report), en fonction de la quantité de gaz à effet de serre (GES) émis entre 2000 et 2100. Le forçage radiatif est défini comme la différence entre l'énergie radiative reçue (provenant du soleil) et l'énergie radiative émise (par la Terre, sous forme de rayonnement infrarouge, et sous l'effet de facteurs d'évolution du climat) par un système climatique donné. Un forçage radiatif positif (accentué par les GES par ex.) tend à réchauffer le système (énergie reçue > énergie émise), alors qu'un forçage radiatif négatif (accentué par les aérosols par ex.) tend à le refroidir (énergie reçue < énergie émise). Le scénario RCP2.6 correspond à un forçage de +2,6 W/m^2, le scénario RCP8.5 à +8,5 W/m^2, et de même pour les autres scénarios. Plus cette valeur est élevée, plus le système terre-atmosphère gagne en énergie et se réchauffe. La limitation du forçage anthropique du système climatique passe par l'application de stratégies de réduction des sources et des émissions de GES et d'amélioration des puits. Références : GIEC (2014) et Triplet (2020).



Différences entre les 4 trajectoires possibles de concentration des gaz à effet de serre adoptées par le GIEC dans l'AR5 en 2014. Le RCP8.5 représente une augmentation effrénée de la consommation d'énergie fossile, sans mesure d'atténuation pour contrôler les concentrations de CO_2. Le RCP4.5 représente un futur où la consommation d'énergie augmente ; cependant, on constate une croissance substantielle des ressources énergétiques renouvelables d'ici à 2050. Extrait de Hanna et al. (2019).

changement climatique) qui les impactent de manière considérable, et de les gérer durablement dès maintenant pour endiguer leur disparition future (Gattuso et al., 2015).

Alors que la *valeur* intrinsèque des différents composants de la diversité biologique semble rarement suffisante pour permettre la sauvegarde de cette dernière, la notion de *biens* et *services* écosystémiques a vu le jour pour permettre de *chiffrer* la *valeur monétaire* immédiate générée par les écosystèmes, et ainsi d'encourager leur préservation (Triplet, 2020). Le Millenium Ecosystem Assessment regroupe les *services* écosystémiques en quatre classes : les *services* d'auto-entretien (qui conditionnent le bon fonctionnement des écosystèmes et sont nécessaires à la *production* des autres types de *services* écosystémiques), les *services* d'*approvisionnement* (qui permettent de fournir des *biens appropriables*), les *services* de régulation (qui permettent de moduler des phénomènes environnementaux dans un sens favorable à l'homme) et les *services* culturels (permettant l'utilisation des écosystèmes à des *fins* récréatives, esthétiques et spirituelles) (Millenium Ecosystem Assessment, 2005b; Triplet, 2020). Mais comme nous le comprenons encore à la lecture du terme de « *capital* naturel », — qui, faisant référence au lexique *économique*, désigne l'ensemble des *ressources* naturelles, cultivées (cultures, forêts plantées), réapprovisionnables (air, eau…), renouvelables (espèces vivantes, écosystèmes) ou non (pétrole…), qui produisent des *biens* et *services valorisables* dans le futur et qui conditionnent un développement territorial durable, tant au plan *économique* que *social* (Triplet, 2020) — la nature, les écosystèmes, ou quelque forme de vie ou de ressource que ce soit, semblent indissociables et indissociés de leur *intérêt* pour l'homme, et de leur *utilisation* par l'homme. Il semble que nous soyons entrés dans un processus infernal dans lequel la protection de l'environnement est conditionnée par son *intérêt* vis-à-vis de l'homme. Ainsi, un écosystème attirera l'attention des décisionnaires, si et seulement si, il présente un quelconque *intérêt*, le plus souvent *économique*, et la mise en place d'une gestion, dite plus « durable » sera souvent envisagée dans le but de pouvoir continuer à l'*exploiter*. La notion de biens et services écosystémiques vient donc en réponse aux menaces qui pèsent sur la biodiversité, pour attirer l'attention et justifier la nécessité de préserver tel ou tel écosystème, et en même temps, a pour effet de perpétuer l'exploitation des ressources tout en la rendant acceptable, puisque compensée par des mesures de gestion ou de conservation des ressources, des espèces ou des espaces. Alors que certains écosystèmes ont pu et peuvent encore être exploités de manière durable, notamment par certains peuples autochtones, rappelons tout de même que près de 60% des services écosystémiques évalués ont été décrits comme dégradés ou utilisés de manière non durable (Millenium Ecosystem Assessment, 2005b), et que les terres sauvages ne représenteraient plus que 22% des terres mondiales exemptes de glaces, fournissant seulement 11% de la **production primaire nette** terrestre (Ellis and Ramankutty, 2008). L'homme, à travers son mode de vie et les stratégies de gestion de l'environnement adoptées dans le but de maintenir son bien-être et/ou sa fitness, immédiat(s) et/ou futur(s), n'a accordé une valeur instrumentale qu'à certains traits spécifiques ou caractéristiques souhaitées de la nature, a appliqué diverses pressions de sélection sur les écosystèmes et composantes de la biodiversité, et ainsi modifié leurs dynamiques adaptatives (Sarrazin and Lecomte, 2016). De fait, même si l'homme puise son inspiration à travers tout ce dont la nature est capable pour tenter d'atténuer les effets du changement climatique à travers le développement de solutions fondées sur la nature (plantations de forêts pour le stockage du carbone, protection des zones humides côtières pour se protéger de la hausse du niveau de la mer, etc.), ces dernières sont également susceptibles de modifier les régimes de sélection écologique locaux, entraînant des changements de trajectoires évolutives (Sarrazin and Lecomte, 2016). Passer d'une approche de la conservation anthropocentrée à une approche évocentrée, c'est donc tenir compte de la valeur intrinsèque présente et future de la fitness non-humaine (en plus d'intégrer celle de la fitness et du bien-

Box 6 : Production Primaire Nette (NPP)

La Production Primaire Brute, correspond à la production de matière organique (exprimée en quantité produite par unité de temps) par les organismes autotrophes (végétaux terrestres ou aquatiques, phytoplancton, certaines bactéries) via deux mécanismes : la photosynthèse et l'assimilation de nutriments minéraux. La Production Primaire Nette soustrait à cette production brute la quantité de matière vivante dégradée par les phénomènes respiratoires (Triplet, 2020).

être humain), pour préserver le potentiel évolutif des populations d'espèces non-humaines, communautés et écosystèmes quels que soient leurs beauté, distance génétique avec l'humain, et le nombre de biens et services fournis à l'homme (Sarrazin and Lecomte, 2016). La conservation du potentiel évolutif nécessite de considérer plusieurs dimensions : le niveau d'organisation dans lequel les processus surviennent (gènes, populations, espèces, unités phylogénétiques, communautés, écosystèmes, etc.), la temporalité de ces processus (décennies, générations…), les paramètres permettant de mesurer le potentiel évolutif (diversité génétique, taux de mutation, diversité des espèces et des interactions écologiques, etc.) et la naturalité du système (ou le degré d'influence humaine) (Milot et al., 2020). Comme le soulignent Sarrazin et Lecomte (2016), ce sont bien la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes qui supportent les processus évolutifs (et pas l'inverse) d'où l'importance de préserver leur naturalité.

1.1.4 Protection du milieu marin : cadre législatif

Les eaux océaniques recouvrent près de 66 % de la surface terrestre, et la majeure partie d'entre elles est située au-delà des juridictions nationales (Spalding et al., 2012). La gestion écosystèmes marins peut s'avérer complexe, car ils sont généralement partagés entre différents pays, ce qui nécessite donc une gestion internationale que seules les conventions internationales permettent de prendre en compte. Plusieurs textes internationaux, européens et nationaux régissent la gestion durable de l'eau.

Au niveau international, il existe plusieurs conventions qui assurent la protection de l'eau dans différentes grandes régions du monde. Pour ce qui est de la protection des espèces et des habitats, on note par exemple la Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau (Convention Ramsar, 1971). Elle englobe plusieurs types de milieux comme les marais, tourbières, les zones d'eau douce, saumâtre ou salée, y compris les étendues d'eau marine d'une profondeur maximale de 6 m.

Au niveau européen, plusieurs directives (entre autres : 2000/60/CE ; 2008/56/CE) établissent un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau et pour le milieu marin, avec un objectif de lutte contre les pollutions des milieux aquatiques. Les États Membres s'engagent à maintenir ou à restaurer le bon état écologique des masses d'eau européennes et à assurer le suivi de leurs paramètres biologiques, physico-chimiques et hydromorphologiques. Le « bon état écologique » est défini comme étant proche d'un état de référence, c'est-à-dire, peu ou pas perturbé par les activités anthropiques. La directive encourage l'utilisation de méthodes de bio-indication permettant d'évaluer l'impact des pressions anthropiques sur le milieu. Pour les eaux littorales des départements ultramarins, plusieurs indicateurs relatifs aux eaux littorales sont en cours de développement (macrofaune benthique des substrats meubles, récifs coralliens, herbiers de phanérogames marines) (Dirberg, 2015).

Dans la législation française, plusieurs lois (entre autres : loi n°92-3 du 3 janvier 1992) régissent également la gestion de l'eau et des milieux aquatiques. Le Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) vise à assurer le bon état écologique des masses d'eaux, notamment des eaux littorales, en adoptant une gestion équilibrée et durable de l'eau et des milieux aquatiques. En outre, la loi n° 2016-1087 (du 8 août 2016) pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages a pour objectif de protéger, restaurer et valoriser la biodiversité et le patrimoine naturel français en évitant, réduisant ou compensant les effets négatifs des activités humaines sur l'environnement.

Concernant la protection des mers, la Convention pour la protection et la mise en valeur du milieu marin dans la région des Caraïbes (Convention de Carthagène, signée par la France en 1983 et ratifiée en 1986) a, quant à elle, pour objectifs principaux de promouvoir la protection des espèces et des écosystèmes marins, la lutte contre la pollution,

la coopération scientifique et technique, l'évaluation des impacts sur l'environnement et la coopération des états en cas de risque environnemental majeur. Cette convention a été ratifiée par 25 pays de la grande Caraïbe.

Néanmoins, avant de pouvoir faire appliquer les textes de lois et développer des actions de conservation adaptées et efficaces, il est essentiel d'étudier spécifiquement les différents composants de l'écosystème d'intérêt, afin de mieux les connaître et les comprendre. Étant donné la valeur des biens et services écosystémiques fournis par les écosystèmes marins côtiers végétalisés (**Tableau 1-1**), le fort niveau d'impact qu'ils sont susceptibles de subir selon le scénario **RCP8.5** (**Figure 1-9**), et les lacunes qui subsistent au niveau de la connaissance des interactions trophiques qui existent dans les herbiers des Caraïbes, nous avons choisi de nous focaliser sur ce type d'écosystème. Ainsi, cette thèse se concentre sur les liens entre les herbiers et algueraies (ce qui inclut ces types d'habitats et d'écosystèmes, mais aussi les organismes végétaux à l'origine de ces derniers) et les grands herbivores (en particulier les tortues marines).

1.2 Herbiers, algueraies et herbivores

1.2.1 Herbiers marins et algueraies : des écosystèmes côtiers à part entière

1.2.1.1 Généralités

1.2.1.1.1 Les algues marines

Des espèces unicellulaires au varech géant mesurant plus de 50 m de long, libres ou fixées, les algues peuvent prendre une variété de formes et de tailles. Les algues n'ont pas d'ancêtre commun unique, elles sont apparues à plusieurs occasions, et forment donc un groupe polyphylétique. Il existe 9 groupes principaux : les Cyanobactéries (ou chloroxybactéries), les Glaucophytes, les Euglénophytes, Les Cryptophytes, les Haptophytes, les Dinophytes (dinoflagellés), les Ochrophytes (entre autres : diatomées et Phaeophyceae ou « algues brunes »), les Rhodophytes (« algues rouges ») et les Chlorophytes (« algues vertes ») (Graham and Wilcox, 2000). Les algues peuvent se développer dans tout type d'écosystèmes, former des écosystèmes à part entière, croître sur d'autres plantes (c'est le cas des algues épiphytes comme les diatomées), à l'intérieur d'autres types d'organismes comme les coraux (par exemple, les zooxanthelles) ou même sur des tortues marines (Riaux-Gobin et al., 2021, 2020, 2017a, 2017b). Elles ne se limitent pas aux eaux tropicales et tempérées, puisqu'on les retrouve également en milieu polaire sous la calotte glaciaire. Tout comme les plantes terrestres, les algues utilisent le mécanisme de la photosynthèse pour convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique, mais grâce à la présence de pigments spécifiques, elles peuvent néanmoins croître jusqu'à 250 m de profondeur où l'intensité lumineuse n'équivaut qu'à 0.0005 % de celle de la lumière de surface (Graham and Wilcox, 2000). En zone côtière, les macroalgues benthiques peuvent former des écosystèmes à part entière, les algueraies, essentiellement constituées de Phaeophyceae, Rhodophytes et Chlorophytes. Ces macroalgues sont constituées de crampons leur permettant de s'accrocher au substrat, de stipes similaires à des tiges, et de lames, frondes ou limbes, assimilables à des feuilles (**Figure 1-10**).

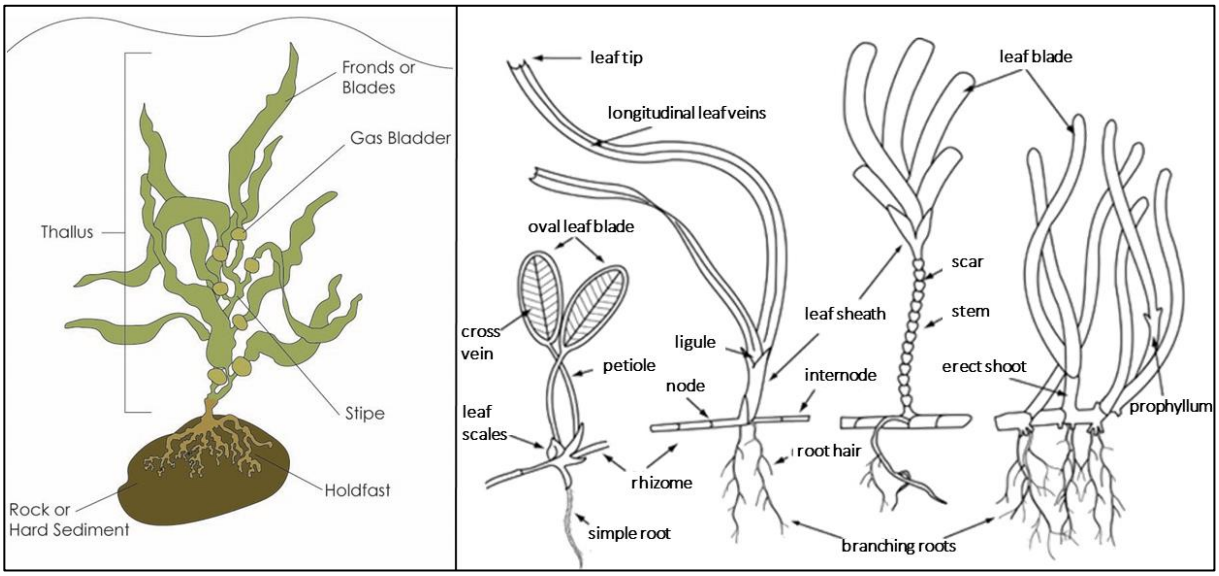


Figure 1-10. Caractères anatomiques typiques des macro-algues (à gauche, extrait de Frantellizzi, n.d.) et des phanérogames marines (à droite, extrait de Di Carlo and McKenzie, 2011).

1.2.1.1.2 Les phanérogames marines

À l'encontre des algues, les phanérogames marines sont des plantes vasculaires possédant des racines et de véritables vaisseaux conducteurs, des rhizomes qui permettent de stocker des nutriments et s'étendent généralement sous la surface du sédiment de manière clonale, des tiges et des feuilles (**Figure 1-10**). À l'origine, terrestres, les phanérogames marines sont des angiospermes (aussi appelées magnoliophytes ou plantes à fleurs), chez lesquelles l'hydrophilie a évolué plusieurs fois (comme en témoignent certains paramètres morphologiques et physiologiques distincts de ceux des phanérogames terrestres ; **Figure 1-11**) ; elles constituent donc un assemblage polyphylétique (Les et al., 1997; Olsen et al., 2016) (**Figure 1-12**). En plus de la multiplication végétative, elles peuvent mettre en place une reproduction sexuée, développer des fleurs, des fruits et produire des graines. Au nombre de 72, les espèces de phanérogames marines étaient à l'origine classées dans les familles des Hydrocharitaceae et des Potamogetonaceae (Den Hartog, 1970). Plus récemment, elles ont été classées en 4 familles de la sous-classe des Alismatidae : les Hydrocharitaceae, les Posidoniaceae, les Cymodoceaceae et les Zosteraceae ; mais deux autres familles, les Ruppiacea et les Zannichelliaceae incluent aussi certaines espèces d'affinité marine (Les et al., 1997; Olsen et al., 2016) (**Figure 1-12**).

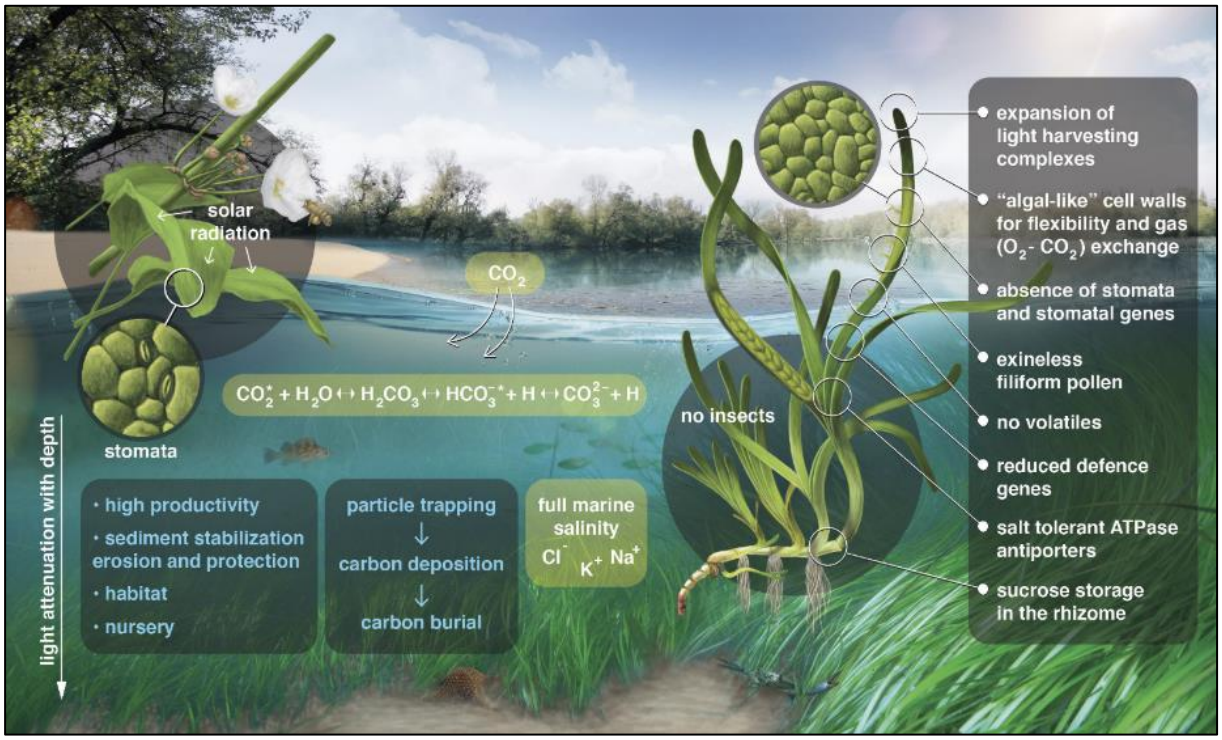


Figure 1-11. Résumé conceptuel des adaptations physiologiques et structurelles mises en place par les phanérogames lors de leur retour à la mer (ici l'exemple de Zostera marina), et des fonctions qu'elles assurent dans l'écosystème (en bleu). Les pertes et les gains de gènes associés aux processus morphologiques et physiologiques sont indiqués en blanc dans le cadre de droite. Les processus physiques liés à la salinité, à la lumière et à la disponibilité du CO_2 sont indiqués en blanc dans les cases vert clair. Extrait de Olsen et al., 2016.

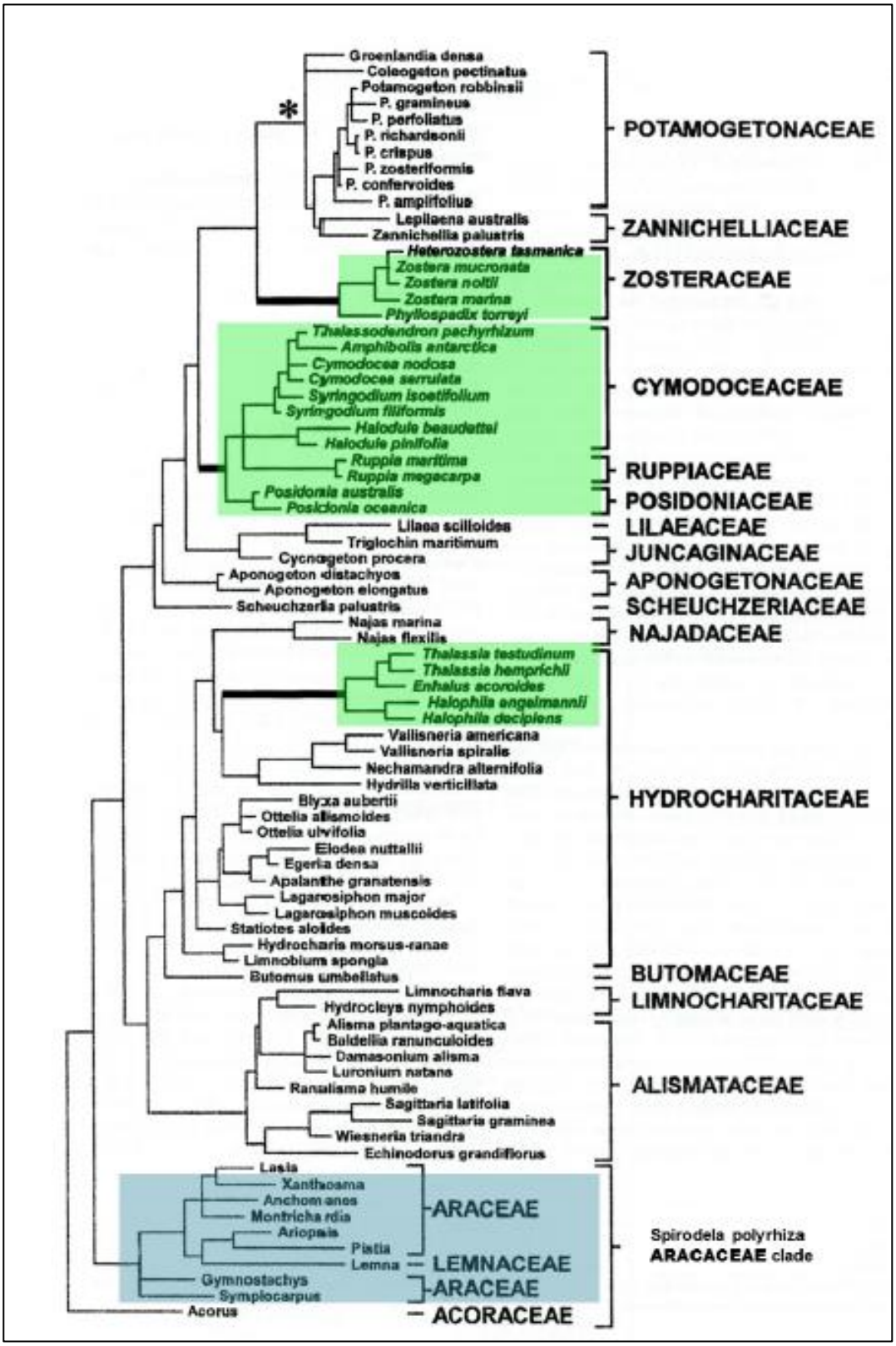


Figure 1-12. Relations phylogénétiques au sein de l'ordre des Alismatales et placement des herbiers marins. L'arbre est construit sur le principe de parcimonie maximale et basé sur les séquences plastidiques rbcL de Les et al. (1997). Le clade des Aracaceae (en bleu), qui contient notamment les Lemnaceae (lentilles d'eau) est parfois exclu de cette classification. Les herbiers marins (en vert) sont entièrement marins (les Ruppiacea englobent des espèces à la fois marines et saumâtres). Les taxons frères sont aquatiques/dulcicoles (par exemple, les Potamogetonaceae, marquées d'une étoile), ce qui confirme que les herbiers marins sont issus d'ancêtres d'eau douce. Extrait de Olsen et al., 2016.

Les phanérogames marines sont à la base des écosystèmes à herbiers. Ces derniers ont une large distribution géographique (on les retrouve sur tous les continents exceptés en Antarctique) et occupent une surface cumulée estimée entre 125 000 et 600 000 km^2 (Unsworth and Cullen-Unsworth, 2014). Les phanérogames marines se développent principalement en zones intertidales (entre le niveau des plus hautes marées et celui des plus basses marées annuelles) et subtidales (en dessous de la zone de balancement des marées, et jusqu'à 70 m de profondeur environ pour les phanérogames) (Short et al., 2011; Unsworth and Cullen-Unsworth, 2014) (**Figure 1-13**). Ce sont avant tout les conditions biophysiques et biologiques de l'environnement, à savoir, la température, la salinité, la profondeur, le type de substrat, la photopériode, l'intensité lumineuse, les courants, l'action des vagues, la présence d'épiphytes et de maladies, ainsi que la présence de graines ou de fragments végétatifs, qui permettent à certaines espèces de s'installer dans un environnement, et qui régulent leur activité physiologique et influencent leur morphologie (Unsworth and Cullen-Unsworth, 2014).

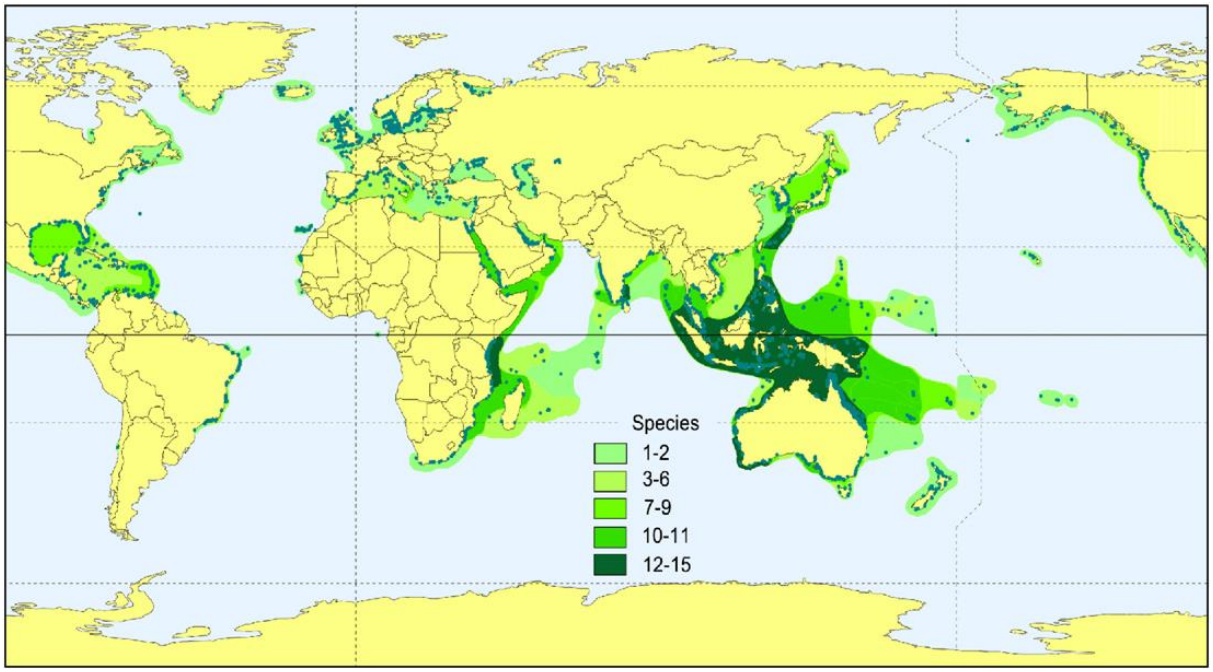


Figure 1-13. Diversité et répartition des herbiers marins à l'échelle mondiale. Les nuances de vert indiquent le nombre d'espèces signalées pour une zone donnée ; les points bleus et les polygones indiquent les rapports documentés sur la présence d'herbiers marins. Extrait de Short et al., 2007.

1.2.1.2 Des espèces bio-indicatrices

En tant qu'importants producteurs primaires et maillons de base des réseaux trophiques, les algues et les phanérogames marines sont considérées comme des espèces bio-indicatrices, c'est-à-dire, des espèces dont les particularités biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques permettent de caractériser l'état d'un écosystème, de mettre en évidence ses modifications, naturelles ou provoquées, et d'évaluer la qualité de l'environnement (Blandin, 1986; Triplet, 2020). Tolérantes aux variations de l'environnement, les algues sont capables de refléter les variations de la qualité chimique du milieu dans lequel elles se développent. Par exemple, la prolifération de microalgues (ou « algal bloom »), tout comme l'augmentation de l'abondance de certaines algues épiphytes, peut alerter sur la présence d'une pollution par les nutriments comme l'azote ou le phosphore, qui proviendraient d'eaux usées, de déchets industriels ou d'écoulements agricoles contenant des engrais (Graham and Wilcox, 2000; Larkum et al., 2006). Les phanérogames marines, elles aussi, en tant qu'espèces ingénieures des

écosystèmes à herbiers, ont une valeur importante en tant qu'organismes bio-indicateurs parce qu'elles répondent rapidement aux perturbations de leur environnement, notamment les espèces à vaste aire de répartition (Larkum et al., 2006). Leur sensibilité à la disponibilité lumineuse en fait également de bonnes indicatrices de la qualité de l'eau. À Moreton Bay en Australie, Abal and Dennison (1996) ont mis en évidence une réduction de la profondeur maximale colonisée par *Zostera capricorni* ainsi qu'une concentration en chlorophylle a et un contenu total en azote plus élevés dans les herbiers exposés à une eau plus turbide et polluée. De la même manière, le ratio d'azote (contenu en azote d'une feuille/masse de la feuille) de *Zostera marina* est un bon indicateur permettant de détecter un phénomène d'eutrophisation récent (Lee et al., 2004). L'accumulation de métaux dans les phanérogames marines reflète la présence et la quantité de métaux présents dans l'environnement à l'état de traces, ce qui permet de mettre en évidence la pression anthropique appliquée sur le milieu (Govers et al., 2014). D'autres méthodes de détection du stress physiologique ont été développées, comme par exemple la technique de fluorimétrie qui permet de détecter des modifications induites par un stress environnemental dans les structures dédiées à la photosynthèse, à l'intérieur des chloroplastes (organites présents dans les cellules végétales) (Larkum et al., 2006). En effet, au niveau du photosystème II (composé de protéines et pigments chlorophylliens), les photons de la lumière sont absorbés, et viennent exciter les pigments chlorophylliens pour permettre de scinder les molécules d'eau (H_2O) en dioxygène (O_2), protons (H+) et électrons (e-) (1^{e} réaction de la photosynthèse). Cette émission d'électrons permet aux pigments chlorophylliens de se décharger et de retourner à l'état de repos. Lorsqu'une plante est exposée à une perturbation (par exemple : lumière très intense, carence nutritionnelle), la chaîne de transport classique des électrons est perturbée, si bien que le photosystème II privilégie deux voies différentes de désexcitation : l'émission de chaleur, et la fluorescence (émission de photons sur une longueur d'onde spécifique) (Bourrié, 2007). La fluorimétrie permet donc de quantifier le dysfonctionnement de cette première étape de la photosynthèse en quantifiant l'intensité de la fluorescence émise. Notons que la capacité de résilience des phanérogames marines semble contrastée, puisque les perturbations (d'origine anthropique notamment), peuvent fortement impacter certaines espèces, restreignant leur capacité à se rétablir même après que les conditions environnementales sont redevenues favorables, tandis que d'autres espèces présentent une résistance élevée (Pergent et al., 2012).

1.2.1.3 Rôles et processus de régulation

Algues et phanérogames marines sont des producteurs primaires majeurs des environnements aquatiques, et ont un rôle clé dans la régulation des flux d'énergie. En outre, le phytoplancton (ou microalgues), qui joue un rôle essentiel en tant qu'élément de base des réseaux trophiques, a aussi un rôle majeur dans les cycles biochimiques d'éléments tels que le carbone, le souffre, l'azote et le phosphore ainsi que dans la chimie atmosphérique (Graham and Wilcox, 2000). Les algues bleues (ou cyanobactéries) par exemple, sont essentielles à la fixation de l'azote océanique, le rendant disponible pour d'autres organismes (see review of McCormick and Cairns, 1997).

Macroalgues et phanérogames marines sont aussi d'importantes ingénieures des écosystèmes, puisqu'elles peuvent former de vastes prairies sous-marines, appelées algueraies (lorsqu'elles sont essentiellement constituées d'algues) ou herbiers (lorsque les phanérogames sont majoritaires).

Ainsi, les herbiers modulent et agissent sur les paramètres abiotiques de l'environnement, tels que la lumière, les sédiments, les courants, et les vagues, assurant de ce fait la protection des zones côtières et du littoral (Crooks, 2002; Jones et al., 1997). En tant qu'habitats marins côtiers, les herbiers marins, qui représentent moins de 0,2 % des fonds marins (Fourqurean et al., 2012), ont une grande valeur économique (**Tableau 1-1**) et patrimoniale, qui est cependant en constante diminution en raison des menaces qui pèsent sur ces écosystèmes (**Figure 1-9**). Ainsi, la superficie couverte par les herbiers aurait diminué de 29% depuis 1879 et provoqué une diminution des services écosystémiques fournis de l'ordre d'un tiers (Waycott et al., 2009). En raison de la grande diversité d'organismes

qu'ils abritent et des biens et services qu'ils fournissent aux humains (**Tableau 1-2**), les herbiers marins sont considérés comme le troisième écosystème ayant le plus de valeur (Costanza et al., 1997). Lamb et al. (2017) ont mis en évidence l'importance des herbiers pour la santé humaine et des organismes marins, puisqu'ils ont constaté une réduction importante des contaminations de poissons, invertébrés et humains par les pathogènes bactériens dans ces écosystèmes, certainement liée à la production de substances biocides. De surcroît, en tant qu'espèces fondatrices, les végétaux marins créent des habitats complexes et structurés en trois dimensions qui servent de refuges ou de zones nourricières, et participent au cycle des nutriments et aux transferts trophiques (Jones et al., 1997 ; Mtwana Nordlund et al., 2016 ; Orth et al., 2006 ; van der Zee et al., 2016). Ceci profite à divers organismes tels que les algues épiphytes et à un large éventail d'espèces qui ont coévolué avec ces plantes indigènes (Beck et al., 2001; Harborne et al., 2006). Ils offrent des ressources alimentaires, en particulier aux grands herbivores marins, qui, à leur tour, maintiennent la structure et les fonctions des écosystèmes à herbiers, essentiellement par le biais du pâturage (Thayer et al., 1984).

Tableau 1-2. Biens et services écosystémiques fournis par les herbiers, qui contribuent à leur valeur économique. Extrait de Unsworth and Cullen-Unsworth, 2014.

Use values				Non-use values	
Consumptive	Non-consumptive	Indirect	Other	Existence and bequest	Intrinsic
Fisheries	Tourism	Coastal protection	Option value (e.g. maintenance of system for future use)	Knowledge of system existence and continued existence for enjoyment by future generations	Biodiversity
Aquarium trade (e.g. seahorses)	Research	Biological support (e.g. fish nursery)			Species richness
	Education				
Curio trade (e.g. shells)	Recreation	Global life support (e.g. oxygen production)			Existence with no human use
Bioprospecting (e.g. sponges)	Culture				
Construction materials	Religion				
Food & animal feed					

1.2.2 Les relations plantes – herbivores marins

L'herbivorie a possiblement été l'un des principaux processus à structurer les écosystèmes côtiers végétaux, notamment lorsque les siréniens étaient bien diversifiés (Domning, 2001). En permanente interaction, herbivores marins et végétaux ont coévolué et développé des stratégies pour assurer leur survie et leur croissance (Ogden, 1980). Ainsi, compte tenu de la faible valeur nutritive à laquelle ont accès les herbivores terrestres et marins par rapport aux espèces de niveau trophique supérieur, et selon la théorie des stratégies optimales d'approvisionnement (Emlen, 1966; MacArthur and Pianka, 1966; Pyke, 1984; Schoener, 1971), les herbivores compenseraient la qualité limitée des ressources en consommant de grandes quantités de nourriture (en prolongeant la durée d'alimentation ou en accroissant le taux d'absorption) et/ou se spécialiseraient pour sélectionner les plantes les plus intéressantes, par exemple les plus énergétiques (Kamil et al., 1987; Senft et al., 1987). De nos jours, on estime que seuls 10 % de la productivité primaire (terrestre, aquatique et marine) est consommée par les herbivores (Polis and Strong, 1996). Il est possible que la déplétion des grands herbivores marins (essentiellement siréniens et Tortues vertes) ait conduit les prairies sous-marines à entrer principalement dans les voies détritiques (Domning, 2001). Les effets du broutage par les herbivores marins (mollusques, crustacés, annélides, oursins, poissons et autres vertébrés) sur les phanérogames et les algues restent néanmoins non négligeables, et l'importance de ce processus est de plus en plus reconnue compte tenu de la pression anthropique croissante sur ces habitats (Ogden, 1980). Plusieurs études mettent d'ailleurs en évidence le rôle joué par les herbivores dans le maintien du fonctionnement des écosystèmes

marins côtiers (herbiers, algueraies et récifs coralliens), mais également l'impact qu'ils peuvent avoir lorsque le réseau trophique est déstabilisé. Par exemple, en Jamaïque, la surpêche intense des espèces herbivores a entraîné la prolifération des algues, la dégradation des récifs coralliens ainsi que l'appauvrissement de la diversité des espèces par un effet en cascade (Millenium Ecosystem Assessment, 2005a). La modélisation de l'écosystème appliquée au système récifal Kaloko-Honokōhau d'Hawaï, dans le Pacifique Nord, a révélé que les oursins, les poissons et les tortues marines agissent en synergie et peuvent limiter l'établissement de macroalgues en cas d'apport accru de nutriments, mais cet équilibre pourrait être perturbé par la surpêche (Wabnitz et al., 2010). Dans les communautés d'herbiers marins, les microherbivores (ou « mesograzers »), correspondant aux petits herbivores invertébrés comme les amphipodes, isopodes, polychètes, crabes, limaces de mer et autres gastéropodes, peuvent contrôler l'abondance des épiphytes et la croissance excessive des feuilles des herbiers marins. Par leur présence et leurs déplacements, ils concourent également à la distribution du pollen, participant de ce fait à la reproduction sexuelle des angiospermes marines (Ugarelli et al., 2017). Les siréniens ont la capacité de perturber les communautés au stade climacique (état « final » et le plus stable d'une succession écologique, compte tenu des conditions environnementales existantes) en empêchant la dominance d'espèce unique, et influencent donc la composition des herbiers (Heck and Valentine, 2006; Preen, 1995; Thayer et al., 1984). Les herbiers peuvent également être complètement ravagés par le surpâturage de certaines espèces, comme les oursins, quand leur population n'est plus régulée par leurs prédateurs (Peterson et al., 2002; Valentine and Heck, 1991).

Algues et phanérogames marines ont néanmoins développé des moyens de résistance et de défense. Les défenses morphologiques et structurelles des algues ont pu être efficaces contre les herbivores dont les pièces buccales étaient peu robustes (trilobites, chitons, patelles), mais l'apparition de pièces buccales puissantes (dents articulées ou fusionnées, mâchoires pharyngiennes, bec) chez les animaux au cours du Jurassique moyen (-175 à -161 millions d'années, radiation des échinodermes — oursins), du début du Cénozoïque (-66 millions d'années, apparition des siréniens et tortues marines) et du Miocène (-23,5 à -5,3 millions d'années, diversification des Acanthuridae, Scaridae et Siganidae — poissons-chirurgiens, -perroquets et sigans), a conduit les algues à développer des mécanismes leur permettant de fuir, de tolérer ou de dissuader les herbivores (voir revues de : Duffy and Hay, 1990; Hay and Fenical, 1988; Steneck et al., 2017). Certaines algues croissent dans des refuges spatio-temporels, sélectionnant des saisons ou des zones (par exemple, la zone intertidale, ou bien des communautés végétales comprenant des espèces non appétentes) où les herbivores sont rares en raison des conditions environnementales ou de la présence de leurs prédateurs (Duffy and Hay, 1990). Les algues vertes du genre *Halimeda* produisent les tissus vulnérables la nuit, leur permettant de les calcifier avant l'arrivée des prédateurs en période diurne (Hay et al., 1988). D'autres espèces ont développé des moyens de tolérer l'herbivorie. Certains tissus du gazon algal (ou « algal turf », gazon composé de macroalgues juvéniles de moins de 2 cm de haut, souvent filamenteuses, de microalgues, et de sédiments détritiques ; Littler and Littler, 2011) ancrés dans les crevasses des roches restent inaccessibles à la plupart des herbivores et permettent ainsi aux végétaux de se régénérer, tout comme les spores et certaines parties végétatives des algues leur permettent de résister au passage dans les intestins des prédateurs assurant ainsi la persistance de l'espèce (Duffy and Hay, 1990; Steneck et al., 2017). Des métabolites secondaires (par ex., terpénoïdes et phlorotannins) agissent comme moyens de défense chimique et diminuent l'appétence des plantes (Hay and Fenical, 1988; Steele and Valentine, 2015; Zidorn, 2016). Certains herbivores peuvent néanmoins s'adapter et développer une résistance à ces substances toxiques. Ainsi, les microherbivores, souvent résistants, peuvent bénéficier de l'absence d'herbivores plus grands, et profiter de la persistance de leur espace de vie et des ressources alimentaires que constituent les algues (Duffy and Hay, 1990; Hay and Fenical, 1988). D'autres espèces d'algues utilisent des indices chimiques permettant de détecter les attaques sur les plants voisins et ainsi, de mobiliser la défense chimique appropriée (Steneck et al., 2017). De la même manière, certaines phanérogames marines bénéficient de moyens de dissuasion chimique (acides phénoliques, tanins et flavonoïdes) (Arnold et al., 2008; Arnold and Targett, 2002; Steele and Valentine, 2015; Zidorn, 2016). D'autres paramètres en lien avec la quantité et la qualité des ressources, tels que l'accessibilité et l'abondance (Bailey et al., 1996; Russell and Balazs, 2015), mais aussi la surface foliaire (Stoner, 1980), la morphologie (Kennish and Williams, 1997), ou encore la rigidité, la texture et le goût des plantes, comme proposé par Mcdermid et al. (2007), ainsi que la composition en vitamines, minéraux, acides aminés essentiels

(Mcdermid et al., 2007; Wood, 1974), et la teneur en énergie et en lignine (qui est inversement corrélée à la digestibilité) (Bjorndal, 1980; Kennish and Williams, 1997; Moran and Bjorndal, 2007), peuvent influencer les sélections spatiale et alimentaire chez les herbivores, certains d'entre eux adoptant un régime alimentaire plutôt spécialisé, tandis que d'autres restent généralistes (Ogden, 1980).

Le rôle des herbivores actuels sur les herbiers, et notamment celui des Tortues vertes, reste non-négligeable puisque le broutage répété sur certaines parcelles d'herbier a pour effet de stimuler la productivité de ces derniers, et contribue au maintien d'herbiers jeunes, dépourvus d'épiphytes, plus digestes et riches en azote, en phosphore et en énergie (Bjorndal, 1980; Moran and Bjorndal, 2007, 2005; Preen, 1995; Zieman et al., 1984). La disparition des grands herbivores, et notamment des Tortues vertes, pourrait ainsi engendrer des modifications notables dans la dynamique des herbiers (par exemple : disparition d'espèces de phanérogames et des communautés animales associées). Concernant la teneur en azote et en énergie des herbiers, cette dernière a, en retour, été liée au taux de croissance et aux paramètres de reproduction des consommateurs dans différentes expériences (Bjorndal, 1980; Wood and Wood, 1981). De fait, les populations de grands herbivores sont souvent régulées, non pas par leurs prédateurs via des processus descendants, mais plus généralement par la limitation des ressources, et donc par des processus ascendants qui impliquent également des effets dépendants de la densité de population (Bjorndal et al., 2000; Jackson, 1997). De nos jours, les menaces d'origine anthropique s'additionnent aux processus naturels de régulation. En péril à cause des effets directs et néfastes des actions humaines, les tortues marines, et notamment les Tortues vertes, dépendent néanmoins fortement des habitats d'alimentation, et donc, de la disponibilité et de l'état des herbiers marins.

1.2.3 Les tortues marines

1.2.3.1 Généralités

Appartenant au clade des Sauropsidés, l'ancêtre des tortues aurait une morphologie similaire à celle d'un varan. Le squelette osseux s'est alors étiré et incurvé, les vertèbres et côtes se sont allongées latéralement, les écailles de la peau se sont étirées, ont fusionné et durci, le tout formant un squelette osseux recouvert de kératine (Jeffkins, 2016). Les côtes se sont ensuite soudées à la carapace, englobant et protégeant les ceintures scapulaire et pelvienne (Jeffkins, 2016). En acquérant une carapace solide et volumineuse, ces animaux ectothermes (i.e. qui ont un niveau de production de chaleur métabolique faible) ont gagné une protection efficace contre les prédateurs (Pritchard, 1997), et un moyen de conserver la chaleur acquise dans l'environnement ou, exceptionnellement, la chaleur produite par leur métabolisme (Southwood Williard, 2013). Ils ont néanmoins conjointement perdu la capacité à se déplacer de manière rapide et agile en ondulant (Pritchard, 1997). Cette lourde carapace a en effet contraint les tortues terrestres à se déplacer lentement. Elle a ensuite pris une forme spécifique selon les modalités de prise alimentaire. Certains individus de l'ordre des Testudines se sont adaptés à la vie aquatique et marine, donnant naissance à de nouvelles espèces. Leurs pattes avant se sont allongées, prenant la forme de pagaies, représentant un compromis entre les besoins de nager et de marcher, et permettant également de creuser le nid sur les plages de sable (Pritchard, 1997).

En 2021, il existe 7 espèces de tortues marines, reliques des 27 espèces de la superfamille des Chelonioidea qui est apparue et s'est diversifiée au milieu du crétacé supérieur, il y a 100 à 84 millions d'années (cf. Figgener, Bernardo, & Plotkin, 2019). Parmi elles, on compte une tortue à carapace de cuir, *Dermochelys coriacea* ou Tortue Luth, et 6 tortues de la famille des Cheloniidae, à carapace dure portant des écailles, et dont la surface externe du bec est recouverte d'un tégument kératinisé bien différencié (appelé rhamphothèque) : la Tortue à dos plat (*Natator depressus*), la Tortue de Kemp (*Lepidochelys kempii*), la Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*), la Tortue caouanne (*Caretta caretta*), la Tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*) ainsi que la Tortue verte (*Chelonia mydas* Linnaeus, 1758) que nous étudierons dans cette thèse (**Figure 1-14**) (Dewynter et al., 2019; Eckert et al., 1999).

Les tortues marines font face à de multiples menaces d'origine naturelle et anthropique (cf. Lutcavage et al., 1997). Alors que les prédateurs naturels impactent les tortues marines essentiellement pendant les premières années de développement, les activités humaines, quant à elles, ont des répercussions sur toutes les étapes de vie des tortues. Sur les plages de ponte, les femelles venant pondre, leurs nids et les œufs, sont confrontés aux effets du changement climatique et de l'urbanisation : dégradation des nids et réduction de l'habitat favorable aux pontes en raison de l'érosion des plages, de l'augmentation du niveau de la mer, et des aménagements réalisés au niveau des dunes, taux d'éclosion réduit en raison de la hausse des températures, dérangement des femelles par les véhicules et la présence humaine, prédation par des animaux domestiques divagants, désorientation par les lumières artificielles. En mer, les collisions avec les bateaux sont fréquentes, et les individus souffrent également des activités industrielles, militaires, agricoles et touristiques et de leurs conséquences sur le milieu, comme le dragage et la destruction des fonds par les ancres ou le chalutage profond, les explosions sous-marines, les pollutions aux métaux lourds, pétrole, et pesticides, qui pourraient engendrer une immunosuppression et favoriser l'apparition de virus et de maladies telles que la fibropapillomatose. Outre l'altération et la perte des habitats essentiels à la réalisation des étapes de leur cycle de vie, les tortues marines souffrent directement de la pollution plastique ; véritable fléau dans les océans, puisque les déchets sont pris pour des sources potentielles de nourriture et représentent un risque majeur d'étouffement ou d'occlusion intestinale. Les tortues sont également victimes des filets « fantômes » ou lignes de pêche abandonnées dans lesquels elles s'enchevêtrent ; des captures accidentelles (en raison du chalutage, et des lignes et filets de pêches non sélectifs), des prélèvements autorisés ou illégaux des œufs, juvéniles, et adultes reproducteurs, sur terre comme en mer (Lutcavage et al., 1997; Marcovaldi and Thomé, 1999).

Bien qu'absentes des eaux polaires, les tortues marines ont une distribution circumglobale, ce qui rend leur protection d'autant plus difficile. Excepté la Tortue à dos plat pour laquelle nous manquons de données, toutes les espèces de tortues marines ont un statut d'espèces menacées à l'échelle mondiale. Elles figurent sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), sont listées sur le « Endangered Species Act » et sont classées en annexe 1 de la « Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna » (CITES, ou Convention de Washington) (Seminoff and Shanker, 2008). Les tortues marines entrent également dans le champ d'action de trois conventions : la Convention sur les espèces migratrices appartenant à la faune sauvage (CMS, ou Convention de Bonn) où les tortues sont inscrites à l'annexe 1 (qui concerne les espèces menacées) ; la Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (Convention de Berne), ayant toutes deux été signées par la France en 1979 et ratifiées en 1990 ; et la Convention sur la diversité biologique (CDB ou Convention de Rio) signée en 1992 et ratifiée en 1994. En dépit des nombreuses menaces qui pèsent encore actuellement sur les tortues marines, les programmes de conservation et plans de gestion ont permis d'inverser la tendance pour certaines populations de femelles reproductrices, dont les effectifs semblent à nouveau évoluer de manière positive (Schofield et al., 2017).

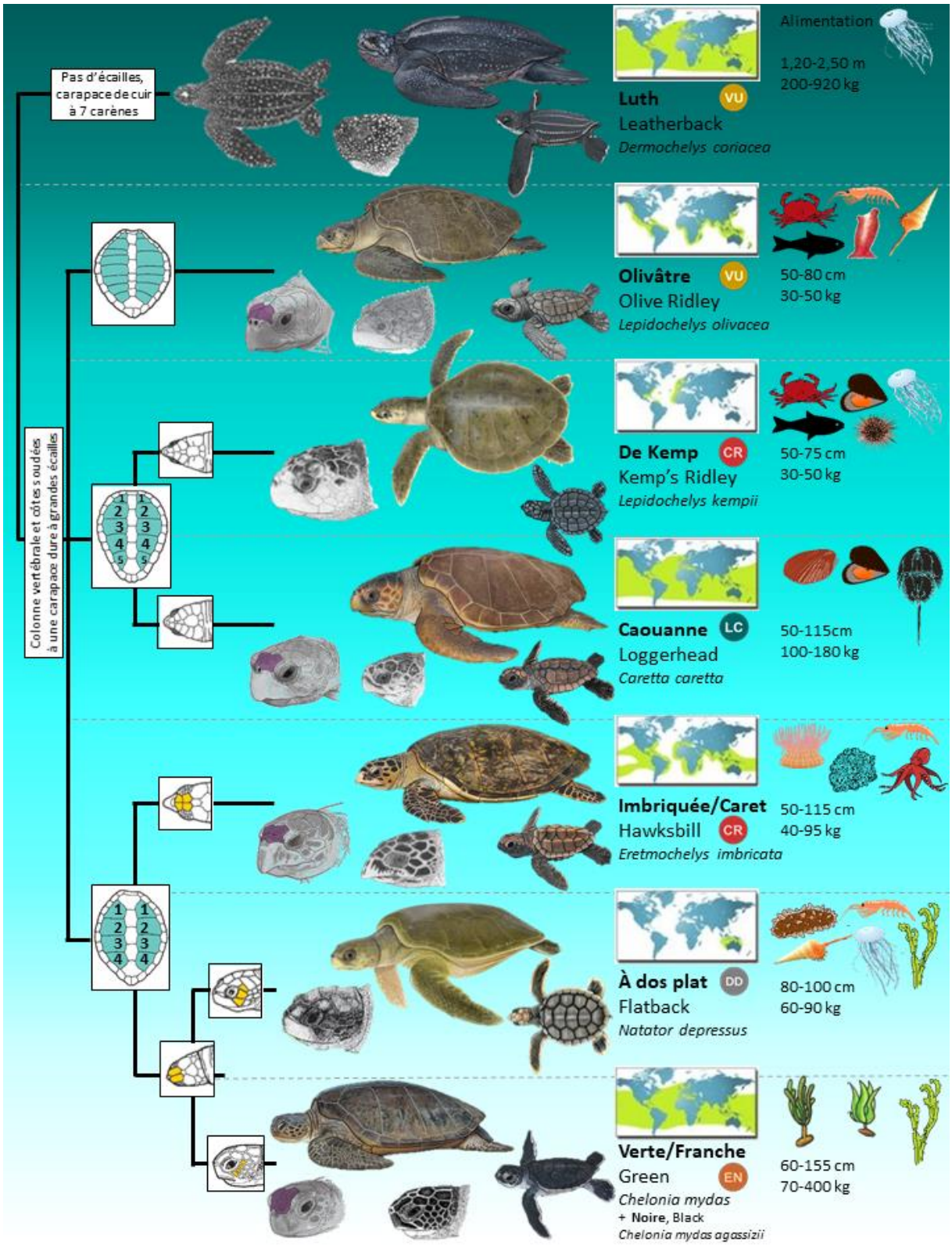


Figure 1-14. Identification et caractéristiques des 7 espèces actuelles de tortues marines. Statuts UICN : DD = données insuffisantes (Data Deficient), LC = préoccupation mineure (Least Concern), VU = vulnérable, EN = en danger (Endangered), CR = en danger critique d'extinction (Critically Endangered). (Informations et images extraites et modifiées de : Dewynter et al., 2019 ; Eckert et al., 1999 ; Ecology Project International ; Programme de la Pêche côtière de la CPS).

Depuis l'œuf jusqu'à l'âge adulte, les tortues marines jouent un rôle écologique d'envergure dans les écosystèmes marins et côtiers à plusieurs niveaux. Elles favorisent le transfert de nutriments et d'énergie entre différents types d'habitat, par la production d'urine et de fèces et en tant que proies consommées par les prédateurs, et servent de substrat et d'hôtes pour des épibiontes (organismes animaux ou végétaux qui utilisent d'autres organismes comme support sans leur causer de préjudice ; Triplet, 2021), des parasites, des organismes pathogènes et des algues (Bjorndal and Jackson, 2003; Bouchard and Bjorndal, 2000; Christianen et al., 2012; Heithaus et al., 2007; Riaux-Gobin et al., 2021, 2020, 2017a, 2017b; Thayer et al., 1984). Les œufs déposés par les femelles lors des pontes, et qui n'aboutissent pas au départ de tortillons vivants, sont susceptibles de contribuer de manière significative au budget énergétique d'une plage de ponte (≈ 9300 kJ/m linéaire de plage/an à Melbourne Beach, Floride, contre 5100 kJ/m/an apportés par la matière détritique et les insectes échoués sur le rivage à Port Elizabeth, Afrique du Sud ; Bouchard and Bjorndal, 2000). De fait, les œufs non fécondés, ainsi que le matériel restant après éclosion des autres œufs peuvent enrichir le sol et être décomposés par les micro-organismes. Une partie des œufs est également déterrée et consommée par des prédateurs (Bouchard and Bjorndal, 2000). Que ce soit à la sortie du nid ou dans l'eau, les nouveau-nés et juvéniles sont très vulnérables de par leur taille réduite, et une large gamme de prédateurs bénéficie de ces petites proies : oiseaux marins, crabes, petits mammifères comme les mangoustes, poissons, et grands prédateurs comme les requins (revue de Bouchard and Bjorndal, 2000). On estime ainsi qu'un seul œuf sur mille produira un adulte reproducteur (Frazer, 1986). En milieu côtier, les Tortues vertes et imbriquées, respectivement consommatrices de végétaux et d'éponges marines, sont des espèces-clés dans le maintien et la structure des écosystèmes à herbiers et des récifs coralliens (Bakker et al., 2016; Christianen et al., 2012; Moran and Bjorndal, 2007; Thayer et al., 1984). Que l'on considère les différences entre ou au sein des populations, mais également au cours de la vie des individus, plusieurs espèces de tortues marines ont une large niche écologique (contrairement à d'autres types de superprédateurs) (Figgener et al., 2019). Elles se nourrissent sur 2 à 4 niveaux trophiques différents et peuvent donc contribuer à stabiliser les réseaux trophiques par des processus descendants (Figgener et al., 2019). Ainsi, même au sein des unités de gestion régionales (ou « Regional Management Units — RMU» ; Wallace et al., 2010), les individus utilisent des stratégies écologiques différentes et ne sont pas écologiquement redondants ni interchangeables (Figgener et al., 2019).

Au-delà de leur rôle écologique important, les tortues marines reflètent la santé du milieu marin et apparaissent comme de bonnes espèces sentinelles (Figgener et al., 2019). Exposées à de nombreuses menaces d'origine anthropique, et dotées d'un mode de déterminisme sexuel spécifique, dit thermo-dépendant (Davenport, 1997), les tortues marines, en tant qu'organismes ectothermes et donc sensibles aux variations thermiques de leur environnement, sont de bonnes indicatrices des effets du changement climatique, que ce soit au travers de modifications démographiques (sex-ratios biaisé en faveur des femelles) ou d'adaptations comportementales (décalage des saisons et modification des lieux de ponte) (revue de Hamann et al., 2013). Par ailleurs, en raison de leur taille corporelle importante, de leur longévité élevée, de leur maturité sexuelle tardive, mais également, de leur vaste aire de répartition géographique, des migrations de longue distance qu'elles effectuent, de la spécificité des habitats marins et terrestres que chaque espèce utilise, et de leur sensibilité à différents types de dérangement et d'activités humaines, les tortues marines remplissent de nombreuses conditions leur permettant d'être considérées comme des espèces parapluies, et peuvent dès lors servir à spécifier le type et la taille des habitats à protéger (Andelman and Fagan, 2000; Caro and O'Doherty, 1999; Eckert and Hemphill, 2005). Ainsi, cette protection peut bénéficier à d'autres espèces ayant des exigences similaires en matière d'habitat et garantir leur intégrité, mais elle peut également être appliquée à des zones géographiques différentes dont les habitats partagent des caractéristiques communes (Caro and O'Doherty, 1999). La limitation de l'érosion des plages, de la turbidité de l'eau et des dommages causés aux herbiers peut par exemple découler de la protection des sites de ponte et d'alimentation, et ainsi bénéficier aux oiseaux et à d'autres espèces (Eckert and Hemphill, 2005). Au-delà de ces caractéristiques biologiques et écologiques qui en font de bons modèles d'études, on associe aux tortues marines

une image positive qui accentue leur utilité dans la conservation des écosystèmes et de la biodiversité. Souvent utilisées comme emblèmes de la protection des écosystèmes et des ressources, les tortues marines peuvent favoriser la création d'aires protégées, qui peuvent elles-mêmes engendrer des répercussions économiques pour la pêche et pour le tourisme. En outre, ce sont des animaux charismatiques puisqu'ils suscitent fascination et émerveillement chez le public. Les tortues marines conservent en effet une part de mystère au cours de leur cycle de vie. Il est difficile de les suivre et de décrire leur comportement lors des migrations transocéaniques qu'elles entreprennent entre les sites d'alimentation et les sites de pontes, et encore plus lors des 3 à 5 premières années de vie que les juvéniles passent en pleine mer jusqu'à ce qu'ils mesurent 25 à 35 cm, raison pour laquelle ces années sont qualifiées d' « années perdues » (ou « lost years »). Néanmoins, les tortues peuvent être visibles sur les plages de ponte, mais aussi en milieu marin (récifs coralliens, herbiers) depuis la démocratisation des activités touristiques aquatiques (cf. Eckert and Hemphill, 2005). Ces nombreux attributs font des tortues marines de bonnes espèces ambassadrices (Andelman and Fagan, 2000; Caro and O'Doherty, 1999), notamment dans la région des Caraïbes où on en trouve de nombreuses représentations. En tant que porte-drapeau, elles sont utilisées, entre autres, pour attirer l'attention du public, sensibiliser à la nécessité de préserver la santé des écosystèmes marins, limiter les pêches accidentelles et mettre en place une pêche durable, faire évoluer les lois et réguler les activités aquatiques, considérer la valeur de la biodiversité et des espèces indigènes, et développer la gestion collaborative des espèces et de l'environnement marin (Eckert and Hemphill, 2005).

1.2.3.2 La Tortue verte

1.2.3.2.1 Particularités biologiques et écologiques

Considérée « en danger d'extinction » depuis 1982, la Tortue verte, *Chelonia mydas* (**Figure 1-15**), qui évolue dans des zones à climat tropical, subtropical ou tempéré, n'est pas épargnée par les activités anthropiques, ce qui se traduit par un déclin notable des effectifs à l'échelle globale. Les prises accessoires de pêche, les collisions avec les navires, l'ingestion de débris marins et la dégradation des habitats de nidification et d'alimentation comptent parmi les menaces majeures pour cette espèce (Seminoff, 2004; Seminoff et al., 2015). En 2019, la sous-population de l'Atlantique Sud a néanmoins été classée en « préoccupation mineure » (Broderick and Patricio, 2019), mais le maintien de ce statut repose fortement sur la poursuite de la recherche et de la conservation, visant notamment les immatures, qui, chez les tortues marines, contribuent fortement au renouvellement démographique (Crouse et al., 1987; Heppell et al., 1996). De plus, dans la mesure où une large proportion du cycle de vie des Tortues vertes se déroule en zone côtière (développement, alimentation des jeunes et des adultes, accouplement, interponte ; **Figure 1-16**) où les interactions avec les activités humaines peuvent être fréquentes, l'identification des zones marines utilisées comme aires d'alimentation est cruciale pour mettre en œuvre des mesures efficaces de conservation des tortues marines.



Figure 1-15. La Tortue verte. Crédits photos : F. Siegwalt.

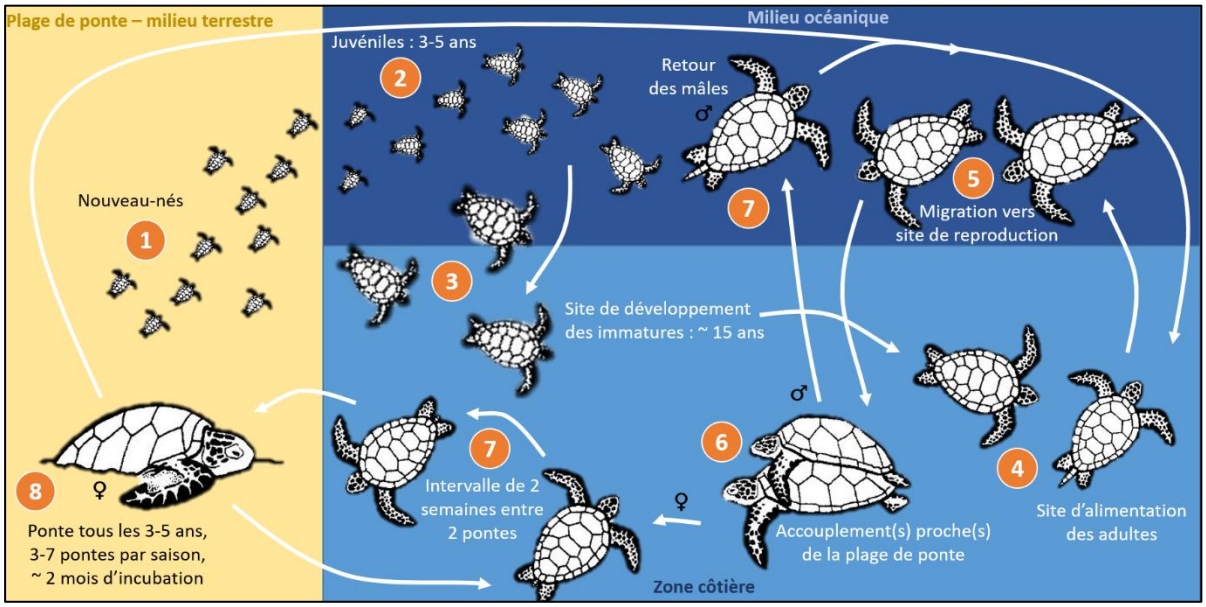


Figure 1-16. Cycle de vie de la Tortue verte. Modifié d'après Figgener et al., 2019; Musick and Limpus, 1997.

À l'égard de la stratégie spatiale d'alimentation, la signature isotopique (cf. méthode détaillée au **§ 1.1.2.2**) de *C. mydas*, en terme de δ^{13C}, est bien distincte de celle de toutes les autres espèces de tortues marines et indique en effet qu'elle se nourrit principalement d'items alimentaires collectés en zone néritique. Sa position trophique (renseignée à l'aide du δ^{15N}), la plus basse au sein des tortues marines, semble mettre en évidence sa position de consommateur primaire stricte (Figgener et al., 2019). De fait, son bec se distingue de celui des autres espèces par la dentelure de la couche de kératine recouvrant la mandibule inférieure (ou gnathothèque) (Figgener et al., 2019) (**Figure 1-17**). Cette caractéristique confère à la Tortue verte la capacité de cisailler les feuilles d'herbiers et d'algues,

qui constituent une grande partie du régime alimentaire des immatures, sub-adultes et adultes (Bjorndal, 1980; Mortimer, 1981). Ces différences dans la signature isotopique, mais aussi la morphologie (taille, aspect de la carapace et de la tête, anatomie du cou, des mâchoires et du bec ; **Figure 1-14**) des espèces de tortues marines, reflètent un partitionnement des ressources et donc, une réelle ségrégation de niches écologiques entre ces dernières (Figgener et al., 2019). En effet, les ressources étant limitées dans l'environnement, l'existence d'une compétition forte entre les individus a conduit à une radiation évolutive adaptative de ces derniers et donc, à l'apparition d'espèces ayant des caractéristiques propres afin de réduire la compétition interspécifique (Darwin, 1859). La Tortue verte représente donc un écomorphe à part entière (Figgener et al., 2019), et doit d'ailleurs son nom vernaculaire à la couleur de sa graisse, du fait des végétaux qu'elle consomme. Mais des variations écologiques existent également entre populations de *C. mydas* (occupant différentes zones géographiques), au sein des populations (en fonction du stade de vie), et aussi entre individus d'une même population et d'une même classe de tailles, ces variations émergeant certainement des compétitions spatiale et alimentaire entre individus, ainsi que des conditions environnementales et ressources rencontrées (Figgener et al., 2019; Vander Zanden et al., 2013).



Figure 1-17. Morphologie trophique de la Tortue verte. À gauche, le crâne est représenté en vue latérale. La coloration plus foncée représente les gaines de kératine (également appelées rhamphothèques) qui recouvrent les mâchoires des Cheloniidae. Au centre, l'intérieur de la mâchoire inférieure est représenté en vue dorsale et sur le panneau de droite, l'intérieur de la mâchoire supérieure est représenté en vue ventrale. Extrait de Figgener et al., 2019.

La compétition pour les ressources survient également au sein d'une espèce. Elle est dite intraspécifique. Ce type de compétition a pu mener les individus à se spécialiser, conduisant à l'émergence de variations écologiques inter-populationnelles. Dans la littérature, il est fait référence à des populations de Tortues vertes qui sont soit majoritairement herbivores (dans l'Atlantique notamment ; Bjorndal, 1997), en étant spécialisées sur les herbiers (dans les Caraïbes ; Bjorndal, 1980, et en Floride ; Mendonça, 1983), sur les algues (sur la côte Pacifique du Mexique ; López-Mendilaharsu et al., 2008, et à Hawaii ; Russell and Balazs, 2015), ou encore se nourrissant dans des mangroves (Chambault et al., 2020; Guebert-Bartholo et al., 2011), soit omnivores et/ou plus généralistes, puisqu'ayant dans leur régime alimentaire une part non-négligeable de matière animale (par exemple : en Australie ; Thomson et al., 2018, aux îles Fiji ; Piovano et al., 2020, en Afrique ; Cardona et al., 2009, en Colombie ; Amorocho and Reina, 2007). Plusieurs facteurs peuvent expliquer le niveau d'omnivorie dans les populations de Tortues vertes : la disponibilité des différents types de ressource alimentaire, la présence d'une microflore intestinale spécifique et plus ou moins développée, la température de l'eau (qui peut influencer l'efficacité digestive des tortues, mais aussi la distribution du macro-zooplancton, qui semble davantage consommé dans les hautes latitudes), ainsi que la taille et le stade de vie des individus (revue de Esteban et al., 2020).

Les individus d'une même espèce peuvent également mettre en place des stratégies permettant de limiter la compétition interindividuelle au sein d'une population. La Tortue verte a un cycle de vie de type II, ce qui signifie qu'elle utilise successivement des habitats marins océaniques et côtiers au cours des différentes étapes de vie

(**Figure 1-16**) (Bolten, 2003), et ce, quelle que soit sa zone géographique de naissance. Cette ségrégation spatiale entre individus a peut-être pu persister en permettant de diminuer la compétition spatiale et alimentaire entre individus. Cette stratégie implique aussi un compromis entre la pression de prédation (plus élevée en milieu côtier) et la productivité de l'habitat (plus faible en milieu hauturier), et sous-tend l'hypothèse que les individus les plus jeunes cherchent à maximiser leur taux de survie quand les individus de plus grande taille, moins vulnérables, privilégient le taux de croissance (revue de Figgener et al., 2019). On constate alors des variations ontogénétiques de l'écologie trophique des Tortues vertes : les individus de tailles (et donc d'âges) différentes utilisent des habitats et des ressources différentes (Figgener et al., 2019). Les nouveau-nés et juvéniles de petite taille exploitent les eaux océaniques de surface et se nourrissent en zone épipélagique, principalement de plancton et neuston (cnidaires, cténophores, bryozoaires, gastéropodes, crustacés, tuniciers, et fragments de sargasses) (Arthur et al., 2008; Bolten, 2003; Witherington et al., 2012). Lorsqu'ils atteignent une taille minimale de 25-35 cm, après environ 3 à 5 ans passés en haute mer, les immatures entrent dans des habitats néritiques (herbiers, algueraies, récifs coralliens ou mangroves) et des modifications du régime alimentaire surviennent (Bolten, 2003; Kimberly J. Reich et al., 2007). Ils passent d'un régime à tendance carnivore-omnivore, à un régime initialement décrit dans la littérature comme étant exclusivement herbivore, et donc d'une alimentation pélagique à une alimentation benthique (Arthur et al., 2008; Kimberly J. Reich et al., 2007). Dans certaines populations, le changement n'est pas aussi abrupt et radical, mais plutôt graduel, et les proies animales représentent tout de même une part importante des apports nutritionnels, si bien que les individus des stades immatures à adultes de certaines populations sont plutôt qualifiés d'omnivores (Cardona et al., 2009; González Carman et al., 2012). Il est d'ailleurs probable que les juvéniles récemment établis en habitats côtiers fassent en fait des allers-retours entre les habitats néritiques et océaniques (Piovano et al., 2020). Comme le suggère Vander Zanden et al. (2013), il est possible que le régime alimentaire des Tortues vertes soit dépendant du site et des ressources disponibles, et la conservation d'une part importante de matière animale (facilement digestible) dans le régime alimentaire des immatures et adultes en milieu néritique semble cohérente avec le fait que les Tortues vertes sélectionnent les aliments les plus riches en nutriments et en énergie pour maximiser leur croissance (Amorocho and Reina, 2007; Bjorndal, 1980; Moran and Bjorndal, 2007). La spécialisation de certaines populations de Tortues vertes dans la consommation de végétaux pourrait ainsi venir en réponse à une rareté de l'environnement en proies animales, et s'avèrerait intéressante dans la mesure où les tortues pourraient profiter d'une ressource en quantités importantes et prévisibles, limitant ainsi la compétition intraspécifique (Vander Zanden et al., 2013). Pour faciliter la digestion des fibres végétales, les Tortues vertes bénéficient d'une microflore intestinale assurant la fermentation active des parois végétales (Bjorndal, 1979). Cette microflore intestinale semble partiellement établie avant le changement d'habitat, mais la composition de celle-ci semble évoluer à mesure que les juvéniles se rapprochent des côtes pour s'établir en milieu néritique, puisque des différences notables ont été mises en évidence entre juvéniles pélagiques et néritiques (Campos et al., 2018; Price et al., 2017). La manière dont ce microbiote est acquis et les mécanismes conduisant à un assemblage spécifique de bactéries symbiotiques restent néanmoins incertains (Campos et al., 2018). Ce microbiote pourrait provenir de l'environnement marin et/ou social des tortues (qui forment parfois des agrégations de plusieurs individus), des fèces de leurs conspécifiques si elles sont ingérées, ou des végétaux marins consommés qui pourraient être recouverts de microorganismes spécifiques (Campos et al., 2018; Price et al., 2017). Une hypothèse est ainsi que le microbiote se développe en fonction de la (ou des) source(s) principale(s) de nourriture végétale (algue, phanérogame ou mangrove, dont les glucides structurels diffèrent) et qu'il est capable d'évoluer en cas de changements dans les ressources disponibles (Bjorndal et al., 1991; Hungate, 1966), mais il est également probable que la composition du microbiote influence le régime alimentaire, en menant l'individu à sélectionner les aliments pour lesquels son efficacité digestive est maximale (Bjorndal, 1985, 1980; Thomson et al., 2018).

Les différences interindividuelles existent également au sein d'une même population, avec une magnitude qui semble dépendante de la classe de tailles, et certainement dans le but de maximiser la fitness (Vander Zanden et al.,

2013). En raison de leur condition corporelle ou taux de croissance, de la compétition intraspécifique ou de la plasticité phénotypique, les individus d'une même population et d'âges similaires peuvent utiliser des habitats et des ressources différentes (Chambault et al., 2020; Figgener et al., 2019; Hays, 2008; Svanbäck and Bolnick, 2005). Ainsi, les individus qui conservent une niche écologique assez vaste sont plutôt généralistes, mais changent de régime alimentaire sur une échelle de temps assez courte : c'est le cas des juvéniles océaniques et néritiques étudiés à Inagua, Bahamas, qui se nourrissent peut-être de façon opportuniste (Vander Zanden et al., 2013). Au contraire, les femelles reproductrices de Tortuguero, Costa Rica, forment une population généraliste d'individus spécialistes, avec une grande consistance temporelle individuelle (Vander Zanden et al., 2013). Ceci peut s'expliquer par le fait que les adultes du Costa Rica ont été échantillonnés sur un site de reproduction, ce qui signifie qu'ils proviennent de sites d'alimentation différents, entre lesquels les ressources disponibles peuvent diverger, comme évoqué plus haut. Néanmoins, de telles différences interindividuelles ont également été mises en évidence à Shark Bay, Australie, sans que ces dernières puissent être expliquées par la taille des tortues ou par la sélection d'habitats de fourragement fondamentalement différents (Burkholder et al., 2011; Thomson et al., 2018).

Bien qu'il existe beaucoup de variabilité dans le régime alimentaire de *C. mydas*, cette dernière reste néanmoins la seule espèce de tortue marine ayant un rôle prépondérant dans les écosystèmes marins végétaux. En tant que grands vertébrés marins, les Tortues vertes peuvent favoriser la résilience et le rétablissement des récifs en consommant le gazon algal et des algues non-indigènes (Russell and Balazs, 2015, 2009; Wabnitz et al., 2010). En stimulant la production végétale et en améliorant le cycle des nutriments, elles peuvent également atténuer les effets négatifs de l'eutrophisation dans les écosystèmes d'herbiers marins (Christianen et al., 2012; Moran and Bjorndal, 2007, 2005; Thayer et al., 1984). La contribution des Tortues vertes à la biomasse des herbivores peut être limitée en raison de la surexploitation historique et des menaces actuelles qui pèsent sur l'espèce (Cardona et al., 2020; Dow et al., 2007; Seminoff et al., 2015). Néanmoins, en tant que mégaherbivores, les Tortues vertes contribuent grandement au fonctionnement des écosystèmes, surtout depuis la disparition des lamantins (*Trichechus manatus*) de la plupart des îles de la Caraïbe orientale (Deutsch et al., 2008; Thayer et al., 1984).

1.2.3.2.2 Pertinence du modèle d'étude

La plupart des études sur les tortues marines en milieu naturel se sont focalisées sur les femelles reproductrices lors de l'oviposition, très certainement en raison de la difficulté d'étudier leur comportement en mer (Bjorndal, 1999). En conséquence, la législation et les programmes de conservation ont largement ciblé les plages de ponte pour protéger les femelles, les œufs et les jeunes, alors que les modèles démographiques basés sur les espèces de tortues longévives ont souligné l'importance de réduire la mortalité chez les immatures et les sub-adultes afin de promouvoir le rétablissement des populations (Crouse et al., 1987; Heppell et al., 1996).

Alors que les scientifiques ont essayé de résoudre le mystère des années perdues en utilisant la modélisation environnementale, les isotopes stables et le suivi par satellite (Dalleau et al., 2014; Putman et al., 2012; K. J. Reich et al., 2007), il existe encore des incertitudes majeures concernant le comportement des Tortues vertes immatures une fois qu'elles entrent dans les habitats néritiques et dans les zones d'alimentation côtières, qui représentent des habitats marins essentiels à leur croissance.

Considérée comme un mégaherbivore, la Tortue verte joue un rôle clé dans la réalisation de processus écologiques critiques (Eckert and Hemphill, 2005). Elle agit comme un indicateur naturel de la santé des écosystèmes marins et mérite une attention et une gestion particulières en raison de la rareté actuelle des herbivores siréniens, qui assuraient un rôle similaire, notamment dans les Caraïbes (Deutsch et al., 2008; Thayer et al., 1984). En raison de son statut d'espèce emblématique et d'espèce parapluie (Eckert and Hemphill, 2005), la Tortue verte, espèce menacée, a la capacité de promouvoir la protection de zones d'importance critique et d'écosystèmes tels que les prairies sous-

marines, dont la surface se réduit rapidement (Short et al., 2011 ; Waycott et al., 2009). Le suivi des effectifs et de la santé des populations de Tortues vertes est, en effet, susceptible d'apporter des informations importantes sur la qualité et la quantité des ressources de niveau trophique inférieur, et notamment, celles des producteurs primaires que constituent les phanérogames marines et les algues. Il est crucial d'étudier le fonctionnement actuel des herbiers en lien avec l'écologie des Tortues vertes, car il s'agit d'habitats côtiers à forte valeur écosystémique (**Tableau 1-1 et Tableau** 1-2), sur lesquels les Tortues vertes peuvent également avoir une influence importante, que ce soit en terme de productivité ou de qualité nutritionnelle (Moran and Bjorndal, 2007, 2005). Parce que les herbiers et Tortues vertes sont étroitement liés aux populations humaines, en raison de leur proximité à la côte et parce qu'ils jouent un rôle dans les activités économiques et culturelles humaines (entre autres : implication et interactions avec la pêche, activités nautiques et touristiques) ils sont également particulièrement exposés aux effets directs et indirects des activités anthropiques (Costanza et al., 1997; Crillon and Cuzange, 2017; Dossa et al., 2006). Il est donc important de mettre en place des programmes de conservation et de gestion de *C. mydas* et des herbiers qui tiennent compte des interactions et de l'interdépendance entre les Tortues vertes, leur habitat, et les populations humaines. Une des missions que s'est d'ailleurs fixée le groupe de spécialistes des tortues marines de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature est de promouvoir la restauration et la survie de populations de tortues marines en bonne santé qui remplissent leurs rôles écologiques, en adoptant une stratégie de gestion globale des écosystèmes (cf. Bjorndal and Jackson, 2003).

1.3 Problématique et objectifs de la thèse

L'écologie peut être définie comme l'étude scientifique de la distribution et de l'abondance des organismes, ainsi que des interactions qui déterminent cette distribution et cette abondance (Begon et al., 2006). Ces interactions comprennent celles entre les organismes, entre les organismes et leur environnement (ce qui inclut la transformation et les flux d'énergie et de matière), entre les espèces, et entre les populations (au sein de communautés écologiques et de l'écosystème) (Begon et al., 2006). À ce jour, les connaissances sur l'écologie, et notamment l'écologie trophique des Tortues vertes dans les herbiers multispécifiques de la mer des Caraïbes restent incomplètes, puisque, d'une part, peu d'études ont été réalisées sur cette espèce au cours de son activité d'alimentation ; et d'autre part, les larges différences interindividuelles observées chez les individus immatures quant à leur régime alimentaire et au choix de l'habitat d'alimentation rendent les conclusions de ces études peu généralisables.

À cet égard, travailler au niveau individuel et populationnel s'avère important, d'une part, pour comprendre les relations qu'entretiennent les individus avec leur environnement et les autres espèces qui y évoluent, dans un contexte où l'explosion démographique humaine et les changements globaux constituent des pressions fortes sur les écosystèmes, et d'autre part, pour comprendre une partie de la dynamique des écosystèmes à travers une espèce clé du réseau trophique, agissant comme indicateur naturel de la santé des écosystèmes. Dans l'optique de proposer des mesures de conservation réfléchies et adéquates des écosystèmes concernés, basées sur des connaissances scientifiques vérifiées, nous avons centré notre étude sur l'île de la Martinique, en raison de la présence de Tortues vertes immatures dans ses eaux côtières (Chambault et al., 2018) et d'écosystèmes à herbiers (Legrand, 2010) en pleine modification suite à l'introduction et l'expansion de l'espèce exotique envahissante végétale *Halophila stipulacea* (Hily et al., 2010; Maréchal et al., 2013). Le questionnement suivant a guidé notre étude :

- ➔ Dans quelle mesure la Martinique constitue-t-elle une zone d'importance pour les Tortues vertes ? Quelle est la dynamique spatiale des individus ? Quelles sont les zones de prédilection des Tortues vertes en Martinique, et quelles en sont les raisons ?
- ➔ Quels types d'habitat sont privilégiés lors de l'alimentation ? S'il existe une sélection alimentaire chez les Tortues vertes de Martinique, quelle est-elle, et quels éléments l'influencent ? Quel est le lien avec les activités journalières entreprises par les individus et quelles sont les répercussions possibles sur les paramètres physiologiques ?
- ➔ Quelle est la pression d'herbivorie appliquée par la population de Tortues vertes sur le milieu ? Quelle est la capacité de charge des sites d'alimentation versus l'abondance observée ?
- ➔ Quelles sont les menaces auxquelles font face les tortues en Martinique ? Quel est l'impact possible d'*Halophila stipulacea* sur les Tortues vertes, et quel est le rôle de ces dernières dans l'expansion de cette espèce exotique envahissante ?

Répondre à ces questions nous permettra de mieux appréhender la manière dont les paramètres environnementaux influencent les Tortues vertes et quel est le rôle des Tortues vertes dans le fonctionnement de l'écosystème.

Ainsi, le contexte régional de l'étude est présenté dans le chapitre 2. Les chapitres 3 et 7 sont consacrés aux protocoles expérimentaux. Les études menées sur le comportement des Tortues vertes de Martinique ainsi que les interactions entre ces dernières et les ressources de l'environnement sont détaillées dans 4 autres chapitres, qui s'intitulent :

CHAPITRE 4. Fidélité des Tortues vertes immatures à leurs zones d'alimentation — De nouvelles perspectives pour l'établissement de zones de conservation marines

CHAPITRE 5. Zone géographique de résidence et production primaire déterminent la condition corporelle des Tortues vertes immatures en Martinique

CHAPITRE 6. Facteurs influençant la sélection des ressources chez les Tortues vertes immatures (*Chelonia mydas*), sur les herbiers marins dominés par l'espèce exotique envahissante *Halophila stipulacea*

CHAPITRE 8. Estimation de la densité de Tortues vertes immatures et de la capacité de charge des herbiers sur une zone d'alimentation des Caraïbes dominée par l'espèce invasive *Halophila stipulacea*

Le chapitre 9 présente les conclusions de l'étude, quelques limites et perspectives scientifiques, et propose des mesures de conservation en adéquation avec les résultats obtenus dans cette thèse.

2 Contexte régional : une espèce menacée dans un environnement menacé



2.1 La Grande Caraïbe

La zone marine de la Grande Caraïbe, située dans l'Atlantique nord-ouest tropical (**Figure 2-1**), est la seconde mer la plus grande du monde, avec près de 2 754 000 km^2 (Miloslavich and Klein, 2005). Cette région comprend la mer des Caraïbes et le Golfe du Mexique, ainsi que les côtes caribéennes d'Amérique Centrale et d'Amérique du Sud (**Figure 2-2**); et englobe 26 états indépendants et 19 territoires ultramarins (de France, des Pays-Bas, du Royaume-Uni et des États-Unis) qui dépendent fortement de l'environnement marin (Blackman et al., 2014; Miloslavich et al., 2010). La circulation océanique de la mer des Caraïbes suit le sens contraire des aiguilles d'une montre (**Figure 2-3**) ; le courant part du sud-est des Petites Antilles, traverse le canal du Yucatán pour rejoindre le Golfe du Mexique où il donne naissance au Gulf Stream (Miloslavich et al., 2010). Dans la mer des Caraïbes, l'eau est relativement chaude (22-29°C) et claire en raison de la forte influence des masses d'eau océanique et des conditions oligotrophes à mésotrophes, et le marnage est faible (20-75 cm) (revue de Miloslavich et al., 2010). Seuls 25% des fonds marins affichent une profondeur inférieure à 1800 m, et la profondeur maximale (environ 7700 m) est atteinte au niveau de la fosse des Caïmans (revue de Miloslavich et al., 2010). Le panache d'eau douce du fleuve Orénoque (au niveau du Venezuela) influence également les eaux de la Caraïbe orientale en y charriant matière organique (chlorophylle a notamment) et nutriments, permettant une augmentation de la productivité primaire de la zone (revue de Miloslavich et al., 2010). Avec sa surface restreinte, près de 12 000 espèces marines répertoriées (dont 60 de coraux et 1500 de poissons), un taux élevé d'espèces endémiques (parmi les plantes vasculaires et les vertébrés) et une perte d'habitat importante, la zone insulaire des Caraïbes constitue l'un des hotspots mondiaux majeurs de biodiversité terrestre et marine (**Figure 2-1**) (Blackman et al., 2014; Miloslavich et al., 2010; Myers et al., 2000; Roberts et al., 2002).

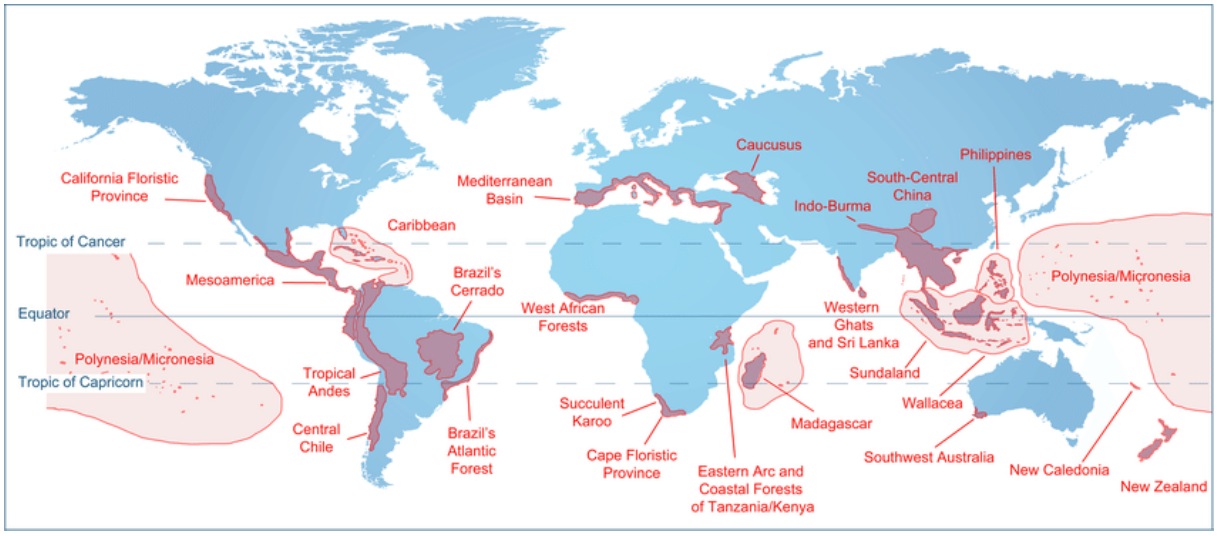


Figure 2-1. Planisphère représentant les zones de biodiversité exceptionnelle ou "hotspots". Extrait de Myers et al., 2000 ; Spicer, 2017.

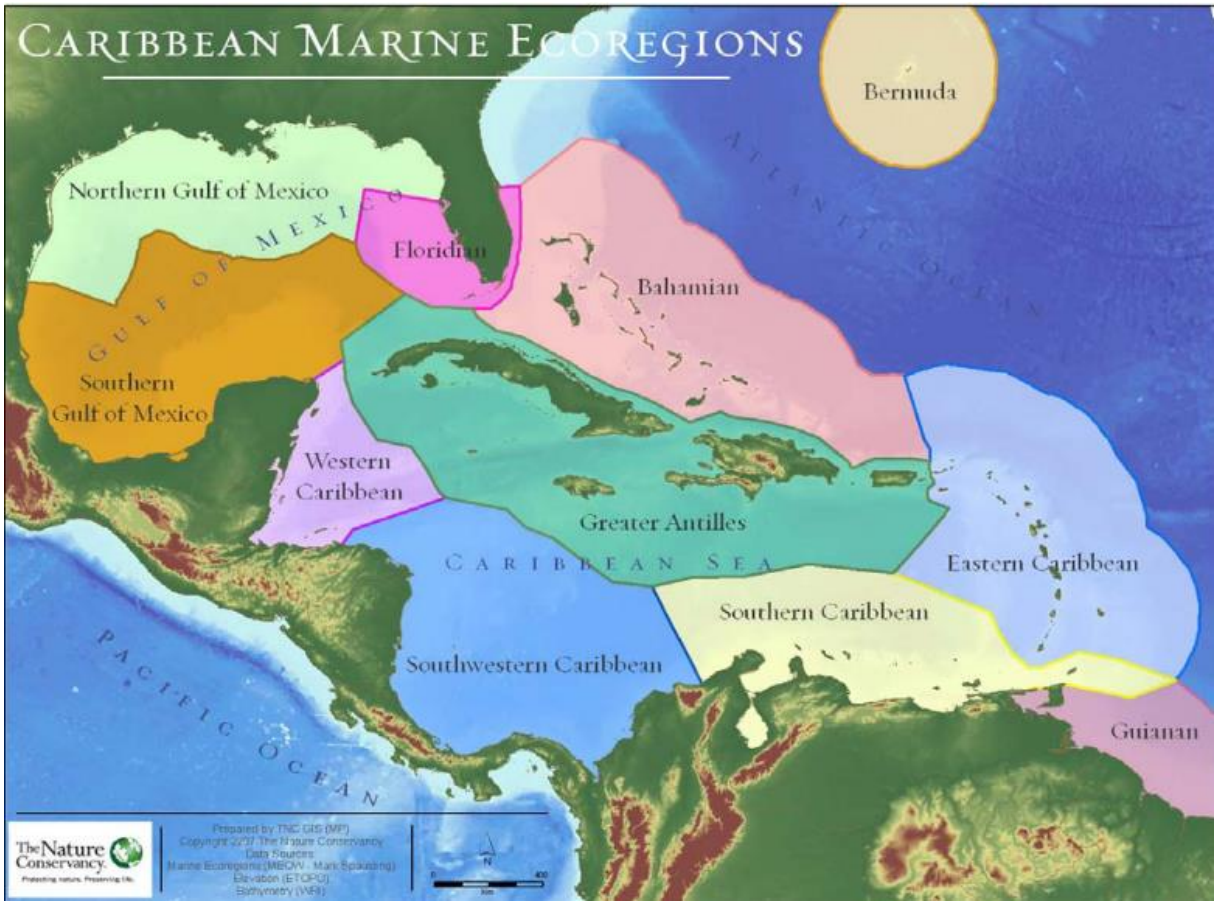


Figure 2-2. Ecorégions marines de la Grande Caraïbe. Extrait de Dow et al., 2007 ; Spalding et al., 2007) .

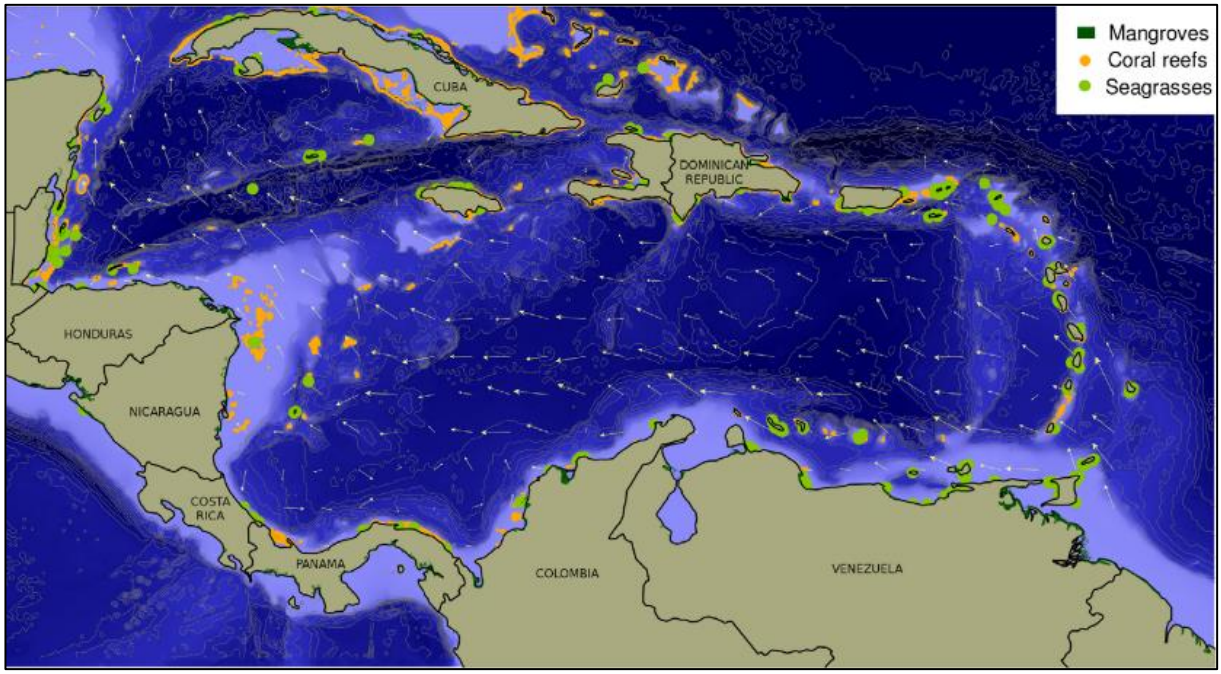


Figure 2-3. Bathymétrie, principaux courants marins et distribution des écosystèmes marins côtier (mangroves, récifs coralliens, herbiers) de la mer des Caraïbes. Les flèches représentent les courants océaniques moyens de surface. Le canal du Yucatán se situe entre la péninsule du Yucatán (Mexique) et la pointe nord-ouest de Cuba. Il fait la jonction entre la mer des Caraïbes (au sud) et le Golfe du Mexique (au nord). Extrait de Miloslavich et al., 2010.

2.2 Les tortues marines dans les Caraïbes et en Martinique : contexte historique et actuel

Exceptée la Tortue à dos plat, endémique de l'Océanie, les six autres espèces peuvent être aperçues dans la mer des Caraïbes. Bien que la Tortue de Kemp se retrouve principalement dans le golfe du Mexique, un individu a été secouru en avril 2021 dans les eaux martiniquaises, après avoir été retrouvé très affaibli dans un banc de sargasses (D. Chevallier, communication personnelle). Néanmoins, ce sont principalement les Tortues vertes, imbriquées et Luth que l'on retrouve, en ponte ou en alimentation, dans les Antilles françaises (Crillon and Cuzange, 2017).

Les effectifs mondiaux actuels de tortues marines ne représentent qu'un très faible pourcentage de ce qu'ils ont pu être par le passé (on l'estime à moins de 10% dans les Caraïbes, Jackson et al., 2001), alors qu'ils étaient qualifiés d'inépuisable par le Père Du Tertre vers 1670 (Du Tertre, 1671). En cause, la surexploitation des tortues pour leurs écailles, leur carapace et la consommation de leur chair, notamment dans les régions à climat tropical où les concentrations de tortues étaient très importantes. Ainsi, dans les îles Caïmans, près de 13 000 tortues étaient exportées chaque année entre 1688 et 1730 (Jackson, 1997). Déjà exploitées et réduites par les peuples indigènes avant le XVIIe siècle, et notamment par les amérindiens dans la région des Caraïbes, les populations de tortues marines ont vu leurs effectifs s'effondrer en raison d'une augmentation de la population (et donc de la demande) des îles des Antilles suite aux épisodes de colonisation par les Européens, ainsi qu'en raison de l'évolution des techniques de capture et de pêche (Crillon and Cuzange, 2017; Jackson et al., 2001). À l'origine capturées lors de la ponte et de l'accouplement, les tortues marines ont alors souffert des captures en mer décuplées, facilitées par le développement des bateaux à moteur, des filets maillants, trémails et folles (Johan and Lartiges, 2001).

Un récapitulatif des données historiques concernant les populations de tortues marines dans les Antilles françaises a été réalisé dans le cadre du Plan National d'Action (**Tableau 2-1**). Les récits du Père Pinchon (1967), de Meylan (1983) et de Dropsy (1987, 1986) font référence aux centaines de Tortues vertes et imbriquées qui venaient pondre sur l'île d'Aves (située à l'ouest de la Guadeloupe) et dans les Antilles Françaises au milieu du XXe siècle. Ces auteurs décrivent que dans les années 60 à 80-90, des dizaines de tortues étaient capturées par les équipages des goélettes à Aves, les prisonniers de Basse-Terre en Guadeloupe travaillaient les écailles de centaines de tortues, et le nombre annuel de tortues capturées en Martinique était évalué à près de 1200. À cette époque, Dropsy (1987) décrit d'ailleurs la Tortue verte comme ne nidifiant pas (ou plus) en Martinique. Aujourd'hui, l'exploitation continue dans certains pays, mais les données concernant les sites de ponte, l'état des population et le nombre de captures restent malheureusement peu documentées dans certaines îles (Dow et al., 2007).

Après des siècles de surexploitation dans les Caraïbes, les menaces actuelles qui pèsent sur les tortues marines dans les habitats néritiques de cette région sont les captures accidentelles par les engins de pêche locaux, qui tuent des centaines d'individus chaque année dans leurs zones de nidification et de développement (Dow et al., 2007). La pêche artisanale dans les Antilles françaises, qui implique plus de 2 000 bateaux de pêche en Guadeloupe et en Martinique, se concentre principalement sur le plateau continental en raison de son accessibilité et de la présence d'espèces commercialement intéressantes (Louis-Jean, 2019). Représentant 20 % des engins utilisés, les filets de fond tels que trémails et folles (non-sélectifs et déployés sur de longues périodes) sont la principale cause de prises accessoires pour de nombreuses espèces ; et on estime à 1700 le nombre de tortues marines (dont 90% de Tortues vertes et imbriquées) capturées en Martinique chaque année (Louis-Jean, 2019; Louis-Jean et al., 2008). D'autres menaces d'origine anthropiques qui pèsent fortement sur les tortues marines sont la pollution (sous toutes ses formes), la dégradation des habitats marins, et les collisions avec les navires (Dow et al., 2007; Seminoff et al., 2015). En Guadeloupe et Martinique, 39 à 75% des cas de tortues échouées, en détresse ou mortes n'ont pas été associés à une cause déterminée (Crillon and Cuzange, 2017). Entre 16 et 30 % des cas recensés ont été liés à la pêche accidentelle en Martinique et en Guadeloupe, respectivement, et tout de même 7 à 12% des cas enregistrés en Guadeloupe correspondaient à des actes de braconnage ou de récupération par l'homme (**Figure 2-4**) (Crillon and Cuzange, 2018).

Tableau 2-1. Synthèse des données historiques liées à la conservation des tortues marines dans les Antilles françaises. Extrait de Crillon and Cuzange, 2018.

	Description	Sources
Arrivée de l'homme aux Petites Antilles (-2000 ans)	Période qui pourrait correspondre au maximum des effectifs (entre 33 000 000 et 660 000 000 tortues vertes estimées)	Données issues des fouilles archéologiques
XVII ème siècle	Forte densité des tortues marines présentes et témoignage de l'importance de l'exploitation de ces espèces Début de la surexploitation des tortues marines aux Antilles françaises	Données issues des textes du Père de Tertre
Années 50	En 300 ans, les effectifs ont subi une diminution considérable, les pontes deviennent des événements rares. Etat de conservation très défavorable	1954 : écrits du Père Pinchon
Années 70 et 80	Les écrits soulignent que la situation s'est encore aggravée. Kermarrec utilise le mot « génocide » pour illustrer le déclin des tortues dans la zone caraïbe	Situation décrite par Pinchon (1954, 1967) Témoignages de pêcheurs Enquêtes Texte de Kermarrec (1976)
1973, Convention de Washington, CITES	Mise en place d'une réglementation internationale et effondrement du commerce internationale	
Depuis le début des années 80	Mesures de protection prises / augmentation des effectifs Absence de données scientifiques pour conclure sur l'évolution des populations	Témoignages
Depuis 2005	Plusieurs suivis ont été mis en place afin d'estimer l'état de conservation des populations. Cependant les données ne permettent pas d'estimer de façon catégorique l'état de conservation de chacune des espèces au niveau local.	Depuis l'élaboration du Plan de Restauration des Tortues Marines des Antilles Françaises les données sont compilées dans des rapports, évaluations et compte-rendus écrits.

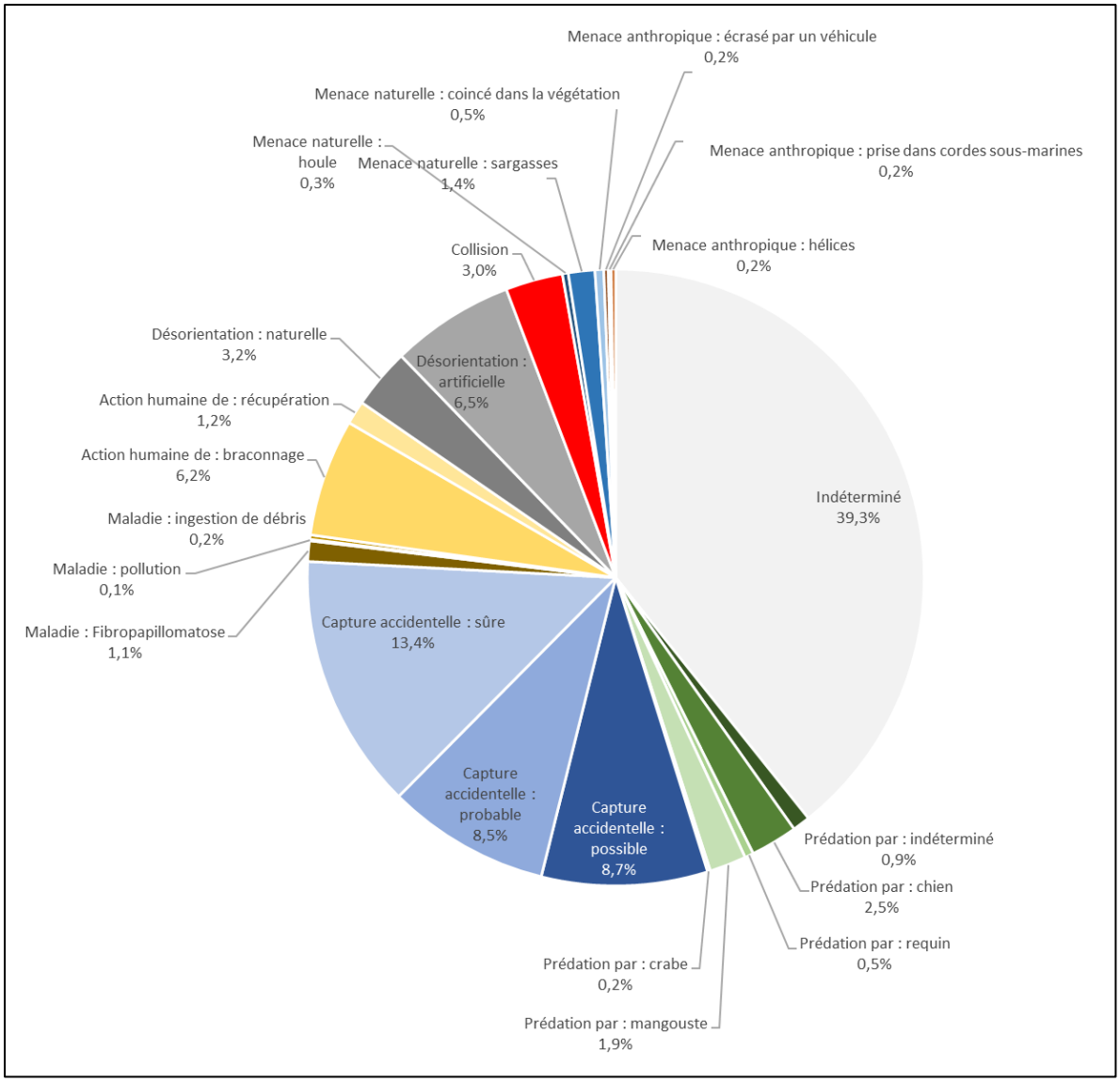


Figure 2-4. Détail des causes des évènements de mortalité, de blessures ou de détresses relevées en Guadeloupe entre 2004 et 2014. Diagramme réalisé selon les données de Chabrolle, A. 2015. Se référer à Crillon and Cuzange, 2018

En ce qui concerne la phase de nidification, l'urbanisation, l'érosion des plages, la pollution lumineuse, le braconnage, les perturbations humaines, ainsi que l'invasion des côtes par les sargasses ont un impact à la fois sur les femelles reproductrices et sur leurs futurs petits (Dow et al., 2007; Seminoff et al., 2015), ce qui pourrait expliquer qu'Aux Antilles, les effectifs de populations nidifiantes de Tortues Luth et vertes restent relativement faibles (Crillon and Cuzange, 2017). Entre 2004 et 2015, seules 17 plages sur les 138 plages pouvant potentiellement accueillir des femelles reproductrices ont été visitées par des Tortues vertes (Crillon and Cuzange, 2017). Les recherches menées en Martinique depuis 2010 ont néanmoins mis en évidence la présence d'individus immatures autour de la Martinique. La réalisation d'analyses génétiques et l'utilisation de la télémétrie satellitaire ont ainsi permis de mettre en évidence que ces individus immatures présents en Martinique sont originaires du nord-ouest de la Caraïbe et de l'Atlantique sud-ouest et sud-est (Chambault et al. 2018 ; **Figure 2-5**). Les tortues marines étant connues pour leur philopatrie (fait qu'elles retournent sur leur plage de naissance pour pondre) (Meylan, 1999), la ségrégation spatiale des différentes populations reproductrices les a conduites à développer une signature génétique propre, permettant ainsi de déterminer leur origine spatiale (Jordão et al., 2015).

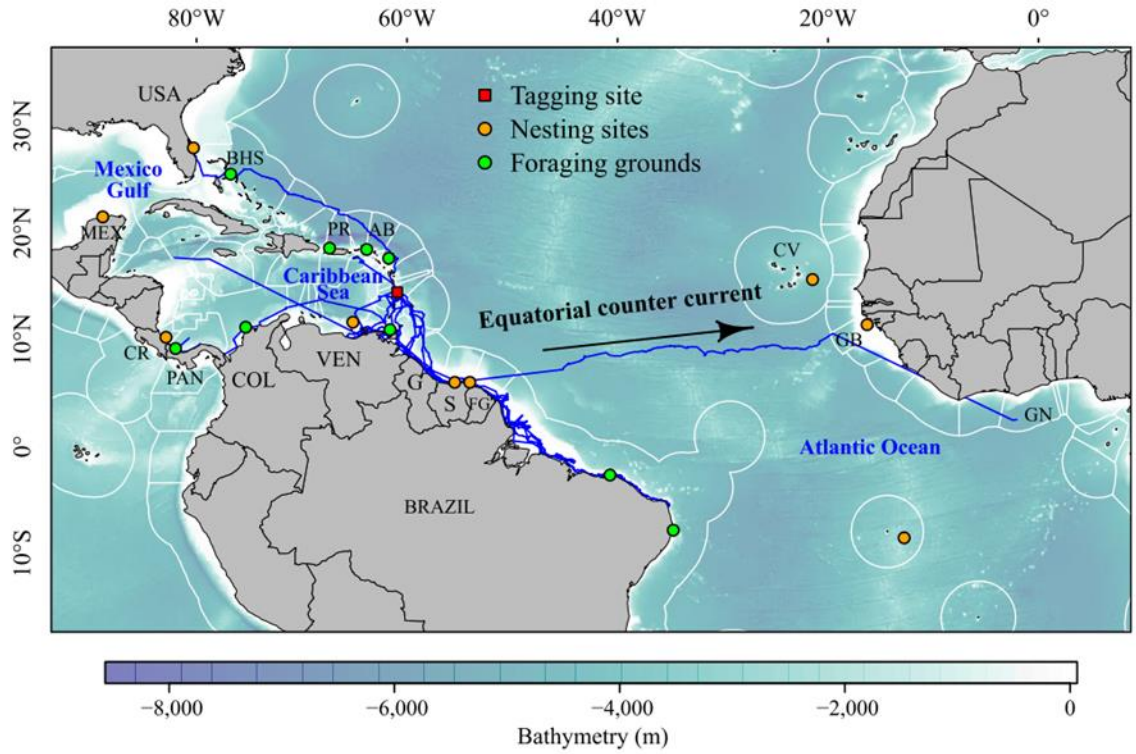


Figure 2-5. Trajets de 10 Tortues vertes juvéniles suivi par télémétrie satellitaire, en regard des habitats connus des Tortues vertes adultes dans toute la région Caraïbes-Atlantique, c'est-à-dire les sites de nidification (en orange) et les aires d'alimentation (en vert). Les contours blancs font référence aux zones économiques exclusives : AB : Antigua-et-Barbuda ; BHS : Bahamas ; COL : Colombie ; CR : Costa Rica ; CV : Cap-Vert ; FG : Guyane française ; G : Guyane : GB : Guinée-Bissau ; GN : Ghana; MEX : Mexique ; PAN : Panama ; PR : Porto Rico ; S : Suriname ; USA : États-Unis ; VEN : Venezuela. Extrait de Chambault et al., 2018.

Classée « en danger d'extinction » à l'échelle internationale par l'UICN (Seminoff, 2004), la sous-population de Tortues vertes de l'Atlantique Sud a été classée « en préoccupation mineure » en 2019, sur la base des données de long terme collectées à l'île d'Ascension, au Brésil, en Guinée-Bissau et équatoriale, à l'île de Principe, en Guyane française, au Suriname et au Venezuela, qui révèlent une augmentation globale de l'abondance annuelle des nids de 188% par rapport aux estimations historiques (Broderick and Patricio, 2019). Néanmoins, convertir le nombre de nids en un nombre de femelles reproductrices nécessite de connaître le nombre de ponte par femelle et par saison de ponte, mais également la proportion de femelles qui pondent lors d'une saison donnée, ce qui dépend de la périodicité de la reproduction (Casale and Ceriani, 2020). L'abondance de femelles reproductrices peut donc être surestimée selon les constantes utilisées, qui elles-mêmes peuvent varier d'année en année en raison des paramètres environnementaux et des changements globaux. Ainsi, une augmentation du nombre de nids n'est pas forcément liée à une augmentation du nombre de femelles. De la même manière, une augmentation du nombre de nids ne se traduit pas forcément par une augmentation du nombre de nouveau-nés viables, et l'incertitude reste grande quant à d'autres paramètres démographiques tels que l'âge de maturité sexuelle, le temps de génération, les sex-ratios et probabilités de survie à chaque étape du cycle de vie, d'autant plus qu'ils varient entre les sous-populations (Broderick and Patricio, 2019). Par ailleurs, l'état actuel de la population dépend entièrement des programmes de conservation et mesures de gestion mis en place lors des dernières décennies, et l'interruption de ces derniers conduiraient à un déclin certain de la population (Broderick and Patricio, 2019). Il y a donc une grande nécessité de poursuivre les suivis et les recherches permettant de mieux comprendre l'écologie de cette espèce à tous les stades de son développement, et notamment aux stades immatures qui ont été les moins étudiés jusqu'à présent, pour mettre en place des mesures de protection adaptées et efficaces.

2.3 Des mesures de protection et de conservation

2.3.1 Dans les Caraïbes

Le Programme pour l'Environnement des Caraïbes (CEP) a été initié en 1981 pour permettre la reconnaissance de l'importance et de la valeur des écosystèmes marins et côtiers de la grande région des Caraïbes, y compris les plantes et les animaux endémiques (PNUE, 2021). Ce programme a mené à la création de la Convention de Carthagène ou Convention pour la protection et la mise en valeur du milieu marin dans la région des Caraïbes (signée par la France en 1983 et ratifiée en 1986), qui est basée sur trois protocoles (PNUE-CAR/UCR, 1983). Parmi eux, le SPAW (Specially Protected Areas and Wildlife, ratifié en 2002), devenu une loi internationale en 2000, a pour objectif de protéger, préserver et gérer durablement les zones à forte valeur écologique et les espèces sauvages menacées ou en voie d'extinction (PNUE-CAR/UCR, 1990). Les tortues marines sont listées dans l'annexe 2 qui indique que « la capture, la détention ou la mise à mort [intentionnelle ou fortuite] ou le commerce de ces espèces, de leurs œufs, parties ou produits » est interdite (PNUE-CAR/UCR, 2019, 1990). Le Centre d'Activité Régional pour les espèces et les espaces spécialement protégés de la Caraïbe (CAR-SPAW), basé en Guadeloupe, permet de faciliter la mise en œuvre du protocole SPAW.

D'autres acteurs sont également présents dans la région caribéenne comme l'organisation non-gouvernementale WIDECAST (Wider Caribbean Sea Turtle Conservation Network), impliquée dans la préservation des tortues marines dans les pays d'Amérique Centrale et le SWOT (The State of the World's Sea Turtles) dont l'objectif est de créer un réseau de scientifiques spécialistes des tortues marines et de partager les stratégies de conservation mises en place au niveau mondial (WIDECAST, 2021).

Les plans d'actions pour la réhabilitation des tortues marines, ou STRAPS (pour « National Sea Turtle Recovery Action Plans ») représentent les premières contributions au CEP en faveur des tortues marines. Le but de ces plans d'actions est tout d'abord de déterminer le statut national et la répartition des tortues marines, les principales causes de mortalité, l'efficacité de la législation existante, le rôle actuel et historique des tortues dans la culture et l'économie locales, mais également de proposer des recommandations pour la recherche, la gestion, la sensibilisation du public et les initiatives de conservation. Eckert et Hempill (2005) indiquent qu'à la fin des année 90 - début des années 2000, la mise en œuvre des recommandations des STRAPS a entraîné, entre autres, des changements dans la réglementation sur la pêche, la désignation de zones protégées, la mise en place de suivi à long terme des tortues marines, l'engagement des pays signataires à coopérer, et une capacité renforcée de gestion de ces espèces dans les pays participants.

Le statut légal des tortues marines dans la Grande Caraïbe est cependant variable selon les pays (**Figure 2-6**), même au sein des écorégions (**Figure 2-2**), et les réglementations ne suivent pas toujours les données scientifiques disponibles sur la gestion et la reconstitution des stocks (Dow et al., 2007). Ainsi, moins de la moitié des pays des Caraïbes orientales (« Eastern Caribbean » ; **Figure 2-2**) applique une protection complète des tortues marines (

Tableau 2-2). Dans les pays dans lesquels elles ne sont pas totalement protégées et où les pêcheries légales de tortues marines subsistent, il peut y avoir une interdiction des prélèvements d'œufs, des juvéniles et des femelles nidifiantes (Dow et al., 2007). Néanmoins, à l'exception des îles Caïmans où il existe une réglementation plus stricte (interdiction de capture des individus dont la longueur de la carapace est < à 40 cm et > à 60 cm ; Cayman Island Government, 2008), il n'y a pas de limite de taille maximale pour les individus capturés dans l'eau (Dow et al., 2007). Ainsi, les grands immatures et les adultes, qui ont une valeur reproductive élevée (basée sur leur contribution reproductive future à la population ; Frazer, 1989) restent en danger. De plus, il n'existe pas de quota annuel dans les pays où les captures sont autorisées (Dow et al., 2007). Sur les îles où les tortues marines sont totalement protégées, l'exploitation et le commerce illégal restent courants (Dow et al., 2007), ce qui révèle des échecs dans l'application de la loi, ou une insuffisance des sanctions.

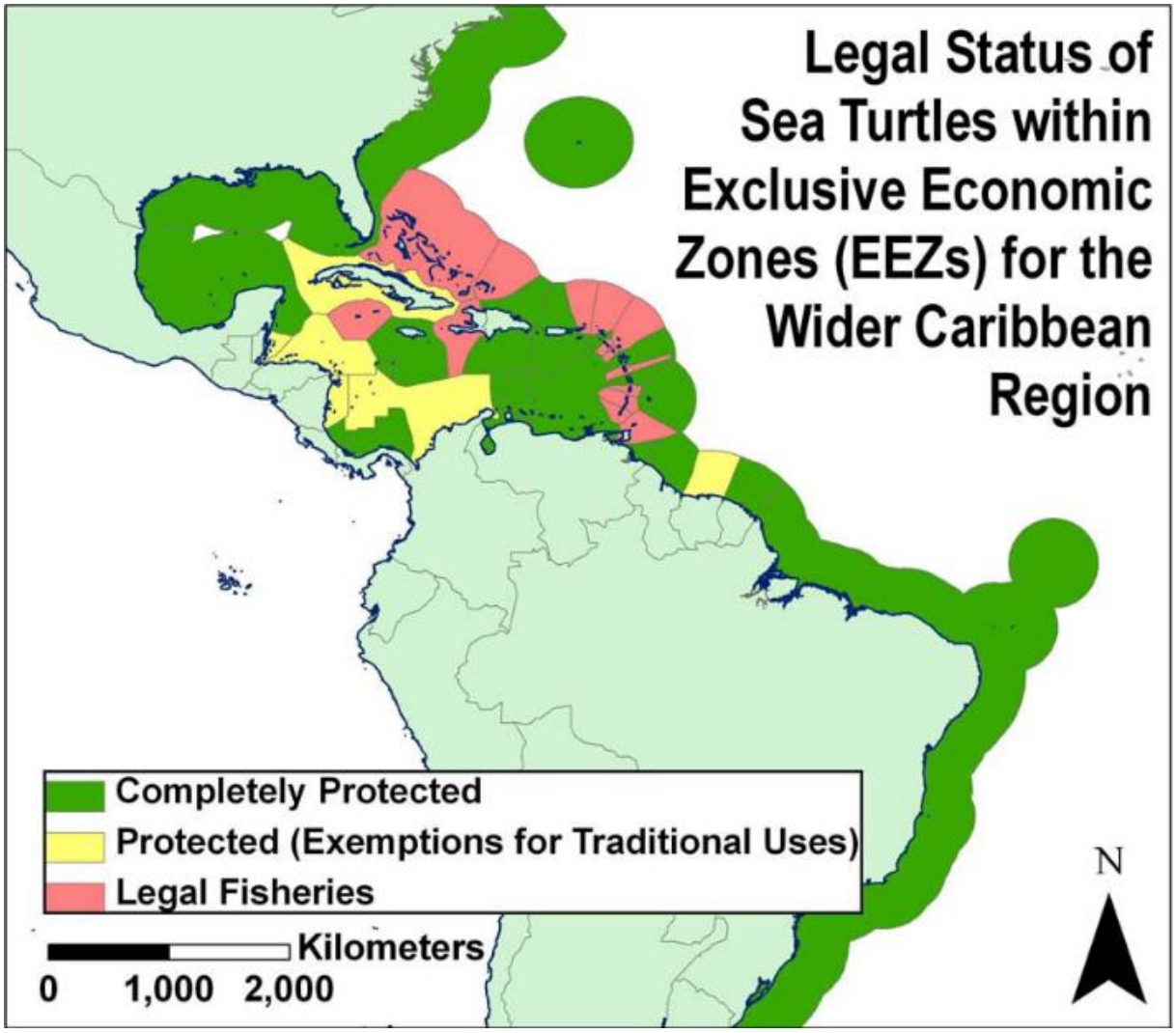


Figure 2-6. Résumé des régimes juridiques de protection des tortues marines dans la région des Caraïbes, y compris les Bermudes et le Brésil (Dow et al., 2007).

*Tableau 2-2. Politiques nationales pour la protection des tortues marines dans les Caraïbes orientales (adapté d'après le tableau 4 de Dow et al., 2007, et les données de *WIDECAST, 2021). Les pays en vert ont adopté une protection complète des tortues marines. Dans les pays en orange, la protection est incomplète mais il existe des moratoires. Dans les pays en rouge, les captures en mer sont autorisées pour toutes les espèces.*

Caraïbes orientales	**Protection complète**	**Espèces autorisées au prélèvement**	**Stades de vie autorisés au prélèvement**	**Interdiction saisonnière**	**Taille minimale de capture des Tortues vertes***
Iles Vierges britanniques (GB)	Non	Toutes sauf Luth et caouannes (moratoire)	Tous sauf les œufs	Oui	**61 cm de longueur**
Iles Vierges des Etats-Unis (US)	Oui	Aucune	Aucun		
Anguilla (GB)	Non	Aucune (moratoire jusqu'à fin 2020)	Aucun (moratoire jusqu'à fin 2020)		Fixée à **9 kg** avant le moratoire
Sint Maarten (Pays-Bas)	Oui	Aucune	Aucun		
Saba (Pays-Bas)	Oui	Aucune	Aucun		
Sint Eustatius (Pays-Bas)	Oui	Aucune	Aucun		
Saint Kitts & Nevis	Non	Toutes	Tous sauf les œufs, les émergences et les femelles nidifiantes	Oui	**81 kg**
Antigua & Barbuda	Non	Toutes	Tous sauf les œufs et les émergences	Oui	**81 kg**
Montserrat (GB)	Non	Toutes	Tous	Oui	**9 kg**, puis 23 kg (réglementation révisée en 2002 mais non traduite dans la loi)
Guadeloupe (FR)	Oui	Aucune	Aucun		
Dominique	Non	Toutes	Tous sauf les œufs, les émergences et les femelles nidifiantes	Oui	**9 kg**
Martinique (FR)	Oui	Aucune	Aucun		
Sainte Lucie	Non	Toutes	Tous sauf les œufs, les émergences et les femelles nidifiantes	Oui	**34 kg**
Barbade	Oui	Aucune			
Saint Vincent et les Grenadines	Non	Toutes	Tous sauf les œufs et les émergences	Oui	**81 kg**
Grenade	Non	Toutes sauf Luth	Tous sauf les œufs, les émergences et les femelles nidifiantes	Oui	**13.6 kg**

2.3.2 Dans les Antilles Françaises

Les tortues marines sont protégées par des arrêtés préfectoraux de protection intégrale en Guadeloupe/Saint-Martin et en Martinique, depuis 1991 et 1993, respectivement. En outre, l'arrêté du 14 octobre 2005 fixe la liste des tortues marines protégées sur le territoire national et les modalités de leur protection. Il concerne toutes les espèces de tortues marines observées sur le territoire français. Les articles L. 411-1 et L. 411-2 du code de l'environnement du droit français ont pour objectif d'assurer le maintien des espèces de faune et de flore menacées, ou leur rétablissement dans un état de conservation favorable. Depuis 2006, plusieurs déclinaisons des Plans Nationaux d'Actions (PNA) ont été élaborées, mises en place et évaluées dans les Antilles françaises (**Figure 2-7**).

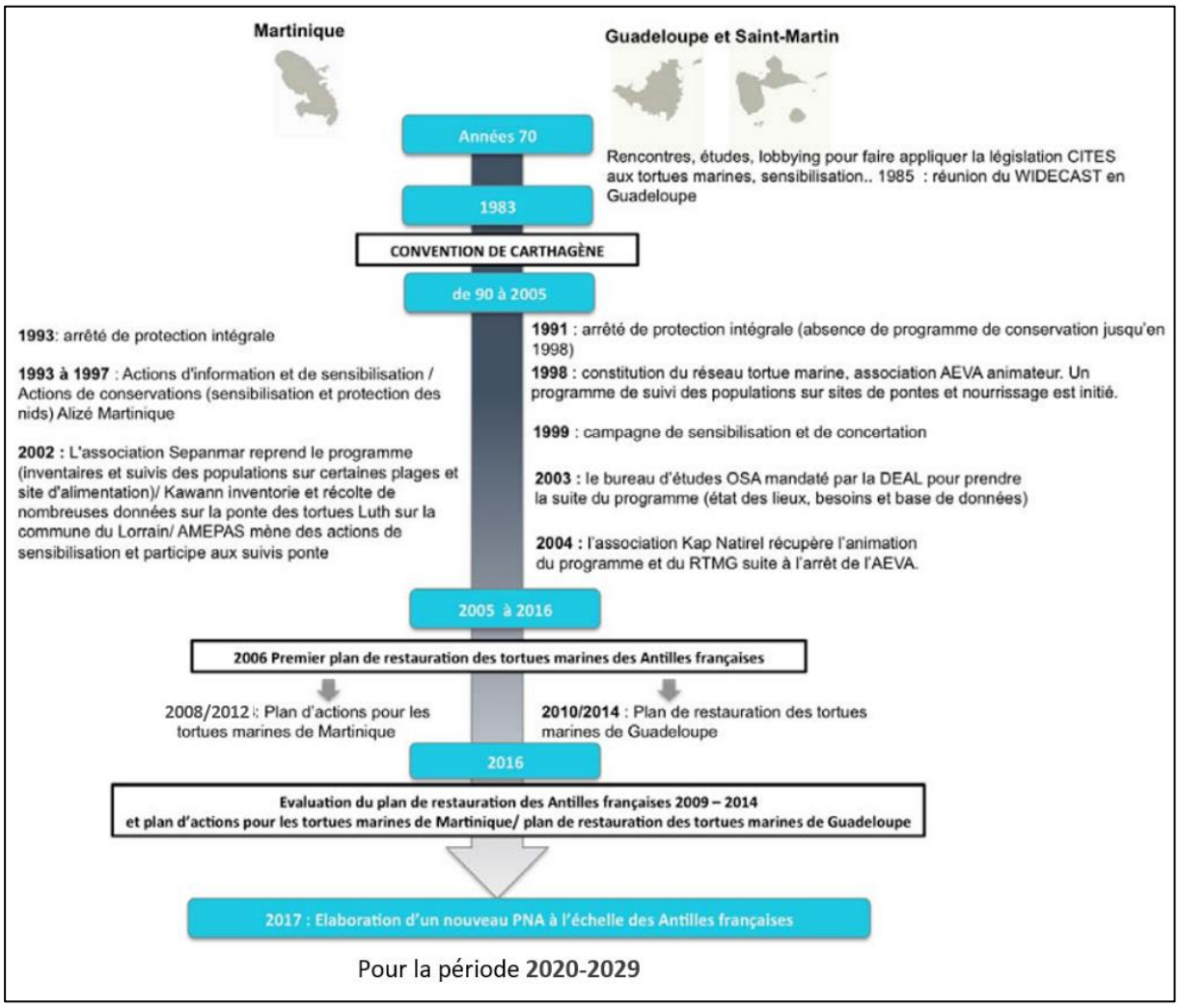


Figure 2-7. Historique des différents documents stratégiques depuis 1970. Adapté de Crillon et Cuzange, 2018.

Les principaux objectifs du PNA de 2006 (Chevalier, 2006) étaient d'identifier les sous-populations de femelles nidifiantes, de déterminer l'aire de répartition des tortues marines, de déterminer leur statut de conservation dans les Antilles françaises, d'améliorer la connaissance des menaces qui pèsent le plus sur ces dernières dans et au-delà de ces collectivités et départements ultramarins (puisque ce sont des espèces migratrices) et d'en limiter les impacts, et de sensibiliser et communiquer sur ces thématiques (Crillon and Cuzange, 2017).

À la suite des PNA Antilles françaises (Chevalier, 2006), Martinique (Cayol, 2007), et Guadeloupe (Chevalier, 2008), et de leurs évaluations (BIOTOPE, 2016a, 2016b, 2016c), l'état de conservation des tortues marines dans les Antilles

françaises a été analysé sur la base de plusieurs critères, dans le but de créer le nouveau PNA 2020-2029 (Crillon and Cuzange, 2017). Néanmoins, les lacunes dans les connaissances actuelles, sur l'état des habitats et leur disponibilité pour l'espèce considérée (informations seulement partiellement renseignées pour les sites de ponte, herbiers et coraux), et sur les menaces actuelles qui pèsent sur chaque espèce (analyse précise de l'évolution à réaliser) n'ont pas permis de dresser un bilan clair. Concernant l'évolution des effectifs de chaque espèce sur le territoire, même si les programmes de recherche et outils de protection développés depuis les années 90 ont contribué à accroître la présence des Tortues vertes et imbriquées, les données historiques et contemporaines ont été jugées insuffisantes et difficiles à interpréter. Pour ce qui est de la Tortue verte, en dépit de la tendance « favorable » des effectifs des populations en alimentation sur les herbiers, l'évaluation globale de l'état de conservation de cette espèce a été jugée « défavorable », en raison de son statut UICN, de la tendance « peu favorable » des effectifs des populations en nidification, de la surface et de la qualité des habitats de ponte et d'alimentation qui restent très impactés par l'érosion, les aménagements et les activités humaines, et du fort impact des pressions d'origine anthropique sur l'espèce (Crillon and Cuzange, 2017).

Le nouveau PNA élaboré en 2017, co-construit par les acteurs régionaux de Martinique, Guadeloupe et Saint-Martin, est applicable sur la période de 2020 à 2029 (Crillon and Cuzange, 2017). La mise en place de ce dernier s'appuie sur un réseau de partenaires :

- Acteurs nationaux : le Ministère de la Transition écologique et solidaire (MTES), le Groupe Tortues Marines France (GTMF) animé par le Muséum National d'Histoire Naturelle, et le groupe de spécialistes français de l'IUCN
- Acteurs régionaux et locaux : WIDECAST, CAR-SPAW, SWOT, et acteurs institutionnels comme la DEAL, l'ONF International, l'Office Français pour la Biodiversité (OFB), l'Office de l'Eau (ODE), le Service Mixte de Police de l'Environnement (SMPE), le Conservatoire du Littoral, la Direction de la Mer, les gestionnaires des espaces naturels comme le Parc Naturel Marin de Martinique
- Structures de contrôle de police de l'environnement (OFB-SMPE)
- Réseaux Echouages
- Associations de protection de l'environnement
- Clubs de plongée
- Collectivités territoriales
- Comité Régional des pêches (CRPMEM)
- Organismes de recherche tels que le CNRS

Le PNA concerne 5 espèces de tortues marines, à savoir les Tortues vertes, imbriquées, caouannes, olivâtres et Luth. Il fixe la stratégie à adopter sur les 10 prochaines années pour assurer la conservation et la restauration de ces espèces, et cible principalement les Tortues vertes et imbriquées dont ils existent des sous-populations résidentes dans les Antilles françaises (Crillon and Cuzange, 2017).

Ce PNA s'articule autour de 3 axes principaux : 1) la mise en place de mesures de conservation et de gestion des populations et des habitats, 2) l'amélioration des connaissances scientifiques, et 3) la sensibilisation des professionnels et du grand public, qui reposeront sur la mise en place d'une gouvernance et d'une animation appropriées du PNA.

2.3.2.1 Axe 1 du PNA : Les mesures de conservation et de gestion des populations et des habitats

Le volet conservation s'appuie sur deux points cible : la réduction des menaces anthropiques et le maintien ou la réhabilitation de la bonne qualité des habitats terrestres ou marins.

Afin de rétablir les populations de tortues marines sur le territoire du PNA, plusieurs objectifs ont été définis :

- Réduire les captures accidentelles liées à l'activité de pêche légale de poissons et crustacés.
- Lutter contre le dérangement par l'homme (encadrer l'observation et l'approche des tortues marines en définissant une charte).
- Lutter contre les infractions à la protection des habitats des tortues marines (renforcer les actions de surveillance et de police de l'environnement).
- Lutter contre la prédation par les espèces exotiques et domestiques (sur les plages de ponte).
- Renforcer les capacités de prise en charge des tortues marines en détresse.

Concernant la remise en état des habitats prioritaires pour les tortues marines, d'autres points ont été émis :

- Lutter contre les infractions à la protection des habitats des tortues marines.
- Encadrer les aménagements et activités susceptibles d'impacter les habitats des tortues marines (habitations et commerces, évènements festifs ou sportifs, mouillage à l'ancre).

2.3.2.2 Axe 2 du PNA : l'acquisition des connaissances scientifiques

Le 1e enjeu de ce volet est d'acquérir de plus amples connaissances des populations et habitats des tortues marines, à travers deux objectifs :

- Connaître les tendances d'évolution des populations de tortues marines en ponte et en alimentation dans les Antilles françaises.
- Améliorer les connaissances sur l'écologie des tortues marines (entre autres, identifier les sites d'alimentation majeurs et décrire les stratégies alimentaires des espèces côtières).

Le 2e enjeu a trait aux menaces s'exerçant sur les tortues marines, et tente de :

- Comprendre les impacts liés aux activités humaines (déterminer les causes de mortalité et suivre l'état sanitaire des populations).

Une place importante est également attribuée au partage des données et connaissances, à travers :

- Le développement de la recherche et des partenariats scientifiques aux échelles régionale et internationale.
- L'amélioration de la visibilité (par des publications scientifiques et vulgarisées), le partage et l'analyse des données existantes.

2.3.2.3 Axe 3 du PNA : la sensibilisation du grand public et des professionnels

Enfin, des actions de sensibilisation seront mises en œuvre, afin, d'une part, de partager les connaissances sur les tortues marines, pour :

- Sensibiliser un large public aux enjeux de conservation des tortues marines et de leurs habitats.
- Sensibiliser et former les professionnels (de la pêche et du tourisme) et les décideurs (élus).

Et d'autre part, pour apporter une valorisation socio-économique de la présence des tortues marines et augmenter leur prise en compte dans les politiques territoriales, en réalisant l'objectif de connaître la valeur ajoutée économique des tortues marines sur les territoires du PNA.

Le PNA sera suivi de manière annuelle, évalué après 5 ans puis en fin de plan. Cette thèse permettra de répondre au deuxième objectif du PNA, qui vise à l'amélioration des connaissances, notamment sur l'écologie spatiale et alimentaire des Tortues vertes immatures, mais également sur les interactions qu'elles entretiennent avec certains facteurs de risque pour la démographie des populations et leur santé (entre autres : espèce exotique envahissante, fibropapillomatose).

2.4 Les herbiers marins et algueraies des Caraïbes et de Martinique

2.4.1 Etats des lieux

Parmi les écosystèmes marins caractéristiques des Caraïbes, on recense des récifs coralliens, couvrant 26 000 km^2, des mangroves, sur 11 560 km^2, et des herbiers marins, s'étendant sur près de 66 000 km^2 (**Figure 2-3**) (Miloslavich et al., 2010). Malgré la disponibilité de ces habitats potentiellement favorables aux tortues marines, il existe encore beaucoup d'incertitudes quant à la distribution des sites d'alimentation utilisées par chaque espèce de tortue marine présente aux Caraïbes. Alors que les effectifs des populations s'alimentant dans les zones côtières des Caraïbes étaient presque nuls au début des années 1990, ils sembleraient s'être rétablis grâce à la mise en place de mesures de protection, faisant des Petites Antilles des zones d'intérêt pour l'alimentation des Tortues vertes. Les macroalgues recensées dans les Antilles françaises présentent une forte diversité spécifique. Les herbiers des Antilles françaises sont constitués, entre autres, d'espèces de phanérogames marines indigènes, à savoir, *Halodule beaudettei*, *Halodule wrightii (*également appelée *Halodule bermudensis)*, *Syringodium filiforme*, *Thalassia testudinum* (espèce dominante dans les Caraïbes), *Halophila decipiens* et *Halophila baillonii* (espèce menacée, « vulnérable » sur la liste rouge de l'UICN) (Delnatte and Wynne, 2016; Hily et al., 2010). Les genres associés comprennent d'ailleurs une majorité d'espèces inféodées aux milieux tropicaux (Hily et al., 2010). Trois autres espèces natives sont recensées dans les Caraïbes : *Halophila engelmanni*, *Halophila johnsonii* et *Ruppia maritima* (**Figure 2-8**) (Short et al., 2007).

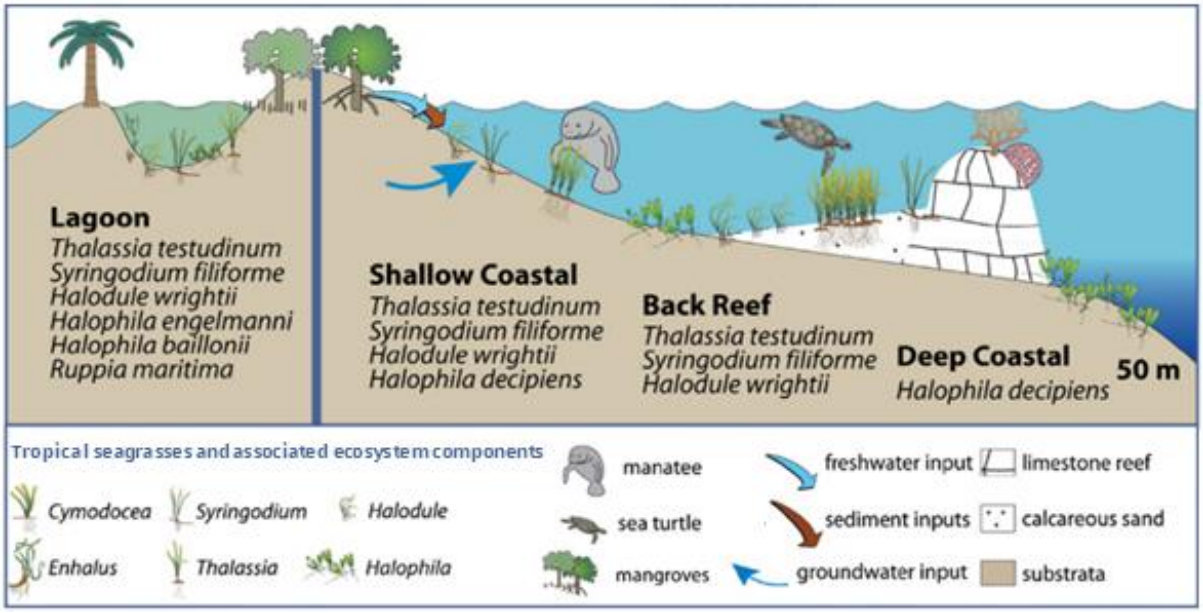


Figure 2-8. Schéma représentant l'habitat des herbiers marins dans la biorégion de l'Atlantique tropical. Les principales espèces de phanérogames marines sont classées en fonction de leur dominance dans les habitats. Modifié d'après Short et al., 2007.

Les communautés de phanérogames marines se forment en fonction des exigences écologiques de chaque espèce, en relation avec les conditions environnementales locales. Les communautés évoluent ensuite du fait des traits d'histoire de vie de chaque espèce, en lien avec les perturbations naturelles et anthropiques qui surviennent (Hily et al., 2010). Ainsi, selon Kilminster et al. (2015), MacArthur et Wilson (1967), O'brien et al. (2018), Ogden (1980) et Unsworth et al. (2015), les espèces du genre *Halophila* suivent plutôt une stratégie r : elles affichent un taux de reproduction élevé (renouvellement des rameaux rapide, maturité sexuelle précoce), et une forte capacité à se rétablir après une perturbation ; elles sont éphémères mais résilientes. Après qu'un environnement a été perturbé et laissé vacant, ces espèces sont les premières dans la succession écologique à recoloniser l'espace ; elles sont dites colonisatrices ou pionnières. Les espèces à stratégie K ont une taille généralement plus grande, et une biomasse plus importante, leur permettant d'augmenter leur résistance aux perturbations. Elles privilégient la survie à la reproduction, et ont généralement une durée de vie plus longue, comme c'est le cas des espèces du genre *Thalassia*, dites espèces persistantes ou climaciques. Les espèces des genres *Halodule* et *Syringodium*, ont, quant à elles, des stratégies intermédiaires, avec des traits d'histoire de vie permettant un compromis entre résistance à un stress et rétablissement rapide afin d'assurer leur résilience. On les qualifie d'espèces opportunistes (**Figure 2-9**).

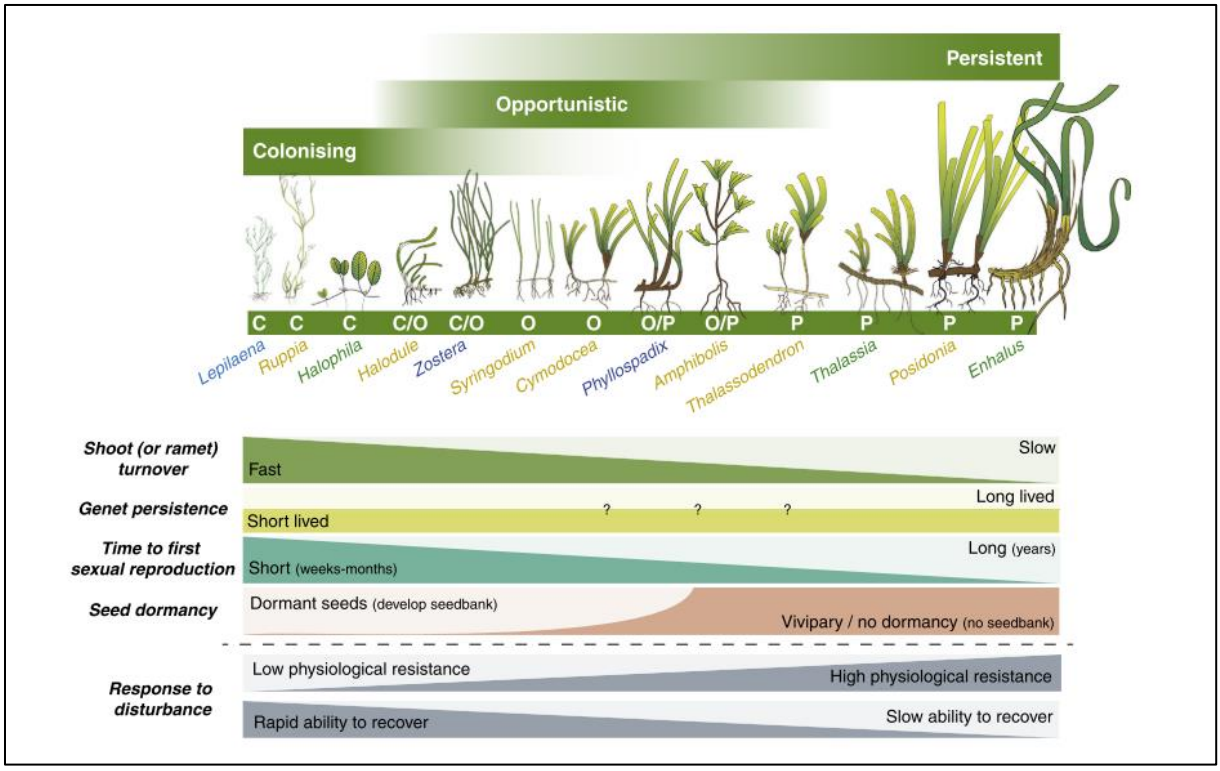


Figure 2-9. Diagramme présentant les traits d'histoire de vie dominants parmi les herbiers colonisateurs (C), opportunistes (O) et persistants (P), en ce qui concerne le renouvellement des rameaux, la persistance des géniteurs, le temps nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle, et la dormance des graines. Extrait de Kilminster et al., 2015.

Outre les houles cycloniques, le broutage a un rôle important dans la dynamique des communautés végétales marines. Dans les Caraïbes, les microbrouteurs contrôlent la croissance des algues épiphytes, tandis que les macrobrouteurs, tels que les siréniens (*Trichechus* spp. dits lamantins) et Tortues vertes, mais aussi, dans une certaine mesure, quelques espèces de poissons (Scaridae dits poissons-perroquets, Acanthuridae dits poissons-chirurchiens, Sparidae et Hemiramphidae), gastéropodes (*Strombus gigas*), oursins (*Tripneustes ventricosus*, *Lytechinus variegatus, Diadema antillarum, Eucidaris tribuloides, Echinometra lucunter*) et étoiles de mer (*Oreaster reticulatus*), influencent la composition spécifique des herbiers (Hily et al., 2010; Ogden, 1980). Néanmoins, outre ces perturbations d'origine naturelle, les herbiers, en tant qu'habitats d'alimentation pour de nombreuses espèces, subissent diverses pressions d'origine anthropique.

De fait, les herbiers peuvent être volontairement supprimés pour permettre l'accès à la navigation, être transformés en plages de baignade, ou remplacés par des conduits (pipelines, canaux d'évacuation des eaux) ou des structures sous-marines (Miloslavich et al., 2010). Les prairies sous-marines souffrent également des activités de dragage des fonds marins qui entraînent une sédimentation importante et une augmentation de la turbidité de l'eau, de la pollution issue des bassins-versants ou des eaux usées, mais aussi de l'impact des ancres et chaînes de bateaux (Crillon and Cuzange, 2017; Miloslavich et al., 2010). Le réchauffement climatique est également susceptible d'engendrer une augmentation de la fréquence et de la puissance des événements climatiques violents tels que les phénomènes cycloniques, conduisant à la détérioration ou à la destruction de ces sites d'alimentation (herbiers et communautés coralliennes ; Crillon and Cuzange, 2018).

Comme les autres mers semi-fermées, la mer des Caraïbes renferme une biodiversité des plus menacées à l'échelle mondiale, en raison de l'effet cumulé de différents facteurs : surpêche, perte d'habitat, pollution, espèces exotiques envahissantes, qui mettent en péril les herbiers marins, habitats d'eau peu profonde les plus symboliques et riches en espèces des Caraïbes (Blackman et al., 2014; Costello et al., 2010; Miloslavich et al., 2010).

2.4.2 Introduction d'espèces exotiques marines

2.4.2.1 Espèces introduites et espèces exotiques envahissantes dans les Caraïbes

En Europe, le Règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil du 22 octobre 2014 a pour missions la prévention et la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes. De fait, avec le renforcement continu de la navigation, comme en témoigne le doublement du commerce maritime entre 1970 et 2000 (UNCTAD, 2000a, 2000b), le nombre de rapports portant sur de nouvelles espèces introduites dans les herbiers marins a presque triplé en trente ans (Williams, 2007). Les barrières biogéographiques peuvent en effet être surmontées grâce à des vecteurs anthropiques, et un sous-ensemble d'espèces a de ce fait pu s'étendre sur de longues distances (Richardson et al., 2016; Ruiz et al., 1997). Aux Caraïbes, la présence du canal de Panama et de grandes zones portuaires peut favoriser la dispersion des espèces, par le transport des navires commerciaux ou de plaisance, dans les eaux de ballast, par l'encrassement biologique des coques de bateaux, mais également via les activités de pêche, la pratique de l'aquaculture et les rejets d'aquariums publics (Cohen and Carlton, 1998; Miloslavich et al., 2010; Ruiz et al., 1997). Une fois introduites dans un nouvel écosystème, certaines espèces deviennent envahissantes, car elles ont la capacité de se reproduire et d'étendre leur aire de répartition géographique (Richardson et al., 2000).

Les écosystèmes marins côtiers sont particulièrement exposés aux espèces envahissantes depuis des siècles (Ruiz et al., 1997). Dans la mer des Caraïbes ont été dénombrées 45 espèces introduites, dont 39 espèces animales (15 de poissons, 7 de crustacés, 6 de mollusques, 5 de cnidaires, 2 d'annélides, 2 de bryozoaires, 1 de porifères et 1 de tuniciers) et 6 espèces végétales (3 de rhodophytes, 2 de chlorophytes, et 1 d'angiospermes), mais seules 14 d'entre elles ont été listées comme des espèces exotiques envahissantes des îles caribéennes sur la base de données du Groupe mondial de spécialistes des espèces invasives de l'UICN (Costello et al., 2010; ISSG, 2020; Miloslavich et al., 2010). Outre la moule verte (*Perna viridis*) et le poisson-lion (*Pterois volitans* ou rascasse volante du Pacifique) qui sont les plus connues, certaines espèces n'ont peut-être pas encore été découvertes, inventoriées ou caractérisées, car il est parfois difficile de déterminer si ce sont des espèces natives cryptogènes (i.e. dont on ne peut déterminer avec certitude l'aire de répartition) invasives, ou si elles ont simplement une large aire de répartition (Miloslavich et al., 2010).

Peu de données sont disponibles sur les effets écologiques des espèces exotiques envahissantes, à différentes densités ou échelles de temps, sur la structure et la composition des écosystèmes, sur les changements dans les

communautés animales, sur le déclin des espèces indigènes et sur la perturbation des cycles nutritifs. Qu'ils soient positifs ou négatifs, les impacts engendrés par les espèces introduites restent mal compris et surtout peu étudiés (Williams, 2007), alors qu'ils représentent un enjeu mondial majeur.

2.4.2.2 Colonisation des herbiers des Caraïbes par l'espèce exotique envahissante *Halophila stipulacea*

Au cours des vingt dernières années, les herbiers indigènes des Caraïbes ont été envahis par *Halophila stipulacea*, une angiosperme marine de la famille des Hydrocharitaceae dont l'aire de répartition d'origine comprend la côte sud-ouest de l'Inde, les îles de l'Afrique orientale, le golfe Persique et la mer Rouge (Ruiz and Ballantine, 2004). Cette espèce s'est étendue dans la mer Méditerranée par le canal de Suez après son ouverture en 1869 et a été découverte à Rhodes, en Grèce, en 1894 (Lipkin, 1975a). La navigation de plaisance serait à l'origine de sa migration transocéanique et de sa propagation dans l'Atlantique Ouest. Cette phanérogame a été observée pour la première fois dans les Caraïbes en 2002, au large des côtes de la Grenade (Ruiz and Ballantine, 2004), puis a colonisé plusieurs îles des Antilles, dont la Martinique, certainement avant 2006 (Hily et al., 2010; Maréchal et al., 2013). C'est la seconde angiosperme marine (après *Zostera japonica*) à avoir effectué une migration transocéanique et colonisé une aire géographique différente de son aire de répartition d'origine (Hily et al., 2010) (**Figure 2-10**). Sur la côte ouest martiniquaise, les relevés de végétation ont montré que près de 90% des changements survenus dans les communautés marines entre 2006 et 2010 étaient en faveur d'*H. stipulacea* (Maréchal et al., 2013), dont l'expansion rapide peut s'expliquer par sa flexibilité écologique (Willette et al., 2014). En effet, cette plante marine peut croître jusqu'à 50 m de profondeur, en tant que prairie monospécifique ou associée à la flore indigène. Elle est principalement localisée autour des sites d'ancrage, et pousse sur des substrats sableux ou à proximité des récifs coralliens (Maréchal et al., 2013; Ruiz and Ballantine, 2004). Son expansion est facilitée par sa tolérance à une large gamme d'intensités lumineuses, et à sa nature euryhaline (Beer and Waisel, 1982; Schwarz and Hellblom, 2002). En raison de la longévité de ses fragments dans la colonne d'eau, de leur capacité à s'enraciner facilement et de leur expansion végétative rapide (Bouchon et al., 2015; Marbà and Duarte, 1998; Willette and Ambrose, 2009), *H. stipulacea* est capable de coloniser un substrat nu et de concurrencer les herbiers indigènes des Caraïbes (Ruiz and Ballantine, 2004; Steiner and Willette, 2015). On la trouve souvent intercalée avec *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*, mais elle remplace parfois totalement ces espèces ainsi que *Halodule wrightii* à certains endroits des Grenadines, de Bonaire et de la Dominique (Scheibling et al., 2018; Smulders et al., 2017; Steiner and Willette, 2015; Willette and Ambrose, 2012).

La présence d'*H. stipulacea* engendre aussi des modifications dans les communautés animales associées aux herbiers. En fournissant une nouvelle source de nourriture ou un habitat refuge, les herbiers denses qu'elle forme semblent bénéficier à quelques espèces comme *Oreaster reticularis*, une étoile de mer endémique des Caraïbes dont la population a fortement diminué en raison du déclin des herbiers marins (Scheibling et al., 2018), mais également au crabe indo-pacifique introduit *Charybdis hellerii*, dont les prédateurs sont absents de ce nouvel herbier (Ferry et al., 2017). Concernant la faune ichtyologique, il semblerait que les poissons soient plus abondants sur les herbiers à *H. stipulacea* que sur ceux à *S. filiforme* en raison d'une présence accrue de crustacés (proies), mais moins abondants que sur ceux à *T. testudinum* ; et surtout, que les poissons juvéniles soient moins nombreux que sur les herbiers natifs en raison de la faible hauteur de canopée formée par l'espèce invasive (review de Winters et al., 2020). Les communautés microbiennes trouvées sur cette espèce semblent également très différentes de celles des herbiers natifs (review de Winters et al., 2020).

Dans ce contexte, il est crucial de se préoccuper du développement d'*H. stipulacea*, dont la présence affecte l'ensemble de l'écosystème, et peut entraîner des changements dans les interactions, la disponibilité des ressources ou la physiologie des espèces herbivores par des effets en cascade (Crooks, 2002).

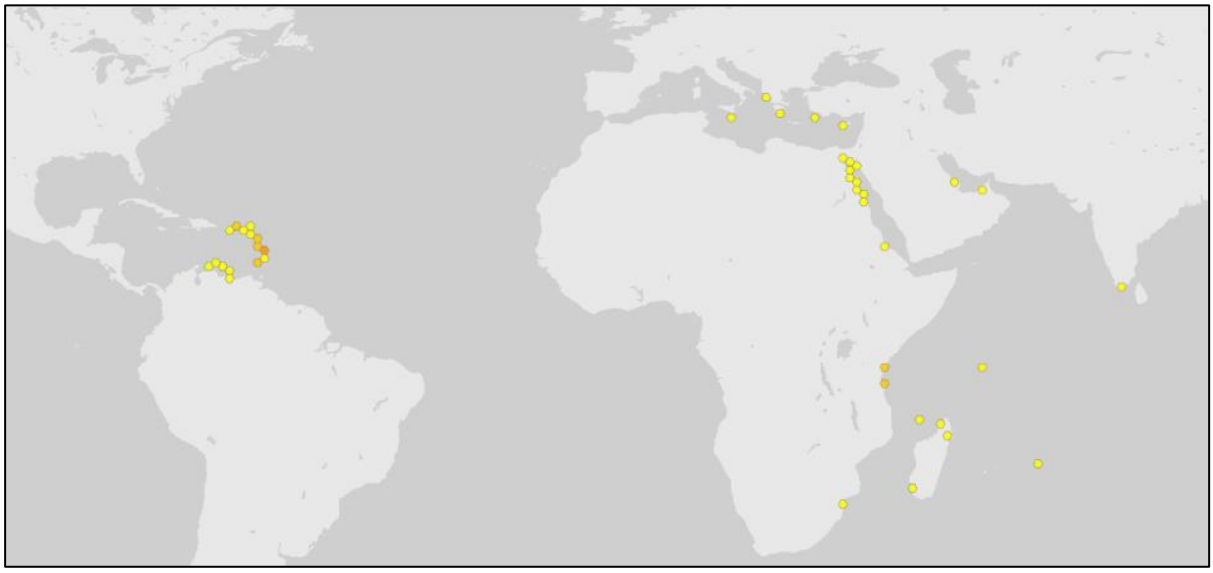


Figure 2-10. Occurrences d'H. stipulacea © OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF (2021)

2.5 Zone d'étude

2.5.1 Description de la zone d'étude

La Martinique est située dans la partie sud de l'arc insulaire des Petites Antilles, au sud de la Dominique, et au nord de Sainte-Lucie (**Figure 2-11**). Localisée sur la plaque caraïbe et à cheval sur deux branches de l'arc de subduction, l'île, d'une superficie actuelle de 1 128 km^2, s'est formée à partir de 9 ensembles volcaniques, le plus ancien ayant été daté de plus de 24 millions d'années (Germa, 2010). La pluviométrie annuelle est très contrastée entre les sommets du nord de l'île (>5000 mm/an) et le littoral (<1500 mm/an), et deux saisons principales (pluvieuse ou cyclonique, et sèche) sont régies par l'anticyclone des Açores et les basses pressions équatoriales de la zone de convergence intertropicale, conférant à la Martinique un climat tropical maritime (Météo France, n.d.). La température moyenne de l'air est d'environ 27°C, et celle de la mer Caraïbe de 28°C le long des côtes.

Le profil bathymétrique ainsi que la cartographie des communautés marines ont été réalisés par Legrand et al. (2010). Ainsi, le profil bathymétrique du pourtour de l'île est très contrasté entre la côte atlantique (dite côte au vent) et la côte caribéenne (dite côte sous le vent) (**Figure 2-12**). Alors que le sud de l'île et la côte atlantique comportent respectivement un large plateau et un récif frangeant, ainsi qu'une double barrière récifale, la côte sous le vent est formée de pentes raides et de tombants au-delà desquels une profondeur supérieure à 50 m est atteinte, à moins de 600 m du rivage. Sur ce même côté ouest, la baie de Fort-de-France constitue un important bassin versant de plus de 5 km^2, peu profond, et qui récupère les eaux de près d'un tiers de l'île.



Figure 2-11. Arc insulaire des Petites Antilles et territoire couvert par le parc naturel marin de la Martinique. Extrait de Crillon and Cuzange, 2018.

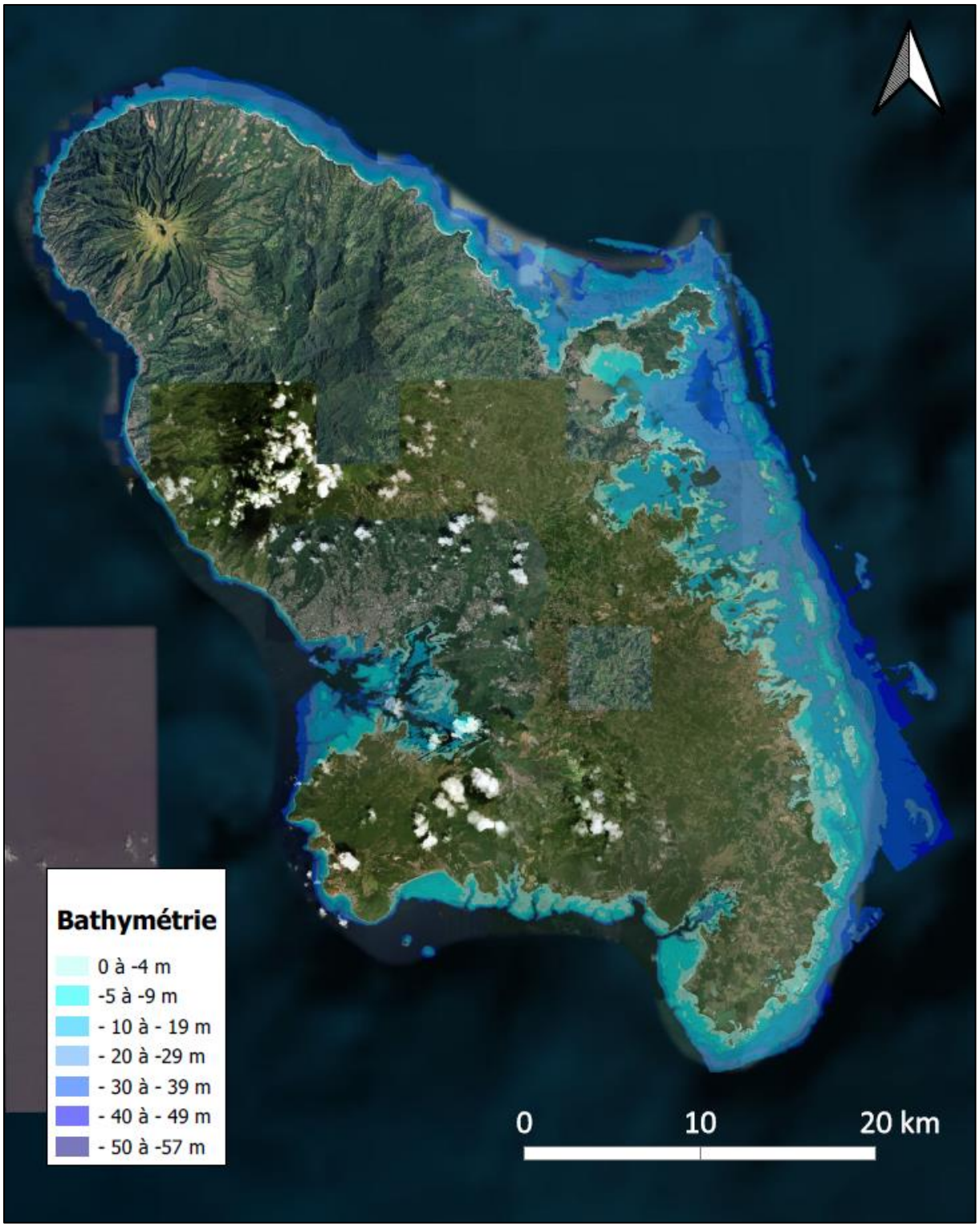


Figure 2-12. Vue générale de la bathymétrie de la zone 0-50 m du littoral de la Martinique. Adapté d'après Legrand, 2010.

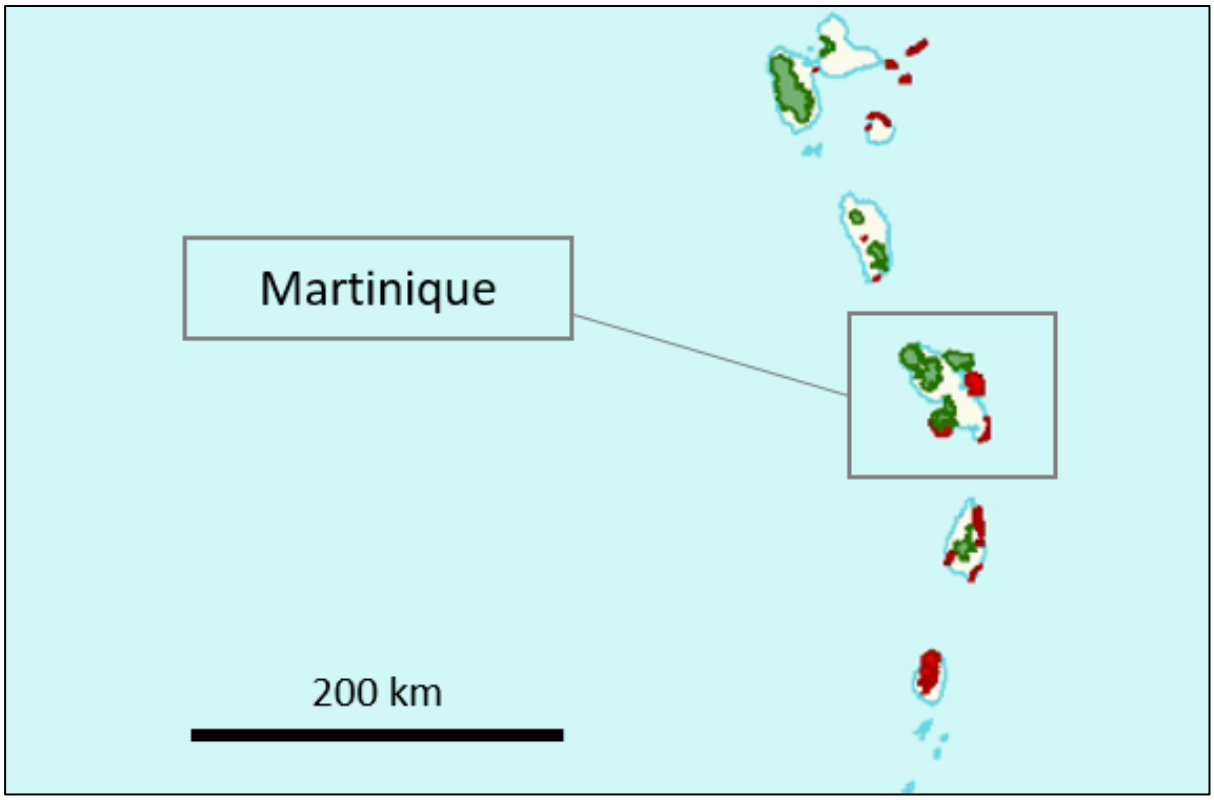


Figure 2-13. Zones clés pour la biodiversité, partiellement ou totalement protégées (en vert) et non protégées (en rouge). Du nord au sud : la Guadeloupe (entourée des Saintes au sud-ouest, de Marie-Galante au sud, et de Petite-Terre et la Désirade à l'est), la Dominique, la Martinique, Sainte-Lucie, Saint-Vincent et les Grenadines). Adapté d'après Anadón-Irizarry et al., 2012.

La Martinique comporte des zones clés pour la biodiversité (**Figure 2-13**) (Anadón-Irizarry et al., 2012). Concernant les communautés benthiques les plus représentées, on recense les communautés algales (140,6 km^2, soit près de 31 %), plus développées dans les zones de 10 à 50 m de profondeur, les communautés coralliennes (56 km^2, soit 12 %), et les prairies d'angiospermes marines (49,74 km^2, soit 11 %) en zones peu profondes (généralement entre 0 et 30 m de profondeur) (Legrand, 2010). Ainsi, en incluant les communautés mixtes, les habitats végétaux couvrent près de 206 km^2 qui pourraient représenter de potentiels habitats d'alimentation pour les Tortues vertes (**Figure 2-14**). Néanmoins, l'évaluation de l'état de santé des herbiers a révélé que plus de 60 % d'entre eux étaient dégradés, soit en raison de l'invasion d'autres macrophytes, soit car ils apparaissaient clairsemés ou envasés, à cause des dommages provoqués par les cyclones, la pollution ou le mouillage des bateaux (Legrand, 2009; Sermage, 2006). Une étude préliminaire sur l'état de santé des herbiers dans les Antilles françaises a mis en évidence un accroissement des herbiers mixtes composés de *T. testudinum* (espèce persistante) et *S. filiforme* (espèce opportuniste, **Figure 2-9**) et une diminution des herbiers monospécifiques à *T. testudinum* entre 2007 et 2014 (Kerninon, 2016). Cette transition dans la composition spécifique des herbiers révèle une instabilité des communautés à herbiers sous l'effet de leur dynamique naturelle, mais aussi des perturbations naturelles et anthropiques qu'elles subissent, ce qui mène à penser que les conditions environnementales pourraient continuer à se dégrader dans les Caraïbes (Kerninon, 2016). Cependant, entre 2015 et 2018, un suivi des herbiers réalisé au niveau de 9 stations localisées sur le pourtour de la Martinique a indiqué une stabilité de la couverture des herbiers mixtes comportant *S. filiforme*, une augmentation de la couverture des herbiers monospécifiques à *T. testudinum* ainsi qu'un fort épisode de floraison de *T. testudinum* en 2018 (Desrosiers, 2019). En ce qui concerne l'espèce invasive *H. stipulacea*, cette dernière s'est étendue encore davantage sur 2 des 4 stations sur lesquelles elle était déjà présente en 2015 (Desrosiers, 2019), d'où la nécessité de

poursuivre les suivis pour évaluer l'expansion de cette espèce, ses caractéristiques, et son impact sur l'environnement.

Le suivi et la mise en place d'actions permettant la préservation de ces habitats apparaissent donc comme essentiels pour maintenir les écosystèmes associés, qui produisent des services écosystémiques dont la valeur est estimée à 250 millions d'euros par an en Martinique (Failler et al., 2015). Ainsi, le Parc naturel marin de Martinique (PNMM) a été créé en 2017, englobant la totalité de la Zone Économique Exclusive de Martinique (**Figure 2-11**). Ce dernier a pour but d'améliorer la connaissance du milieu marin, et d'assurer sa protection et l'exploitation durable de ce dernier, en englobant les populations et habitats des tortues marines. Deux autres instances ont pour but d'assurer le bon état des habitats marins de Martinique, et notamment des herbiers. Le SDAGE Martinique a pour objectif de lutter contre les pollutions urbaines, agricoles et industrielles, mais également de préserver les littoraux à travers la gestion durable des cours d'eau, la limitation de l'impact des mouillages et la lutte contre les espèces invasives. En complément, la compréhension, le suivi et la protection des habitats marins côtiers (récifs coralliens, herbiers et mangroves) sont assurés par l'Initiative Française pour les Récifs Coralliens (IFRECOR).

2.5.2 Sites d'étude sélectionnés

La côte sous le vent de la Martinique (et notamment les anses du sud-caraïbe) est réputée pour accueillir une population croissante de Tortues vertes s'alimentant sur les herbiers marins. Depuis 2010, un programme de capture-marquage-recapture (CMR) a été mis en place par le CNRS sur plusieurs sites le long de la côte caribéenne (**Figure 2-15**), afin d'effectuer un suivi démographique et de l'état de santé de cette sous-population de Tortues vertes, classée « en danger critique d'extinction » sur la liste rouge française de l'UICN en 2020 (UICN Comité français et al., 2020).

Dans le sud-caraïbe, la Grande Anse (75 ha), l'Anse du Bourg (25 ha), l'Anse Chaudière (34 ha) et la Petite Anse (42 ha) sont de grandes baies où poussent des algues et les trois principales phanérogames présentes en Martinique, c'est-à-dire deux espèces indigènes (*Syringodium filiforme* et *Thalassia testudinum*) et une espèce exotique envahissante (*Halophila stipulacea*) (Hily et al., 2010) (**Figure 2-16**). L'Anse Noire (6 ha) et l'Anse Dufour (6 ha) ne sont couvertes que par les algues et *H. stipulacea*. Joras, situé entre Grande Anse d'Arlet et l'Anse du Bourg d'Arlet, est un habitat rocailleux peu profond avec des coraux et des algues, et un courant de surface relativement fort. Le Carbet (11 ha) et Saint-Pierre (88 ha), au nord, sont deux sites avec de larges plages, recouverts principalement d'*H. stipulacea*. Le Prêcheur (56 ha) contient des prairies d'herbes marines et des algues.

Les herbiers de la Grande Anse d'Arlet ayant précédemment été étudiés par Sermage, C. (2006) et Legrand, H. (2010), ce site a été sélectionné comme site pilote pour l'étude privilégiée des herbiers multispécifiques et des Tortues vertes.

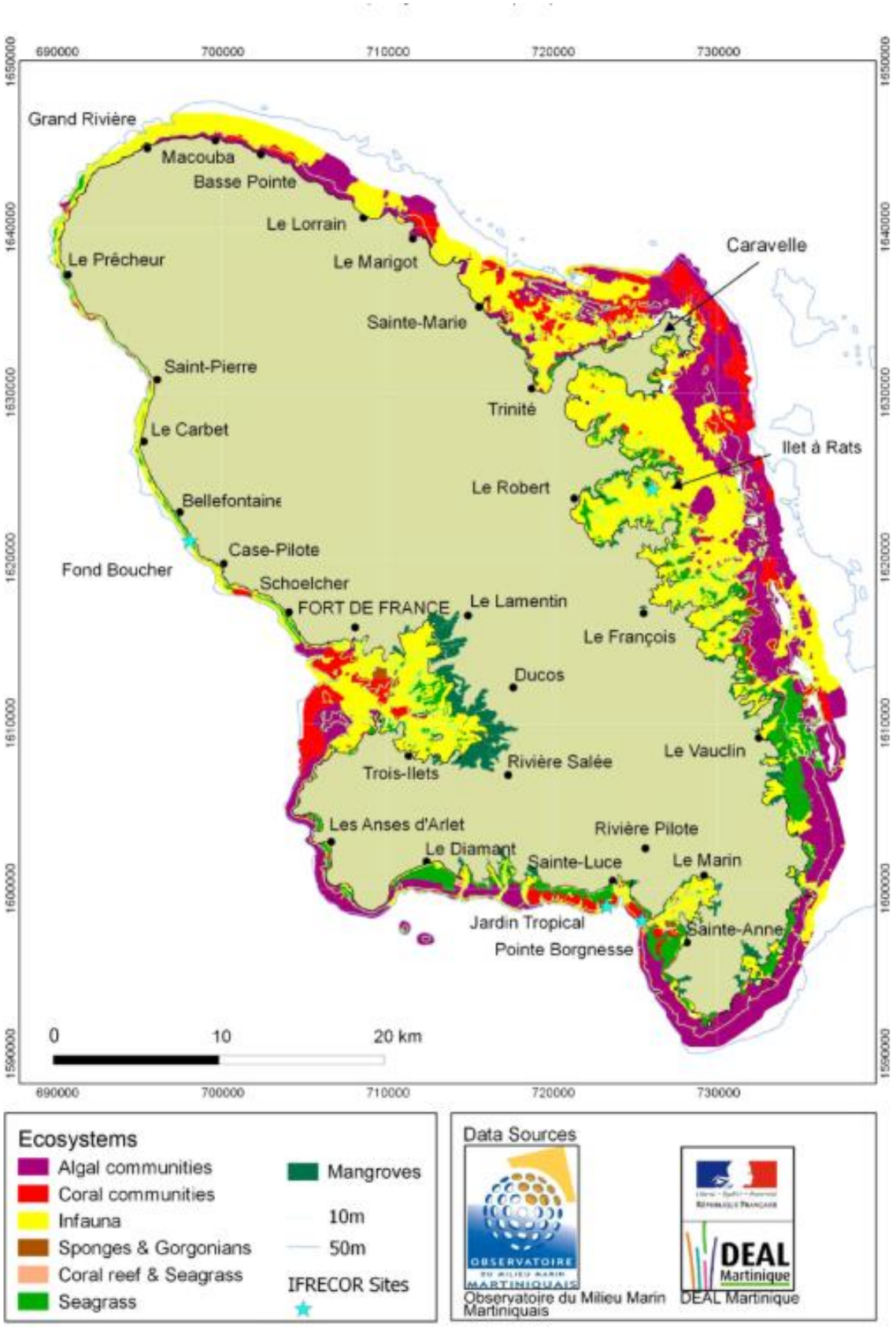


Figure 2-14. Carte des communautés marines benthiques le long des côtes martiniquaises, entre 0 et 50 m de profondeur. (Failler, 2015).

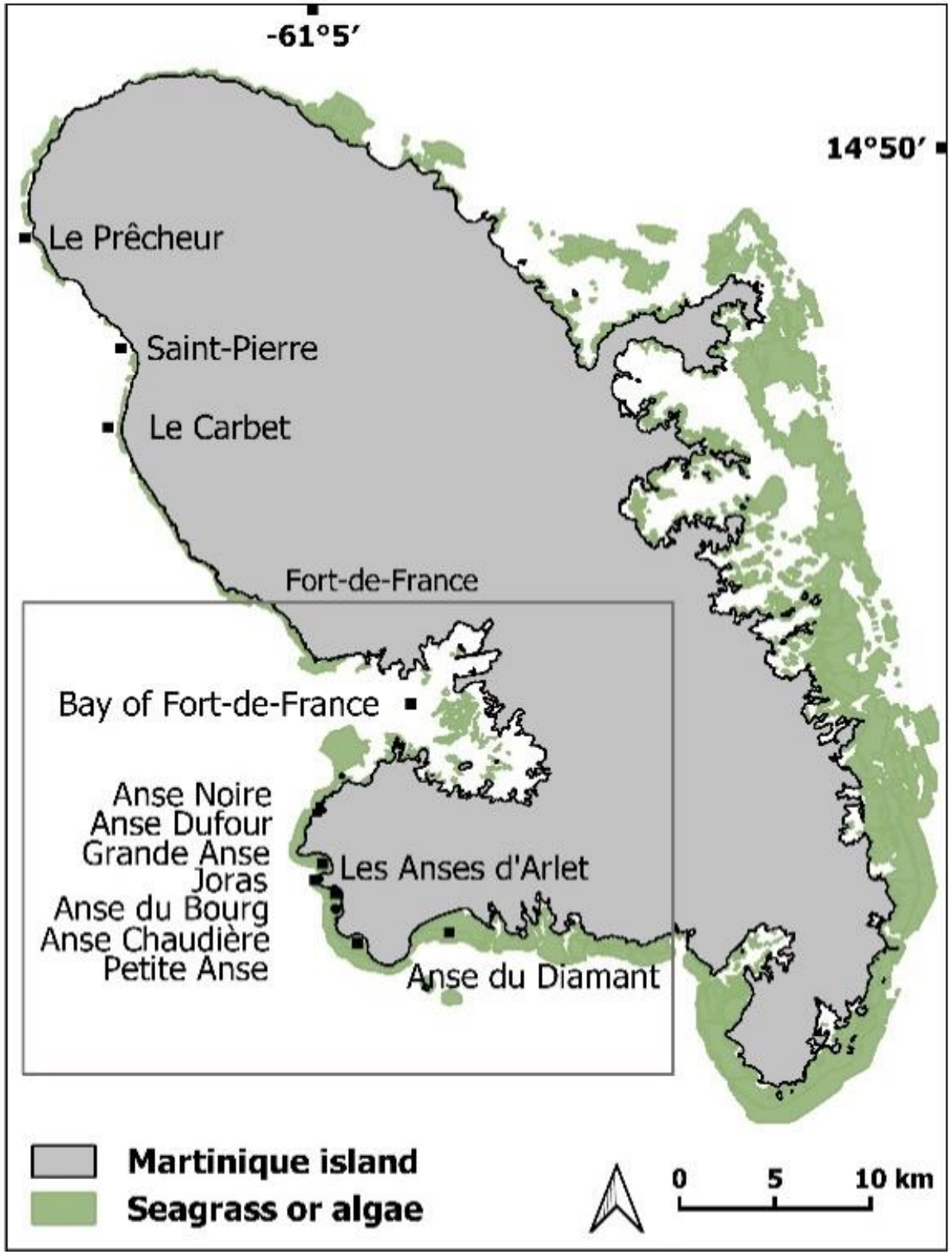


Figure 2-15. Carte de la Martinique entourée de végétation marine côtière, avec les lieux de capture et les sites utilisés par les tortues suivies par télémétrie satellitaire. Extrait de Siegwalt et al. 2020.



Figure 2-16. Espèces de phanérogames marines constituant les herbiers de nos sites d'étude en Martinique. ***A.*** *Thalassia testudinum,* ***B.*** *Syringodium filiforme,* ***C.*** *Halophila stipulacea. Crédit photo : CNRS.*

3 Protocoles expérimentaux



Ce chapitre permet de détailler les principales manipulations et expérimentations de terrain et de laboratoire utilisées au cours de ma thèse. Ici, les tailles d'échantillons ne sont pas forcément données car elles sont indiquées dans les chapitres suivants, qui se focalisent sur des questions d'études spécifiques.

3.1 Étude des Tortues vertes sur le terrain

3.1.1 Missions de Capture-Marquage-Recapture

Des missions de Capture-Marquage-Recapture (CMR) des tortues marines en mer ont été initiées en 2010 et conduites chaque année par le CNRS, sur une durée d'une semaine, sur la commune des Anses d'Arlet et sur plusieurs sites le long de la côte Caraïbe de la Martinique. Ces missions impliquent des apnéistes martiniquais chevronnés et de nombreux bénévoles. Elles ont en parallèle bénéficié du soutien logistique de divers organismes étatiques (DEAL, ODE, ONF, Gendarmerie nationale, SNSM, etc.) ainsi que d'associations environnementales telles que POEMM (Plongée Observation et Étude du Milieu Marin) et ACWAA (Awareness Conservation Wildlife And Action (**Figure 3-1**). Les missions de CMR offrent la possibilité de collecter des données utiles à différents types d'analyses. Elles permettent notamment d'estimer le nombre de tortues présentes dans une baie à un instant donné, de comparer l'abondance des individus entre les sites, et d'évaluer par la suite la taille de la population.



Figure 3-1. Participants aux missions de Capture-Marquage-Recapture de 2017 et 2019. Crédit photo : DEAL Martinique et CNRS.

3.1.1.1 Captures en mer

Les captures se déroulent de la manière suivante : deux à trois groupes constitués de 2 à 3 apnéistes et de 2 à 3 nageurs de surface, prospectent les sites d'une profondeur de 25 m au maximum. Les apnéistes se placent de manière à former un V. L'apnéiste de tête détermine la direction à prendre. Il est suivi par les autres apnéistes et les nageurs, qui tractent une bouée de signalisation afin d'être repérés par les autres apnéistes, mais également par les bateaux de plaisance. Lorsqu'un apnéiste repère une tortue qui est statique au fond (en alimentation ou au repos), il informe le groupe en levant le bras, indiquant qu'il a repéré la tortue. Une fois que l'apnéiste juge que la capture est possible, il plonge silencieusement à la verticale de la tortue et la saisit au niveau de l'écaille nucale et des plaques pygales (**Figure 3-2, A**). L'apnéiste positionne ensuite la tortue contre sa poitrine et suit alors les mouvements de la tortue qui va remonter à la surface pour respirer. Lors de la remontée, un des apnéistes de sécurité descend à la rencontre du 1e apnéiste pour l'aider à remonter la tortue en maintenant les nageoires pectorales de la tortue (**Figure 3-2, A**). La tortue est maintenue jusqu'à l'arrivée du bateau, qui a été préalablement alerté par l'un des nageurs du groupe (**Figure 3-2, B**). La capture est réalisée sans gestes brusques et seuls les apnéistes formés et entraînés à la capture des tortues marines, en bonne forme physique, et habitués aux conditions en mer, sont habilités à manipuler ces espèces protégées. Ils interviennent sous l'accréditation de Damien Chevallier (arrêtés préfectoraux 2013154-0037 & 201710-0005), compte-tenu qu'il est strictement interdit de toucher ou manipuler les tortues marines en dehors de ce cadre légal.

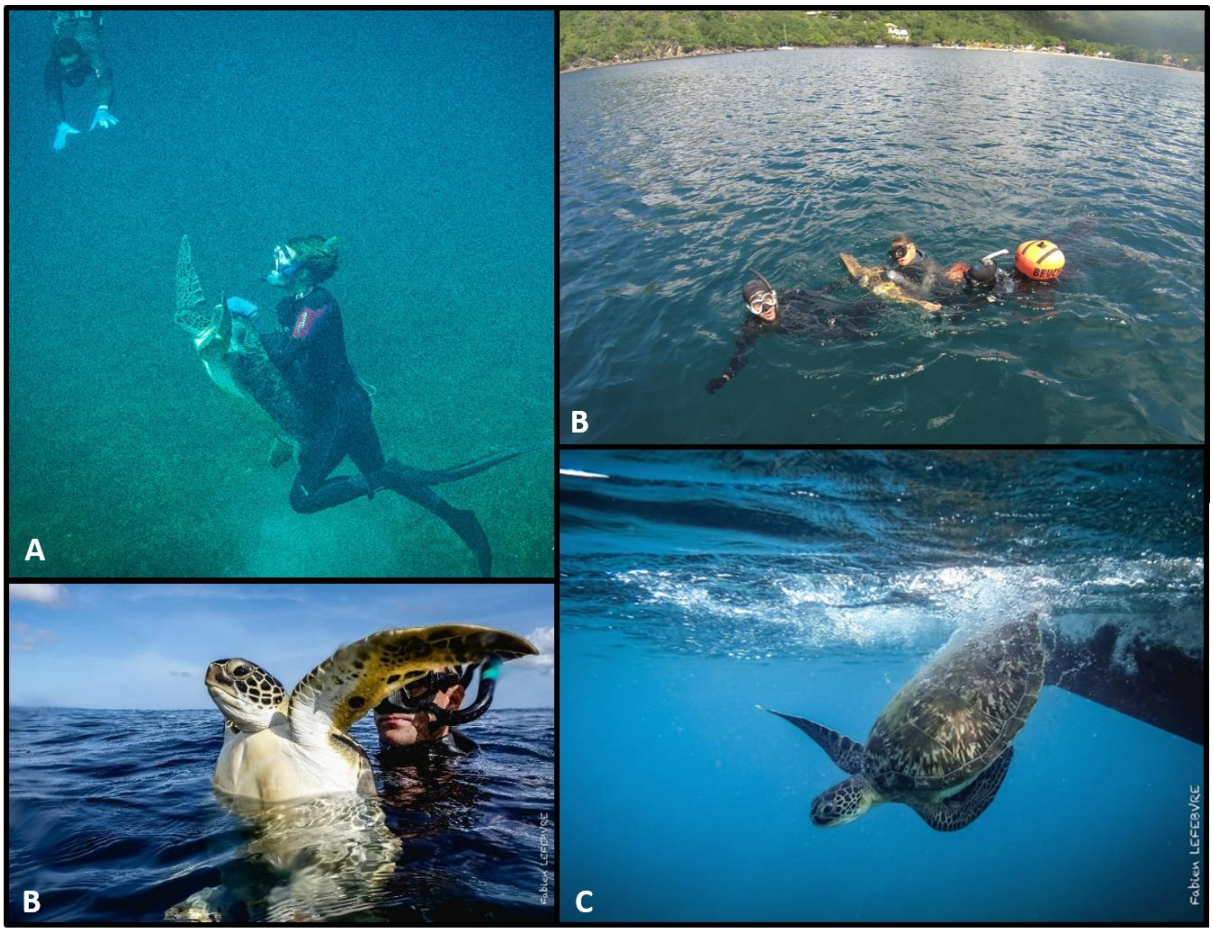


*Figure 3-2. **A**. Capture et remontée d'une tortue par les apnéistes. **B**. Maintien de la tortue en surface pour la ramener vers le bateau. **C**. Remise à l'eau. Crédit photo : CNRS.*

3.1.1.2 Marquage et prise de données

Les manipulations sont effectuées principalement sur le bateau, ou à terre, notamment lors des journées de sensibilisation du public et des scolaires, dans le cadre des projets des Aires Marines Éducatives (AME) en collaboration avec les enseignants, le Carbet des Sciences, l'association POEMM ou encore Les Explorations de Monaco. Une fois à bord, la tortue est placée dans un box afin d'éviter tout risque de blessure pour elle-même et pour les biologistes. Si l'animal est visiblement porteur de la fibropapillomatose, détectée par la présence de tumeurs sur son corps, toutes les personnes manipulant l'animal s'équipent de gants et un matériel dédié aux mesures des individus infectés est utilisé. Des fiches de terrain sont utilisées pour noter les données. Elles permettent de suivre un ordre dans la réalisation des différentes étapes.

La 1e étape consiste à noter les informations relatives à la capture : site, date et heure de capture. Il s'agit ensuite d'indiquer l'espèce (en général *Chelonia mydas* ou *Eretmochelys imbricata*) et de détecter la présence d'un marquage apposé lors d'une précédente capture : bagues au niveau des nageoires ou transpondeur passif intégré (PIT - Passive Integrated Transponder). Pour ce faire, un lecteur universel (GR251, TROVAN) est utilisé pour scanner l'animal (**Figure 3-3, A**). Si l'animal est déjà marqué, le type de marquage, le numéro et l'emplacement du marquage sont indiqués sur la feuille. Dans le cas contraire, un PIT (ID-100, TROVAN) est inséré dans la nageoire antérieure droite, d'un geste rapide et assuré. Sa présence est vérifiée à l'aide du lecteur et les informations sont reportées sur la feuille. Cette reconnaissance individuelle permet d'étudier la ***sélection spatiale*** d'un individu en comparant les différents sites où il a été capturé, et d'estimer le ***temps de résidence*** des individus sur chaque site.

L'équipe procède ensuite aux mesures de l'individu avec un mètre ruban souple (à 0,1 cm près) : longueur courbe de la carapace (Curved Carapace Length = CCL) centrale, longueurs droite et gauche ; largeur courbe de la carapace (Curved Carapace Width =CCW), circonférence de la carapace à mi-longueur et longueur de la queue (afin de déduire le sexe, les mâles ayant une queue bien développée à l'âge adulte) (**Figure 3-3, B ; Figure 3-3, E**). Lorsque la logistique le permet, l'individu est pesé dans un hamac accroché à un dynamomètre électronique (**Figure 3-3, C**). Il est ainsi possible d'évaluer l'état de l'animal, visuellement et grâce à des indices de condition corporelle. Les mesures réalisées lors de captures successives d'un même individu permettent de réaliser un ***suivi de la croissance***.

Successivement, l'observateur évalue l'état de santé de l'animal et note toutes blessures (choc, plaie, ingestion de fils ou hameçons, etc.) (**Figure 3-4, A**), anomalies d'écailles (**Figure 3-4, B et C**), ou éléments distinctifs, et les prend en photo. Les informations concernant la présence et la position des tumeurs causées par la fibropapillomatose sont relevées, et les tumeurs sont mesurées (**Figure 3-4, D et E**). Des photos des écailles des deux profils de la tête de l'animal sont prises **(Figure 3-4, E**), et permettront sa reconnaissance individuelle s'il est ensuite observé et filmé dans son milieu naturel à l'avenir, en confrontant les multiples clichés grâce au logiciel TORSOOI (développé par Kelonia, Ifremer, CEDTM, et B&B Web Expertise ; Jean et al., 2010). Cette méthode vise à limiter le stress causé par des captures multiples à des fins de simple identification.

Plusieurs prélèvements sont ensuite réalisés. À l'aide d'un biopunch de diamètre 3,5 mm, des échantillons de chair (derme) et d'écaille sont prélevés au niveau de la nageoire antérieure et sur une écaille costale de la carapace, respectivement (**Figure 3-3, D**). Si possible, du sang est également prélevé dans le sinus cervical dorsal au niveau de la nuque de la tortue. Les échantillons sont placés au frais dans une glacière, avant d'être congelés. Ils seront utilisés dans le cadre d'analyses écotoxicologiques pour détecter la présence de contaminants ou dans le cadre d'analyses sur l'utilisation de l'habitat et le régime alimentaire, en utilisant les marqueurs isotopiques. Si aucun Biologger n'est placé sur l'animal, une marque ou un numéro est inscrit à la peinture afin d'éviter la recapture de l'individu lors de la même session CMR (**Figure 3-3, F**). L'inscription disparaît en quelques jours.



*Figure 3-3. **A**. Vérification de la présente d'un PIT. **B**. Mesure de la CCL de la carapace. **C**. Pesée de l'individu. **D**. Biopsie d'écailles. **E**. Mesure de la queue. **F**. Apposition d'un numéro éphémère et remise à l'eau. Crédit photo : CNRS.*

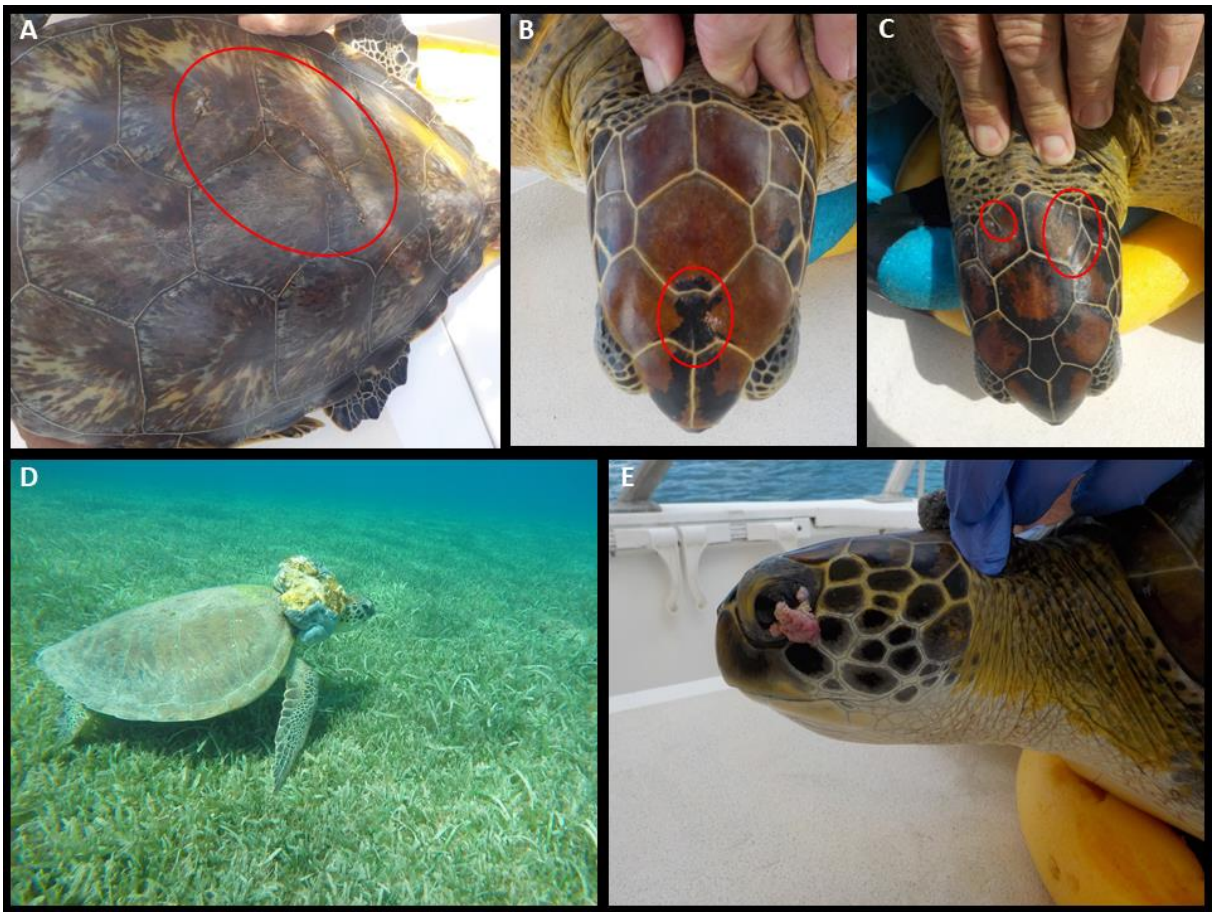


*Figure 3-4. **A**. Cassures sur la carapace, probablement causées par un choc contre un bateau ou des hélices. **B, C**. Anomalies d'écailles. **D.** Tortue verte observée en mer, présentant des tumeurs causées par la fibropapillomatose **E**. Photo-identification d'une Tortue verte présentant des tumeurs causées par la fibropapillomatose. Crédit photo : CNRS.*

3.1.1.3 Pose de balises ARGOS-GPS

Lors des missions de CMR, et avant d'être relâchés sur leur site de capture, certains individus sont équipés de balises Argos permettant d'enregistrer leur position grâce à la télémétrie satellitaire, et ainsi, d'étudier les trajectoires migratoires (Chambault et al., 2018), la ***sélection spatiale*** et les ***temps de résidence*** (**Figure 3-5**). Depuis 2013, plusieurs balises Argos ont été déployées avec une programmation spécifique. Le protocole de fixation des balises a été décrit par Baudouin (2015) et Chambault (2015). En général, plus la fréquence d'enregistrement est élevée, plus l'espace de stockage sera saturé rapidement, et moins la batterie pourra tenir dans le temps (Hussey et al., 2015). Il existe donc un compromis entre ces différents paramètres, et la programmation utilisée sera fonction des résultats attendus. Des balises Argos SPOT 5 et 6 et des Fastloc GPS (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) ont été utilisées, et les secondes programmées pour enregistrer des points géolocalisés (GPS) toutes les 4 h. Des tortues ont également été équipées de balises GPS Satellite Relayed Data Loggers (SRDL, Sea Mammal Research Unit, University of St. Andrews, Scotland) qui enregistrent une position GPS toutes les 15 min.



Figure 3-5. Tortue verte équipée d'une balise Argos-GPS Fastloc. Crédit photo : CNRS.

Le fonctionnement du système Argos est basé sur un système ascendant : des ondes de fréquence spécifique sont émises par des balises identifiées, ondes qui sont détectées par un ou plusieurs satellites en orbite polaire (Harcourt et al., 2019). Les signaux ne peuvent être émis que lorsque l'antenne de la balise est émergée, et le calcul de la position est tributaire du passage de satellites à proximité pendant ce laps de temps (Harcourt et al., 2019). Une fois les signaux reçus par les satellites, ces derniers les retransmettent aux centres opérationnels (CLS, Toulouse) presque en temps réel. Il est ensuite possible de déterminer la position (latitude et longitude) de la balise à partir du décalage de fréquence entre l'émission et la réception de l'onde (appelé « effet Doppler), et de l'intervalle de temps passé entre plusieurs messages reçus (le satellite étant en mouvement) (Argos, 2021). La position est calculée en mesurant cet effet Doppler sur les signaux transmis par la balise. Lorsque le satellite s'approche de la balise, la fréquence de l'onde reçue par le satellite est supérieure à la fréquence de l'onde émise par la balise, et lorsque le satellite s'éloigne, c'est l'inverse (**Figure 3-6**) (Argos, 2021). En projetant deux cônes de propagation des ondes qui entrecoupent la surface terrestre, et en connaissant l'altitude de l'émetteur, il est possible d'identifier deux localisations possibles, puis de n'en retenir qu'une seule grâce à différents paramètres et méthodes de calcul (**Figure 3-6**) (Argos, 2021). L'erreur liée à l'estimation de la position est également évaluée grâce au nombre de transmissions reçues, et minimisée grâce à différentes méthodes de calcul (Lopez et al., 2014; Mcclintock et al., 2015). Le GPS (Global Positioning System), lui, fonctionne sur un système descendant. La balise est en mesure de déterminer sa propre position en captant les signaux émis par des satellites en orbite, avec une résolution généralement meilleure que celle du système Argos (Hazel, 2009). Latitude, longitude, et altitude, sont ainsi déterminées grâce au principe de trilatération, en se basant sur les heures d'émission et de réception des signaux provenant d'au minimum trois satellites et de la vitesse de ces ondes électromagnétique (égale à la vitesse de la lumière), qui permettent de calculer les distances (d) entre le GPS et les satellites (**Figure 3-6**). Les GPS sont néanmoins souvent couplés au système Argos qui permet de transmettre, et ainsi de récupérer les données, sans avoir à retrouver et à déséquiper les animaux (Harcourt et al., 2019).

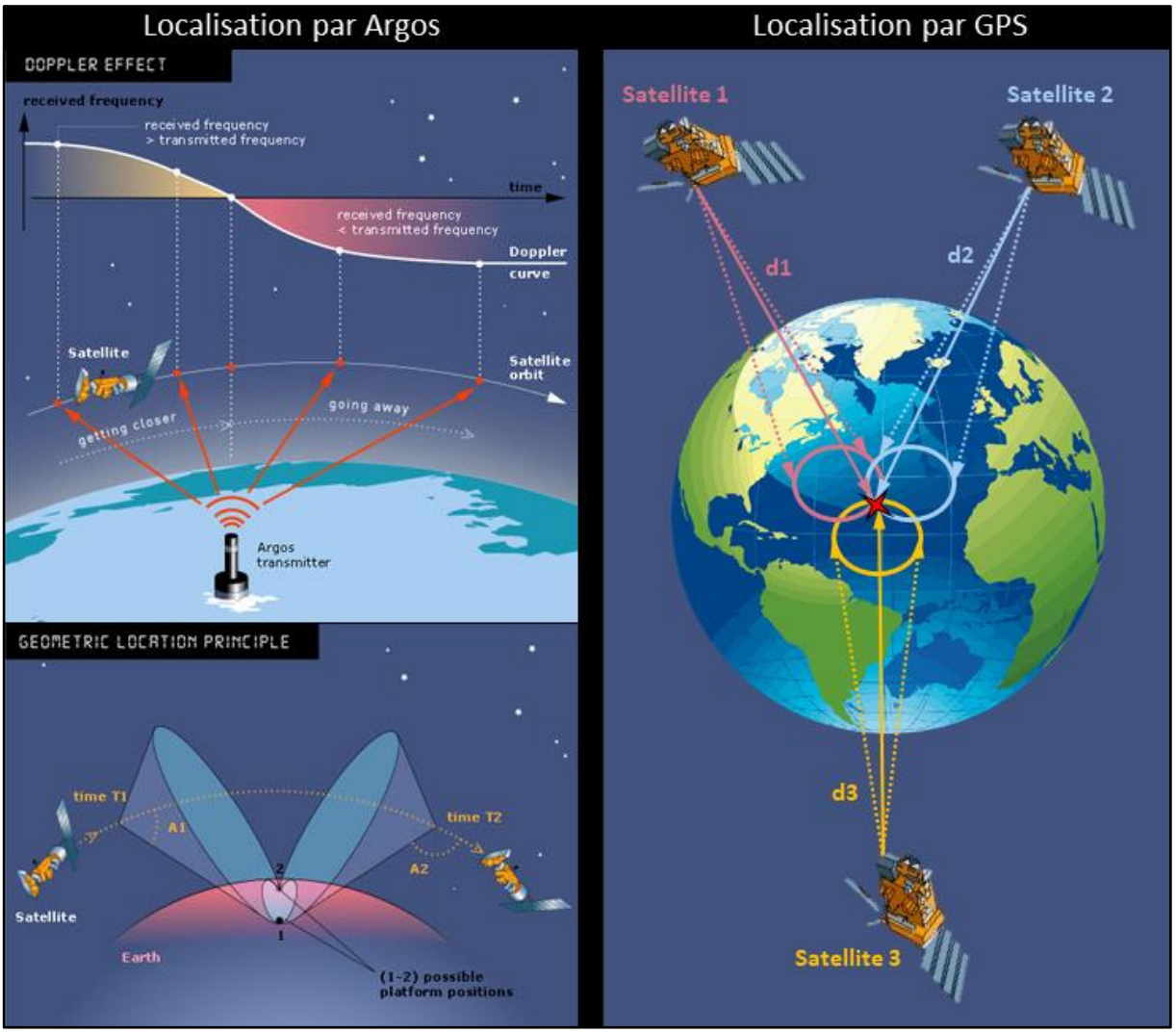


Figure 3-6. Principes de localisation par Argos (images extraites de Argos, 2021) et par GPS (d = distance entre un satellite et le GPS) (schéma construit à partir d'images libres de droits).

3.1.2 Suivis comportementaux et spatiaux

Les suivis réalisés permettent de définir un éthogramme (**Tableau 3-1**), c'est-à-dire une liste exhaustive qui reporte l'existence de tous les comportements observés dans la population, comportements auxquels on a associé une dénomination et une description précise. Les comportements ainsi catégorisés, il est possible d'établir le budget-temps de chaque individu, puis le budget-temps moyen de la population. Le budget-temps (time budget) ou budget d'activité (activity budget) correspond au temps (ou à la proportion de temps) passé à réaliser chaque type de comportement sur la période d'observation. L'observation des individus et l'analyse des comportements sont séparées dans le temps. En effet, nous filmons les tortues dans un premier temps, ce qui nous permet de procéder au visionnage et à l'analyse des vidéos dans un second temps. L'heure réelle de début de la séquence filmée étant connue, le minutage de la vidéo est transcrit pour correspondre à l'heure réelle de l'observation. L'annotation des comportements a été réalisée directement sur un fichier Excel, et par la suite, en utilisant le logiciel BORIS, qui permet d'associer plus aisément une séquence comportementale avec le nom du comportement visualisé et le minutage de la séquence (Behavioral Observation Research Interactive Software, version 7.4.5) (Friard and Gamba, 2016). Lorsque

c'est possible, les profils droit et gauche des tortues sont extraits des vidéos afin de procéder à une reconnaissance individuelle des individus filmés, en comparant les photos à la base de données TORSOOI, alimentée avec les données collectées lors des missions de CMR. Ceci permet d'avoir accès aux informations relatives à chaque individu, et de voir si certains individus ont été observés à plusieurs reprises. Ces suivis comportementaux géolocalisés permettent ainsi de mettre en évidence différentes activités, par exemple : fourragement, interactions entre individus, repos ; ainsi que des zones privilégiées pour la réalisation de ces comportements. Les informations recueillies sont exploitées dans les analyses de sélection spatiale et alimentaire. Concernant le comportement d'alimentation, il est possible de procéder à une analyse plus détaillée des séquences filmées, en indiquant, entre autres, le type d'aliment consommé (végétal/animal/non-naturel), l'espèce consommée s'il s'agit d'une phanérogame marine, et le nombre de bouchées prélevées en un temps donné. Les suivis des individus sont réalisés soit par observations directes, soit par des caméras embarquées.

Tableau 3-1. Ethogramme composé des 6 catégories de comportement utilisées pour les analyses vidéo, elles-mêmes réalisées lors des suivis focaux de Tortues vertes.

Comportement	**Description**
Nage	La tortue glisse ou utilise ses nageoires pour se déplacer librement dans l'environnement, que ce soit dans la colonne d'eau ou sur le fond marin. La vitesse et la direction de l'individu peuvent varier.
Se trouve en surface	Ce comportement commence lorsque la tortue effectue une respiration à la surface de l'eau. Une séquence de ce comportement peut inclure plusieurs respirations, entre lesquelles la tête de la tortue peut être émergée ou immergée, mais la tortue peut aussi effectuer un plongeon peu profond avant de refaire surface. Ce comportement se termine lorsque la tortue fait un plongeon abrupt vers le fond, ou qu'elle commence à nager sans refaire surface dans les 30 secondes suivant le début de la nage.
Se repose	La tortue reste immobile sur le fond ou juste au-dessus, parfois ballottée par les mouvements de l'eau. Ses yeux peuvent être ouverts ou fermés.
S'alimente	La tortue recherche puis prélève et/ou traite un élément de son environnement (herbes marines, algues, coraux, gorgones, poissons, méduses ou éléments non-naturels) avec sa bouche. Ce comportement peut consister à mordre, saisir, attraper, chasser, ou mâcher. Les processus d'alimentation ou de recherche de nourriture peuvent se produire lorsque la tortue est immobile ou en mouvement.
Interagit	La tortue nage vers une autre tortue, s'en rapproche et/ou entre en contact physique avec elle ; ou évite l'approche d'une autre tortue, voire, fuit.
(Se) gratte	La tortue frotte un de ses membres contre un autre membre (par exemple : nageoire contre tête) ; frotte un de ses membres (par exemple : tête, carapace) contre un élément solide (rochers, coraux, ancres, chaînes, coques de bateaux, pièges à poissons, etc.) par un contact répété ; ou bat des nageoires sur le sable lorsqu'elle s'y pose ou creuse.

3.1.2.1 Suivis par observations directes

Le protocole consiste en la prospection de différents sites d'étude concentrés sur la commune des Anses d'Arlet, hotspot des Tortues vertes en Martinique : Anse Noire, Anse Dufour, Anse du Bourg, Anse Chaudière, et plus particulièrement Grande Anse. Plusieurs plongeurs, munis de palmes, masque et tuba, se relaient pour réaliser les observations. Les sites ont été prospectés en faisant varier la tranche horaire de prospection (6h00-12h00, 11h00-14h00 ou 14h00-19h00), le point d'entrée dans l'eau le long de la plage, et la direction de nage. Une bouée de signalisation, équipée d'un GPS programmé en mode trace, est accrochée au nageur, ce qui permet de suivre ses déplacements (à raison d'une position enregistrée toutes les 1 à 5 secondes), ainsi que ceux des tortues suivies. Dès qu'une Tortue verte est repérée, le plongeur l'approche silencieusement et sans geste brusque, à une distance minimale de 5 mètres. Si la tortue ne montre aucun signe de stress ou de fuite, l'observateur déclenche l'enregistrement vidéo (généralement réalisé à l'aide d'une caméra GoPro Hero 4 Silver) (**Figure 3-7**), et filme sa montre pour connaître l'heure réelle de début d'enregistrement. Les tortues suivies sont enregistrées une par une, le plus longtemps possible (de quelques minutes à plusieurs heures) en utilisant la technique d'échantillonnage focal. Des observations supplémentaires ciblant les individus à la recherche de nourriture ont été effectuées dans les zones principales de recherche alimentaire. Ces suivis, en zones peu profondes et peu turbides, ont été réalisés en annotant directement les informations sur une tablette (sans réaliser de vidéo) afin de maximiser les chances de pouvoir déterminer la nature des éléments ingérés.



Figure 3-7. Tortue suivie par un observateur en surface. Crédit photo : Pierre Lelong.

3.1.2.2 Suivis par caméras embarquées ou biologgers

Parmi les individus capturés dans le cadre des manipulations de CMR, certains ont été équipés de CATS Cam (23,3 x 13,5 x 4 cm, 785 g, Customized Animal Tracking Solutions - CATS, Allemagne), c'est-à-dire d'un système embarqué regroupant une caméra (ici programmée pour filmer de jour, de 5h30 à 19h) et un GPS permettant d'enregistrer la position de la tortue à chaque fois qu'elle fait surface (**Figure 3-8**). Des données supplémentaires ont été acquises grâce à d'autres capteurs de mesures intégrés à la caméra (accéléromètre 3D, magnétomètre, gyroscope, hydrophone, capteur de pression et de température, luminosité) synchronisés avec la caméra embarquée. Le dispositif est également muni d'une balise Argos SPOT 6 (Wildlife computer) et d'un VHF permettant de le localiser une fois relargué en surface. Après nettoyage de la carapace, le dispositif est positionné sur la partie centrale haute de la carapace par quatre ventouses, et dirigé vers la tête de la tortue. La tortue est ensuite relâchée sur son site de capture. L'utilisation d'un système de "Galvanic Time Release" (qui consiste en une pièce de magnésium qui se dissout dans l'eau salée, sur une durée que l'on sélectionne en fonction des données requises et de l'autonomie des appareils

d'enregistrement) permet au dispositif de se détacher après une durée définie, évitant ainsi de recapturer les tortues. Une fois libéré, le dispositif à flottabilité positive peut être localisé grâce à un Goniomètre (CLS, Toulouse). Une fois le dispositif récupéré en mer, les données sont ensuite téléchargées puis exploitées dans le cadre de la thèse de Lorène Jeantet (Directeur de thèse Damien Chevallier ; Financement CNES/DEAL Guyane/OFB Guyane).

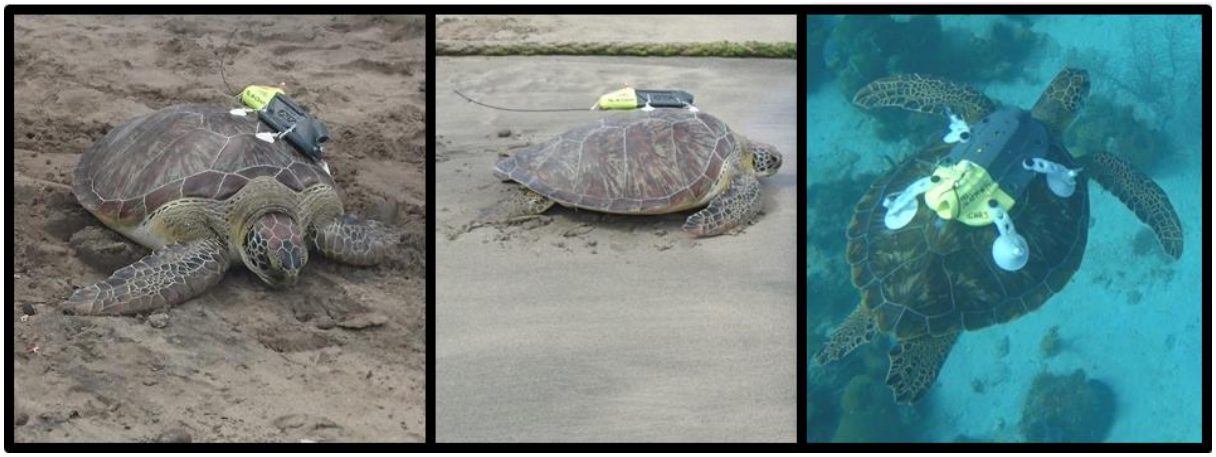


Figure 3-8. Tortues vertes équipées d'une caméra embarquée CATS Cam, placée sur le côté ou au centre de la carapace selon les données à obtenir. Crédit photo : CNRS.

3.1.3 Abondance et densité de population par anse

L'estimation de l'abondance et de la densité de tortues par anse permet d'avoir une idée de l'intérêt et de la qualité du site pour la population de tortues, et de comparer la capacité de charge du milieu (nombre de tortues que le site peut supporter, calculé à partir des données relatives à la disponibilité alimentaire) à l'abondance réelle. Une nouvelle méthode d'acquisition des données d'abondance et de densité des tortues marines a été imaginée, testée, et utilisée au cours de cette thèse. La méthode est présentée dans le **chapitre 7** intitulé « **Développement d'une nouvelle méthode de comptage des tortues marines le long de** transects en mer ».

3.1.4 Nécropsies

Il arrive que certains individus soient retrouvés morts, soit par hasard lors de plongées (**Figure 3-9, A**), soit lors de prospections dans le cadre des suivis des traces de femelles ayant pondu pendant la nuit, soit parce qu'ils ont été accidentellement pêchés et n'ont pas pu être réanimés, soit parce qu'ils ont été retrouvés piégés dans des filets fantômes (filets de pêche abandonnés de manière intentionnelle ou non dans l'océan) (**Figure 3-9, B et C**). Lors de l'observation d'une tortue morte, les informations à recueillir sur l'individu en question sont : l'espèce, la taille, les numéros de bague et/ou de transpondeur, les photos de la tortue et de ses deux profils, des indications sur la présence de traces de blessures renseignant sur la date et les causes de mortalité. Si l'individu semble avoir succombé récemment et qu'il n'est pas en état de décomposition avancée, il est possible de procéder à une nécropsie en ouvrant le plastron ventral pour réaliser des prélèvements d'organes et du contenu de l'appareil digestif (**Figure 3-9, D-H**). Ceci permet notamment de déterminer quels ont été les derniers éléments ingérés (**Figure 3-9, E**).

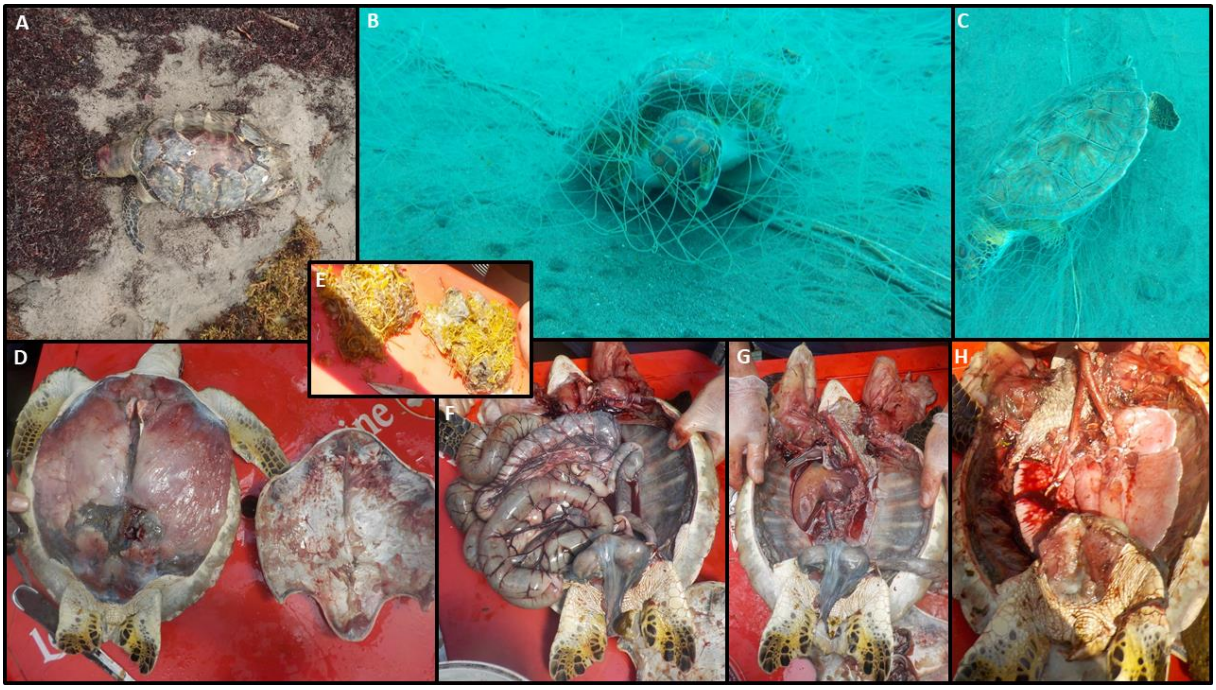


Figure 3-9. A. Cadavre de Tortue imbriquée ramené sur la côte par la houle (elle présentait un hématome au niveau du cou). B, C. Jeune Tortue verte retrouvée morte piégée dans un filet fantôme. D. Première étape de la nécropsie sur un cadavre frais de Tortue verte : retrait du plastron et mise en évidence des muscles pectoraux. E. Bol alimentaire, prélevé dans l'œsophage et l'estomac : on y trouve essentiellement des algues. F. Appareil digestif. G. Cœur et gonades. H. Appareil respiratoire. Crédit photo : CNRS.

3.2 Etude des herbiers sur le terrain

3.2.1 Relevés phytosociologiques en vue de cartographier les herbiers

Les compositions algo-floristiques de Grande Anse et de l'Anse du Bourg/Anse Chaudière ont été évaluées avec précision en 2016 et 2018. Ce pas de temps (2 ans) a été choisi car l'expansion latérale des patchs d'*H. stipulacea* a été décrite comme très rapide sur certains sites des Caraïbes (jusqu'à 6 cm/jour ; Willette and Ambrose, 2009), ce qui peut potentiellement conduire à des modifications importantes de la composition de l'herbier sur un lapse de temps relativement court. Deux plongeurs sous-marins reliés par une corde de 10 m ont utilisé des caméras GoPro pour photographier les fonds marins à l'intérieur de quadrats de 1 m² (**Figure 3-10**). L'échantillonnage par quadrats a été réalisé le long de transects prédéfinis, à une profondeur comprise entre 2 et 20 m. Pendant qu'un premier plongeur prenait la photo, un second assurait sa sécurité. Un troisième plongeur restait en surface afin d'enregistrer les coordonnées GPS associées à chaque point d'échantillonnage, à l'aide d'un GPS à main (Garmin). Son rôle consistait également à déterminer la direction du point suivant à l'aide d'une boussole, et de l'indiquer au second plongeur qui entamait alors son déplacement. Une fois la corde tendue entre les deux plongeurs sous-marins et le point atteint par le deuxième plongeur, le premier pouvait le rejoindre. Le pourcentage de recouvrement du sol par les trois espèces de phanérogames (*Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, *Halophila stipulacea*) et par les macroalgues a été estimé pour chaque quadrat *a posteriori*, par visionnage des photos, et associé à l'une des 7 classes suivantes : 0% (absence de la plante considérée), 1 à 12%, 13 à 25%, 26 à 50%, 51 à 75%, 76 à 99% et 100%. La géolocalisation des quadrats a permis la construction de cartes algo-floristiques (en utilisant le logiciel QGIS), à partir des données de présence des plantes et de leur taux de recouvrement du sol, ou bien de la dominance des espèces, et a permis d'analyser l'évolution spatio-temporelle des communautés végétales.

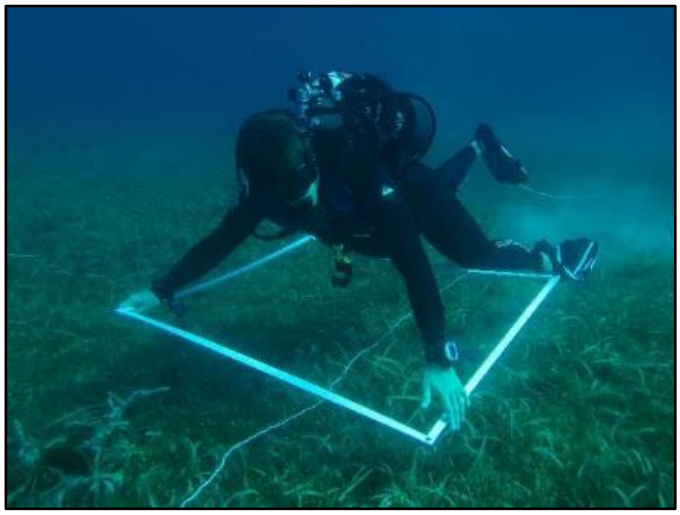


Figure 3-10. Détermination du pourcentage de recouvrement du sol par les plantes marines par un plongeur utilisant un quadrat. Crédit photo : CNRS.

3.2.2 Collectes et détermination de la biomasse des herbiers

En 2019, nous avons réalisé des relevés de la biomasse des herbiers en plongée sous-marine à Grande Anse (**Figure 3-11**). Nous avons effectué notre étude sur les zones les plus utilisées par les Tortues vertes en alimentation, au niveau de 20 points d'échantillonnage, situés à une profondeur comprise entre 2,5 et 10,5 m, et englobant différentes combinaisons de pourcentage de recouvrement des trois espèces d'herbiers (*T. testudinum*, *S. filiforme*

et *H. stipulacea*). À chaque point, nous avons enregistré le pourcentage de couverture de chaque espèce d'herbier et d'algues dans deux quadrats de 23 x 25 cm (575 cm^2) (**Figure 3-12**), et compté toutes les pousses (shoots) et feuilles de chaque espèce (**Figure 3-11, A-B**). Sur l'un des quadrats, nous avons mesuré aléatoirement 30 feuilles (du haut de la gaine à la pointe de la feuille) (**Figure 3-11, C**) et sur l'autre, collecté tous les tissus aériens, c'est-à-dire les tiges et les feuilles de toutes les espèces ainsi que les rhizomes aériens de *H. stipulacea* (**Figure 3-11, D et Figure 3-12, B**). Les échantillons collectés ont été rincés et triés par espèce et tissu à la sortie de l'eau, puis plusieurs sous-échantillons de feuilles ont été formés, avec décompte du nombre de feuilles par paquet. La longueur cumulée du limbe de certains sous-échantillons a été déterminée après mesure des feuilles individuelles à l'aide d'une règle (±1 mm). Une fois les masses fraiches et sèches de chaque paquet déterminées (**§ 3.3.1**), des modèles linéaires prédictifs ont été utilisés pour déterminer les relations entre biomasse et pourcentage de recouvrement ainsi qu'entre biomasse foliaire et longueur cumulée des feuilles, en suivant le protocole utilisé par Ballorain (2010 ; chapitre 4). Connaissant la surface couverte par les trois espèces d'herbiers (en tenant compte de leur pourcentage de recouvrement), il a ainsi été possible de calculer la biomasse totale disponible sur les sites de Grande Anse et Anse du Bourg / Anse Chaudière (**cf. Chapitre 8**).



*Figure 3-11. **A, B**. Comptage des pousses et feuilles de chaque espèce présente sur le quadrat. **C**. Mesure des feuilles. **D**. Collecte des parties aériennes des herbiers et algues. **E**. Récupération du matériel et des sachets de plantes. **F**. Carnet de plongée. Crédit photo : Fabien Lefèbvre et CNRS.*

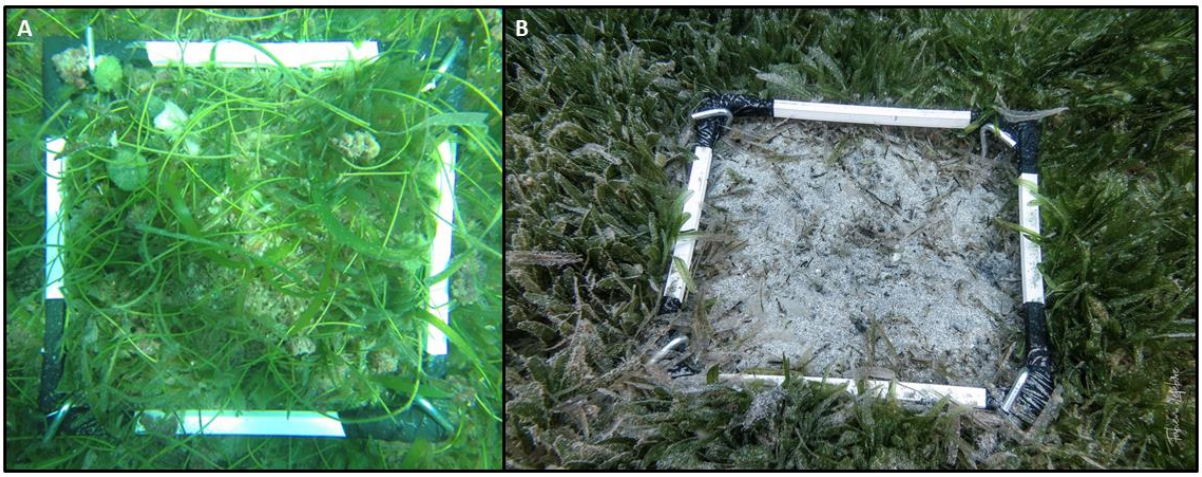


*Figure 3-12. **A**. Quadrat sur herbier multispécifique (avec les 3 espèces de phanérogames marines et des algues). **B**. Collecte réalisée sur un herbier monospécifique à H. stipulacea. Crédit photo : CNRS.*

3.2.3 Suivi temporel et détermination de la croissance et de la productivité des herbiers

Entre mai et juillet 2020, des expériences ont été menées par des plongeurs sur les herbiers de Grande Anse afin de déterminer le taux de croissance des feuilles (en cm/j) et la productivité (en g/j) des parties aériennes des phanérogames marines, avec ou sans taille (afin de simuler un évènement de broutage). À cette fin, douze cadres de 23 x 25 cm (575 cm^2) ont été accrochés au substrat à une profondeur d'environ 2 m. Six quadrats ont été laissés intacts tandis que les six autres ont été soumis à une pression d'herbivorie artificielle. Les quadrats n'ont pas été protégés par des exclos pour limiter l'impact de l'exclos sur la croissance des plantes, et seules les pousses ne présentant pas de traces de broutage à la fin de l'expérience ont été conservées pour l'analyse des résultats. Dans chaque quadrat, les pousses sélectionnées aléatoirement ont été marquées à l'aide de liens en plastique (comme l'ont fait Azcárate-García et al., 2020). En fonction de leur disponibilité sur le quadrat, 12 à 15 pousses de *T. testudinum* et 12 à 15 pousses de *S. filiforme* ont été marquées. En ce qui concerne *H. stipulacea*, les perles de plastique colorées ont permis de faire la distinction entre 6 pousses apicales (ci-après appelées pousses longues) marquées, et entre 6 pousses reproductives (capables de produire des fleurs ; ci-après appelées pousses courtes) marquées. Les liens de marquage ont été enroulés autour du 1^e entre-nœud pour les pousses longues laissées intactes, et autour du 2^e entre-nœud pour les pousses taillées aux ciseaux. Pour ce qui est des pousses courtes sélectionnées, les liens ont été placés au niveau des deux entre-nœuds entourant la pousse courte. Le nombre total de pousses longues et courtes a été déterminé dans chaque quadrat dans le but de connaître la proportion de chaque type de pousses.

3.2.3.1 Quadrats laissés intacts

3.2.3.1.1 Suivi et manipulations sur Thalassia testudinum

Dans les quadrats non taillés, en utilisant la technique du poinçon dérivée de la méthode de Zieman (1974), toutes les feuilles des pousses marquées de *T. testudinum* ont été percées à l'aide d'un biopunch de 4 mm de diamètre au niveau de la jonction limbe/gaine (là où la feuille devient verdâtre). Le nombre de feuilles marquées a été relevé, ainsi que le nombre de feuilles étant trop courtes pour être perforées. Environ 10 et 20 jours après le début de l'expérience (ci-après dénommés J10 et J20 respectivement), toutes les feuilles marquées et non marquées ont été

comptées, et la distance entre la jonction limbe/gaine et le trou pour les premières, et entre la jonction et l'extrémité de la feuille pour les secondes, a été enregistrée (**Annexe § 10.1.1.1**).

3.2.3.1.2 Suivi et manipulations sur Syringodium filiforme

La procédure suivie était identique pour *S. filiforme*, mais la méthode de marquage utilisée était celle dite de « la feuille émergente » (Schwarzschild et al., 2008). Cette technique consiste à couper perpendiculairement l'extrémité de la feuille afin d'être en mesure de discriminer les feuilles anciennes des nouvelles feuilles émergentes à J10 et J20, la première étant caractérisée par une extrémité de feuille droite et la seconde par une extrémité pointue intacte (en l'absence de pâturage). Seules les feuilles non marquées ont été mesurées à ces stades, car les feuilles de *S. filiforme* poussent une à la fois, de sorte que la croissance se produit principalement dans la feuille la plus jeune et la plus petite (Fry, 1983) (**Annexe § 10.1.1.2**).

3.2.3.1.3 Suivi et manipulations sur Halophila stipulacea

Concernant *H. stipulacea*, les feuilles de chaque pousse marquée ont été comptées et mesurées, de la base à la pointe. Nous avons également mesuré le premier entre-nœud des longues pousses marquées. À J10, en cas de croissance, nous avons : compté toutes les feuilles des pousses marquées, mesuré toutes les feuilles des pousses courtes marquées, compté le nombre de pousses courtes et longues adjacentes à l'entre-nœud initial marqué (vers l'extrémité d'élongation du rhizome), et compté et mesuré tous les nouveaux entre-nœuds. À J20, nous avons compté et mesuré toutes les feuilles des pousses courtes marquées. En ce qui concerne les pousses longues marquées, elles ont été coupées (au niveau du premier entre-nœud situé après l'entre-nœud d'origine marqué, vers le centre du rhizome) et collectées pour être traitées et pesées au laboratoire (**Annexe § 10.1.1.3**).

3.2.3.2 Quadrats soumis à une pression d'herbivorie simulée

Dans les parcelles soumises à une perturbation, la méthode de coupe a été inspirée de celle de Moran et Bjorndal (2005), afin de simuler un événement unique de pâturage par une Tortue verte.

3.2.3.2.1 Suivi et manipulations sur Thalassia testudinum

Au début de l'expérience, tous les limbes des pousses marquées de *T. testudinum* ont été coupés (une seule fois) avec des ciseaux au niveau de la jonction limbe/gaine, perpendiculairement à la feuille. À J10 et J20, toutes les feuilles anciennes et nouvelles ont été comptées et mesurées depuis la jonction limbe/gaine jusqu'à l'extrémité, les anciennes feuilles de *T. testudinum* étant caractérisées par une extrémité de feuille droite et les nouvelles feuilles par une extrémité arrondie (en l'absence de pâturage) (**Annexe § 10.1.2.1**).

3.2.3.2.2 Suivi et manipulations sur Syringodium filiforme

La procédure suivie était identique pour *S. filiforme*. La seule distinction à faire est que les nouvelles feuilles de *S. filiforme* sont caractérisées par une extrémité de feuille pointue (en l'absence de pâturage) (**Annexe § 10.1.2.2**).

3.2.3.2.3 Suivi et manipulations sur Halophila stipulacea

Pour les longues pousses marquées de *H. stipulacea*, le 1er entre-nœud a été mesuré, et toutes les feuilles de la pousse entre le 1er et le 2ème entre-nœud ont été comptées. Toutes les pousses longues marquées ont été coupées au niveau du premier entre-nœud et collectées, tandis que les pousses courtes ont été coupées au niveau de la gaine pour éviter tout dommage au rhizome. À J10 et J20, les étapes de traitement ont été les mêmes que dans les quadrats laissés intacts (**Annexe § 10.1.2.3**).

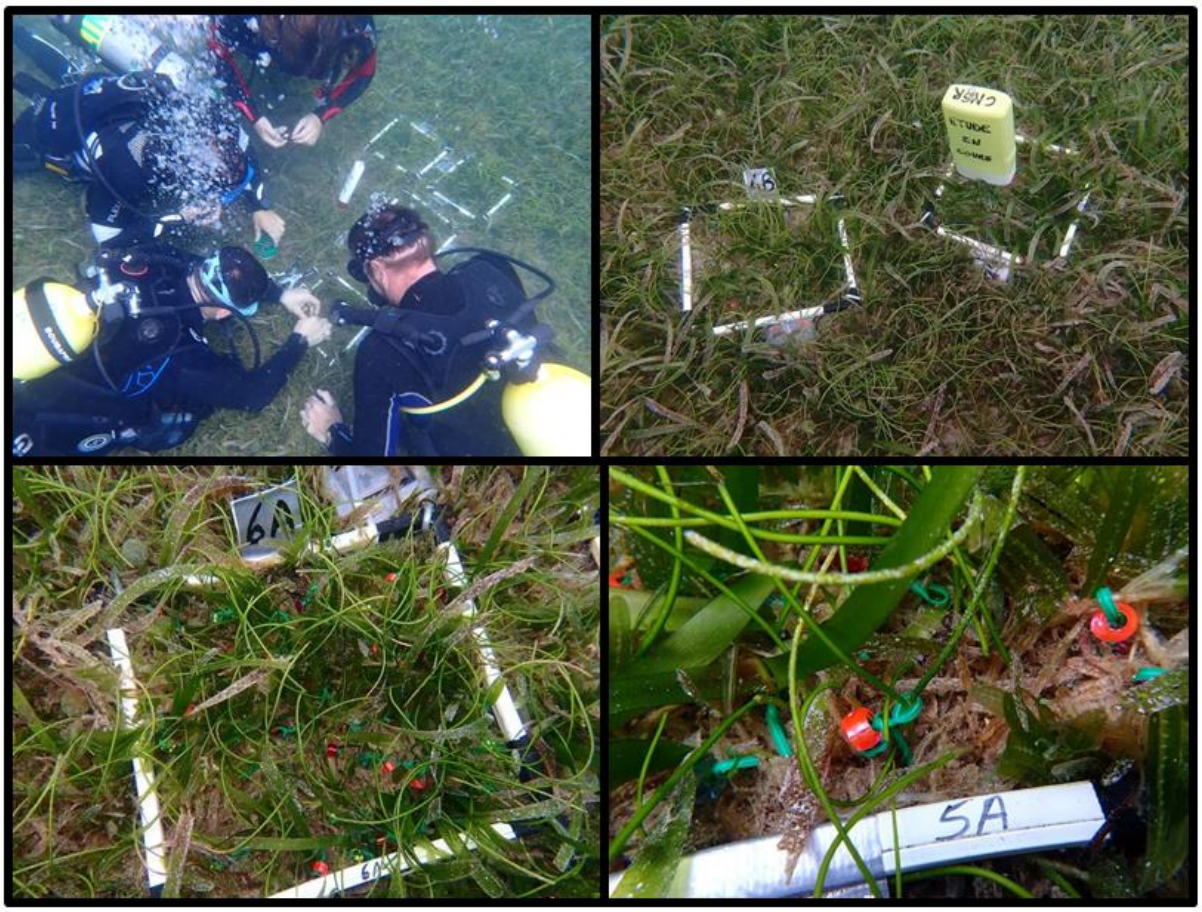


Figure 3-13. Installation des quadrats et marquage des pousses de T. testudinum, S. filiforme, et H. stipulacea à l'aide de liens en plastique et de perles de couleur. Crédit photo : CNRS.

3.2.4 Prélèvement des échantillons végétaux pour analyse de leur composition

Dans le but d'analyser la composition des différentes ressources alimentaires végétales potentiellement consommées par les tortues, des collectes d'échantillons ont été réalisées entre 2015 et 2021 sur plusieurs sites des Anses d'Arlet, en plongée bouteille, voire, lorsque la profondeur le permettait, en apnée. Les dates, sites et points GPS de collecte ont été indiqués pour chaque échantillon. Les plongeurs ont essentiellement ciblé les trois espèces de phanérogames marines suivantes, aisément reconnaissables : *T. testudinum*, *S. filiforme* et *H. stipulacea* (**Figure 3-14, à gauche**). Plusieurs types de tissus ont été collectés : jeunes feuilles, vieilles feuilles (reconnaissables à leur taille, à la quantité d'épiphytes, à la dégradation au niveau de la pointe des feuilles) et rhizomes. Les rhizomes souterrains ont été prélevés directement dans le sédiment, alors que les rhizomes aériens d'*H. stipulacea* ont été

séparés *a posteriori*, une fois de retour au laboratoire. Des échantillons d'algues ont également été prélevés, et identifiés jusqu'au genre ou à l'espèce, grâce à l'aide précieuse de C. Delnatte (ONF). Dans l'idéal, la masse de chaque échantillon devait avoisiner les 250 g de matière fraîche, dans le but d'obtenir suffisamment de matière sèche pour effectuer toutes les analyses. Le design expérimental a néanmoins dû tenir compte des contraintes environnementales : en effet, certains échantillons ont été collectés en moins grands nombres ou en quantité plus faible en raison de leur rareté (*S. filiforme* notamment, et la plupart des espèces d'algues), mais également pour ne pas risquer d'impacter la dynamique et la disponibilité des herbiers dans l'environnement. Une fois collectés à la main, les échantillons ont été placés dans des sacs (zip-locks) percés, permettant d'évacuer l'eau, et maintenus au frais jusqu'à ce qu'ils soient transportés au laboratoire (**Figure 3-14, à droite**).

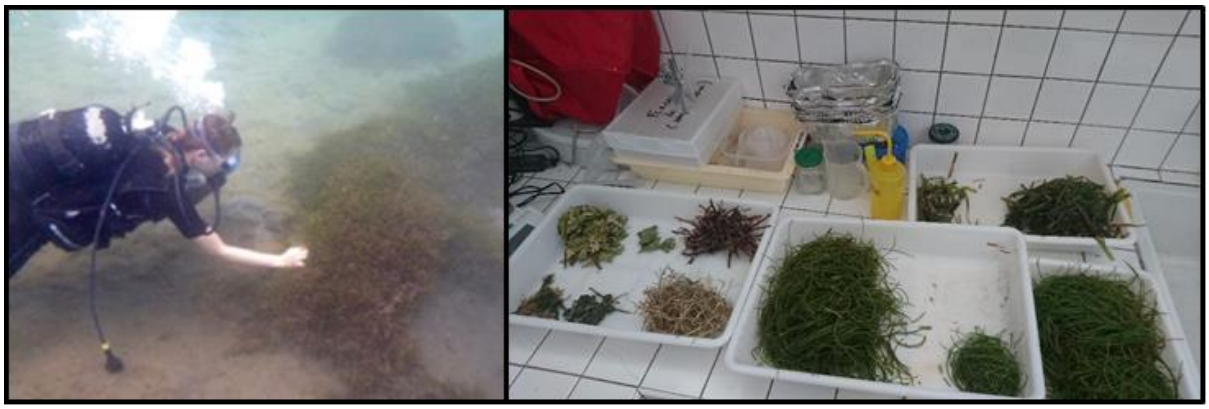


*Figure 3-14. **A gauche** : Collecte d'H. stipulacea en plongée bouteille. **A droite** : tri et détermination des espèces et tissus frais au laboratoire. Crédit photo : CNRS.*

3.3 Analyses de laboratoire

3.3.1 Préparation des échantillons, et détermination des masses fraîches et sèches et du contenu en eau

Après avoir été transportés au laboratoire du CIRAD de Martinique ou à l'IFREMER de Martinique, les rhizomes ont été séparés des feuilles lorsque cela était nécessaire (**Figure 3-14, à droite**). Chaque échantillon a ensuite été pesé, puis rincé à trois reprises dans de l'eau douce dans le but de retirer les débris, organismes invertébrés, épiphytes et l'excédent de sel. L'excédent d'eau a été retiré en passant les échantillons dans une essoreuse à salade et en les épongeant dans un linge propre, avant d'être pesés (± 0,1g) pour détermination de la masse fraîche. Les échantillons ont ensuite été séchés à 50°C dans une étuve pendant trois à quatre jours (ou jusqu'à ce que leur masse soit constante), pesés à nouveau (± 0,1 g) puis conditionnés dans des sacs hermétiques étiquetés avant d'être envoyés au CNRS-IPHC-DEPE de Strasbourg. Une fois à Strasbourg, les échantillons ont été repesés, puis congelés. Pour contrôler la qualité de la dessiccation des échantillons, ils ont été lyophilisés deux fois au minimum, et ce, jusqu'à obtenir une masse constante (c'est-à-dire que les pesées successives d'un échantillon séché ne différaient pas de plus de 0,1 %), correspondant à leur masse sèche (**Figure 3-15, A**). À cette étape, les échantillons ont ainsi été déshydratés sous basse pression par sublimation de l'eau solide. Les échantillons ont ensuite été broyés (broyeur RETSCH ZM200 avec tamis de 1 mm) en une poudre homogène qui a de nouveau été lyophilisée pendant 48 h pour éliminer toute trace d'eau, avant de procéder aux autres analyses (**Figure 3-15, B et C**).

3.3.2 Analyses de la composition des ressources alimentaires végétales

Certaines analyses (détermination du contenu en énergie, en minéraux) ont été réalisées au CNRS-IPHC-DEPE de Strasbourg (par moi-même et par des stagiaires, sous la supervision de J.-P. Robin), d'autres (détermination de la digestibilité des échantillons et de leur contenu en minéraux, en azote, en carbone, en sucres solubles, et en fibres) ont été réalisées au laboratoire de chimie du centre de recherches INRAe Nouvelle Aquitaine – Poitiers, tandis que d'autres encore (détermination du contenu en azote et carbone) ont été réalisées au LIENSs de La Rochelle.

3.3.2.1 Détermination du contenu en énergie

Le contenu énergétique des échantillons a été déterminé à l'aide d'un calorimètre Parr 6200 (Parr Instrument Co., Moline, Illinois, USA) (**Figure 3-15, D**). La poudre, obtenue par broyage, a été compactée afin de réaliser des pastilles, placées une par une dans la bombe du calorimètre (**Figure 3-15**, **E et F**). La bombe est un cylindre que l'on ferme hermétiquement pour y introduire une pression constante de dioxygène. Une fois la bombe placée dans un seau contenant exactement 2 kg (±0.1 g) d'eau de température connue, l'ignition est provoquée par passage d'un courant électrique dans un fil métallique placé au-dessus de l'échantillon, provoquant sa combustion, et donc, une libération d'énergie sous forme de chaleur. L'énergie brute des échantillons est ainsi déterminée après leur combustion complète, par l'élévation de la température de l'eau (ΔT) dans le calorimètre, dont l'équivalent calorique (EC) en J/°C est connu et spécifique à l'appareil. De l'énergie brute obtenue, nous défalquons l'énergie liée à la combustion du fil métallique (E_{fil}), et celle liée à la formation d'acides minéraux (acide nitrique et acide sulfurique) (E_{acides}) (**Figure 3-15, G**). Ces acides sont produits car la combustion est complète, et donc plus poussée que celle qui survient dans un être vivant. En tenant compte de la masse de l'échantillon sec ($m_{échantillon}$), sa valeur calorique (VC) a été calculée et convertie en Joules (1 calorie = 4,1855 J) comme suit :

$$VC = \frac{(EC \times \Delta T) - E_{fil} - E_{acides}}{m_{échantillon}} \times 4{,}1855$$



*Figure 3-15. **A**. Pesée des échantillons lyophilisés. **B**. Broyeur. **C**. Grille du broyeur. **D**. Calorimètre. **E**. Bombe calorimétrique. **F**. Support à placer dans la bombe calorimétrique, permettant de placer la cupule contenant l'échantillon sous forme de pastille compacte. **G**. Titrage des acides. Crédit photo : CNRS.*

Avant de procéder à l'analyse des échantillons, la linéarité de la réponse de l'appareil a été évaluée à plusieurs reprises dans le temps et sur toute sa gamme. Les courbes obtenues (énergie vs masse) avaient toujours un coefficient $R^2 > 0,999$. De plus, un standard d'acide benzoïque a été utilisé quotidiennement pour la calibration (écart par rapport à la valeur théorique < 0,9%). Pour l'analyse des échantillons végétaux, nous avons réalisé des duplicats (lorsque la quantité de poudre nous le permettait) en formant des pastilles d'environ 1 g de matière sèche (pesées à ± 0,0001 g).

3.3.2.2 Détermination du contenu minéral

Les plantes peuvent contenir une part plus ou moins grande de minéraux, à l'intérieur de leurs tissus et vaisseaux conducteurs, ou en surface, en raison du fait qu'elles baignent dans de l'eau salée. La densité énergétique (en J/g), déterminée à l'aide de la bombe calorimétrique, est influencée à la fois par le contenu réel en énergie et par la masse des parts organique et inorganique de l'échantillon. Elle peut donc ne pas refléter le contenu énergétique intrinsèque de la plante si la part de matière minérale (ou inorganique) est importante. Pour déterminer la part de matière minérale, il convient de faire brûler l'échantillon. Après combustion, la quantité de cendres restantes correspond à la part incombustible, et donc minérale, de l'échantillon.

Pour l'analyse des échantillons végétaux au CNRS-IPHC-DEPE et au laboratoire de chimie du centre de recherches INRAe Nouvelle Aquitaine – Poitiers, nous avons réalisé des duplicats (lorsque la quantité de poudre nous le permettait) en plaçant environ 1 g de matière sèche (pesée à ± 0,001 g) dans des creusets préalablement pesés. Les récipients ont été placés dans un four et exposés à une température maintenue à 500°C pendant 3h au minimum (**Figure 3-16**), et ont été pesés à nouveau après combustion totale des échantillons, afin de mesurer la quantité de cendres. Les proportions relatives de matière organique et minérale ainsi connues, la densité énergétique des échantillons sans cendres a pu être calculée.



Figure 3-16. Les creusets contenant les poudres d'échantillons sont placés dans un four afin de procéder à la combustion des échantillons végétaux. Crédit photo : CNRS.

3.3.2.3 Détermination du contenu en azote et en carbone

Les contenus en azote et carbone des échantillons de 2015 ont été déterminés par le laboratoire du LIENSs de La Rochelle, tandis que ceux des échantillons collectés ultérieurement l'ont été par le laboratoire de chimie du centre de recherches INRAe Nouvelle Aquitaine – Poitiers. Les analyses ont été réalisées à l'aide d'un analyseur élémentaire Flash (2000 ou EA 1112) (Thermo Fisher Scientific), qui a réalisé la méthode de combustion flash dynamique (dérivée de la méthode Dumas, voir Dumas, 1831 ; Caria et al., n.d.; Chang and Zhang, 2017, section 18.2.2; Smith and Tabatabai, 2003). La première étape du processus consiste à faire brûler et oxyder (grâce à des catalyseurs de réaction) les échantillons encapsulés dans une enceinte calorifugée, sous flux d'oxygène à très haute température, afin de garantir une combustion totale. Lors de la réaction, différents gaz sont produits : la part carbonée de l'échantillon est convertie en CO_2, tandis que les composés azotés sont transformés en N_2 et en oxydes d'azote. De l'eau est également produite. Ces gaz passent ensuite par plusieurs étapes de purification (permettant de ne conserver que les gaz d'intérêt) et de réduction (dont la réaction de Dumas, qui consiste à réduire les oxydes d'azote en diazote en présence de cuivre), avant de traverser une colonne chromatographique permettant de séparer N_2 et CO_2. Un détecteur de conductivité thermique (ou catharomètre) permet enfin de quantifier ces gaz. Ces mesures ont été traduites en %C et %N dans l'échantillon (en masse sèche) à l'aide du logiciel Eager, ce qui a permis le calcul des ratios C:N. La quantification de la Matière Azotée Totale (MAT) correspondant aux protéines de l'échantillon, est obtenue à l'aide de la formule suivante : $MAT = N \times 6{,}25$

3.3.2.4 Détermination du contenu en sucres solubles

Les glucides solubles (polysaccharides) ont été dosés sur chaîne à flux continu, par la méthode à la néocuproïne, par le laboratoire de chimie du centre de recherches INRAe Nouvelle Aquitaine – Poitiers. La méthode consiste à extraire les sucres hydrosolubles contenus dans les tissus végétaux de nos échantillons puis de les hydrolyser en milieu acide afin d'obtenir des glucides simples (monosaccharides). Le pouvoir réducteur de ces derniers (porté par leur fonction aldéhyde CHO) est ensuite utilisé pour réduire, après chauffage, un chélate cuivrique-néocuproïne en un complexe cuivreux-néocuproïne, de couleur rouge, qui absorbe à 460 nm. Le dosage des sucres réducteurs est réalisé à l'aide d'un auto-analyseur et d'une courbe étalon glucose, permettant d'exprimer les résultats en équivalent glucose. Chaque échantillon a été analysé en double.

3.3.2.5 Détermination du contenu en fibres

Le dosage des fibres constitutives (hémicellulose, cellulose et lignine) des parois végétales (**Figure 3-17**) a été réalisé grâce à la méthode Van Soest (Godin et al., 2011; Goering and Van Soest, 1970), par le laboratoire de chimie du centre de recherches INRAe Nouvelle Aquitaine – Poitiers. La méthode consiste tout d'abord à séparer l'ensemble des fibres insolubles dans les détergents neutres (ou Neutral Detergent Fibers – NDF, qui regroupent principalement hémicellulose, cellulose et lignine) de tous les composés cytoplasmiques, grâce à un détergent neutre soluble (NDS) additionné d'amylase (permettant de dégrader l'amidon) et à une filtration. La seconde étape a pour but d'extraire tous les composés autres que les fibres insolubles dans les détergents acides (ou Acid Detergent Fibers – ADF, qui regroupent essentiellement cellulose et la lignine), au détergent acide soluble (ADS) par filtration. L'utilisation d'acide sulfurique permet enfin de ne conserver que la lignine (ou Acide Detergent Lignin – ADL). Après chacune des trois étapes, les fractions sont passées au dessiccateur puis pesées. Jusqu'à la dernière étape, les matières minérales sont présentes dans les trois fractions NDF, ADF ou ADL. Une étape de minéralisation à 500°C permet ainsi de connaître la proportion de cendres par rapport à la proportion de lignine. Une fois l'ADL sans cendres exprimée en pourcentage de matière sèche, il est possible de déterminer la quantité des trois types de fibres de la manière suivante :

$$Lignine = ADL$$

$$Cellulose = ADF - ADL$$

$$Hémicellulose = NDF - ADF$$

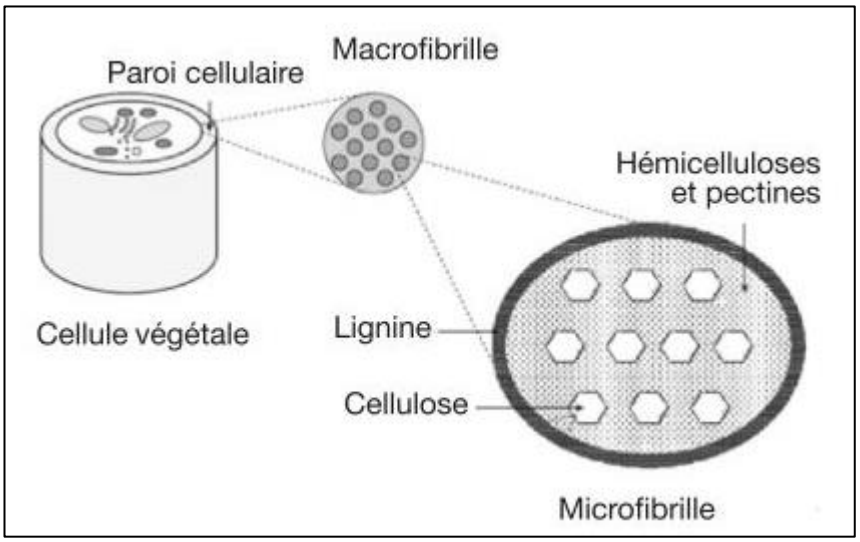


Figure 3-17. Organisation des polysaccharides structuraux et de la lignine dans les parois cellulaires des biomasses lignocellulosiques. Extrait de Godin et al., 2011; Zhang, 2008.

3.3.2.6 Détermination de la digestibilité

Le dosage de la digestibilité enzymatique a été réalisé par le laboratoire de chimie du centre de recherches INRAe Nouvelle Aquitaine – Poitiers. La méthode utilisée, adaptée de celle d'Aufrère (2007), permet d'estimer la digestibilité potentielle des échantillons de végétaux grâce à l'action d'enzymes (pepsine, cellulase, amyloglucosidase). Les échantillons sont d'abord placés en incubation à 40°C avec la pepsine, enzyme du suc gastrique, dont le rôle est de dégrader les protéines du bol alimentaire. L'amidon est ensuite gélatinisé à 80°C avant d'être dégradé par l'amyloglucosidase lors d'une deuxième incubation, ce qui conduit à la libération de molécules de glucose. La cellulose quant à elle, est dégradée par la cellulase. Enfin, les fractions sont passées 48 h à l'étuve à 70°C puis pesées. La proportion de matière végétale solubilisée représente la fraction dégradée par les enzymes.

3.3.3 Analyses isotopiques sur tissus de Tortues vertes et de leurs ressources alimentaires potentielles

Les signatures isotopiques des organismes sont utiles dans les analyses nutritionnelles en renseignant sur le niveau trophique ainsi que sur l'habitat et les ressources alimentaires (Arthur et al., 2008). Afin de mieux caractériser le régime alimentaire des Tortues vertes à partir des signatures isotopiques, des échantillons de deux types ont été collectés sur le terrain :

- Des tissus animaux : lors des missions de CMR, des biopsies de chair (derme) ont été réalisées dans la nageoire antérieure des tortues, ainsi que des biopsies d'écaille sur la dossière de la carapace, à l'aide d'un biopunch (ø 4 ou 6 mm). Ces échantillons ont été conservés congelés dans des tubes Eppendorf numérotés.
- Des tissus végétaux : phanérogames marines et algues ont été collectées en plongée sous-marine. Les étapes de rinçage, séchage, et broyage des échantillons sont détaillées au point 3.3.2.1. La seule différence réside dans l'outil utilisé pour le broyage (vibro-broyeur Retsch MM400).

L'analyse des échantillons a été réalisée par la Plateforme de Spectrométrie Isotopique du laboratoire LIttoral ENvironnement et Sociétés (LIENSs) de La Rochelle (voir ci-dessous **§3.3.3.1** et **§3.3.3.2**).

3.3.3.1 Prétraitement des échantillons

Pour ce qui est des tissus animaux, dont la signature totale risquerait d'être faussée en raison de leur pauvreté en ^{13}C par rapport aux autres constituants biochimiques, ces derniers subissent une délipidation par cyclohexane à froid. Dans le cas d'organismes marins (poissons, crustacés, invertébrés, macrophytes), il est également préférable de procéder à une décarbonatation des échantillons organiques si ces derniers contiennent une quantité importante de carbonates (ou minéraux).

Afin d'assurer le fonctionnement optimal du spectromètre de masse, les échantillons sont pesés à l'aide d'une microbalance et découpés (avec toutes les précautions nécessaires pour éviter la contamination des échantillons), afin d'obtenir une masse proche de : 0,4 g pour les tissus animaux, 0,6 g pour les algues et 0,7 g pour les phanérogames marines. Les échantillons sont placés dans des capsules d'étain ou d'argent. Ces capsules sont ensuite disposées dans des boîtes à 96 puits, et si elles ne peuvent être analysées de suite, elles sont conservées au dessiccateur sous vide et au sec.

3.3.3.2 Spectrométrie de masse

Le rapport des isotopes stables correspond à la proportion mesurée entre deux formes d'un atome donné avec un nombre différent de neutrons. Dans notre étude, les valeurs isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ font référence aux ratios $^{13}C/^{12}C$ et $^{15}N/^{14}N$.

Lors du passage dans le spectromètre de masse, les échantillons sont soumis à une source d'ionisation, ce qui a pour effet de faire passer les molécules en phase gazeuse, et à les ioniser. Les ions ainsi obtenus sont ensuite séparés en fonction de leur rapport m/z (m = masse et z = valence, ou charge électrique), fragmentés, puis analysés. Le courant ionique est transformé en courant électrique par un détecteur, et le signal est amplifié pour procéder à son traitement. L'abondance relative des différents rapports m/z obtenus est représentée sur un spectre de masse, et permet ainsi de calculer les ratios des isotopes détectés.

4 Fidélité des Tortues vertes immatures à leurs zones d'alimentation – De nouvelles perspectives pour l'établissement de zones de conservation marines



Résumé

Avant de nous intéresser à la composante alimentaire de l'écologie des Tortues vertes de Martinique, il est essentiel de déterminer précisément quels sont les sites dans lesquels évoluent ces tortues, qu'est-ce que ces sites sont susceptibles de leur apporter et quelle est l'importance de ces sites à l'échelle de la vie d'une tortue et à l'échelle de la population de l'Atlantique. Dans un premier temps, nous avons donc étudié certains aspects de l'écologie spatiale des Tortues vertes immatures de Martinique. Le déploiement de balises Argos sur ces individus (caractérisés par une longueur courbe de carapace de 58,5 à 93 cm) a mis en évidence l'utilisation des mêmes baies pendant plusieurs mois, et d'année en année, par plusieurs individus. Les multiples campagnes de Capture-Marquage-Recapture (CMR) organisées depuis 2010 ont, quant à elles, permis d'estimer le temps de résidence moyen sur les sites les plus utilisés. Nos résultats mettent en lumière des temps de résidence dans les baies supérieurs à 2 ans, une distance moyenne d'environ 160 m entre deux recaptures d'un même individu, des domaines vitaux de l'ordre de 30 km^2 en moyenne et des centres d'activité très restreints d'environ 3 km^2 sur des zones comprenant majoritairement des herbiers, mais également des algues ou des milieux de type mangrovien. Ces résultats démontrent que les zones côtières de la Martinique, et notamment celles situées au sud-ouest de l'île, sont des zones de développement d'importance régionale et internationale, puisque ces Tortues vertes immatures, dès lors qu'elles atteignent la maturité sexuelle, quittent la Martinique pour rejoindre des sites d'alimentation des adultes et/ou les zones de reproductions proches des sites de ponte où elles sont nées (Chambault et al., 2018), participant de ce fait à la dynamique des populations à l'échelle de l'océan Atlantique.

Biological Conservation 250 (2020) 108742

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

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

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

Flora Siegwalt[a,*], Simon Benhamou[b], Marc Girondot[c], Lorène Jeantet[a], Jordan Martin[a], Marc Bonola[a], Pierre Lelong[a], Clément Grand[a], Philippine Chambault[d], Abdelwahab Benhalilou[e], Céline Murgale[e], Thomas Maillet[e], Lucas Andreani[e], Guilhem Campistron[e], François Jacaria[e], Gaëlle Hielard[f], Alexandre Arqué[f], Denis Etienne[g], Julie Gresser[g], Sidney Régis[a], Nicolas Lecerf[a], Cédric Frouin[a], Fabien Lefebvre[h], Nathalie Aubert[h], Fabien Vedie[g], Cyrille Barnerias[g], Laurent Thieulle[a], Christelle Guimera[a], Myriam Bouaziz[a], Adrien Pinson[i], Frédéric Flora[a], Francis George[j], Joffrey Eggenspieler[j], Thierry Woignier[k], Jean-Pierre Allenou[l], Laurent Louis-Jean[m], Bénédicte Chanteur[m], Christelle Béranger[m], Jessica Crillon[n], Aude Brador[n], Caroline Habold[a], Yvon Le Maho[a], Jean-Patrice Robin[a], Damien Chevallier[a,*]

[a] Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, 23 rue Becquerel, 67000 Strasbourg, France
[b] Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France, and Cogitamus Lab
[c] Laboratoire Écologie, Systématique, Évolution, AgroParisTech, CNRS, Université Paris Saclay, 91405 Orsay, France
[d] UMR MARBEC, IFREMER, CNRS, IRD, University of Montpellier, avenue Jean Monnet, 34200 Sète, France
[e] Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, France
[f] Office de l'Eau Martinique, 7 avenue Condorcet, 97200 Fort-de-France, France
[g] DEAL Martinique, Pointe de Jaham, 97274 Schœlcher, France
[h] Association ACWAA, rue grand fleur, quartier Epinay, 97228 Sainte-Luce, France
[i] Surfrider Foundation Europe Martinique, France
[j] ONF International, 78 route de Moutte, 97207 Fort-de-France, France
[k] Aix Marseille University, University Avignon, CNRS, IRD, IMBE, 13397 Marseille, France
[l] IFREMER Délégation de Martinique, 79 route de Pointe-Fort, 97231 Le Robert, France
[m] PNR Martinique, Maison du Parc, 97205 Fort-de-France, France
[n] Parc naturel marin de Martinique, Office Français de la Biodiversité, 97233 Schœlcher, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Green turtle
Habitat use
Home range
Residency
Developmental area
Seagrass

ABSTRACT

Movement ecology studies are essential to protect highly mobile threatened species such as the green turtle (*Chelonia mydas*), classified as an endangered species by the IUCN. In 2019, the South Atlantic subpopulation has been downlisted to 'Least Concern', but the maintenance of this status strongly relies on the pursuit of research and conservation, especially on immatures, which contribute to the demographic renewal of this subpopulation. Identifying marine areas used by immatures is therefore crucial to implement efficient measures for the conservation of sea turtles in the Caribbean. We analysed data of capture-mark-recapture of 107 (out of 299) immatures recaptured at least once in Martinique, and satellite tracked 24 immatures to investigate their site fidelity and habitat use. Our results revealed a strong fidelity to foraging grounds, with mean residence times higher than 2 years, and with a high degree of affinity for specific areas within the coastal marine vegetation strip. Home ranges (95% kernel contour) and core areas (50% kernel contour) varied from 0.17 to 235.13 km^2 (mean ± SD = 30.73 ± 54.34 km^2) and from 0.03 to 22.66 km^2 (mean ± SD = 2.95 ± 5.06 km^2), respectively. Our findings shed light on a critical developmental area for immature green turtles in the French West Indies, and should help to refine Regional Management Units and reinforce the cooperative network aiming at ensuring conservation of the species at international scale.

* Corresponding authors.
E-mail addresses: flora.siegwalt@gmail.com (F. Siegwalt), damien.chevallier@iphc.cnrs.fr (D. Chevallier).

https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742
Received 21 February 2020; Received in revised form 22 July 2020; Accepted 24 July 2020
0006-3207/ © 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Studying animal movements is required to understanding their ecology and interactions with human activities (Maxwell et al., 2013). For marine vertebrates such as sea turtles that are distributed over large extents, investigating migratory patterns, habitat use and site fidelity is crucial to implement effective conservation actions in sites heavily used throughout their life cycle.

The green turtle (*Chelonia mydas*) has a complex life cycle involving the use of several habitat types, where the species is exposed to different threats at different life stages (Lutcavage et al., 1997; Musick andLimpus, 1997). The annual number of nesting females is estimated to have decreased by 48 to 67% in three generations (Seminoff, 2004). Despite the classification of the South-Atlantic subpopulation as 'Least Concern' in 2019, due to a simultaneous increase in nesting abundance in the South-Western Atlantic Ocean and Caribbean Sea regions (Broderick and Patricio, 2019; Seminoff, 2004), green turtles fully deserve their status of endangered species on the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List. Indeed, due to their late maturity (26–36 years; Seminoff, 2004), the state of reproductive femalesdoes not reflect current life circumstances and pressures experienced by younger individuals (Bjorndal et al., 2005, 1999). Because reliable data on sex ratios and survival rates across life stages are missing, it is also difficult to derive male and non-reproductive female abundances from breeding female abundances (Broderick and Patricio, 2019), so that current findings may not be representative of the entire regional entity (Seminoff and Shanker, 2008).

One of the greatest issues in implementing effective conservation and management measures of sea turtles at different spatio-temporal scales certainly comes from the difficulty of studying their at-sea behaviour (Wallace et al., 2010). Most studies on sea turtle in natura have focused on females while nesting on land (Bjorndal, 1999). Accordingly, legislation and conservation programmes have widely targeted nesting beaches to protect females, eggs, and hatchlings. Yet, stage-based population models on long-lived turtle species have highlighted the importance of reducing mortality in immatures and subadults to promote population recovery (Crouse et al., 1987; Heppell et al., 1996). While scientists have tried to resolve the mystery of the 'lost years' (i.e. the first 3–5 years spent in the open ocean by juveniles up to 25–35 cmlong) using environmental modelling, stable isotopes and satellite tracking (Dalleau et al., 2014; Putman et al., 2012; Reich et al., 2007), there are still major uncertainties concerning the behaviour of immature green turtles once they enter neritic habitats and coastal feedinggrounds, which represent key marine habitats for their growth.

After centuries of overharvesting in the Caribbean, the current threats sea turtles face in neritic habitats in this region are incidental captures by local fishing gears, which kill hundreds of individuals each year in their nesting and developmental areas (Dow et al., 2007). Artisanal fishing in the French West Indies, involving more than 2000 fishing boats in Guadeloupe and Martinique, is mainly concentrated on the continental shelf because of its accessibility and the presence of commercially interesting species. Representing 20% of the gear used, bottom nets such as trammel nets and conch fishing gears (non-selective and deployed for long times) are the main cause of bycatch for numerous species, including sea turtles (Louis-Jean, 2019; Louis-Jean et al., 2008). Other prevalent threats to at-sea turtles are vessel collisions, marine debris, pollution and degradation of marine habitats (Dow et al., 2007; Seminoff et al., 2015).

The literature remains scarce about foraging aggregations of immature green turtles in the Lesser Antilles, despite occurrences of such individuals around these islands (Chevalier, 2006; Meylan, 1983). In Martinique, Chambault et al. (2018) evidenced the presence of immatures originating from different rookeries, among which some individuals departed in migration when approaching sexual maturity. However, much less is known regarding immatures that have not undertaken post-developmental migration and to date, their site fidelity and habitat use remain unknown. To fill this gap, we performed the first long-term at-sea study focusing on a green turtle aggregation of immatures in the Lesser Antilles. We collected Capture-Mark-Recapture (CMR) data on immatures along the western coast of Martinique to investigate their habitat use over the long-term and satellite tracked 31 of them to assess their degree of site fidelity. As juvenile green turtles coming back from pelagic waters to neritic foraging grounds (when they are longer than 25–35 cm; Reich et al., 2007) are known to switch gradually from a carnivorous to an omnivorous diet containing generally a substantial proportion of plants (Bjorndal, 1997; Bjorndal et al., 2000; Howell, 2012), we paid particular attention to the use of seagrass meadows. Godley et al. (2003) found that some Brazilian immatures performed medium to long-range movements. Accordingly, we hypothesised that those observed in Martinique may move between the neighbouring islands, where foraging aggregations of immature green turtles have already been reported (Dow et al., 2007).

2. Materials and methods

2.1. Ethics statements

This study meets the French legal and ethical requirements. The protocol 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 thePolice Prefecture of Martinique.

2.2. Environment

Since 2010, we have conducted a Passive Integrated Transponder (PIT)-based monitoring programme in Martinique. Immatures were captured along the coast by freedivers (Bonola et al., 2019; Nivièreet al., 2018) at various sites with depths up to 25 m (Fig. 1). Grande Anse (75 ha), Anse du Bourg (25 ha), Anse Chaudière (34 ha) and PetiteAnse (42 ha) are large bays where grow algae and the three mainphanerogams found in Martinique, i.e. two native species (*Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum*) and one exotic invasive species (*Halophila stipulacea*) (Hily et al., 2010). Anse Noire (6 ha) and Anse Dufour (6 ha) are covered by algae and *H. stipulacea* only. Joras is a shallow rock plate with corals and algae, with a generally strong current at the surface. Le Carbet (11 ha) and Saint-Pierre (88 ha) are two sites with wide beaches, covered mainly with *H. stipulacea*. Le Prêcheur (56 ha) contains seagrass meadows and algae. Distances between capture sites are shown in Table S1.

2.3. Site fidelity analysis using CMR data

The probability to change of residence area, as well as the mean residence time in a bay, were fitted using a multi-state continuous-time hidden Markov model as implemented in the *msm* R package (Jackson, 2011). This type of model assesses the different 'states' of an individual based on observations at arbitrary times that usually do not correspondto the actual times at which the states changed (Meira-Machado et al., 2009). We considered 10 possible states, corresponding to the 10 bays of capture. Our model included the capture probability by session (0.66to 0.77) and the annual survivorship (0.30 to 0.43, including both true survival and size dependent departure from Martinique). Transition rates were modelled on a daily basis. Two categories of individuals were considered depending on the Curved Carapace Length (CCL) was smaller or larger than 30 cm. Complementary analyses based on other thresholds (40, 50, 60, and 70 cm) were also performed. The CCL was used as a direct or log-transformed (to normalise the data distribution) covariate in a proportional hazards model (Marshall and Jones, 1995). A comparison of models, with or without covariate, was performed using the Akaike Information Criterion (AIC) and Akaike weight. The distributions of distances between the locations of two successive

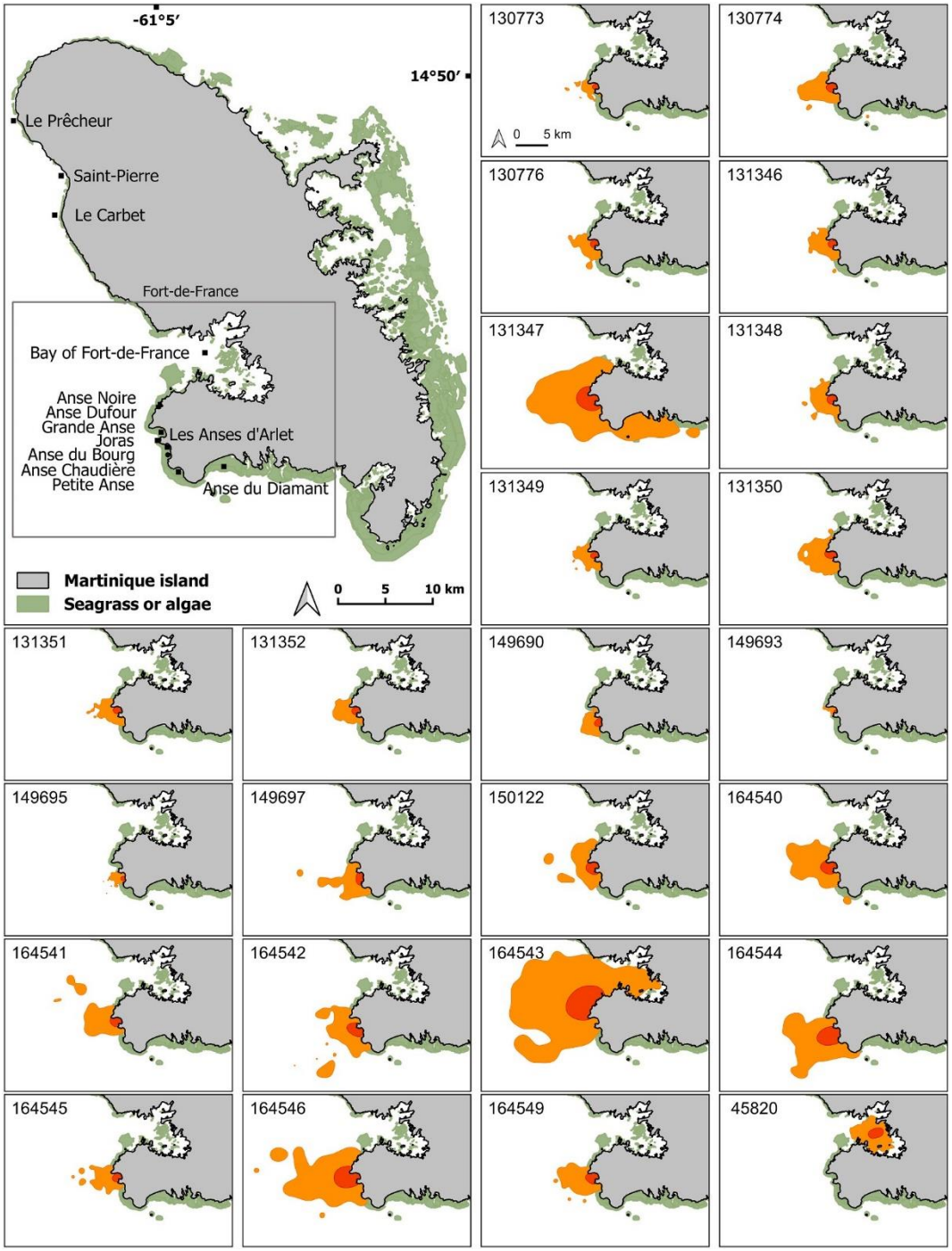


Fig. 1. Main panel: Map of Martinique surrounded by coastal marine vegetation, with capture locations and sites used by satellite-tracked turtles. The frame encompasses the area represented on the small panels. Small panels: Home ranges (areas within 95% UD in orange) and core areas (areas within 50% UD in red) computed using KDE for 24 immatures satellite-tracked between 2013 and 2018. The capture site of each individual is indicated in Table S2. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

captures were estimated within 12 months and over the entire study period. The null distribution was built by random permutations involving 10,000 replicates based on the relative capture frequencies and was used to determine the mean distance (± SE) expected if turtles moved at random from one bay to the other.

2.4. Satellite tracking and data pre-processing

In 2013 and 2015, 19 immatures were equipped with Argos/GPS devices: 11 with Fastloc GPS tags (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) programmed to record a GPS-based location every 4 h (to save battery), but only Argos-based locations could be acquired, and 8 with GPS Satellite Relayed Data Loggers (SRDL, Sea Mammal Research Unit, University of St. Andrews, Scotland) programmed to record a location every 15 min, which were able to acquire a few GPS-based locations in addition to Argos-based ones. The issue certainly came from the lower location of the GPS antenna with respect to the Argos antenna, which prevented the acquisition of GPS locations while individuals tend to breath in a mainly upward attitude. In 2016 and 2017, 12 additional individuals were equipped with Argos tags (SPOT, from Wildlife

Computers) (Table S2). GPS-based locations represented less than 3% of the whole dataset and were available only for four individuals. When both types of location were available for a particular time, only the GPS-based location was kept. The attachment procedure was described in Baudouin et al. (2015) and Chambault et al. (2015). Animals were released at their capture site. Unrealistic locations, as those occurring on land, involving a speed > 5 km·h^{-1}, or generating 'hairpin' shapes were removed (Hart and Fujisaki, 2010). Locations recorded after departure from Martinique and corresponding to a post-developmental migration were also excluded.

2.5. Home range and habitat use estimates

For each of the 24 satellite-tracked turtles that remained in the area for at least 40 days, we checked the stationarity of the distribution of locations using a new segmentation method (Patin et al., 2020; see Supplementary method S1). The corresponding Utilisation Distributions (UD) were estimated using the Kernel Density Estimation (KDE) method as implemented in the *adehabitatHR* R package (Calenge, 2006) with an ad hoc smoothing parameter (Kie, 2013). Home ranges (HRs) and core areas (CAs) were then computed as the areas within the 95% and 50% cumulative UD isopleths, respectively. However, such areas represent both the magnitude of animal movements and the location measure errors, which may be high when Argos-based. For the three individuals that had at least 50% of good quality locations (#149693, #149695, #149697, Table S2), we computed corrected HRs and CAs based on those locations only. For the other individuals, we estimated that the mean location error should be about 1 km, resulting in areas that tended to be overestimated by a factor of 1.8 on average, and which were therefore corrected accordingly (Supplementary method S2, Table S2). Habitat use was assessed by plotting UDs on the map of habitat types provided by the Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM, 2009). The potentially favourable habitats (Fig. 1) were seagrass meadows (50 km^2), algal communities (142 km^2), and communities mixing seagrass and coral (15 km^2).

3. Results

3.1. Site fidelity from CMR data

Between 2010 and 2019, 488 green turtles were captured involving 299 individuals (mean ± SD CCL at first capture: 60.7 ± 14.1 cm): 192 individuals were captured only once, while 62 were captured twice, 30 three times, 7 four times, 1 five times, 4 six times, 1 seven times, and 2 nine times. The 189 recapture events (Table S3), involving 107 individuals, were used in the analysis of residency. We selected the model without covariate, as it had the lowest AIC and a very high Akaike weight (0.986) (Table S4). The fitted daily transition matrix for the selected model is shown in Table S5. For any bay, the probability of finding an individual in the same bay from one day to the next (> 0.998) was higher than finding it in another bay. Estimated residence times in the bays (mean ± SE) were 15 ± 7 years for Anse du Bourg, 2 ± 1 years for Anse Noire and 74 ± 53 years for Grande Anse (Table S6). The distance between two locations of the same turtle was 24 ± 24 m within 12 months, 158 ± 48 m over the entire study period, and 3986 ± 86 m for the null model (Fig. S1.a–b).

3.2. Habitat use and site fidelity from tracking data

Seven individuals (CCL: 86.9 ± 3.8 cm) migrated shortly after being tagged and never returned to Martinique during the tracking period, while 24 turtles (CCL: 77.1 ± 8.3 cm) established their HRs in its vicinity for 42 to 383 days (Figs. 1 & S2). The (corrected) HR and CA sizes varied from 0.17 to 235.13 km^2 (mean ± SD = 30.73 ± 54.34 km^2) and from 0.03 to 22.66 km^2 (mean ± SD = 2.95 ± 5.06 km^2), respectively (Table S2). Most individuals remained in nearshore areas and had a single CA (Figs. 1 & S2). Three of these 24 turtles eventually migrated. All individuals that undertook long-distance migration had a CCL > 78.5 cm (in agreement with Chambault et al., 2018). At least nine individuals did not migrate soon after the tracking period: they were recaptured in the following years.

4. Discussion

This study provides the first long-term at-sea study focusing on immature green turtles in the Lesser Antilles. Based on CMR data and satellite tracking, our results reveal strong fidelity to foraging grounds and high residence times with a high degree of affinity for specific areas within the coastal marine vegetation strip. These areas are concentrated on the seagrass beds of the southwest coast of Martinique. Our results contribute to improving our general understanding of immature sea turtle ecology in their critical developmental area to better define the regional conservation strategy of this endangered species.

4.1. Long-term and year-round residency

In our study as well as in Chambault et al.'s (2018) one, the individuals that performed post-developmental migrations were larger than the resident ones. This suggests they were subadults approaching sexual maturity, leaving Martinique towards adult foraging grounds or breeding sites. These migrants were unlikely to be in transit in Martinique when they were equipped for tracking because half of them had already been captured around the island during previous years (Table S2). No satellite-tracked turtles with a CCL < 78.5 cm undertook long-distance migration, and some larger individuals also stayed around Martinique. These turtles remained from one to twelve months south of Martinique, and for most of them, in a single bay (Table S2, Figs. 1 & S2). This was confirmed by the CMR analysis, which revealed that turtles were recaptured on average at 160 m from the previous capture site (Fig. S1.b). Pilcher (2010) and Colman et al. (2015) found similar, although somewhat larger figures (360–500 m) for Malaysia and Brazil, respectively. Contrary to our hypothesis, no individual moved to neighbouring islands. According to the literature, 0.1 to 9% of immature green turtles are recaptured in sites different from where they were marked (usually tens to hundreds of km apart), thus possibly using several foraging grounds (Bjorndal et al., 2005; Colman et al., 2015; Gallo et al., 2006; Godley et al., 2003; Moncada et al., 2006; Patrício et al., 2011; Senko et al., 2010). Foraging sites philopatry has been evidenced in several species of sea turtles and across lifestages, with some adults returning after breeding migrations to the foraging areas they already used as immatures (Shimada et al., 2020). Green turtles may maintain tight fidelity to foraging grounds for multiple reasons (Broderick et al., 2007; Moran and Bjorndal, 2007; Shimada et al., 2020). They seem to adopt a low-risk strategy, ensuring their long-term survival by staying in familiar environments (Schofield et al., 2010; Shimada et al., 2020).

The fate of PIT-tagged immatures that were not recaptured (about 64% of them) remains perplexing. The most obvious answer – they have left the area – is at variance with the results obtained for tracked individuals, most of them (> 75%) remaining in the area for a long time. The assumption of PIT-tag loss is also unlikely, as the probability of losing one PIT-tag was estimated to 0.06 and 0.009 in studies of adult loggerheads (Pfaller et al., 2019) and leatherbacks (Chevallier et al., 2020), respectively. Thus, the non-recaptured individuals may rather have been present but missed, left offshore for their daily activities, or died. Coastal fisheries bycatch is estimated to affect about 800 green turtles annually in Martinique, with a mortality rate of 63.5% (Louis- Jean, 2019). To our knowledge, the only individual we tracked that died is #131347 after ingesting a fishing line. Almost half of the turtles that did not migrate were recaptured in the subsequent years in Martinique. For individuals captured several times, the probability of recapture in the same bay is strong, corroborating the strong site fidelity

of immatures to specific bays, with residence times in a timescale of years or decades. Our results are in agreement with other multiple-year CMR studies. In the Bahamas and Malaysia, the longest residence period ranged from 7 to 15 years (Bjorndal et al., 2005; Pilcher, 2010). In Brazil, the longest time interval between first and last capture was estimated to reach 22 years when using fidelity estimation based on sizeat capture and growth rates (Colman et al., 2015). The high residence times and upper confidence intervals found in Grande Anse may sound surprising, but these figures are influenced by the exceptional presence of large immatures that complete their development and reproduce in Martinique. Moreover, these values are conditioned by the presence of the individuals in the neritic habitats. They do not include data about life expectancy and long-distance migrations observed in individuals approaching sexual maturity. Our results suggest that some foraging grounds may host multiple life stages up to adulthood and reproduction, in agreement with historical records of nesting females in Martinique. As no adults were sighted during monitoring, Martinique shouldnowadays mainly be used by immatures as temporary developmental habitats, similar to what is commonly observed in the Bahamas, Brazil,Malaysia or Mexico (Bjorndal et al., 2005; Gallo et al., 2006; Pilcher, 2010; Senko et al., 2010).

4.2. Habitat use

Once corrected to take the location measurement errors into account, the HR and CA sizes in Martinique are smaller than those found for immature green turtles in Florida (HR: 154 ± 136 km², CA: 22 ± 22 km²; Hart and Fujisaki, 2010), and in North Carolina (HR:85 ± 48 km²; McClellan and Read, 2009) with Argos-based locations, but consistent with those found for immature and adult green turtles inthe Indian Ocean, using Fastloc-GPS data (Chambault et al., 2020; Christiansen et al., 2017). The high use of nearshore areas likely resultsfrom foraging on seagrass. Most of the tracked individuals spent their time within Grande Anse and Anse du Bourg, where multi-species seagrass meadows are found (i.e. composed of *S. filiforme*, *T. testudinum*,and the invasive species *H. stipulacea*). Although green turtle's diet is not restricted to plants, immatures and adults can be considered the only herbivorous sea turtles (Bjorndal, 1997). The preference for seagrass or algae may be influenced by multiple factors, like plant biomassand availability (Ballorain et al., 2010; López-Mendilaharsu et al., 2008). *T. testudinum* is the main component of green turtles' diet in theCaribbean (Bjorndal, 1997), but the other two species are also occasionally consumed (Christianen et al., 2018; Mendonça, 1983; Whitman et al., 2019). Individual variability in diet preferences should reduce intraspecific competition for food resources, allowing numerous individuals to share the same foraging area (Svanbäck and Bolnick, 2005). Individuals inhabiting Anse Noire may use this particular area for a shorter period, and restrict less their activity to the bay itself due to the presence of monospecific stands of *H. stipulacea*. It is surprising that turtles concentrated so much in the specific area of 'Les Anses d'Arlet' (a series of five contiguous bays), whereas seagrass meadows are widespread all along the southern areas of the Caribbean coast. Prospecting along the coast further north and south of 'Les Anses d'Arlet' revealed very low to null densities of turtles. It likely indicates that other environmental factors (e.g. currents, swell, water depth,clarity and quality, predators, human disturbance) may have deterred turtles from establishing in these areas.

Some individuals appeared to use offshore areas sporadically. Although this behaviour may be linked to feeding on gelatinous animalsin the water column (Bjorndal, 1997; Howell, 2012), we cannot excludethat this may just reflect the occurrence of erroneous Argos-based locations. Two turtles settled in the bay of Fort-de-France, which providesalgae and seagrass and is fringed by a mangrove. Mangrove compoundshave been regularly found in mouth and gut contents of green turtles, and juveniles have already been reported inhabiting mangroves (Chambault et al., 2020; Guebert-Bartholo et al., 2011). A few Martinican turtles may feed in this habitat, in relation with specific physiological adaptations (to digest fruits, algae, and highly energetic animal prey; Bjorndal et al., 2000).

Other factors such as body condition in relation to predation risk (review by Hays, 2008), intraspecific competition (Svanbäck and Bolnick, 2005), or behavioural plasticity (Chambault et al., 2020) may drive individuals to settle in various, including seldom-used, habitats. Site selection has been demonstrated to potentially affect size-specific growth rates, with individuals growing slowly moving from lower to higher quality habitats (Bjorndal et al., 2000). Individuals displaying exploratory behaviour may be disadvantaged by their body condition or low competitiveness, whereas turtles staying in a single site may have higher growth rates. On the other hand, variability in HR size may be attributed to resource availability, distribution, density, patchiness and nutritional quality, in relation to turtle body condition and energy requirements (Christiansen et al., 2017; Seminoff et al., 2002; Van De Merwe et al., 2009). A recent study highlighted that, in Martinique, immature green turtles caught in years associated with high net primary production were heavier than expected with respect to their size (Bonola et al., 2019). Individuals exploiting habitats with higher food quality and seagrass density should occupy smaller areas (Mendonça, 1983; Renaud et al., 1995; Seminoff et al., 2002; Whiting and Miller, 1998). Areas exploited by green turtles in the southwestern coast of Martinique, and especially in 'Les Anses d'Arlet', should therefore provide denser and more profitable resources than elsewhere.

Even though sea turtles are considered solitary, recent studies have evidenced the existence of social interactions, in the form of antagonistic behaviours in loggerheads (Schofield et al., 2007a, 2007b). In Martinique, we frequently observe immature green turtles resting or foraging in groups from two to six individuals. It is however unclear whether this correspond to simple aggregations (individuals attracted by the same sites) or to congregations (individuals attracted to each other). Gathering may be a way to decrease risk per capita and increasepredator detection (Bednekoff, 2007) or vigilance towards humans. These individuals also occasionally come into contact with each other. These observations offer new perspectives on acoustic communication between sea turtles (Ferrara et al., 2014; McKenna et al., 2019). Like nest environments or arribadas of olive Ridley turtles, foraging hotspots offer an interesting context for investigating the sociality and communication in these species, and for trying to understand what the benefitsof these groupings might be.

5. Conclusion & conservation implications

Our results suggest that immature green turtles in Martinique are long-term residents, which restrict their space use to a small developmental area along the southwestern coast, before emigrating towards foraging and reproduction areas used by adults (the Eastern Caribbean and in particular Surinamese and French Guianese beaches, but also the Northern Western Caribbean, Southwest Atlantic and Southeast Atlantic; Chambault et al., 2018). There are many examples where movement ecology studies of mobile species have induced changes in conservation practice, from grizzly bears to albatross, including sea turtles (Fraser et al., 2018; Hays et al., 2019). However, few studies have used both CMR and satellite-tracking to investigate site fidelity in sea turtles (e.g. Godley et al., 2003; Shimada et al., 2020). In Martinique, the year-round and restricted distribution of green turtles over the coastal region of 'Les Anses d'Arlet' combined with a high turtle abundance and intense tourism activity should foster the delineation of Marine Protected Areas in consultation with sea stakeholders, which would certainly be profitable for many other species. The presence of turtles benefits directly the development of ecotourism and fishing(Louis-Jean, 2019) because, as megaherbivores, green turtles are essential for maintaining ecosystem functions and specific diversity (Thayer et al., 1984). Nevertheless, they may be threatened by the arrival of *H. stipulacea* in the Caribbean (Ruiz and Ballantine, 2004),

which takes over indigenous seagrass that originally constituted a substantial part of their diet. Studying small-scale habitat use, food selection, and activity budget is required to investigate the impacts of *H. stipulacea*, and the additional effects of turtle-watching and boating activities on habitat modification, turtle behaviour and growth. Priority zones with stronger legislation should be designed based on the areas preferentially used by green turtles, to reduce mortality caused by collisions with motorised vehicles, damages to seagrass meadows caused by boat chains and anchors, and prohibit turtle-watching by touroperators in order to limit the disturbance of sea turtles. Subsequently,it would be interesting to determine the reasons why turtles do not use other seagrass areas around Martinique to possibly define additional protected areas if the absence of turtles is linked to human activities that could be regulated.

Protecting green turtles of Martinique is vital for this species survival in this part of the world, in agreement with the recent recognitionof *C. mydas* as Critically Endangered on the French Red List of threatened species in Martinique (UICN Comité français et al., 2020). As a major developmental area for immatures, this island represents a non-negligible source of future breeders for the Caribbean and South Atlantic basins (Chambault et al., 2018). Threat mitigation on these primary use areas appears essential for the conservation of this long-lived species exhibiting strong-site fidelity. Nevertheless, once subadults migrate, they are no more protected by the French legislation. Less than half of the Eastern Caribbean countries enforce complete protection of sea turtles, despite their international status of threatenedspecies. Where turtle legal fisheries exist, there are no maximum size limits for at-sea stages, so that large immatures and adults – which havea high reproductive value (i.e. based on their future reproductive contribution to the population; Frazer, 1989) – remain at risk (Dowet al., 2007). On islands where turtles are under complete protection, exploitation and trade remain common, revealing failure in law enforcement or inadequate penalties.

Locating highly used mixed-stock developmental areas and describing connectivity between foraging grounds used by immatures, subadults and adults inside the Caribbean may help to refine Regional Management Units and improve their effectiveness (Wallace et al.,2010). Cooperation between countries and adequacy of management measures beyond borders, along with a strong collaboration between politics, scientists and sea stakeholders at the local and regional scales, is therefore required to ensure the survival of immature green turtles inthe Caribbean.

Declaration of competing interest

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

Acknowledgements

The authors thank the DEAL, ODE, ONCFS, ONEMA, SMPE, ONF and PNR of Martinique, Surfrider Foundation, Carbet des Sciences, Aliotis plongée, Plongée-Passion, the schools Cassien Sainte-Claire and Petit Manoir for their technical support and field assistance. We are grateful to the volunteers and freedivers for their participation in field operations and we thank the anonymous reviewers for their con- structive comments.

Funding sources

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique (PNATMM). It was co-financed by the FEDER and DEAL Martinique (European Union, Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31882 & 2014/DEAL/0008/4-4/32947), ODE Martinique (Conventions 014-03-2015 and 180126), CNRS (Subvention Mission pour l'Interdisciplinarité), ERDF fund (Convention CNRS-EDF-juillet 2013) and Fondation de France (Subvention Fondation Ars Cuttoli Paul Appell). Support for the ANTIDOT project was appreciated (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742.

References

Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Grizel, H., Enstipp, M., Georges, J.-Y.Y., 2010. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. Mar. Biol. 157 (12), 2581–2590. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1520-7.

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.

Bednekoff, P.A., 2007. Danger often depends on group size. In: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (Eds.), Foraging: Behaviour and Ecology. University of Chicago Press, Chicago & London, pp. 319–324.

Bjorndal, K.A., 1997. Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles. CRC Press, vol. I. Boca Raton, Florida, pp. 199–231.

Bjorndal, K.A., 1999. Priorities for research in foraging habitats. In: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F.A., Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. vol. 4. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group, pp. 12–14.

Bjorndal, K.A., Wetherall, J.A., Bolten, A.B., Mortimer, J.A., 1999. Twenty-six years of green turtle nesting at Tortuguero, Costa Rica: an encouraging trend. Conserv. Biol. 13 (1), 126–134. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97329.x.

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., 2000. Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. Ecol. Appl. 10 (1), 269–282. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0269:GTSGME]2.0.CO;2.

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., 2005. Evaluating trends in abundance of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Greater Caribbean. Ecol. Appl. 15 (1), 304–314. https://doi.org/10.1890/04-0059.

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., Vedie, 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, 1–10. https://doi.org/10.1242/bio.048058. bio048058.

Broderick, A., Patricio, A., 2019. *Chelonia mydas* South Atlantic subpopulation. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2019, e.T142121866A142086337.

Broderick, A.C., Coyne, M.S., Fuller, W.J., Glen, F., Godley, B.J., 2007. Fidelity and over-wintering of sea turtles. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 274 (1617), 1533–1538. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0211.

Calenge, C., 2006. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecol. Model. 197 (3–4), 516–519. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017.

Chambault, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins,R., Bilo, K., Gaspar, P., De Thoisy, B., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2015. Dispersal anddiving adjustments of the green turtle *Chelonia mydas* in response to dynamic en-vironmental conditions during post-nesting migration. PLoS One 10 (9), 1–19. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137340.

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., 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.

Chambault, P., Dalleau, M., Nicet, J., Mouquet, P., Ballorain, K., Jean, C., 2020. Contrasted habitats and individual plasticity drive the fine scale movements of juvenile green turtles in coastal ecosystems. Mov. Ecol. 8 (1), 1–15. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0184-2.

Chevalier, J., 2006. Plan de restauration des tortues marines des Antilles françaises. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Direction Régionale Outre Mer. Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

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 verte- brate, the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, in French Guiana. Endanger. Species Res. 41, 153–165. https://doi.org/10.3354/esr01013.

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 (May), 1–13. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021.

Christiansen, F., Esteban, N., Mortimer, J.A., Dujon, A.M., Hays, G.C., 2017. Diel and seasonal patterns in activity and home range size of green turtles on their foraging grounds revealed by extended Fastloc-GPS tracking. Mar. Biol. 164 (1), 1–11. https://doi.org/10.1007/s00227-016-3048-y.

Colman, L.P., Patrício, A.R.C., McGowan, A., Santos, A.J.B., Marcovaldi, M.Â., Bellini, C., Godley, B.J., 2015. Long-term growth and survival dynamics of green turtles (*Chelonia mydas*) at an isolated tropical archipelago in Brazil. Mar. Biol. 162 (1), 111–122. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2585-5.

Crouse, D.T., Crowder, L.B., Caswell, H., 1987. A stage-based population model for log-gerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology 68 (5), 1412–1423. https://doi.org/10.2307/1939225.

Dalleau, M., Benhamou, S., Sudre, J., Ciccione, S., Bourjea, J., 2014. The spatial ecologyof juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the Indian Ocean sheds light on the"lost years" mystery. Mar. Biol. 161 (8), 1835–1849. https://doi.org/10.1007/ s00227-014-2465-z.

Dow, W., Eckert, K.L., Palmer, M., Kramer, P., 2007. An atlas of sea turtle nesting habitat for the Wider Caribbean region. In: WIDECAST Technical Report.

Ferrara, C.R., Vogt, R.C., Giles, J.C., Kuchling, G., 2014. Chelonian vocal communication. In: Witzany, G. (Ed.), Biocommunication of Animals. Springer, Dordrecht, pp. 261–274. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7414-8.

Fieberg, J., Kochanny, C.O., 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. J. Wildl. Manag. 69 (4), 1346–1359. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)69[1346:qhotio]2.0.co;2.

Fraser, K.C., Davies, K.T.A., Davy, C.M., Ford, A.T., Flockhart, D.T.T., Martins, E.G., 2018. Tracking the conservation promise of movement ecology. Front. Ecol. Evol. 6 (150), 1–8. https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00150.

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.

Gallo, B.M.G., Macedo, S., Giffoni, B. de B., Becker, J.H., Barata, P.C.R., 2006. Sea turtle conservation in Ubatuba, southeastern Brazil, a feeding area with incidental capture in coastal fisheries. Chelonian Conserv. Biol. 5 (1), 93–101. https://doi.org/10.2744/1071-8443(2006)5[93:stcius]2.0.co;2.

Godley, B.J., Lima, E.H.S.M., Åkesson, S., Broderick, A.C., Glen, F., Godfrey, M.H., Luschi, P., Hays, G.C., 2003. Movement patterns of green turtles in Brazilian coastal waters described by satellite tracking and flipper tagging. Mar. Ecol. Prog. Ser. 253, 279–288. https://doi.org/10.3354/meps253279.

Guebert-Bartholo, F.M., Barletta, M., Costa, M.F., Monteiro-Filho, E.L.A., 2011. Using gut contents to assess foraging patterns of juvenile green turtles *Chelonia mydas* in the Paranaguá Estuary, Brazil. Endanger. Species Res. 13, 131–143. https://doi.org/10.3354/esr00320.

Hart, K.M.K., Fujisaki, I., 2010. Satellite tracking reveals habitat use by juvenile green sea turtles *Chelonia mydas* in the Everglades, Florida, USA. Endanger. Species Res. 11 (3), 221–232. https://doi.org/10.3354/esr00284.

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.

Hays, G.C., Bailey, H., Bograd, S.J., Bowen, W.D., Campagna, C., Carmichael, R.H., Casale, P., Chiaradia, A., Costa, D.P., Cuevas, E., Nico de Bruyn, P.J., Dias, M.P., Duarte, C.M., Dunn, D.C., Dutton, P.H., Esteban, N., Friedlaender, A., Goetz, K.T., Godley, B.J., Halpin, P.N., Hamann, M., Hammerschlag, N., Harcourt, R., Harrison, A.L., Hazen, E.L., Heupel, M.R., Hoyt, E., Humphries, N.E., Kot, C.Y., Lea, J.S.E., Marsh, H., Maxwell, S.M., McMahon, C.R., Notarbartolo di Sciara, G., Palacios, D.M., Phillips, R.A., Righton, D., Schofield, G., Seminoff, J.A., Simpfendorfer, C.A., Sims, D.W., Takahashi, A., Tetley, M.J., Thums, M., Trathan, P.N., Villegas-Amtmann, S., Wells, R.S., Whiting, S.D., Wildermann, N.E., Sequeira, A.M.M., 2019. Translating marine animal tracking data into conservation policy and management. Trends Ecol. Evol. 34 (5), 459–473. https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.009.

Heppell, S.S., Crowder, L.B., Crouse, D.T., 1996. Models to evaluate headstarting as a management tool for long-lived turtles. Ecol. Appl. 6 (2), 556–565. 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.

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.

Jackson, C.H., 2011. Multi-state models for panel data: the msm package for R. J. Stat. Softw. 38 (8), 1–28. https://doi.org/10.18637/jss.v038.i08.

Kie, J.G., 2013. A rule-based ad hoc method for selecting a bandwidth in kernel home-range analyses. Anim. Biotelem. 1 (13), 1–12. https://doi.org/10.1186/2050-3385-1-13.

López-Mendilaharsu, M., Gardner, S.C., Riosmena-Rodriguez, R., Seminoff, J.A., 2008. Diet selection by immature green turtles (*Chelonia mydas*) at Bahía Magdalena fora-ging ground in the Pacific coast of the Baja California Peninsula, Méxlco. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 88 (3), 641–647. https://doi.org/10.1017/S0025315408001057.

Louis-Jean, L., 2019. Étude de la pêche artisanale côtière auX filets de fond auX Antilles françaises afin de réduire les captures accidentelles de tortues marines et obtenir une activité plus durable. (EPHE Paris).

Louis-Jean, L., Lenfant, P., Galzin, R., Marechal, J., 2008. Crossing fishery statistics with marine turtle bycatch data and habitat mapping in Martinique, FWI. In: Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Gosier, Guadeloupe, French West Indies, pp. 375–379.

Lutcavage, M.E., Plotkin, P., Wintherington, B., Lutz, P.L., 1997. Human impacts on sea turtle survival. In: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles. vol. I. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 387–409.

Marshall, G., Jones, R.H., 1995. Multi-state models and diabetic retinopathy. Stat. Med. 14, 1975–1983. https://doi.org/10.1002/sim.4780141804.

Maxwell, S.M., Hazen, E.L., Bograd, S.J., Halpern, B.S., Breed, G.A., Nickel, B., Teutschel, N.M., Crowder, L.B., Benson, S., Dutton, P.H., Bailey, H., Kappes, M.A., Kuhn, C.E., Weise, M.J., Mate, B., Shaffer, S.A., Hassrick, J.L., Henry, R.W., Irvine, L., McDonald, B.I., Robinson, P.W., Block, B.A., Costa, D.P., 2013. Cumulative human impacts onmarine predators. Nat. Commun. 4 (2688), 1–9. https://doi.org/10.1038/ncomms3688.

McClellan, C.M., Read, A.J., 2009. Confronting the gauntlet: understanding incidental capture of green turtles through fine-scale movement studies. Endanger. Species Res.10 (1), 165–179. https://doi.org/10.3354/esr00199.

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 (1), 120–123. https://doi.org/10.1643/ce-18-069.

Meira-Machado, L.F., de Uña-Álvarez, J., Cadarso-Suárez, C., Andersen, P.K., 2009. Multi-state models for the analysis of time-to-event data. Stat. Methods Med. Res. 18, 195–222. https://doi.org/10.1177/0962280208092301.

Mendonça, M.T., 1983. Movements and feeding ecology of immature green turtles (*Chelonia mydas*) in a Florida lagoon. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. 4, 1013–1023. https://doi.org/10.2307/1445104.

Meylan, A., 1983. Marine turtles of the Leeward Islands, Lesser Antilles. Atoll Res. Bull. 278, 1–24. https://doi.org/10.5479/si.00775630.278.1.

Moncada, F., Abreu-Grobois, F.A., Muhlia-Melo, A., Bell, C., Tröeng, S., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Meylan, A.B., Zurita, J., Espinosa, G., Nodarse, G., Márquez-millán, R., Foley, A., Ehrhart, L., 2006. Movement patterns of green turtles (*Chelonia mydas*) in Cuba and adjacent Caribbean waters inferred from flipper tag recaptures. J. Herpetol. 40 (1), 22–34. https://doi.org/10.1670/39-05A.1.

Moran, K.L., Bjorndal, K.A., 2007. Simulated green turtle grazing affects nutrient com-position of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Biol. 150 (6), 1083–1092. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0427-9.

Musick, J.A., Limpus, C.J., 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles. CRC Press, pp. 137–163.

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., Maillet, 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.

OMMM, 2009. Base de données cartographique des fonds marins côtiers de la Martinique. Biocénoses benthiques, Fort de France.

Patin, R., Etienne, M.P., Lebarbier, E., Chamaillé-Jammes, S., Benhamou, S., 2020. Identifying stationary phases in multivariate time series for highlighting behavioural modes and home range settlements. J. Anim. Ecol. 89, 44–56. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13105.

Patrício, A.R., Velez-Zuazo, X., Diez, C.E., Van Dam, R., Sabat, A.M., 2011. Survival probability of immature green turtles in two foraging grounds at Culebra Puerto Rico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 440, 217–227. https://doi.org/10.3354/meps09337.

Pfaller, J.B., Williams, K.L., Frick, M.G., Shamblin, B.M., Nairn, C.J., Girondot, M., 2019. Genetic determination of tag loss dynamics in nesting loggerhead turtles: a new chapter in "the tag loss problem". Mar. Biol. 166 (97), 1–17. https://doi.org/10. 1007/s00227-019-3545-x.

Pilcher, N., 2010. Population structure and growth of immature green turtles at Mantanani, Sabah, Malaysia. J. Herpetol. 44 (1), 168–171. https://doi.org/10.1670/08-115.1.

Putman, N.F., Verley, P., Shay, T.J., Lohmann, K.J., 2012. Simulating transoceanic mi-grations of young loggerhead sea turtles: merging magnetic navigation behavior with an ocean circulation model. J. Exp. Biol. 215, 1863–1870. https://doi.org/10.1242/jeb.067587.

Reich, K.J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2007. The "lost years" of green turtles: using stable isotopes to study cryptic lifestages. Biol. Lett. 3 (6), 712–714. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0394.

Renaud, M.L., Carpenter, J.A., Williams, J.A., Manzella-Tirpak, S.A., 1995. Activities of juvenile green turtles, *Chelonia mydas*, at a jettied pass in south Texas. Fish. Bull. 93(3), 586–593 doi:00900656 (ISSN).

Ruiz, H., Ballantine, D.L., 2004. Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* in the tropical west Atlantic. Bull. Mar. Sci. 75 (1), 131–135.

Schofield, G., Katselidis, K.A., Dimopoulos, P., Pantis, J.D., Hays, G.C., 2007a. 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.

Schofield, G., Katselidis, K.A., Pantis, J.D., Dimopoulos, P., Hays, G.C., 2007b. Female–female aggression: structure of interaction and outcome in loggerhead sea turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 336, 267–274. https://doi.org/10.3354/meps336267.

Schofield, G., Hobson, V.J., Fossette, S., Lilley, M.K.S., Katselidis, K.A., Hays, G.C., 2010. Fidelity to foraging sites, consistency of migration routes and habitat modulation of home range by sea turtles. Divers. Distrib. 16 (5), 840–853. https://doi.org/10.1111/

j.1472-4642.2010.00694.x.
Seminoff, J.A., 2004. *Chelonia mydas*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2004, e.T4615A11037468.
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.
Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J., 2002. Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 242, 253–265. https://doi.org/10.3354/meps242253.
Seminoff, J.A., Allen, C.D., Balazs, G.H., Dutton, P.H., Eguchi, T., Haas, H.L., Hargrove, S.A., Jensen, M., Klemm, D.L., Lauritsen, A.M., MacPherson, S.L., Opay, P., Possardt, E.E., Pultz, S., Seney, E., Van Houtan, K.S., Waples, R.S., 2015. Status review of the green turtle (*Chelonia mydas*) under the U.S. Endangered Species Act. In: NOAA Technical Memorandum, NOAA-NMFS-SWFSC-539, 571 pp.
Senko, J., López-Castro, M.C., Koch, V., Nichols, W.J., 2010. Immature east pacific green turtles (*Chelonia mydas*) use multiple foraging areas off the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico: first evidence from mark-recapture data. Pacific Sci. 64 (1), 125–130. https://doi.org/10.2984/64.1.125.
Shimada, T., Limpus, C.J., Hamann, M., Bell, I., Esteban, N., Groom, R., Hays, G.C., 2020. Fidelity to foraging sites after long migrations. J. Anim. Ecol. 89 (4), 1008–1016. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13157.
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 (4), 351–376. https://doi.org/10.2307/1351619.
UICN Comité français, OFB, MNHN, 2020. La Liste rouge des espèces menacées en France - chapitres faune de Martinique. Paris, France.
Van De Merwe, J.P., Ibrahim, K., Lee, S.Y., Whittier, J.M., 2009. Habitat use by green turtles (*Chelonia mydas*) nesting in Peninsular Malaysia: local and regional conservation implications. Wildl. Res. 36 (7), 637–645. https://doi.org/10.1071/WR09099.
Wallace, B.P., Dimatteo, A.D., Hurley, B.J., Finkbeiner, E.M., Alan, B., Chaloupka, M.Y., Hutchinson, B.J., Abreu-grobois, F.A., Marcovaldi, M.A., Mortimer, J.A., Musick, J.A., Pilcher, N.J., Seminoff, J.A., Troe, S., 2010. Regional Management Units for marine turtles: a novel framework for prioritizing conservation and research across multiple scales. PLoS One 5 (12), 1–11. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015465. e15465.
Whiting, S.D., Miller, J.D., 1998. Short term foraging ranges of adult green turtles (*Chelonia mydas*). J. Herpetol. 32 (3), 330–337. https://doi.org/10.2307/1565446.
Whitman, E., Heithaus, M., García 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. Supplement. Mar. Ecol. Prog. Ser. 628, 171–182. https://doi.org/10.3354/meps13092.

The following supplementary material accompanies the article

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.

Flora Siegwalt*, Simon Benhamou, Marc Girondot, Lorène Jeantet, Jordan Martin, Marc Bonola, Pierre Lelong, Clément Grand, Philippine Chambault, Abdelwahab Benhalilou, Céline Murgale, Thomas Maillet, Lucas Andreani, Guilhem Campistron, François Jacaria, Gaëlle Hielard, Alexandre Arqué, Denis Etienne, Julie Gresser, Sidney Régis, Nicolas Lecerf, Cédric Frouin, Fabien Lefebvre, Nathalie Aubert, Fabien Vedie, Cyrille Barnerias, Laurent Thieulle, Christelle Guimera, Myriam Bouaziz, Adrien Pinson, Frédéric Flora, Francis George, Joffrey Eggenspieler, Thierry Woignier, Jean-Pierre Allenou, Laurent Louis-Jean, Bénédicte Chanteur, Christelle Béranger, Jessica Crillon, Aude Brador, Caroline Habold, Yvon Le Maho, Jean-Patrice Robin, Damien Chevallier*.

*Corresponding authors. E-mail addresses: flora.siegwalt@gmail.com (F. Siegwalt), damien.chevallier@iphc.cnrs.fr (D. Chevallier)

Table S1. Distances between the 10 capture sites (km).

	To									
From	**Petite Anse**	**Anse Chaudière**	**Anse du Bourg**	**Joras**	**Grande Anse**	**Anse Dufour**	**Anse Noire**	**Le Carbet**	**Saint Pierre**	**Le Prêcheur**
Petite Anse	0	1.767	2.739	3.876	4.357	6.988	7.184	29.395	33.294	40.134
Anse Chaudière	1.767	0	1.022	2.114	2.654	5.319	5.545	27.665	31.591	38.401
Anse du Bourg	2.739	1.022	0	1.172	1.634	4.297	4.524	26.661	30.576	37.398
Joras	3.876	2.114	1.172	0	0.793	3.343	3.617	25.565	29.512	36.299
Grande Anse	4.357	2.654	1.634	0.793	0	2.669	2.912	25.038	28.944	35.777
Anse Dufour	6.988	5.319	4.297	3.343	2.669	0	0.361	22.446	26.309	33.185
Anse Noire	7.184	5.545	4.524	3.617	2.912	0.361	0	22.297	26.132	33.035
Le Carbet	29.395	27.665	26.661	25.565	25.038	22.446	22.297	0	4.388	10.74
Saint Pierre	33.294	31.591	30.576	29.512	28.944	26.309	26.132	4.388	0	7.296
Le Prêcheur	40.134	38.401	37.398	36.299	35.777	33.185	33.035	10.74	7.296	0

Table S2. Summary of morphometrics, capture and tracking parameters, and characteristics of home range (95% UD) and core area (50% UD) estimates for the 31 green turtles tracked between 2013 and 2018 in Martinique. *Note*. Nloc: number of locations involved in stationary phases. Good quality locations are GPS-based locations and Argos-based locations of class 3. BA: the Bhattacharyya's Affinity index ranges from 0 (no overlap) to 1 (identical UDs; Fieberg and Kochanny, 2005). Calculations regarding the compression factor *k* and the corrected sizes of ranges are described in **Supplementary method S2 and Fig. S2**. Migration movements performed by the 10 turtles that left Martinique were analysed in Chambault et al., 2018.

Turtle ID	CCL (cm)	Capture site	Start of tracking	End of stationary phase	End of tracking when migrated	Stationary phase duration (days)	Total Nloc	GPS Nloc	Mean Nloc per day	Good quality locations (%)	Mean ± SD BA index	Raw 95% UD (km^2)	Raw 50% UD (km^2)	Compression factor *k*	Corrected 95% UD (km^2)	Corrected 50% UD (km^2)	Capture-Mark-Recapture years
Individuals with a stationary phase in Martinique before departure or signal loss																	
130773	60.0	Grande Anse	30/09/2013	13/12/2013	-	75	406	0	5.4	0.2	0.90 ± 0.00	6.58	0.81	0.56	3.67	0.45	2013, -16
130774	76.0	Grande Anse	28/09/2013	26/03/2014	-	180	537	0	3.0	0.2	0.72 ± 0.12	24.15	2.11	0.60	14.37	1.26	2013, -15, -16
130776	72.2	Grande Anse	28/09/2013	01/12/2013	-	65	324	0	5.0	0.0	-	14.07	1.35	0.25	3.57	0.34	2013
131346	58.5	Grande Anse	24/09/2013	04/04/2014	-	193	1299	0	6.7	0.2	0.87 ± 0.00	17.24	1.41	0.32	5.44	0.45	2013, -15
131347	70.0	Grande Anse	23/09/2013	30/03/2014	-	189	888	0	4.7	0.2	0.63 ± 0.17	154.72	10.37	0.93	143.25	9.60	2013
131348	90.5	Grande Anse	23/09/2013	02/03/2014	-	161	940	0	5.8	0.1	0.83 ± 0.08	20.35	1.94	0.47	9.62	0.92	2013
131349	78.0	Grande Anse	23/09/2013	17/07/2014	-	298	1923	0	6.5	1.5	0.83 ± 0.10	12.36	1.19	0.26	3.15	0.30	2013
131350	76.0	Grande Anse	24/09/2013	07/05/2014	-	226	1613	0	7.1	1.4	0.86 ± 0.06	29.80	2.04	0.61	18.07	1.24	2013, -15
131351	87.0	Grande Anse	23/09/2013	12/03/2014	-	171	1048	0	6.1	0.6	0.80 ± 0.13	13.71	1.39	0.34	4.69	0.48	2013
131352	63.0	Grande Anse	24/09/2013	03/07/2014	-	283	1613	0	5.7	0.1	0.84 ± 0.07	13.96	1.22	0.43	6.01	0.53	2013
149690	73.5	Anse du Bourg	02/06/2015	18/06/2016	-	383	492	94	1.3	19.3	-	11.25	1.33	0.20	2.68	0.38	2013, -15
149693	83.0	Grande Anse	03/06/2015	14/07/2015	14/10/2015	42	54	41	1.3	75.9	-	1.77	0.23	-	0.39	0.07	2011, -15
149695	82.3	Anse du Bourg	02/06/2015	27/11/2015	-	179	168	85	0.9	50.6	-	4.33	0.43	-	0.17	0.03	2015
149697	78.5	Anse du Bourg	02/06/2015	12/10/2015	16/03/2016	133	273	143	2.1	52.4	-	26.00	2.18	-	2.25	0.62	2015
150122	82.0	Grande Anse	14/10/2015	17/04/2016	31/07/2016	187	170	0	0.9	3.7	-	31.18	3.28	0.65	20.35	2.14	June & October 2015
164540	79.0	Grande Anse	25/10/2016	26/01/2017	-	94	410	0	4.4	0.2	0.81 ± 0.08	47.68	4.41	0.75	35.64	3.30	2016
164541	87.0	Grande Anse	28/10/2016	09/01/2017	-	74	172	0	2.3	0.0	-	32.43	2.35	0.66	21.53	1.56	2012, -13, -15, -16, -17
164542	75.0	Anse du Bourg	28/10/2016	20/12/2016	-	54	215	0	4.0	0.0	-	43.16	4.35	0.75	32.43	3.27	2016
164543	78.0	Anse Noire	27/10/2016	25/01/2017	-	91	236	0	2.6	0.0	0.81 ± 0.00	250.52	24.14	0.94	235.13	22.66	2016
164544	75.5	Anse du Bourg	27/10/2016	24/12/2016	-	59	175	0	2.9	0.0	-	68.73	8.95	0.83	56.71	7.38	2015, -16, -17
164545	77.0	Grande Anse	25/10/2016	23/12/2016	-	60	313	0	5.2	0.0	-	18.69	1.73	0.28	5.18	0.48	2012, -13, -15, -16, -17
164546	78.0	Grande Anse	25/10/2016	24/12/2016	-	61	141	0	2.3	0.0	-	98.47	11.42	0.86	84.56	9.81	2016
164549	90.0	Grande Anse	29/10/2016	10/12/2016	-	43	113	0	2.6	0.0	-	27.57	2.95	0.54	14.82	1.59	2013, June & October -15, -16, -17
45820	81.0	Grande Anse	29/10/2017	07/02/2018	-	102	985	0	9.7	9.1	0.79 ± 0.00	26.50	3.23	0.49	13.94	1.93	2015, -16, -17
Min	58.5					42	54	0	0.9	0.0		1.77	0.23	0.20	0.17	0.03	
Max	90.5					383	1923	143	9.7	75.9		250.52	24.14	0.94	235.13	22.66	
Mean ± SD	77.1 ± 8.3					141.8 ± 90.8	604.5 ± 549.9	15.1 ± 37.7	4.1 ± 2.3	9.0 ± 20.4		41.47 ± 55.80	3.95 ± 5.24	0.56 ± 0.23	30.73 ± 54.34	2.95 ± 5.06	
Median	78.0					117.5	365	0	4.2	0.2		25.08	2.08	0.56	11.78	1.08	
Individuals that departed from Martinique shortly after being tagged																	
149691	81.0	Grande Anse	03/06/2015	-	24/07/2015	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2015
149692	86.0	Grande Anse	03/06/2015	-	04/12/2015	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2011, -13, -15
149694	84.0	Anse du Bourg	01/06/2015	-	18/08/2015	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2015
149696	88.0	Grande Anse	03/06/2015	-	20/12/2015	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2013, -15
164547	88.0	Grande Anse	27/10/2016	-	21/03/2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2016
164548	88.5	Grande Anse	25/10/2016	-	22/03/2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2015, -16
45811	93.0	Le Précheur	26/10/2017	-	10/03/2018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2017
Min	81.0																
Max	93.0																
Mean ± SD	86.9 ± 3.8																
Median	88.0																

Supplementary method S1. Assessing the stationarity of the distribution of locations.

To assess the stationarity of the distribution of locations, we used the *segclust2d* R package (Patin et al., 2020) to segment the series of locations after they have been temporally rediscretised at a constant time interval of 12 hours using the *adehabitatLT* R package (Calenge, 2006), focusing on the 19 individuals for which a sequence of at least 40 days long without more than 3 consecutive days without location data was available. Each of these sequences was tentatively segmented into two or more phases of at least 20 days. Seven sequences could not be segmented, indicating they can be assumed to be stationary as a whole (i.e. characterised by a stable mean and variance in location). The remaining 12 sequences appeared to be only piecewise stationary and were segmented into 2 to 10 stationary segments. The degree of locational similarity between each pair of segments belonging to the same sequence was quantified using the Bhattacharyya's Affinity index (BA; Fieberg and Kochanny, 2005), applied to location distributions (estimated using a KDE approach). In our study, the mean index value was quite high (**Table S2**), which indicates weak locational shifts (in terms of mean or variance) between the different segments. The whole sequences may therefore be considered as resulting from the exploitation of single home-ranges (HRs) in most cases.

Supplementary method S2. Accounting for location measure errors in the calculation of home ranges and core areas.

To take into account location measure errors in the calculation of home ranges (HRs) and core areas (CAs) for individuals that had less than 50% of good quality locations, we corrected HR and CA sizes using a compression factor *k*. Assuming that the locations of these individuals were associated to a mean distance error of 1 km (corresponding to a standard deviation of 800 m for a bivariate circular Gaussian distribution), we computed this factor for each individual as : $k = 1–(V_{loc}/V_{tot})$, with $V_{loc} = 800^2$ and $V_{tot} = V_{loc} + V_{behav} = [\text{VarX.VarY.}(1–r_{xy}^2)]^{0.5}$ where VarX, VarY and r_{xy} are the variances of coordinate locations on the *X* and *Y* axes, and their correlation. Consequently, V_{tot} corresponds to the total variance expected for a circular bivariate distribution covering the same area as the Utilisation Distribution (UD) when it is represented by a bivariate elliptical distribution with both the dispersion of locations due to behaviour (V_{behav}) and to measurement errors (V_{loc}) taken into account (see **Table S2**).

Table S3. Number of times each pair of states were observed in successive observation times. Non-measured individuals for one particular occasion are indicated in parentheses. In this case, the value has been replaced by the closest measurement in time. Pairs of states that are absent were unobserved.

	To					
From	**Anse du Bourg**	**Anse Dufour**	**Anse Noire**	**Grande Anse**	**Joras**	**Le Carbet**
Anse du Bourg	40 (6)	0	0	3	1	0
Anse Dufour	0	3	0	0	0	0
Anse Noire	1	4	9	1	0	1
Grande Anse	1	0	0	124 (12)	1	0

Table S4. Model comparison (Neritic30: turtles are separated in two categories, <30 cm and >30 cm, WithC: cofactor as carapace length, WithoutC: no cofactor) using AIC. Akaike weight is the probability that a model is the best among those tested.

Model	**AIC**	**Weight**
Neritic30	137.8207	0.0003398495
WithC	130.4870	0.0132981364
WithoutC	121.8742	0.9863620142

Table S5. Matrix of daily transition probabilities between states. The 95% confidence interval is given in brackets. Empty cases and missing pairs of states indicate that the transition was never observed.

	To					
From	**Anse du Bourg**	**Anse Dufour**	**Anse Noire**	**Grande Anse**	**Joras**	**Le Carbet**
Anse du Bourg	9.998e-01 [9.994e-01, 9.999e-01]			1.404e-04 [4.196e-05, 4.395e-04]	4.594e-05 [5.645e-06, 3.356e-04]	
Anse Dufour		1.000 [1.000, 1.000]				
Anse Noire	1.628e-04 [1.946e-05, 1.222e-03]	6.598e-04 [2.497e-04, 1.817e-03]	9.988e-01 [9.968e-01, 9.994e-01]	1.671e-04 [2.201e-05, 1.166e-03]	5.188e-09 [7.642e-10, 7.155e-08]	1.650e-04 [2.664e-05, 1.065e-03]
Grande Anse	1.923e-05 [2.587e-06, 1.294e-04]			1.000 [9.998e-01, 1.000]	5.188e-09 [7.642e-10, 7.155e-08]	

Table S6. Mean residence times in the bays and their confidence intervals.

	Mean residence time	**SE**	**Confidence Interval**
Anse du Bourg	15 years	7 years	5.5 - 39 years
Anse Noire	2 years	0.9 year	1 - 5 years
Grande Anse	74 years	53 years	19 - 300 years

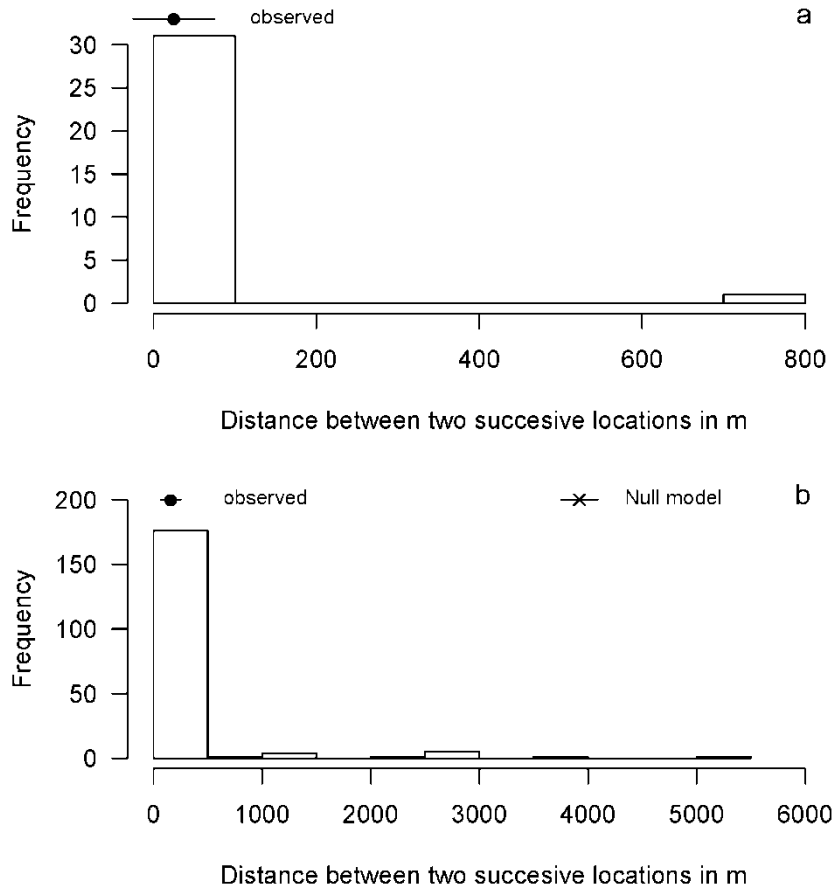


Figure S1. Distribution of distances between the locations of two successive captures in (a) within 12 months and (b) over the entire study period. The average distance between two successive captures and twice its standard error is shown as a closed point at the top of histograms, and as a cross for the null model in (b) panel. The x-scale for (a) panel is too short to allow this value to be shown.

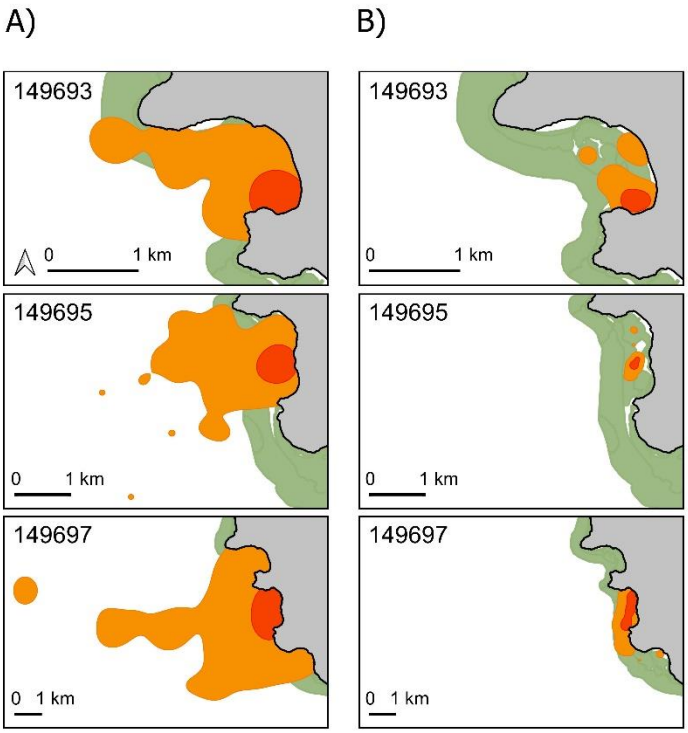


Figure S2. Home ranges (HRs, areas within 95% UD in orange) and core areas (CAs, areas within 50% UD in red) computed using KDE for three individuals having at least 50% of good quality locations, in panel A: raw UDs using all location types and classes available, and in panel B, corrected UDs using GPS-based locations only. HRs and CAs sizes are given in **Table S2**. Coastal marine vegetation is shown in green.

References du Supplementary Material

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(3–4), 516–519. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017

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., 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

Fieberg, J., Kochanny, C.O., 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. J. Wildl. Manage. 69(4), 1346–1359. https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)69[1346:qhotio]2.0.co;2

Patin, R., Etienne, M.P., Lebarbier, E., Chamaillé-Jammes, S., Benhamou, S., 2020. Identifying stationary phases in multivariate time series for highlighting behavioural modes and home range settlements. J. Anim. Ecol. 89, 44–56. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13105

5 Zone géographique de résidence et production primaire déterminent la condition corporelle des Tortues vertes immatures en Martinique



Résumé

L'étude précédente a permis de montrer que les Tortues vertes immatures de Martinique sont très fidèles aux zones côtières végétalisées de la côte Caraïbe de l'île. Pourtant, les sites ne semblent pas être utilisés de manière homogène par ces Tortues vertes, notamment car le temps de résidence moyen des tortues sur ces sites est variable. Cette variabilité dans la dynamique spatiale des individus indique qu'il pourrait exister des différences écologiques entre les sites, qui seraient susceptibles d'influencer le comportement spatial des tortues, mais également leur croissance ou leur état de santé.

Étudier l'état de santé des Tortues vertes immatures vivant dans les herbiers de Martinique pourrait par ailleurs permettre d'obtenir des indications relatives à leur succès de fourragement, et à leur capacité à se défendre et à s'adapter aux pressions environnementales, facteurs qui peuvent impacter, à terme, leur succès reproducteur. L'évolution de la masse corporelle est un bon indice de condition corporelle lié à la santé, au potentiel de survie et de reproduction, et donc, à la fitness. À partir des données de CMR des Tortues vertes sur la côte caribéenne martiniquaise, et des mesures biométriques réalisées durant ces campagnes, nous avons pu déterminer quels étaient les paramètres les plus pertinents pour estimer la masse corporelle, qui est une mesure difficile à prendre sur le terrain ou sur un bateau en raison de l'appareillage nécessaire lié à la masse élevée des tortues. La prise en compte de la longueur et de la largeur courbes de la carapace permet d'obtenir une bonne estimation de la masse d'une tortue, précision qui peut encore être améliorée si la circonférence de la carapace ainsi qu'un effet du site et de l'année de capture sont inclus dans le modèle. Dans cette étude, nous mettons effectivement en évidence un effet du site, selon un gradient nord-sud, ainsi qu'un effet de l'année, fortement corrélé à la production primaire nette de la zone côtière. Il apparaît ainsi que les individus sont plus lourds que prévu par rapport à leur taille s'ils sont capturés au sud de l'île ou lors des années associées à une forte production primaire. Ceci supporte l'idée que les sites d'alimentation situés au sud-ouest de la Martinique sont les plus favorables à la croissance des Tortues vertes immatures.

© 2019. Published by The Company of Biologists Ltd | Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

RESEARCH ARTICLE

Fine scale geographic residence and annual primary production drive body condition of wild immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles)

Marc Bonola[1], Marc Girondot[2], Jean-Patrice Robin[1], Jordan Martin[1], Flora Siegwalt[1], Lorène Jeantet[1], Pierre Lelong[1], Clément Grand[1], Philippine Chambault[3], Denis Etienne[4], Julie Gresser[4], Gaëlle Hielard[5], Alexandre Arqué[5], Sidney Régis[1], Nicolas Lecerf[1], Cédric Frouin[1], Fabien Lefebvre[1], Emmanuel Sutter[4], Fabien Vedie[4], Cyrille Barnerias[4], Laurent Thieulle[1], Robinson Bordes[1], Christelle Guimera[1], Nathalie Aubert[1], Myriam Bouaziz[1], Adrien Pinson[6], Frédéric Flora[1], Matthieu Duru[1], Abdelwahab Benhalilou[7], Céline Murgale[7], Thomas Maillet[7], Lucas Andreani[7], Guilhem Campistron[7], Maxym Sikora[8], Fabian Rateau[8], Francis George[8], Joffrey Eggenspieler[8], Thierry Woignier[9], Jean-Pierre Allenou[10], Laurent Louis-Jean[11], Bénédicte Chanteur[11], Christelle Béranger[11], Jessica Crillon[1,2], Aude Brador[12], Caroline Habold[1], Yvon Le Maho[1] and Damien Chevallier[1,*]

ABSTRACT

The change of animal biometrics (body mass and body size) can reveal important information about their living environment as well as determine the survival potential and reproductive success of individuals and thus the persistence of populations. However, weighing individuals like marine turtles in the field presents important logistical difficulties. In this context, estimating body mass (BM) based on body size is a crucial issue. Furthermore, the determinants of the variability of the parameters for this relationship can provide information about the quality of the environment and the manner in which individuals exploit the available resources. This is of particular importance in young individuals where growth quality might be a determinant of adult fitness. Our study aimed to validate the use of different body measurements to estimate BM, which can be difficult to obtain in the field, and explorethe determinants of the relationship between BM and size in juvenile green turtles. Juvenile green turtles were caught, measured, and weighed over 6 years (2011–2012; 2015–2018) at six bays to the west of Martinique Island (Lesser Antilles). Using different datasetsfrom this global database, we were able to show that the BM of individuals can be predicted from body measurements with an errorof less than 2%. We built several datasets including different morphological and time-location information to test the accuracy ofthe mass prediction. We show a yearly and north–south pattern forthe relationship between BM and body measurements. The year effect for the relationship of BM and size is strongly correlated withnet primary production but not with sea surface temperature or cyclonic events. We also found that if the bay locations and year effects were removed from the analysis, the mass prediction degraded slightly but was still less than 3% on average. Further investigations of the feeding habitats in Martinique turtles are still needed to better understand these effects and to link them with geographic and oceanographic conditions.

KEY WORDS: Green turtles, Juveniles, Body mass, Body condition, Biometry

INTRODUCTION

Animal physiological state is potentially related to evolutionary fitness. Health can be an indicator of past foraging success, fighting ability and the ability to cope with environmental pressures, any of which may ultimately impact reproductive success (Jakob et al., 1996). In the animal kingdom, the search for condition indices related to individual health and fitness has been a longstanding quest (Fulton, 1904; Le Cren, 1951; Stevenson and Woods, 2006). Indeed, body size is a structural characteristic that has a remarkable influence on fitness during life (Churchill et al., 2014; Damuth and MacFadden, 1990; Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984), especially on energy expenditure, reproduction behaviour, locomotion and community structuration in relation to habitat (Cardillo et al., 2005; Fariña et al.,

[1]Universitéde Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France. [2]Laboratoire Écologie, Systématique, Évolution, UniversitéParis-Sud, AgroParisTech, CNRS, UniversitéParis Saclay, 91405 Orsay, France. [3]UMR MARBEC, IFREMER, CNRS, IRD, University of Montpellier, Avenue Jean Monnet,34200 Sète, France. [4]DEAL Martinique, Pointe de Jaham, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France. [5]Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique, France. [6]Surfrider Foundation Europe,97000 Fort-de-France, Martinique, France. [7]Association POEMM, 73 lot papayers,Anse a l'âne, 97229 Les Trois Ilets, Martinique, France. [8]ONF International, 78 route de Moutte, 97207 Fort-de-France, France. [9]Aix Marseille University, University Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Marseille, 13397, France. [10]IFREMER Délégation de Martinique, 79 Route de Pointe-Fort 97231 Le Robert, France. [11]PNR Martinique,Avenue des Caneficiers, 97200 Fort-de-France, France. [12]Parc Marin de Martinique, Agence Française pour la Biodiversité, Avenue des Caneficiers, 97200 Fort-de-France, France.

*Author for correspondence (damien.chevallier@iphc.cnrs.fr)

M.B., 0000-0001-7857-909X; M.G., 0000-0001-6645-8530; J.-P.R., 0000-0002-9500-2724; J.M., 0000-0002-8593-2522; F.S., 0000-0002-5067-5896; L.J., 0000-0001-7317-3154; P.L., 0000-0001-5274-7112; C.G., 0000-0002-1121-7622; P.C., 0000-0003-4054-6334; D.E., 0000-0002-0113-5260; A.A., 0000-0002-2867-3341; S.R., 0000-0002-9348-4520; N.L., 0000-0002-2153-5579; C.F., 0000-0003-0591-148X; F.L., 0000-0003-3678-6984; E.S., 0000-0001-9213-2366; C.B., 0000-0002-5343-7527; L.T., 0000-0002-6438-0298; R.B., 0000-0001-8811-2725; C.G., 0000-0003-2113-8634; N.A., 0000-0002-8139-8326; M.B., 0000-0002-4876-4427; A.P., 0000-0002-4435-9029; F.F., 0000-0001-7727-9570; M.D., 0000-0001-9923-0663; A.B., 0000-0002-8283-9568; C.M., 0000-0002-0269-0362; T.M., 0000-0002-4041-8589; L.A., 0000-0001-7768-0276; G.C., 0000-0003-4086-2521; M.S., 0000-0003-1356-0990; F.G., 0000-0003-3008-0032; J.E., 0000-0002-0649-8888; T.W., 0000-0002-2977-3555; J.-P.A., 0000-0002-0331-7500; L.L.-J., 0000-0003-0989-7611; J.C., 0000-0003-4386-0783; C.H., 0000-0002-6881-6546; D.C., 0000-0002-2232-6787

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution and reproduction in any medium provided that the original work is properly attributed.

Received 19 September 2019; Accepted 18 November 2019

Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

1998; Lindenfors et al., 2002; Nee et al., 1991; Schmidt-Nielsen, 1984; Tuomi, 1980; Van Valkenburgh, 1990). The evolution of body size can thus reveal important information about the *in situ* environment specific to each species and be decisive in terms of the survival potential and reproduction success of a population (Clutton-Brock, 1991; Gaillard et al., 2000).

The comparison of the growth rates of different species of marine turtles living at the same site reveals that immature green turtles (*Chelonia mydas*) grow slower than hawksbills (*Eretmochelys imbricata*) and loggerheads (*Caretta caretta*) of a similar size (Bjorndal and Bolten, 1988). Food consumption at the scale of a population or an individual, energy fluxes through trophic levels, and ultimately a better understanding ecosystem functioning can be assessed using body mass (BM) growth analyses (Bjorndal and Bolten, 1988; Chaloupka and Musick, 1997; Price et al., 2004; Trites et al., 1997).

The relationship between body size and BM has been established in many studies on different species raised in laboratory conditions, zoos, or living in semi-free-range or natural environments (Smith and Jungers, 1997). Thus, precise estimations of BM in relation to body size are, for example, available in insects (Rogers et al., 1977; Schoener, 1980), spiders (Brady and Noske, 2006; Sage, 1982), birds (Boos et al., 2000; Viblanc et al., 2012), marine mammals (Trites and Pauly, 1998), and fishes (Froese and Palmares, 2000; Kohler et al., 1995; Martin-Smith, 1996).

Despite the fact that a precise estimation of BM can be used to determine growth rate in marine turtles, only a few studies investigating the relationship between body size and BM have been conducted to date. Studies of this relationship have been restricted to subadult and adult individuals in green turtle (Bjorndal and Bolten, 1988; Hays et al., 2002), hawksbill turtle (Santos et al., 2010) and leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) (Georges and Fossette, 2006). Determining the relationship between BM and body measurements, and more generally, studying their ecology and demographic evolution, is difficult for juvenile turtles due to their permanent life at sea at this stage (Bass and Witzell, 2000; Pelletieret al., 2003). Indeed, although capture-mark-recapture (CMR) is facilitated in adult females during the laying season (Casale et al., 2007), it is more complicated in immature individuals, because it requires capturing the animals directly at sea (Limpus and Chaloupka, 1997). Nevertheless, the Lesser Antilles Islands' concentration of immature marine turtles presents a unique opportunity to study individuals at this early stage in life (Chambault et al., 2018). Indeed,in the seagrass meadow that develops on the coastal fringe of these islands, a significant number of individuals with particularly high site fidelity feed all year round. This fidelity to ecosystems rich in high-energy food resources facilitates CMR as well as the continuous observation of immature individuals. A previous study of immature green turtles showed that BM can be predicted with high accuracy based on carapace length (Bjorndal and Bolten, 1988). Our study aimed to validate the use of different body measurements to estimate BM, which can be difficult to obtain in the field, and explore the determinants of the relationship between BM and size in juvenile greenturtles. We established several predictive equations to estimate the BMof immature green turtles according to different morphological measurements and study the ecological determinants of this relationship. The determinants of the relationship between BM and size are then explored using several oceanographic and geographic proxies.

RESULTS

BM and body size of individuals

Overall, 323 different green turtles were captured for a total of 412 captures and recaptures (Table 1). A total of 258 individuals were captured only once, 48 twice, 12 three times, 3 four times, and 2 five times.

Standard body measurements ranged from 26.0 cm to 93.8 cm for curved carapace length (CCL) and from 22.5 cm to 84.3 cm forcentral curved carapace width (CCCW). The lightest turtle weighed 2.2 kg and the heaviest 98.8 kg. Circumference at mid-carapace length (CmidCCL) ranged from 46 cm to 159 cm.

Model for BM estimation with dataset A

A total of 181 captures are considered in dataset A as the circumference was only measured in 2016, 2017 and 2018. The selected model to explain BM included CCL, CCCW, CmidCCL, the interactions between CCL, CCCW and CmidCCL, as well as the identity of the animal, year and location (Table 2). Its probability inbeing the best model among those tested was 0.45 according to theAkaike weight (Table 2). For example, a turtle being measured weighed 50 kg and based on its measurements it would be predicted to weigh between 49.15 and 50.85 kg with maximum and minimum being 45.3 and 54.6 kg, respectively. With this model, the averageerror for BM prediction was 1.70% (range=0%–9.22%) (Table 3).Using this dataset, a significant effect for the location of the bay where the turtles were caught was observed. When the six bay locations were ordered from south to north, a clear pattern emerged: turtles were lighter relative to their size in the northern bays (w-value=0.94; not shown for dataset A; see results for dataset B and Fig. 1 for a similar effect). The w-value is the posteriorprobability that a model with a slope different from 0 is better than a model with a slope fixed to 0 based on the Bayesian information criterion (Girondot and Guillon, 2018).

Table 1. Number of captures according to bay ('anse' in French; see Fig. 2) and year of capture

	Anse du Bourg	Grande Anse d'Arlet	Anse Dufour	Anse Noire	Le Carbet	Le Prêcheur	Total
Surface of the bay (ha)	**25**	**75**	**6**	**6**	**11**	**56**	
2011	1	9				1	**11**
2012	4	16			3		**23**
2015	63	82	5	6			**156**
2016	29	43	1	7			**80**
2017	30	36	0	9	11	7	**93**
2018	3	36	5	5			**49**
Total captures	**130**	**222**	**11**	**27**	**14**	**8**	**412**
Capture effort in days (2011–2018)	**12.5**	**17.5**	**2**	**2**	**2**	**2**	
Turtles per day of capture	**10.40**	**12.69**	**5.50**	**13.50**	**7.00**	**4.00**	
Turtles per day per ha	**0.31**	**0.19**	**0.92**	**2.25**	**0.64**	**0.07**	

Table 2. Backward model selection for datasets A, B, and C using the conditional Akaike information criterion (cAIC)

	cAIC	Δ cAIC	Akaike weight
Dataset A: L W C Y(3) B(6); *n*=181			
L W C L:W L:C W:C Y B	−530.85	4.46	0.07
L W C L:W L:C W:C Y	−528.64	6.66	0.02
L W C L:W L:C W:C B	−532.56	2.75	0.16
L W C L:C W:C Y B	**−535.31**	**0.00**	**0.63**
L W C L:W W:C Y B	−531.76	3.19	0.11
L W C L:W L:C Y B	−527.79	8.51	0.00
Second round			
L W C L:C W:C Y B	**−535.31**	**0.00**	**0.45**
L W C L:C W:C Y	−532.71	2.59	0.12
L W C L:C W:C B	−534.10	1.21	0.24
L W C L:C Y B	−531.83	3.47	0.07
L W C W:C Y B	−532.39	2.91	0.10
Dataset B: L W Y(6) B(6); *n*=350			
L W L:W Y B	−820.20	0.24	0.32
L W L:W Y	−819.30	2.23	0.20
L W L:W B	−818.21	2.23	0.11
LW Y B	**−820.44**	**0.00**	**0.36**
Second round			
LW Y B	**−820.44**	**0.00**	**0.51**
LW Y	−819.26	1.18	0.28
LW B	−818.59	1.84	0.20
W Y B	−769.04	51.39	0.00
L Y B	−788.57	31.87	0.00
Dataset C: L W; *n*=350			
L W L:W	−823.00	0.37	0.45
LW	**−824.01**	**0.00**	**0.54**
Second round			
LW	**−824.01**	**0.00**	**1.00**
L	−803.52	20.49	0.00
W	−756.43	67.58	0.00

L, W and C are CCL, CCCW, and CmidCCL, respectively. Y and B are years and bay locations, respectively; both are treated as categorical factors with the number of levels indicated in parentheses. *n* represents the number of captures available for each dataset. Selected models are indicated in bold.

Table 3. Fitted fixed effects for conditional Akaike information criterion-selected models and prediction errors for datasets A to D

Prediction error for dataset A: Average=1.70%; SD=1.62%; Range=0%–9.22%

BM=−7.222766−2.536911 CCL +4.879715 CCCW −0.049499 CmidCCL +0.941970 CmidCCL CCL −0.878909 CmidCCL CCCW+Year+Location
Year: 2016=0; 2017=0.011144; 2018=−0.023099
Location: Anse du Bourg=0; Anse Dufour=0.052495; Anse Noire=−0.046397; Grande Anse d'Arlet=−0.005426; Le Carbet=−0.047715; Le Prêcheur=−0.074231

Prediction error for dataset B: Average=2.47%; s.d.=2.63%; Range=0%–22.05%
BM=−8.5862637−1.9013936 CCL +0.9998518 CCCW+year+location Year: 2011=0; 2012=−0.0306340; 2015=0.0756729; 2016=0.0656553; 2017=0.0702490; 2018=−0.0439200
Location: Anse du Bourg=0; Anse Dufour=−0.0134045; Anse Noire=−0.0407597; Grande Anse d'Arlet=0.0001182; Le Carbet=−0.0311695; Le Prêcheur=−0.0469281

Prediction error for dataset C: Average=2.39%; s.d.=2.59%; Range=0%–19.64%
BM=−8.6667+1.9351 CCL+0.9994 CCCW

Prediction error for dataset D: Average=7.09%; s.d.=7.60%; Range=0%–72.44%
BM=0.00014+2.98316 CCL

All measures were log-transformed.

Model for BM estimation with dataset B

A total of 350 captures from 2011−2018 (6 years and six locations) constituted dataset B. The selected model included CCL, CCCW, as well as the identity of the animal, year and location. Its probability in being the best model among those tested was 0.51 according to the Akaike weight (Table 2). The second model without location effect had a support of 0.28. With the selected model, the average error for BM prediction was 2.47% (range 0−22.05%) (Table 3). For example, a turtle being measured weighed 50 kg and based onits measurements it would be predicted to weigh between 48.7 kg and 51.2 kg with maximum and minimum being 38.97 and 61.0 kg, respectively. Using this dataset, we observed the same significant effect of that of the location of the bay where the turtles were caught as seen in dataset A. When the bay locations were ordered from south to north, a clear pattern emerged; turtles were lighter relative to their size in the northern bays (linear model weighted by the inverse of quasi-standard error at each location, w-value=0.997; Fig. 1). An effect of year was also noticed, and turtles caught in 2011 and 2012 were significantly lighter relative to their size than those caught after 2014 (Fig. 3). This effect can also be seen in the pattern linking BM, CCL and CCCW according to the year of capture (Fig. 4).

Model for BM estimation with dataset C

In this dataset, we considered the same turtles as in dataset B, although the selected model only included CCL, CCCW and the identity of animal. Its probability in being the best model among those tested was close to 1 according to the Akaike weight (Table 2). With this model the average error for BM prediction was 2.39% (range 0−19.64%) (Table 3). For example, a turtle being measured weighed 50 kg and based on its measurements it would be predicted to weigh between 48.8 kg and 51.1 kg with maximum and minimum being 40.18 and 59.82 kg, respectively. Aside fromthe detection of significant year and location effects (see results for dataset A and B), the prediction of BM with or without these effects was similar.

Model for BM estimation with dataset D

The selected model for dataset D included only CCL and CCCW (Table 2). With this model, the average error for BM prediction was7.09% (range 0−72.44%) (Table 3). For example, a turtle being measured weighed 50 kg and based on its measurements it would be predicted to weigh between 46.4 kg and 53.5 kg with maximum and minimum being 13.7 and 86.2 kg, respectively. The confidence interval for the relationship between BM and CCL for youngjuveniles in Martinique was compatible with the one observed foradults in Ascension Island (Hays et al., 2002) (Fig. 5A). Similarly,the fitted relationship between BM and SCL for juvenile green turtles in the Bahamas (Bjorndal and Bolten, 1988, 1989) was within the confidence interval for the relationship between BM and CCL for young juveniles in Martinique (Fig. 5B). However, let us recall that a significant effect of year and location was observed in our datasets. Thus, even if the relationships were similar, they could be better with these factors included in the analysis.

Physical ecosystem characteristics

Monthly NPP and SST as well as 12 h WS are shown in Fig. 6. Correlations between year-effect for log BM versus log CCL and CCCW (see the Model for BM estimation with dataset B) was r=0.97 (P=0.002) for year-averaged NPP (Fig. 7), r=0.11 (P=0.83)for year-averaged SST and, r=0.68 (P=0.2) for year-maximum wind

Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

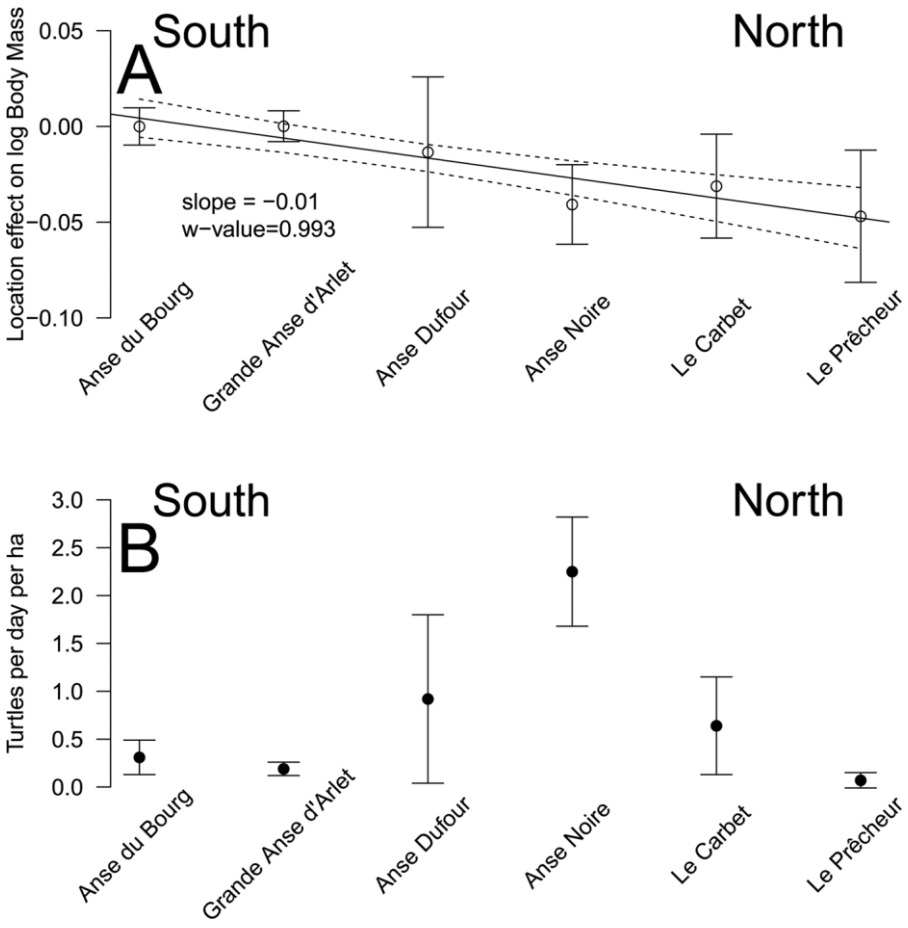


Fig. 1. (A) Bay location effect on log BM. A negative value indicates that BM is lower than expected based on the size of the individual. Anse du Bourg was used as a reference and was thus equal to 0. Bay locations are ordered from south to north (left to right). Bars are the quasi-standard errors (Firth and de Mezezes, 2004). The significant south-north trend (1 for southernmost, 6 for northernmost location, slope= –0.01, w-value=0.993 being the posterior probability that the slope is different from 0) based on the linear model is shown along with its 95% confidence interval. If the distances between sites is used as regressors the conclusion is unchanged (slope= –0.002, se=0.001, w-value=5.513). (B) Density of turtles corrected for pressure of capture. Bars represent standard errors.

speed (P=0.20). A very significant positive effect of net primary production (NPP) was then noticed with heavier turtles observed for years with higher net primary production in the region.

DISCUSSION

Our study aimed to validate the use of different body measurements to estimate BM, which can be difficult to obtain in the field, and explore the determinants of the relationship between BM and size in juvenile green turtles.

We show that using a combination of CCL, CCCW and CmidCCL and including a location and year effect, we were able to predict the BM of individuals (range 0−9.22%) with an averageerror of 1.70% (dataset A; Table 3). If year, location, or CmidCCLwere omitted from the model, the average prediction degraded by afactor 2, while the upper range of error increased by a factor 2 (datasets B and C; Table 3). Finally, if only CCL was included in the model, the prediction of BM was considerably degraded and could reach a maximum error of 72% (dataset D; Table 3). This inexpensive (only a flexible tape measure is necessary) and non- invasive method to estimate BM based on body measurements is applicable in the field by both specialists and non-specialists.However, it is important that only trained and limited number of operators take the measurements to limit errors as already shown by Frazier (1998).

Straight line (SL) measurements are considered preferable to over-the-curve (OC) measurements for sea turtle research (Pritchard et al., 1983). In a study of juvenile green turtles, SL carapace length (SLCL) had significantly better precision (repeatability) than OCCL (Bjorndal and Bolten, 1989). Limpus (1985) recorded SL measurements to ± 0.1 cm, but OC measurements to ±0.5 cm. However, SL can only bemeasured with large callipers, while OC measurements are much convenient in the field, especially when measurements are taken in aboat. For this reason, OC measurements, which are widely used forthis species (e.g. Almeida et al., 2011; Bellini et al., 2012; Bourjeaet al., 2007; Limpus, 1993), were preferred over SL in our study. Furthermore, in green turtles, Bjorndal and Bolten (1989) provide equations to convert OC into SL measurements for both carapace length and width.

In their review Wabnitz and Pauly (2008) found similar relationships between BM and body measurements in this species on a set of data including adult and juvenile individuals with a worldwide distribution. In fact, the most similar study of juvenile green turtles to be compared with the present one has been done byBjorndal and Bolten, (1988) on a Bahamian's population. They showed a relationship between BM and carapace length of green juveniles with BM=1.07 10^{-4} $CL^{3.04}$, with CL being the SLCL described in Bjorndal and Bolten (1989). Using the relationship OCCL=−0.414+1.039 SLCL in Bjorndal and Bolten (1989), we were able to compare directly our data with those of Bjorndal and Bolten (1988) and show a very similar relationship between BM and carapace length (Fig. 5B). This relationship can also be extended toadult size (Fig. 5A).

We also demonstrated a year effect with individuals caught in the years 2011 and 2012 being significantly lighter than expected relative to their size. However, no difference was observed for individuals caught in the years 2015−2018 (Figs 4 and 5).

Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

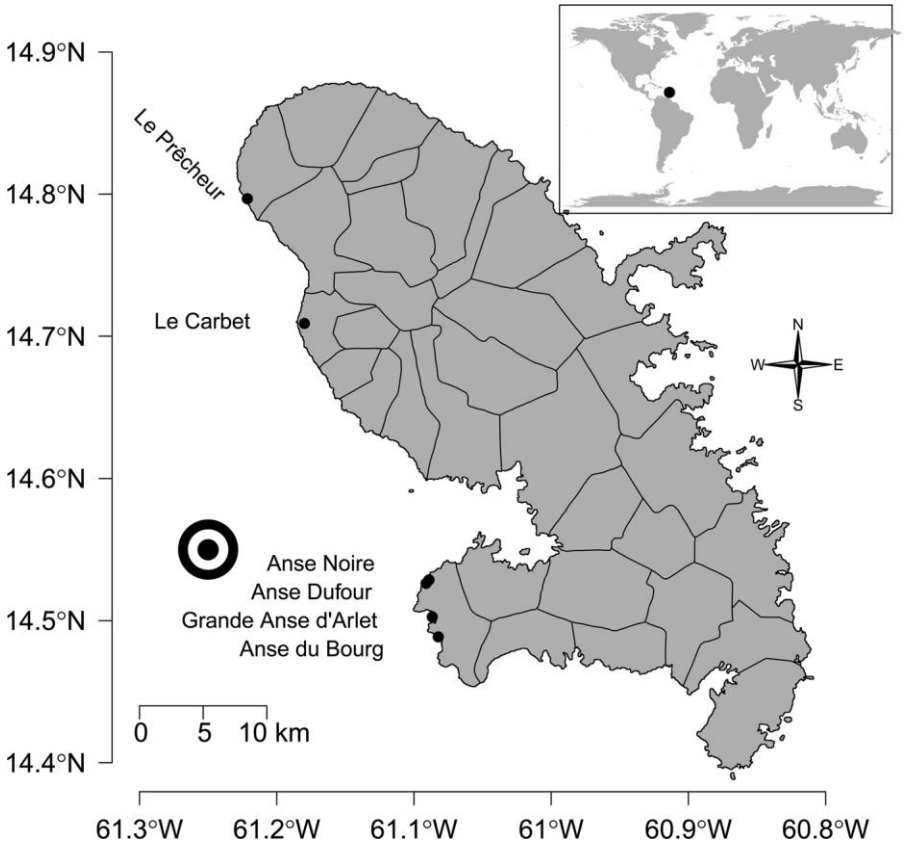


Fig. 2. Localisation of Martinique Island in the Caribbean Sea (top panel) as well as the bays where the turtles were caught (dots). The blackand white circles indicate the position where the net primary production, wind speed and sea surface temperature were measured (see Fig. 5).

We investigated for annual differences in physical oceanographic conditions (Fig. 6) close to the capture sites (Fig. 2). A very significant relationship for this pattern in terms of the net primary production (Fig. 7) was detected but not for sea surface temperatureor occurrence of cyclones: turtles are heavier relative to their linear dimensions for years with high net primary production. Whereas it seems logical for a herbivorous animal that the higher the net primary production the heavier the animals, this effect was never demonstrated before. This most likely exists only in juveniles as for adults there will be massive changes in BM depending on where an individual is in its breeding cycle (e.g. just about to breed or just completed breeding). So for an adult the BM probably varies by several 10s of kg over the breeding cycle (Hays and Scott, 2013). Also, we demonstrated a south-north effect with individuals caughtin the north being lighter than expected relative to their size(Fig. 1A). This very local pattern (<10 km) is surprising as no spatial effect or spatio-temporal interaction was observed in West Atlantic hawksbill growth rates inhabiting the same region (Bjorndal et al., 2016). It should be noted that individuals are very faithful to their habitat, being captured in the same bay from year to year. This pattern does not appear to be linked to the densityof individuals recorded in the different bays (Fig. 1B). Thus, it would be expected that marine productivity could vary between thebays with a north-south or annual pattern, but this remains to be investigated. Other hypotheses may also explain these differences; for example, human pressure influencing the quality of bays in terms of resources, differences in currents, and the global impact of cyclones in the south versus the north.

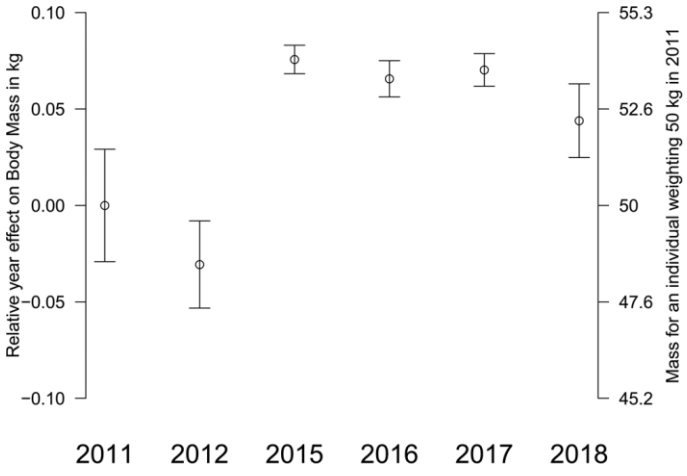


Fig. 3. Year effect on log BM for turtles captured near Martinique Island. Bars are the quasi-standard errors (Firth and de Mezezes, 2004). A negative value indicates that BM was lower than expected based on the size of the individual. The year 2011 was used as a reference and was thus equal to 0.

Nevertheless, these results highlight that the environmental and nutritional quality of specific local habitats should be further explored in all bays frequented by green turtles in order to develop rational management and conservation plans at the territorial scaleof Martinique Island.

MATERIALS AND METHODS

Ethics statement

This study meets the legal requirements of the countries in which this work was carried out and follows all institutional guidelines. The protocol was approved by the 'Conseil National de la Protection de la Nature' (CNPN, http://www.conservation-nature.fr/acteurs2.php?id=11), and the French Ministry for Ecology, Sustainable Development, and Energy (permit number: 2013154-0037), which

Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

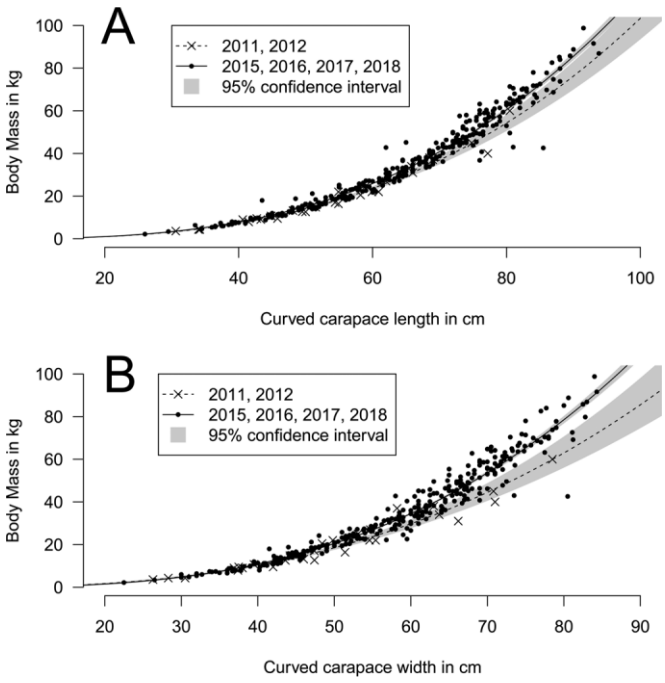


Fig. 4. Relationship between BM and (A) CCL and (B) CCCW for turtles caught in 2011 and 2012 (crosses) or from 2015 (points). Crosses are located mostly at the bottom of the distributions, indicating that turtles are lighter than expected relative to their size in 2011 and 2012 (see also Fig. 3).Fitted model of log BM against log CCL and log CCCW as well as the 95% confidence interval (shaded area) are shown for both time periods.

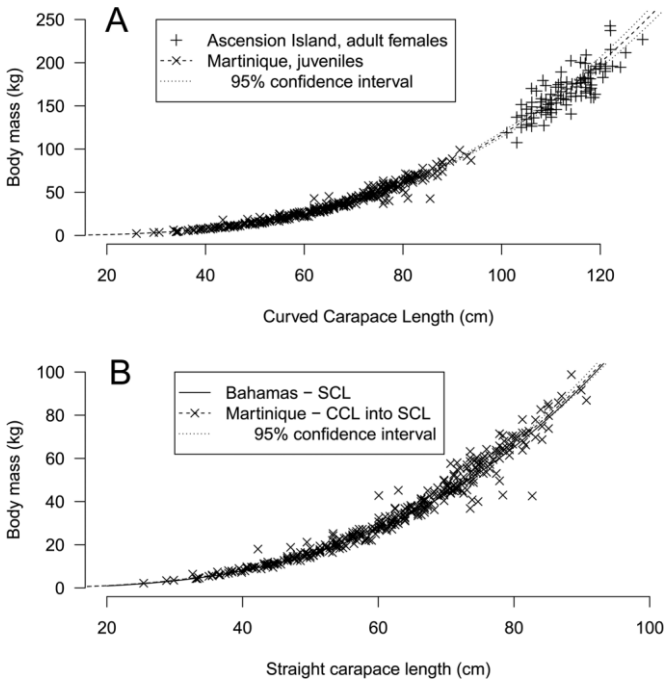


Fig. 5. Comparison of the relationship between BM and carapace length for (A) Ascension Island (adults) and (B) Bahamas (juveniles) against Martinique young juvenile green turtles. In B, the two models are very similar, so the curves are superimposed. Data from Ascension and Bahamas were digitized from original publications using WebPlotDigitizer (Rohatgi, 2019).

acts as an ethics committee in Martinique. After the evaluation of the project by the CNPN, fieldwork was conducted in strict accordance with the recommendations of the Police Prefecture of Martinique in order to minimise the disturbance to the animals (authorisation: n°201505-0002).

Animal capture

Turtles were captured in October 2011–2012 and 2015–2018 at Grande Anse d'Arlet, Anse du Bourg, Anse Dufour, Anse Noire, Le Carbet and Le Prêcheur, all located in Martinique Island in the eastern Caribbean Sea (Fig. 2). The surface of these bays was estimated from satellite pictures using the surface from the shoreline to the straight line linking the two edges of the bays. Catches were performed between 8 h and 17:00 h at a depth ranging from 2 m to 15 m. When turtles were static, i.e. resting or feeding (head down) on the sea floor, they were caught by a free diver who discreetly dived close to the head of the turtle to avoid detection. Once close enough and above the animal, the free diver seized the nuchal and pygal areas of the shell. They then positioned the turtle against their chest, keeping its anterior flippers against his breastplate, and rose to the surface. A second free diver held the fore flippers and helped lift the turtle into a boat for body measurements and tagging.

Data collection

We recorded the date, hour, tag number and place of capture for each turtle. The presence of a passive integrated transponder (PIT) was also recorded; in its absence, a PIT (ID-100, TROVAN®) was injected into the right tricep. The number was checked using a manual reader (GR250, TROVAN®). The health status of each animal was also recorded, particularly in the presence of a visible external tumour. Each animal was measured (see below) with a flexible measuring tape (±0.1 cm). Only two trained operators (M.B. and D.C.) measured the animals. Measurement differences were less than 1% for these two operators.

We measured CCL (measured between nuchal and supracaudal scutes) and CCCW (measured between left and right costal scutes 2 and 3) (Bolten, 1999). Bjorndal and Bolten (1989) OC carapace length (OCCL) is equivalent to our CCL measurement (Fig. 8). Inaddition to these standard measurements, we also recorded the left(LCCL) and right curved carapace length (RCCL) from the mid-point of the nuchal scute to the left or right supracaudalscute. A comparison of CCL, RCCL and LCCL allows measurement errors to be detected. However, because the marginal points of supracaudal scutes are susceptible to breakage and differential wear, CCL remains the most accurate measurement (Bjorndal and Bolten, 1989). For this reason, in our predictive models, we chose to use only CCL and so discarded LCCL and RCCL measurements. Circumference at mid-CCL (CmidCCL) was also recorded in approximately one-third of captures (Fig. 8). Finally, the BM of individuals was recorded using an electronic crane scale (maximum mass 600 kg±0.1 kg, Kern, HUS600K Model) before their release at sea in the same location. About 10% of individuals were measured and weighed more than once duringfield work. The electronic crane scale was suspended from a beam.A hammock, used to hold the turtles during weighing, was attachedat the electronic crane scale which was then tared to '0' before each turtle's weighing.

Bjorndal and Bolten (1988) estimated juvenile green turtle BM in the Bahamas based on SL measurements. Bjorndal and Bolten (1989) also gave equations to convert OC into SL measurements forboth the carapace length and width of juvenile green turtles. We used these equations to compare their estimates of BM with our own.

Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

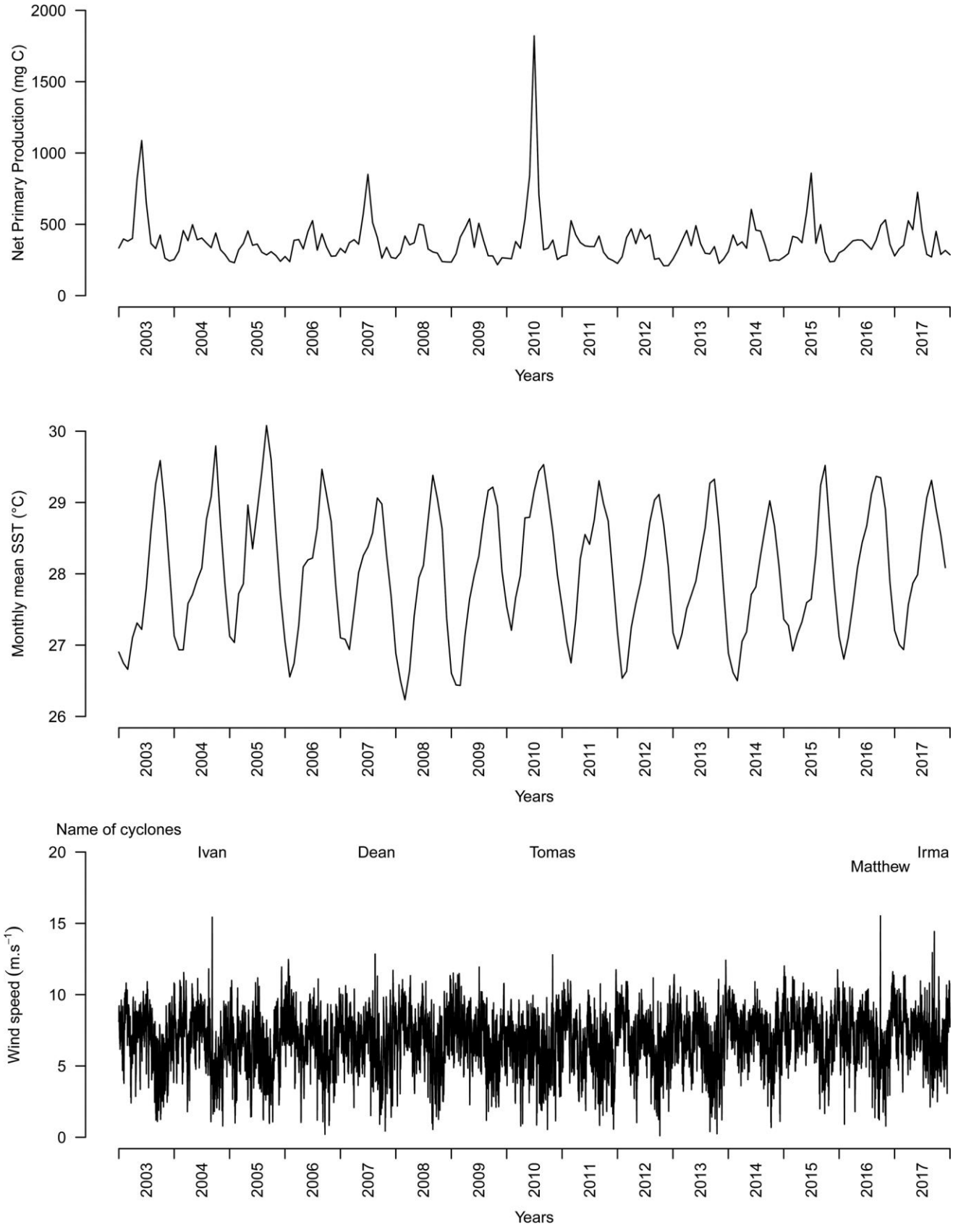


Fig. 6. (A) Average monthly ocean net primary production in mg C.m^{-2}.day^{-1}. (B) average monthly sea surface temperature in °C, and (C) 12 h wind speed in m.s^{-1} to the west of Martinique Island (61.25 W, 14.55 N) (see location indicated by black and white circles in Fig. 2).

Biology Open

Biology Open (2019) 8, bio048058. doi:10.1242/bio.048058

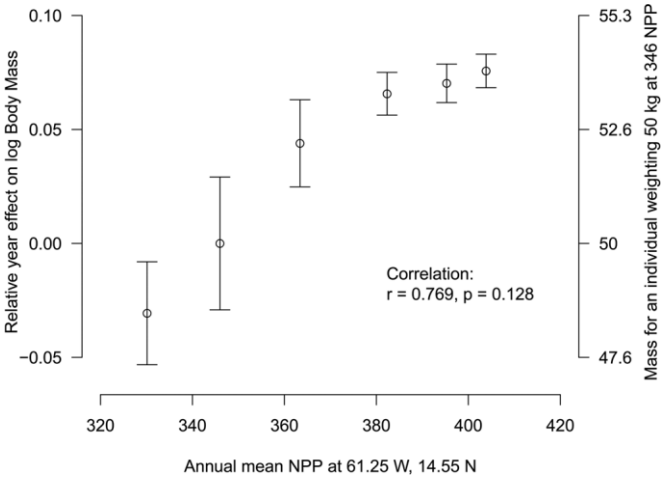


Fig. 7. Relationship between relative year effect on log BM versus log CCL and CCCW and year-averaged net primary production (NPP) at thewest of Martinique Island (61.25 W, 14.55 N) (see location indicated by black and white circles in Fig. 2). Bars are the quasi-standard errors (Firth and de Mezezes, 2004).

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out using R software version 3.6.1 (R Core Team 2019). For this study, no wounded (fin cut), or sick individuals (presence of fibropapilloma tumours) were integrated in the analysis.

To test the effect of some morphological and time-location parameters on the accuracy of the mass prediction, four different datasets were built: (A) a dataset with BM, CCCW, CCL, CmidCCL, year, location and the identity of the animal; (B) a dataset with BM, CCCW, CCL, year, location and the identity of the animal; (C) a dataset with BM, CCCW, CCL and the identity of the animal; (D) a dataset with BM and CCL.

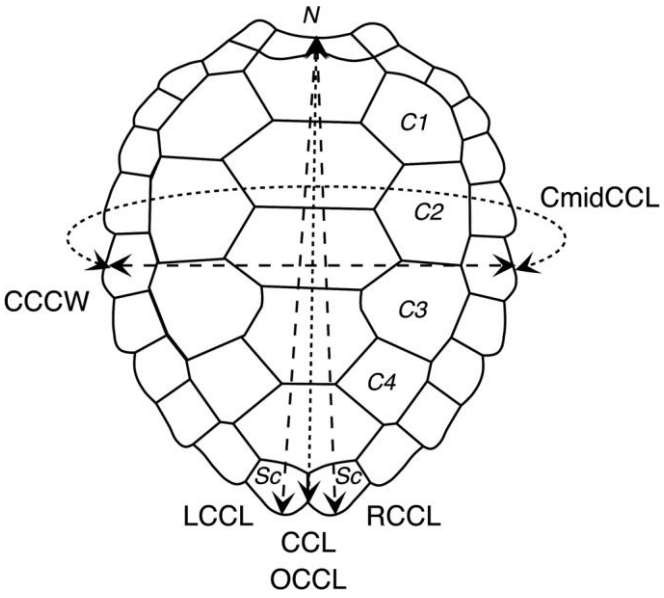


Fig. 8. Schematic illustration of measurements. Scutes: Sc, supracaudal; N, nuchal; C, costal. Measurements: CCL, curved carapace length; equivalent of OCCL in Bjorndal and Bolten (1989); RCCL, right curved carapace length; LCCL, left curved carapace length; CCCW, central curved carapace width; CmidCCL, circumference at mid curved carapace length.

Dataset B allowed us to test the precision of the BM estimation without CmidCCL as it can be difficult to measure and was only recorded in one-third of captures. Dataset C was a minimal datasetin case the location and year were not be available. Finally, dataset Dwas used to compare our data with other published analyses for this species (Bjorndal and Bolten, 1988, 1989; Hays et al., 2002). For this former analysis, when an individual was measured and weighed on several occasions, only the first measurement was used. Data were then analysed using a linear model without random individualeffect so as to have similar conditions as previous studies. Only theindividuals with a complete set of information within a dataset were retained for analyses. All measurements were log-transformed to limit the effect of heteroskedasticity. Year was always treated as acategorical variable.

About 10% of individuals were measured and weighed more than once during field work. A mixed model with individual as the random effect and Gaussian distribution for measurements was then chosen. Restricted maximum likelihood was used as a fit criterion to ensure unbiased variance. Model selection was performed using the conditional Akaike information criterion (cAIC). This measure of the quality of fit penalised by the number of parameters corrected (Burnham and Anderson, 2002) was specially developed for mixed models (Greven and Kneib, 2010; Säfken et al., 2018 preprint).A backward model selection using cAIC was used and then stopped when the most complex model was selected. Factors were removed one at a time. A parameter involved in an interaction was never removed from the analysis. Model selection was stopped when themost complex model was selected based on cAIC.

Quasi-variances (and corresponding quasi-standard errors) for estimated model coefficients relating to the levels of a categorical explanatory variable (years and locations) were estimated using the method of Firth and de Mezezes (2004) that is specifically adaptedfor generalised linear mixed models.

The equation of the percentage of errors for one individual is thus:

$$\%\ error = \frac{|BMcal - BMreal|}{BMreal} \times 100$$

With *BMcal* being BM estimated using the selected model and *BMreal* being the BM determined by direct weighing.

Physical ecosystem characteristics

To link year effect with physical oceanography, ocean net primary production (NPP), sea surface temperatures (SST) and wind speed(WS) were obtained from public databases for the location closest to the capture bays. NPP is commonly modelled as a function of chlorophyll concentration and is based on the original description of the vertically generalised production model (VGPM) (Behrenfeld and Falkowski, 1997), MODIS surface chlorophyll concentrations(Chlsat), MODIS 4-micron sea surface temperature data (SST4), and MODIS cloud-corrected incident daily photosynthetically active radiation (PAR). Euphotic depths were calculated from Chlsat following Morel and Berthon (1989). NPP was compiled from the Ocean Productivity website (http://www.science. oregonstate.edu). SST and WS were obtained from the European Centre for Medium-Range Weather Forecasts database (https://www.ecmwf.int). WS was calculated from the two orthogonal WS vectors u and v using $WS = \sqrt{u^2 + v^2}$

Acknowledgements

The authors would like to thank the DEAL Martinique, ODE Martinique, ONCFS Martinique, ONEMA Martinique, SMPE Martinique, ONF Martinique, PNR Martinique, Surfrider Foundation, CREOCEAN, Carbet des Sciences, Aliotis

Biology Open

plongée, Plongée-Passion, Collège Cassien Sainte-Claire and 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. The authors acknowledge the support of the Virtual Data initiative run by LABEX P2IO and supported by UniversitéParis-Sud for providing computing resources on its cloud infrastructure. We thank Heinz Tuechler (tuechler@gmx.at) for introducing us to quasi-variance methodology in an r-help discussion (r-help@r-project.org). Finally, we thank Dr Victoria Grace (www.english-publications.com) for her careful reading of the manuscript and correction of the English.

Competing interests
The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions
Conceptualization: D.C.; Methodology: M. Bonola, M.G., D.C.; Validation: D.C.; Formal analysis: M.G., D.C.; Investigation: M. Bonola, J.M., F.S., L.J., P.L., C. Grand, P.C., D.E., J.G., G.H., A.A., S.R., N.L., C.F., F.L., E.S., F.V., C. Barnerias, L.T., R.B., C. Guimera, N.A., M. Bouaziz, A.P., F.F., M.D., A. Benhalilou, C.M., T.M., L.A., G.C., M.S., F.R., F.G., J.E., T.W., J.-P.A., L.L.-J., B.C., C. Beranger, J.C., A. Brador, C.H., Y.L.M., D.C.; Resources: D.C.; Data curation: D.C.; Writing - original draft: M. Bonola, M.G., J.-P.R., D.C.; Supervision: D.C.; Project administration: D.C.; Funding acquisition: G.H., A.A., D.C.

Funding
This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique (PATTM) and co-financed by the FEDER Martinique (European Union), DEAL Martinique, ODE Martinique, Centre National de la Recherche Scientifique, European Regional Development Fund, and Fondation de France. The authors also recognise the support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS).

References
Almeida, A. P., Moreira, L. M. P., Bruno, S. C., Thomé, J. C. A., Martins, A. S., Bolten, A. B. and Bjorndal, K. A. (2011). Green turtle nesting on Trindade Island, Brazil: abundance, trends and biometrics. *Endanger Species Res* 14, 193-201. doi:10.3354/esr00357

Bass, A. L. and Witzell, W. N. (2000). Demographic composition of immature green turtles (*Chelonia mydas*) from the east central Florida coast: evidence from mtDNA markers. *Herpetologica* 56, 357-367.

Behrenfeld, M. J. and Falkowski, P. G. (1997). Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1-20. doi:10.4319/lo.1997.42.1.0001

Bellini, C., Santos, A. J. B., Grossman, A., Marcovaldi, M. A. and Barata, P. C. R. (2012). Green turtle (*Chelonia mydas*) nesting on Atol das Rocas, North-Eastern Brazil, 1990-2008. *J. Mar. Biol. Assoc. the UK* 93, 1117-1132. doi:10.1017/S002531541200046X

Bjorndal, K. A. and Bolten, A. B. (1988). Growth rates of immature green turtles, *Chelonia mydas*, on feeding grounds in the Southern Bahamas. *Copeia* 1988, 555-564. doi:10.2307/1445373

Bjorndal, K. A. and Bolten, A. B. (1989). Comparison of straight-line and over-the-curve measurements for growth rates of green turtles, *Chelonia mydas*. *Bull. Mar. Sci.* 45, 189-192.

Bjorndal, K. A., Chaloupka, M., Saba, V. S., Diez, C. E., van Dam, R. P., Krueger, A. H., Horrocks, J. A., Santos, A. J. B., Bellini, C., Marcovaldi, M. A. G. et al. (2016). Somatic growth dynamics of West Atlantic hawksbill sea turtles: a spatio-temporal perspective. *Ecosphere* 7, e01279. doi:10.1002/ecs2.1279

Bolten, A. B. (1999). Techniques for measuring sea turtles. In *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles*, Vol. PublicationNo. 4 (ed. K. L. Eckert, K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-Grobois and M. Donnelly), pp. 110-114. Washington, DC: IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group.

Boos, M., Zorn, T., Koch, A., Le Maho, Y. and Robin, J.-P. (2000). Determining body fuels of wintering mallards. *C R. Acad. Sci. III* 323, 183-193. doi:10.1016/S0764-4469(00)00124-4

Bourjea, J., Frappier, J., Quillard, M., Ciccione, S., Roos, D., Hughes, G. and Grizel, H. (2007). Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endanger. Species Res.* 3, 273-282. doi:10.3354/esr00053

Brady, C. J. and Noske, R. A. (2006). Generalised regressions provide good estimates of insect and spider biomass in the monsoonal tropics of Australia. *Aus. J. Entomol.* 45, 187-191. doi:10.1111/j.1440-6055.2006.00533.x

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer-Verlag.

Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bieldy, J., Bininda-Edmonds, O. R. P., Sechrest, W., Orme, C. D. L. and Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309, 1239-1241. doi:10.1126/science.1116030

Casale, P., Freggi, D., Basso, R., Vallini, C. and Argano, R. (2007). A model ofarea fidelity, nomadism, and distribution patterns of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* 152, 1039-1049. doi:10. 1007/s00227-007-0752-7

Chaloupka, M. Y. and Musick, J. A. (1997). Age, growth, and population dynamics. In *The Biology of Sea Turtles* (ed. P. L. Lutz and J. A. Musick), pp. 234-276. Boca Raton, Florida: CRC Press.

Chambault, P., de Thoisy, B., Huguin, M., Martin, J., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Hiélard, G., Mailles, J., Védie, F. et al. (2018). Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking. *Ecol. Evol.* 8, 12790-12802. doi:10.1002/ece3.4708

Churchill, M., Clementz, M. T. and Kohno, N. (2014). Predictive equations for the estimation of body size in seals and sea lions (Carnivora: Pinnipedia). *J. Anat.* 225, 232-245. doi:10.1111/joa.12199

Clutton-Brock, T. H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton, US: Princeton University Press.

Damuth, J. and MacFadden, B. J. (1990). *Body Size in Mammalian Paleobiology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F. and Bargo, M. S. (1998). Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammalmegafauna. *Mastozool. Neotrop.* 5, 87-108.

Firth, D. and de Mezezes, R. X. (2004). Quasi-variances. *Biometrika* 91, 65-80. doi:10.1093/biomet/91.1.65

Frazier, J. (1998). Measurement error: the great chelonian taboo. In *Proceedings of the 16th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, pp. 47-49: NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-412.

Froese, R. and Palmares, M. L. D. (2000). Growth, natural mortality, length-weight relationship, maximum length and length-at-first-maturity of the coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Environ. Biol. Fishes* 58, 45-52. doi:10.1023/A:1007602613607

Fulton, T. W. (1904). The rate of growth of fishes. *Fish Board Scotl. Ann. Rep.* 22, 141-241.

Gaillard, J. M., Festa-Bianche, M., Delorme, D. and Jorgonsen, J. (2000). Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lond Ser. B. Biol. Sci.* 267, 471-477. doi:10.1098/rspb.2000.1024

Georges, J. Y. and Fossette, S. (2006). Estimating body mass in the leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *Mar. Ecol. Prog. Series* 318, 255-262. doi:10.3354/meps318255

Girondot, M. and Guillon, J.-M. (2018). The w-value: an alternative to t- and X^2tests. *J. Biostat. Biom.* 1, 1-4.

Greven, S. and Kneib, T. (2010). On the behaviour of marginal and conditional AIC in linear mixed models. *Biometrika* 97, 773-789. doi:10.1093/biomet/ asq042

Hays, G. C. and Scott, R. (2013). Global patterns for upper ceilings on migration distance in sea turtles and comparisons with fish, birds and mammals. *Funct. Ecol.* 27, 748-756. doi:10.1111/1365-2435.12073

Hays, G. C., Broderick, A. C., Glen, F. and Godley, B. J. (2002). Change in bodymass associated with long-term fasting in a marine reptile: the case of green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island. *Can. J. Zool.* 80, 1299-1302. doi:10. 1139/z02-110

Jakob, E. M., Marshall, S. D. and Uetz, G. W. (1996). Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77, 61-67. doi:10.2307/3545585

Kohler, N. E., Casey, J. G. and Turner, P. A. (1995). Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North-Atlantic. *Fish. Bull.* 93, 412-418.

Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition on the perch (*Perca Fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 20, 201-219. doi:10.2307/1540

Limpus, C. J. (1985). A study of the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, in eastern Australia. *PhD Thesis*, School of Biological Sciences, University of Queensland.

Limpus, C. J. (1993). The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: breedingmales in the Southern Great Barrier Reef. *Wildl. Res.* 20, 513-523. doi:10.1071/WR9930513

Limpus, C. and Chaloupka, M. (1997). Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 149, 23-34. doi:10.3354/meps149023

Lindenfors, P., Tullberg, B. S. and Biuw, M. (2002). Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52, 188-193. doi:10.1007/s00265-002-0507-x

Martin-Smith, K. M. (1996). Length/weight relationships of fishes in a diverse tropical freshwater community, Sabah, Malaysia. *J. Fish Biol.* 49, 731-734. doi:10. 1111/j.1095-8649.1996.tb00069.x

Morel, A. and Berthon, J.-F. (1989). Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications. *Limnol. Oceanogr.* 34, 1545-1562. doi:10.4319/lo.1989.34.8.1545

Nee, S., Read, A. F., Greenwood, J. J. D. and Harvey, P. H. (1991). The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature* 351, 312-313. doi:10.1038/351312a0

Pelletier, D., Roos, D. and Ciccione, S. (2003). Oceanic survival and movements of wild and captive-reared immature green turtles (*Chelonia mydas*) in the Indian Ocean. *Aquat. Living Resour.* 16, 35-41. doi:10.1016/S0990-7440(03)00005-6

Peters, R. H. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
Price, E. R., Wallace, B. P., Reina, R. D., Spotila, J. R., Paladino, F. V., Piedra, R. and Vélez, E. (2004). Size, growth, and reproductive output of adult female leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *Endanger. Species Res.* 1, 41-48. doi:10.3354/esr001041
Pritchard, P., Bacon, P., Berry, F., Carr, A., Fletemeyer, J., Gallagher, R., Hopkins, S., Lankford, R., Marquez, R., M., L. O. et al. (1983). Manual of sea turtle research and conservation techniques (ed. K. A. Bjorndal and G. H. Balazs), pp. 126. Washington, D.C: Center for Environmental Education.
Rogers, L. E., Buschbom, R. L. and Watson, C. R. (1977). Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 70, 51-53. doi:10.1093/aesa/70.1.51
Rohatgi, A. (2019). WebPlotDigitizer, version 4.2, San Francisco, California, USA. https://automeris.io/WebPlotDigitizer.
Sa̋fken, B., Rügamer, D., Kneib, T. and Greven, S. (2018). Conditional model selection in mixed-effects models with cAIC4. *arXiv 1803.05664v2* 1-31.
Sage, R. D. (1982). Wet and dry-weight estimates of insects and spiders based on length. *Am. Midl. Nat.* 108, 407-411. doi:10.2307/2425505
Santos, A. J. B., Freire, E. M. X., Bellini, C. and Corso, G. (2010). Body mass and the energy budget of gravid hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) during the nesting season. *J. Herpetol.* 44, 352-359. doi:10.1670/08-287.1
Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: Why is Animal Size so Important?* Cambridge, UK: Cambridge University Press.
Schoener, T. W. (1980). Length-weight regressions in tropical and temperate forest-understory insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73, 106-109. doi:10.1093/aesa/73.1.106
Smith, R. J. and Jungers, W. L. (1997). Body mass in comparative primatology. *J. Hum. Evol.* 32, 523-559. doi:10.1006/jhev.1996.0122
Stevenson, R. D. and Woods, W. A. Jr. (2006). Condition indices for conservation:new uses for evolving tools. *Integr. Comp. Biol.* 46, 1169-1190. doi:10.1093/ icb/icl052
Trites, A. W. and Pauly, D. (1998). Estimating mean body masses of marine mammals from maximum body lengths. *Can. J. Zool.* 76, 886-896. doi:10.1139/z97-252
Trites, A. W., Christensen, V. and Pauly, D. (1997). Competition between fisheriesand marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean.*J. Northw. Atl. Fish. Sei.* 22, 173-187. doi:10.2960/J.v22.a14
Tuomi, J. (1980). Mammalian reproductive strategies: a generalized relation of litter size to body size. *Oecologia* 45, 39-44. doi:10.1007/BF00346705
Van Valkenburgh, B. (1990). Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In *Body Size in Mammalian Paleobiology* (ed. J. Damuth and B. J. MacFadden), pp. 181-205. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
Viblanc, V. A., Bize, P., Criscuolo, F., Le Vaillant, M., Saraux, C., Pardonnet, S., Gineste, B., Kauffman, M., Prud'homme, O., Handrich, Y. et al. (2012). Body girth as an alternative to body mass for establishing condition indexes in field studies: a validation in the king penguin. *Physiol. Biochem. Zool.* 85, 533-542. doi:10.1086/667540
Wabnitz, C. and Pauly, D. (2008). Length-weight relationships and additional growth parameters for sea turtles In *Fisheries Centre Research Reports*, vol. 16(ed. M. L. D. Palomares and D. Pauly), pp. 92-101. Fisheries Centre, University of British Columbia. https://open.library.ubc.ca/cIRcle/collections/facultyresearch andpublications/52383/items/1.0074762.

6 Facteurs influençant la sélection des ressources chez les Tortues vertes immatures (*Chelonia mydas*), sur les herbiers marins dominés par l'espèce exotique envahissante *Halophila stipulacea*



Résumé

Compte tenu du fait que les Tortues vertes de Martinique résident plusieurs années sur les zones du sud-ouest de l'île et que leurs centres d'activités se concentrent essentiellement sur les herbiers présents dans les différentes baies des Anses d'Arlet, ces habitats sont susceptibles de jouer un rôle important dans la croissance des immatures. Ainsi, il est possible de mener une étude relative à l'écologie alimentaire des Tortues vertes immatures sur ces sites, en étudiant le comportement de fourragement des tortues, en recherchant quelles sont les ressources alimentaires disponibles dans l'environnement et en tentant de comprendre quels sont les facteurs impliqués dans la sélection alimentaire.

Les herbivores marins ont évolué en s'adaptant constamment aux écosystèmes côtiers, mais sont actuellement confrontés à des changements rapides dans leur habitat de fourragement. Dans les Caraïbes, l'introduction et l'expansion depuis 2002 de l'espèce de phanérogame exotique *H. stipulacea*, originaire de Mer Rouge, menacent les prairies marines indigènes et tout l'écosystème que ces dernières soutiennent. Jusqu'à présent, *H. stipulacea* semble échapper à la plupart des herbivores des Caraïbes, certainement en raison de son introduction récente ou de sa valeur nutritionnelle inférieure. Le comportement de recherche de nourriture de la Tortue verte *Chelonia mydas* a même été reconnu comme un facteur favorisant l'expansion d'*H. stipulacea*. Afin d'étudier les facteurs qui ont pu influencer la propagation de cette espèce dans les zones d'alimentation des Tortues vertes, et de comprendre si un changement de régime alimentaire en faveur de cette dernière est possible, nous nous sommes concentrés sur la zone des Anses d'Arlet (Martinique), reconnue comme un site d'alimentation important pour les Tortues vertes immatures. En Martinique, *H. stipulacea* a été aperçue pour la première fois en 2006, et elle s'est rapidement propagée du nord vers le sud de l'île, manifestement via la navigation des bateaux de plaisance. L'analyse des cartographies et des relevés successifs de la végétation indique que son introduction dans les Anses d'Arlet remonte certainement à la période 2008-2012. L'analyse de l'évolution de la distribution des herbes marines et de leur contenu nutritionnel, ainsi que l'analyse du comportement et de l'utilisation des ressources par les Tortues vertes, nous a permis de révéler qu'*H. stipulacea* pourrait être plus intéressante pour les Tortues vertes immatures sur le plan nutritionnel que ce qui était supposé auparavant. En effet, sa digestibilité élevée pourrait venir contrebalancer sa teneur plus faible en énergie et en azote, et ainsi, apporter un certain bénéfice aux mégaherbivores que sont les Tortues vertes, et en particulier, aux individus les plus petits, dont les capacités digestives sont moins développées. Bien que les Tortues vertes choisissent de préférence l'herbe marine indigène *Thalassia testudinum* encore présente dans les herbiers multispécifiques, presque tous les individus ont été observés en train de se nourrir d'*H. stipulacea*. La présence d'individus résidents dans des baies entièrement envahies par *H. stipulacea* suggère également que les Tortues vertes pourraient se nourrir de cette espèce de manière croissante. Cependant, le temps de résidence plus faible sur l'un des sites entièrement colonisés par *H. stipulacea* nous invite à rester prudents quant à nos conclusions. Si l'apport nutritionnel fourni par cette espèce (par rapport aux espèces indigènes) s'avérait en réalité insuffisant ou de moindre qualité, cela pourrait avoir des répercussions sur la survie des immatures, leur taux de croissance, l'âge de la maturité sexuelle, et leur sensibilité à certaines maladies comme la fibropapillomatose.

L'étude de l'évolution des herbiers et de la sélection alimentaire chez les Tortues vertes de Martinique indique que l'expansion d'*H. stipulacea* peut avoir été facilitée par les préférences alimentaires de ces dernières, cependant, d'autres facteurs tels que la dégradation des herbiers natifs par les chaines et ancres des bateaux et la turbidité saisonnière élevée de l'eau en face de l'embouchure des ravines ont certainement joué un rôle. La protection des herbiers indigènes et des Tortues vertes immatures par l'amélioration de la qualité de l'eau, l'interdiction de l'ancrage dans les herbiers et la réduction des perturbations causées par le trafic maritime et la fréquentation humaine sont nécessaires pour que les Tortues vertes bénéficient de suffisamment de temps et de bonnes conditions pour s'adapter à leurs nouvelles ressources alimentaires, afin qu'elles parviennent, dans quelques années, à assurer leur descendance.

This chapter will undergo changes before it is submitted as an article to a scientific journal. As a result, the list of co-authors may also change.

Influencing factors in resource selection by immature green turtles (*Chelonia mydas*) on Caribbean seagrass beds dominated by the alien species *Halophila stipulacea*

Flora Siegwalt[1*], Lorène Jeantet[1*], Pierre Lelong[1], Jordan Martin[1], Cindy Assio[1], Clément Grand[1], Marc Bonola[1], Simon Benhamou[2], Paco Bustamante[3], Abdelwahab Benhalilou[4], Céline Murgale[4], Lucas Andreani[4], François Jacaria[4], Guilhem Campistron[4], Gaëlle Hielard[5], Alexandre Arqué[5], Sidney Régis[1], Nicolas Lecerf[1], Cédric Frouin[1], Fabien Lefebvre[6], Nathalie Aubert[6], Mosiah Arthus[1], Denis Etienne[7], Jean-Pierre Allenou[8], Myriam Bouaziz[1], Julie Gresser[7], Fabien Vedie[7], Emmanuel Sutter[8], César Delnatte[9], Jean-Philippe Maréchal[10], Muriel Lepori[1], Caroline Habold[1], Jean-Patrice Robin[1], Yvon Le Maho[1], Damien Chevallier[1*]

[1] Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, 23 rue Becquerel, 67000 Strasbourg, France
[2] Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France, and Cogitamus Lab
[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] Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, France
[6] Association ACWAA, rue grand fleur, quartier Epinay, 97228 Sainte-Luce, France
[7] DEAL Martinique, Pointe de Jaham, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France
[8] IFREMER Délégation de Martinique, 79 route de Pointe-Fort, 97231 Le Robert, France
[9] ONF International, 78 route de Moutte, 97207 Fort-de-France, France
[10] OMMM, 14 Rue Chery-Rosette, Fond Lahaye, 97233 Schoelcher, France

*Corresponding authors

Abstract

Marine herbivores have evolved in constant adaptation with coastal ecosystems but are currently facing rapid changes in their foraging habitat. In the Caribbean, the introduction of the exotic phanerogam species *H. stipulacea* and its expansion since 2002 are threatening native seagrass meadows and the whole ecosystem they support. So far, it appears that *H. stipulacea* is escaping from most Caribbean herbivores, certainly due to its recent introduction or lower nutritional value. The foraging behaviour of the green turtle *Chelonia mydas* has even been recognised as a favouring factor of *H. stipulacea* expansion. To investigate which factors may have influenced the spread of *H. stipulacea* in green turtle foraging grounds, and understand whether a dietary shift towards *H. stipulacea* may be possible, we focused on the area of Les Anses d'Arlet, Martinique, which is known as a critical foraging site for immature green turtles. The analysis of seagrass distribution evolution and nutritional content, as well as green turtle behaviour and resource utilisation and selection have allowed us to reveal that *H. stipulacea* may be more nutritionally interesting for immature green turtles than previously thought. Indeed, its high digestibility may benefit these megaherbivores, especially smaller individuals that have lower digestive abilities. Although green turtles preferentially selected for the native seagrass *Thalassia testudinum* in multi-species seagrass beds, almost all individuals did feed on *H. stipulacea*. The presence of resident individuals in bays entirely invaded by *H. stipulacea* also suggests green turtles may increasingly forage on this species. The expansion of *H. stipulacea* may have been facilitated by green turtle food preferences, however, other factors such as anchor scarring and seasonal elevated water turbidity in front of water gullies have certainly played a role. Protection of native seagrass beds and immature green turtles through water quality improvement, prohibition of anchoring in seagrass beds and reduction in disturbance caused by boat traffic and human frequentation are required to ensure green turtles benefit from enough time and good conditions to adapt to their new environment and food resources.

Keywords: plant-herbivore relationships / invasive species / time budget / fine-scale habitat use / food preferences

1. Introduction

Like any organism subject to natural selection, herbivores evolving in marine coastal ecosystems have developed foraging strategies to maximise nutrient and energy acquisition, and thus, fitness (Belovsky, 1984; Senft et al., 1987). As common marine coastal ecosystem, seagrass meadows are considered to be one of the most productive ecosystems on earth, with high biomass and production per surface area, and considerable organic carbon (C) storage (Duarte and Chiscano, 1999; Fourqurean et al., 2012). Yet, the energy fixed by seagrass would primarily be exploited by the detritivores and only a small portion of the energy and nutrients they provide would be directly consumed by herbivores (Fenchel, 1977; Thayer et al., 1984). The reasons could be the low digestibility of seagrass due to high amounts of structural cell wall compounds, and the presence of toxic or inhibitory chemicals (Bjorndal, 1980; Larkum et al., 2006; Lobel and Ogden, 1981; Zidorn, 2016). Thus, the few marine herbivore species that use this resource as a direct source of energy are sea urchins, some fishes, water-fowls, green turtles (*Chelonia mydas*) and sirenians (the dugong *Dugong dugon*, and two of the three species of manatee, *Trichechus manatus* and *Trichechus senegalensis*) (Bjorndal, 1980; Lobel and Ogden, 1981; Thayer et al., 1984). These macroherbivores have developed adaptive physiology traits to maximise the energy intake from seagrass ingestion, such as powerful mouthparts, low gut pH, long gut, or acquisition of a gut microbiome (Bjorndal, 1985, 1979; Steneck et al., 2017; Thayer et al., 1984), and have adopted specific behavioural strategies (e.g. opportunism or specialisation) to adapt to seagrass characteristics (Ogden, 1980). In return, herbivore foraging is one of the major processes structuring marine coastal ecosystems and influencing their evolution (Domning, 2001; Scott et al., 2018). Thus, macroherbivores and seagrass have coevolved a reciprocal dependence but these interactions can be challenged by rapid changes in marine coastal ecosystem functioning.

Marine coastal ecosystems face strong anthropic pressures and are jeopardized by a fast reduction in their surface area. Seagrass meadows have been disappearing at a rate of 110 km^2 per year, with a global loss of 29 % since 1879 (Waycott et al., 2009). In the Greater Caribbean, which hosts seven seagrass species that spread along the mainland's and islands' coastlines (Creed et al., 2003; Short et al., 2007), seagrass ecosystems are mainly threatened by the coastal activities and development linked with tourism (dredging, high boat traffic and anchoring), exploitation of the marine environment (fisheries, aquaculture), pollution (from sewage, agriculture, industry) and consequent eutrophication, as well as climate change (rising water temperature, more frequent extreme weather events) (Creed et al., 2003). The expansion of invasive species such as the voracious sea urchins or even alien marine plants also hampers the development and maintaining of native seagrasses (Creed et al., 2003; Ruiz et al., 1997; Williams, 2007; Williams and Smith, 2007). All of these threats negatively affect the functioning of seagrass meadows and result in rapid changes in foraging habitat of macroherbivores.

Among the seven sea turtle species, the endangered green turtle (*Chelonia mydas*) is the only one to have adopted a plant-dominated diet (Bjorndal, 1997; Jones and Seminoff, 2013). At recruitment to neritic habitats, juvenile green turtles are known to shift from a carnivorous towards a mainly herbivorous diet (Jones and Seminoff, 2013). Although the amount of animal matter in the diet may still be prominent in some populations, most specialise in seagrasses or macroalgae (Amorocho and Reina, 2007; Bjorndal, 1997; Esteban et al., 2020; Jones and Seminoff, 2013). In the Caribbean, green turtles rely mainly on seagrass, such as *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* for the most consumed (Bjorndal, 1980; Christianen et al., 2018; Mortimer, 1981; Whitman et al., 2019). Thus, seagrass meadows represent important coastal areas as foraging grounds for green turtles in the Caribbean. In particular, Martinique has many sheltered bays that support the settlement of multi-species seagrass meadows on large shallow areas, particularly favourable to green turtles. This may explain the high concentration of green turtles on Martinique seagrass meadows, making the island an important developmental area for immatures, which show high fidelity to their foraging grounds for several years (Chambault et al., 2018; Chevallier et al., 2016; Siegwalt et al., 2020).

However, as the other coastal marine environments, Martinique seagrass meadows face rapid changes and have been invaded by an alien marine plant: *Halophila stipulacea*. Recorded for the 1st time in the Caribbean Sea in Grenada in 2002 (Ruiz and Ballantine, 2004), the plant has rapidly spread around the islands of the eastern Caribbean, up to Puerto Rico and down to the coast of Venezuela (Ruiz et al., 2017; Vera et al., 2014; Willette et al., 2014). This marine angiosperm's original range includes the south-west Indian coasts, islands of eastern Africa, the Persian Gulf and the

Red Sea, from which it undertook a Lessepsian migration to the Mediterranean Sea, and then a transoceanic migration to the western Atlantic Ocean, probably transported by pleasure boats (Den Hartog, 1970; Lipkin, 1975a; Ruiz and Ballantine, 2004). Its fast expansion and growth relative to native seagrasses would be facilitated by its ecological flexibility in terms of substrate, depth, light intensity, temperature and salinity, and its efficiency for inorganic C uptake, and for N uptake in N-limited environments (see review by Winters et al., 2020). The first record of *H. stipulacea* in Martinique dates back to 2006, and from then until 2010, nearly 90% of changes that occurred in the seabed composition were in favour of *H. stipulacea* (Maréchal et al., 2013). This marine phanerogam rapidly expanded from North to South of the Caribbean coast, and then to the Atlantic coast (Ortolé, 2012). The South Caribbean of Martinique, and in particular the seagrass meadows of Les Anses d'Arlet, are known as a hot-spot for immature green turtles (Siegwalt et al., 2020). Thus, this rapid change in the composition of the seagrass meadows may have an impact on the population of immature green turtles in Martinique and compromise their development.

To date, few studies have mentioned the presence of non-native plant species in green turtles' diet. However, when consumed, fast-growing invasive species can have significant impact on turtle health. Indeed, certain macroalgae that grow in locations with high nitrogen (N) loads may contain a high level of arginine, an amino acid that seems to explain the high occurrence of fibropapillomatosis in Hawaiian green turtles (van Houtan et al., 2010). In Hawaii, a study undertaken on more than two decades referenced a shift in the diet of green turtles, which gradually included introduced algae (e.g. *Acanthophora spicifera, Hypnea musciformis*, and *Gracilaria salicornia*) in their food habits as they became more abundant in the environment (Russell and Balazs, 2009). It took about 10-12 years for fast-growing non-native algae species and 20-30 years for slow-growing non-native algae species, to compose the vast majority of green turtles' diet there (Russell and Balazs, 2015, 2009). In 2014, Becking et al. reported one grazing event on the non-native seagrass *H. stipulacea* by a green turtle in Bonaire, Caribbean, and this was confirmed with another event recorded by Christianen et al. (2018). In this latter study, grazing was always observed within assemblages dominated by the native seagrass *T. testudinum*, which was significantly preferred over the invasive *H. stipulacea*. Nonetheless, the cafeteria experiments were undertaken between 2013 and 2016, i.e. from 3 to 6 years after the first record (in 2010) of the non-native *H. stipulacea* in Lac Bay, Bonaire (Willette et al., 2014). Even though investigations in seagrass occurrence evidenced changes in favour of *H. stipulacea* between 2011 and 2017 in Lac Bay (Christianen et al., 2018), the remaining quantity of native species and relatively short time period since the arrival of *H. stipulacea* may not have been sufficient for green turtles to include this new exotic species in their diet. Indeed, in Guadeloupe, French Caribbean, where *H. stipulacea* has been first recorded in 2010 (Kerninon, 2012), 12% of green turtles were observed positively selecting this invasive seagrass species (Whitman et al., 2019). The native *S. filiforme* was still the preferred food resource for most individuals, but these preferences could not be attributed to differences in nutrient content between the two species (Whitman et al., 2019). With significant modification and degradation of coastal marine ecosystems, there is a strong need to determine the parameters that may drive the spread of alien species at a fine scale. It is also crucial to study the factors that influence resource selection, growth and health of green turtles living in changing environments, as foraging patterns and preferences may have important consequences for plant species assemblages and consumers.

Consequently, we focused on the seagrass beds of Les Anses d'Arlet, Martinique, a green turtle foraging hotspot that encompasses bays with multispecific meadows, and bays with mono-specific meadows of *H. stipulacea*. We (1) analysed historical data on seagrass distribution and assessed seagrass species composition and availability in 5 bays in 2016 and 2018 to understand fine-scale evolution patterns of *H. stipulacea*, (2) performed green turtle behaviour and movement records to analyse time budgets and foraging habitat selection, (3) analysed green turtle bite counts and isotopic signatures in order to infer diet and food preferences according to turtle size class, and (4) collected marine plant samples to make a comparison of their nutritional composition and digestibility. In a context where seagrass meadows of Martinique are dominated by the invasive plant *H. stipulacea* since more than a decade, and given the high fidelity of immature green turtles of Martinique to their foraging areas (Siegwalt et al., 2020), we hypothesised that these turtles may have started to modify their foraging patterns, by including *H. stipulacea* in their diet. This research provides an insight into the way immature green turtles cope with a changing environment in space and time and discusses the drivers of alien species proliferation at a fine scale, including the possible impact of megaherbivores in regulating the expansion of an invasive marine plant.

2. Materials and Methods

2.2. Ethics statements

This study meets the French legal and ethical requirements. The protocol 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.

2.3. Study area

We conducted our study in Les Anses d'Arlet, located on the south-west coast of Martinique (French West Indies) (**Figure 6-1**). This coastal region offers several foraging grounds and is used as a developmental area for immature green turtles, which show high residency and site fidelity for specific bays (Siegwalt et al., 2020). We focused on five bays, from north to south: Anse Noire (AN), Anse Dufour (AD), Grande Anse (GA), Anse du Bourg (AB), and Anse Chaudière (AC), where seagrass, and to a lesser extent, algae, constitute a major part of the benthic biota (**Figure 6-1**). These bays also contain rock and coral habitats and are delimited by a rocky coastline and sandy beaches. GA (~75 ha), AB (~30 ha) and AC (~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 exotic invasive species (*Halophila stipulacea*) (Hily et al., 2010). AN (~8 ha) and AD (~10 ha) are covered by algae and *H. stipulacea* only.

2.4. Historical and recent seagrass distribution

2.4.1. Historical distribution of seagrass beds

The data on the distribution of seagrass beds in GA d'Arlet, from 1951 to 2004, are based on the work of Sermage (2006), and correspond to the maps produced by analysing aerial photographs (BDOrtho, SHOM, Diren Martinique) using Arcview software (version 9.1). In 2004, based on field surveys, C. Sermage also carried out a precise mapping of the seagrass beds in the south of the cove, present in the authorised mooring zone at that time (south of the jetty), and in the forbidden anchoring zone (north of the jetty). The distribution of benthic biocenoses present between 0 and 50 m depth, between AN and AC, is extracted from the cartographic work of Legrand, carried out between 2004 and 2007 around the Martinique Island (Legrand, 2010, 2009; Legrand et al., 2010). We also included sampling points on the seagrass beds carried out by Legrand between 2006 and 2008, and those carried out by F. Vedie (DEAL Martinique) in 2012, in order to try to understand the fine-scale propagation strategy of *H. stipulacea*.

2.4.2. Recent seagrass distribution and availability

The algo-floristic compositions of AN, AD, GA, AB and AC were assessed in early 2016 and 2018. This time frame (2 years) was chosen because the lateral expansion of *H. stipulacea* patches has been described as very rapid at some Caribbean sites (up to 6 $cm.d^{-1}$; Willette and Ambrose, 2009), which can potentially lead to significant changes in the composition of the meadow over a short time period. AN and AD being already entirely covered with monospecific seagrass stands of *H. stipulacea*, accompanied by a few algae mainly growing on the rocky banks of the bays, no precise mapping was done in these coves. In GA, AB and AC, 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 a 1 m^2 quadrat, 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 macro-algae and seagrass species were recorded on the pictures a posteriori. For each of the seagrass species and algae, the cover surface was ranked in 7 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) on these data, we created raster maps for each plant and for both years, whose extent corresponds to the shared surveyed area between 2016 and 2018. 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. This methodology allowed us to describe the evolution of each plant species availability from 2016 to 2018, at the site-level. For both years, maps of algae and each seagrass species were then combined into algo-floristic maps showing species distribution.

Since multiple plant species can co-occur at several spots within the bays, we then created two types of mosaic maps using the Voronoi function in QGIS (version 3.10.0, QGIS Development Team, 2020). The first type of map (composition map) was based on the presence/absence of the different plants, while the second (dominance map) was based on their percentage of soil cover and their relative dominance. On the latter, only dominant species were drawn, but there might be one or multiple dominant species if they showed equal cover. When vegetation was absent, sand was depicted on the map. The maps are thus subdivided into several polygons representing the different plant communities at a fine scale, which makes it possible to visualise the availability of these different plant assemblages at the site scale, and at each point on the map.

2.5. Turtle behavioural identification and time budgets

2.5.1. Behavioural identification from direct observations

The field observations protocol was as described in Ballorain (Ballorain, 2010). Three snorkelers prospected the bays of AN, AD, GA, AB and AC from May to September 2016, from December 2016 to May 2017, and in February, April and June 2018, looking for green turtles every day at varying times between 6 am and 6 pm. Snorkelers' GPS locations (used as a proxy of turtles' locations) were recorded every 1 to 2 seconds. These surveys resulted in 234 observations, during which the tracked turtles were video-recorded one by one with GoPro Hero 4 Silver cameras, using the focal sampling technique and as long as possible at a minimal distance of 4 metres. From those observations, we identified six behavioural categories: Swimming, Breathing, Resting, Feeding, Interacting, and Scratching (**Appendix 6-1**). Videos were watched carefully to record the behaviours and their timing.

2.5.2. Behavioural identification from multi-sensor data

In order to precisely obtain the time budget of the green turtles over several days, we automatically identified their behaviours from multi-sensor recordings (Jeantet et al., 2021). We deployed AGM (Accelerometer-Gyroscope-Magnetometer) devices on immature green turtles for periods ranging from 72 to 125 hours. The field work was carried out from December 2020 to May 2021 in GA (n=6) and ANAD (n=9) (more individuals will be equipped in the upcoming weeks). The device is comprised of a depth recorder (recording at a frequency of 1 Hz) combined with an accelerometer, gyroscope and magnetometer (recording at 25 Hz). The individuals were manually captured by free divers, following the method described in Nivière et al. (2018). The device was placed on a floating structure, which was fixed on the carapace by four section cups. We used a galvanic time-released system of ± 96 hours (see Jeantet et al., 2020 for more details). Once the system was released, the device was recovered by geolocation of their Argos SPOT-363A tag (MK10, Wildlife Computers Redmond, WA, USA) with a goniometer (RXG-134, CLS, France). We performed on the recorded data a fully convolutional network: the V-net. The latter was previously trained to automatically identify behaviours on labelled multi-sensor data (Jeantet et al., 2021). On the AGM recordings and over the entire deployment period, the V-net precisely identified seven behavioural categories: Breathing, Swimming, Gliding, Resting, Feeding, Scratching and Other (see Jeantet et al., 2018 for precise description of the categories).

2.5.3. Time budget analyses

In order to compare time budgets calculated from multi-sensor data to those obtained from direct observations, we merged the categories Swimming and Gliding (from the AGM) into Swimming while Interaction in the direct observations was labelled as Other. We computed the average time budgets (mean ± SD) of immature green turtles observed in ANAD, GA, AB and AC, and associated with the daytime (from 6 am to 6 pm) (for direct observation and AGM data separately) and night periods (for AGM data). Regarding daytime activity budgets from AGM, they were calculated from data recorded on day 2 (i.e. the second day after the installation, to ensure that time budget is not biased by the stress induced by capture). Using observations made in GA, where we had a large sample size, we also looked at the evolution of the average time budget according to the time of day.

2.6. Resource use and selection, and effect of turtle size

2.6.1. Using observation data

2.6.1.1. Foraging habitat use

Using behavioural and trajectory data obtained from the direct observations, plus those obtained from 7 individuals equipped with onboard cameras CATS, every GPS-derived locations were associated with the behavioural category recorded at the same time, when possible. Individuals associated with fewer than 30 GPS-derived locations were removed so that the tracks of 62 individuals were analysed to investigate fine-scale foraging habitat selection. These individuals had been tracked in GA in 2016-17 (n=44) and 2018-19 (n=12, of which 7 were followed using onboard cameras associated with a GPS), and in ABAC in 2016-17 (n=2) and in 2018 (n=4). For each individual, we calculated the proportion of GPS-derived locations in each algo-floristic community type. See **§2.6.1.3** for a description of habitat selection analyses.

2.6.1.2. Food utilisation

Recordings from the direct observations and onboard cameras were watched and analysed by the field observers. For each foraging bout (sequence of time dedicated to foraging) of each focal follow (sometimes referred as 'individual' although they were not distinguished so that multiple focal follows may refer to the same individual), and when possible, bites (as defined by Thomson et al., 2018) were counted and assigned a prey category: *H. stipulacea*, *S. filiforme*, *T. testudinum*, *Algae*, Other (typically animal prey), or Undetermined. Extra observations targeting individuals foraging were made from June to October 2019 in and around the main foraging hotspots, and enabled counting bites and determining associated prey directly. Foraging bouts were also timed. Overall, focal follows contained on average (± SD) 8.58 ± 12.52 foraging bouts (range: 1-94), with a mean (± SD) duration of 2.80 ± 2.27 min per foraging bout.

Food utilisation was investigated in three different ways. First, we assessed diet composition of turtles foraging in bays with monospecific (AN/AD) or multispecific (GA/ABAC) seagrass meadows, for each individual associated with bite count. We also calculated the average diet composition of immature green turtles evolving in sites with monospecific or multispecific meadows (mean proportion of bites on each resource ± SD). Refer to **Appendix 6-2. A**, for details about selection procedures for individuals included in the analyses. Then, we performed analyses of food selection for individuals foraging in GA and ABAC only, as precise availability of *H. stipulacea*, *S. filiforme*, *T. testudinum*, and Algae was determined for bays with multispecific seagrass meadows only (refer to **§2.4.2**). In second place, we thus investigated food selectivity at the site level (refer to **§2.6.1.3** for food selection analyses), i.e. based on the total availability of each food resource in the site and year considered (refer to **Appendix 6-2. B**, for details about selection procedures for individuals included in this analysis). Third, we investigated food selectivity at a finer

spatial scale (refer to **§2.6.1.3** for food selection analyses), i.e. based on the average availability of resources (across all foraging bouts considered) in the turtle's immediate environment (refer to **Appendix 6-2. C**, for details about selection procedures for individuals included in this analysis).

2.6.1.3. Habitat and food selection

Selection ratios are commonly used to study resource (habitat or food) selection by animals. The Manly's selection ratio w_i (also called the forage ratio$_i$) is the basis for several resource selection analyses and corresponds to o_i, the proportion of a resource *i* used by an individual, divided by π_i, the proportion of *i* available in the environment (Manly et al., 2002): $w_i = \frac{o_i}{\pi_i}$.

For habitat selection analyses, o_i was defined as the proportion of GPS-derived locations of an individual's forage path in a particular seagrass community *i* (defined based on the Voronoi algo-floristic composition map), while π_i was defined as the corresponding availability (in terms of surface coverage) of the *i* habitat in the study site and for the appropriate year.

For food selection analyses, o_i was defined as the proportion of bites on the *i* item during either the follow or foraging bout and π_i, either as the total availability of *i* in the study site and corresponding year, or as the mean availability of the *i* element in the close environment of the turtle during the foraging bouts considered. Here, the π_i term referred to surface coverage.

To test the hypothesis of identical habitat use by all animals, we used the eigenanalysis of selection ratios ('eisera' function) and the Chi-squared tests of the 'wides' functions proposed in the *adehabitatHS* R package (Calenge, 2006). The results we obtained precluded the use of the compositional analysis of habitat use ('compana' function) as described by Aebischer et al. (1993), because we found differential habitat use by several groups of individuals. To investigate foraging habitat and food selections in our immature green turtles, we therefore performed analyses of resource selection at the individual level and selected the Manly's standardised selection ratio B_i (also called Chesson's alpha α_i or Vanderploeg and Scavia's selectivity coefficient W_i), which corresponds to the estimated probability that a *i* resource unit is selected in the environment if all resources were equally available (Lechowicz, 1982; Manly et al., 2002). For each individual, this index is calculated as: $B_i = \frac{w_i}{\sum_i^n w_i}$, where *n* is the total number of resources available in the study site (n=16 in habitat selectivity analyses or n=4 in food selectivity analyses). The index gives values between 0 et 1 and is influenced by both the considered *i* resource abundance and the other resources available, so that values close to 1/n indicate random habitat use or feeding, values under 1/n indicate negative selection, or avoidance, and values above 1/n indicate positive selection, or preference. For each individual, the resource associated with the highest value of B_i was considered as its favourite resource (habitat or food). This selection ratio has the advantage of not being impacted by inclusion or exclusion of seldom-used resources, which allows inter-individual comparison (Lechowicz, 1982). In addition, when comparing food selection in juvenile green turtles in Bimini, Bahamas, using Ivlev's, Johnson's and Chesson's selection indices, Gillis et al. (2020) found that the Chesson's index proved to be the most informative as it captured variable forage availabilities and thus, diet selection variability between spatial scales. Following analyses at the individual level, for each resource (habitat or food), we determined the proportion of individuals that positively selected this particular resource, and the proportion of individuals that selected this particular resource as their favourite one.

2.6.2. Using isotopic analyses

2.6.2.1. Data collection

Because turtle size cannot be precisely assessed during in-water focal observations, we used another method to investigate the effect of turtle size on resource selection. Isotopic signatures of organisms are useful in nutritional

analyses, as they inform about the trophic level as well as habitat and food resources (Arthur et al., 2008). The method consists in measuring the proportion of two forms (called isotopes) of a certain atom with a different number of neutrons, and comparing the results obtained for a consumer and its potential prey. Isotopic signature determination therefore requires the collection of tissue samples from a consumer and its potential resources. Turtle (*n*=80) tissues were obtained (from biopsies in the triceps) from wild individuals captured in the field during CMR campaigns in 2013, 2015 and 2016 at GA and AB (see Nivière et al., 2018, for description of the capture protocol). Animals were measured using curved carapace length (CCL) before they were released at their capture site. Plant species collected at the two sites for isotopic signatures determination were the three phanerogams of interest (*T. testudinum* (*n*=5), *S. filiforme* (*n*=5), *H. stipulacea* (*n*=10)) and several algae (*Acanthophora spicifera* (*n*=1), *Avrainvillea fulva* (*n*=1), *Avrainvillea nigricans* (*n*=1), *Caulerpa cupressoides* (*n*=2), *Caulerpa sertularioides* (*n*=2), *Cerarium ciliatum* (*n*=1), *Dictyota dichotoma* (*n*=1), *Halimeda incrassate* (*n*=4) and *Penicillus capitatus* (*n*=6)). Isotopic values δ^{13}C and δ^{15}N were determined using mass spectrometry following standard methods. In our study, these values refer to the $^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$ ratios, respectively.

2.6.2.2. Data analyses

Regarding plant isotopic ratios, ANOVAs (Fisher's tests) were run, with site and plant type or seagrass species as factors, followed by Tukey post-hoc tests when multiple comparisons of means were necessary. Then, based on CCL, turtles sampled were gathered in three classes: those whose CCL ≤ 55 cm (referred as small, *n*=10); those whose CCL is comprised between 55 cm and 70 cm (referred as medium, *n*=32) and those whose CCL ≥ 70 cm (referred as large, *n*=38). Isotopic ratios of turtles of different sizes were compared using the Mann-Whitney-Wilcoxon test, followed by multiple pairwise-comparisons with p-adjustments using the Bonferroni correction. Turtle and plant isotopic signatures δ^{15}N were plotted against δ^{13}C values, to better visualise the correspondence between values of the consumer and its possible prey, and the effect of turtle size.

2.7. Comparison of nutritional composition and digestibility between native and invasive plants

2.7.1. Plant sampling and processing

Between 2015 and 2020, we collected macroalgae (species: *Acanthophora spicifera*, *Avrainvillea fulva*, *Avrainvillea nigricans*, *Caulerpa cupressoides*, *Caulerpa sertularioides*, *Cerarium ciliatum*, *Cladophora prolifera*, *Dictyota prolifera* and other *Dictyota sp.*, *Halimeda incrassata*, *Penicilus capitatus*, *Sargassum fluitans*, *Sargassum histrix* var. *buxifolium*, *Udotea flabellum*, *Ulva fasciata*) and seagrass species (leaves of *T. testudinum*, *S. filiforme* and leaves and (mainly above-ground) rhizomes of *H. stipulacea*, as rhizomes of this species are easily accessible for feeding) at several sampling points in GA and AN to assess their nutritional composition. Fewer samples of *S. filiforme* and algae were collected because of their paucity in the environment, and to avoid affecting seagrass natural dynamics and availability. Once collected, samples were frozen until processing, or directly rinsed three times in fresh water to remove debris, invertebrates, epiphytes and excess salt; and rhizome were separated from leaves when necessary. 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 (or until constant mass), and packed in airtight bags for transport to the laboratory. Samples were freeze-dried twice (or until constant mass, i.e. successive weighing did not differ by more than 0.1%) before dry weight (DW) of each sample was determined. Dried samples were then ground (RETSCH ZM200 grinder, with a grid perforated with 1 mm holes) to a homogeneous powder.

2.7.2. Nutritional composition and digestibility determination

Samples were freeze-dried again before conducting nutritional content analyses. Samples were analysed in duplicate except when their volume did not allow it. In the following analyses, samples were always weighed to ± 0.001 g.

2.7.2.1. Energy content

The energy content of algae, as well as seagrass rhizome and leaf samples was determined using a Parr 6200 calorimeter (Parr Instrument Co., Moline, Illinois, USA) in which agglomerated powder pellets of about 1 g of sample were burnt. From the gross energy measured, we subtracted the energy related to the combustion of the wire (allowing ignition) and that related to the formation of mineral acids produced because the combustion is complete, and therefore more advanced than that which occurs in a living being.

2.7.2.2. Mineral & organic content

For mineral content determination of all samples, subsamples of approximately 1 g of dry matter were burned at 500°C for 24 hours, then weighed again to measure the amount of ash remaining. This method allows determining the relative proportions of organic and mineral matter in the sample, so that nutritional content can be expressed per gram of organic matter.

2.7.2.3. Carbon and Nitrogen content

C and N contents of part of the samples (some algae and above-ground seagrass materials) were determined using the Dumas combustion method, associated with a thermal conductivity detector so that gases produced during the reaction may be quantified and expressed in terms of percentage of C and N in the sample (in dry weight) (Caria et al., n.d.; Chang and Zhang, 2017; Smith and Tabatabai, 2003).

2.7.2.4. Soluble carbohydrates content

Soluble carbohydrates (polysaccharides) were measured in part of the samples (some algae and above-ground seagrass materials) on a continuous flow chain, using the neocuproin method (adapted from Brown, 1961). The method consists in extracting the water-soluble sugars from the plant tissues and then hydrolysing them with an acid to obtain simple carbohydrates. Monosaccharides' reducing power is then used to reduce, after heating, a cupric-neocuproin chelate into a red copper-neocuproin complex, which absorbs at 460 nm. The determination of reducing sugars is carried out using an auto-analyser and a glucose standard curve, allowing the results to be expressed in glucose equivalent.

2.7.2.5. Fibre content

Fibre content was measured in part of the samples (some algae and above-ground seagrass materials) using the Van Soest sequential fibre solubilisation method (Goering and Van Soest, 1970). This gravimetric 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). Neutral soluble detergent (NDS) added with amylase (which allows starch to be degraded) first allows separating cytoplasmic compounds from all insoluble fibres (NDF). After filtration, soluble acid detergent (ADS) helps extracting soluble fibres (ADF), before sulphuric acid is used so as to retain ADL only. After each of the three phases, the fractions are passed through a desiccator and then weighed. Until the last stage, mineral matter is present in all three fractions NDF, ADF or ADL. A mineralisation stage at 500°C thus allows the proportion of ash to be determined in relation to the proportion of lignin. Once the ash-free ADL is expressed as a percentage of dry matter, the quantity of the three types of fibre can be determined as follows:

Lignin = (ash-free) ADL

Cellulose = ADF - ADL

Hemicellulose = NDF – ADF

2.7.2.6. Enzymatic digestibility

The enzymatic digestibility assay was carried out in part of the samples (some algae and above-ground seagrass materials) using a method adapted from Aufrère (2007). This method allows estimating the potential digestibility of plant samples through the action of enzymes (pepsin, cellulase, amyloglucosidase). The samples were first incubated at 40°C with pepsin (a gastric enzyme whose role is to break down proteins in the food bolus). The starch was then gelatinised at 80°C before being degraded by amyloglucosidase during a second incubation. This lead to the release of glucose molecules, then broken down by cellulase. After each step, solubilised fractions were incubated at 70°C for 48 h and then, weighed. The proportion of solubilised plant material represents the fraction degraded by the enzymes.

2.7.3. Statistical analysis

Differences in plant nutritional content and digestibility between groups were analysed using non-parametric Kruskal-Wallis tests on each variable mentioned above. When applicable, multiple pairwise-comparisons between groups were also performed. We used alpha values set at 0.05. Statistics were performed in R (R Core Team, 2020). Results are presented as mean values ± standard errors (SE).

3. Results

3.1. Historical and recent seagrass distribution

As indicated by Sermage (2006), the seagrass area of GA decreased by about 10% between 1951 and 2004 (**Appendix 6-3**). This change was not progressive as two major periods of regression were highlighted, between 1951 and 1982 (31 years, -20%) and between 1997 and 2000 (3 years, -44%), followed by periods of recovery. Although the absolute surface area of seagrass only slightly decreased, it seems that the proportion of sparse meadows increased over time, while dense meadows were being lost. In 2004, seagrass meadows extent was greater in the banned anchorage zone, but a large proportion of them were sparse (especially *T. testudinum*), whereas the seagrass meadows in the mooring zone had a patchy configuration (essentially composed of *S. filiforme*) (Sermage, 2006) (**Appendix 6-3**).

The cartography of marine benthic habitats for the 2004-2007 period (Legrand, 2010, 2009; Legrand et al., 2010) (**Appendix 6-4**) indicate seagrass were scarce in AN and AD, while they were well developed in GA and ABAC. Algae were also present within the 0 – 7 m depth area of these bays, on the outermost part, and were the most represented communities beyond 7 m. Sea sponges and gorgonians were frequent in between AB and AC. Seagrass sampling points (**Appendix 6-5**) made in 2006-2008 indicate monospecific spots of *T. testudinum* were present in AD, in the central and north parts of GA, and in the north of AB, while monospecific patches of *S. filiforme* could be found in AD and AC. Mixed assemblages of this two seagrasses were found in AD and at the northern end of AB. At that time, *H. stipulacea* had not been recorded in Les Anses d'Arlet. In 2012 however, *H. stipulacea* was found interspersed with native species, in the north east and central parts of GA, and in AB and AC, and monospecific spots of *H. stipulacea* were also recorded in the four bays studied, especially in AN, south of GA, north of AB and in AC.

Regarding recent seagrass distribution (**Figure 6-2**), in GA, marine plants covered 89% in 2016, and 83.5% in 2018 of the surveyed area common to 2016 and 2018 (42.5 ha), while they covered 100% of the surveyed area common to 2016 and 2018 in ABAC (45 ha) in 2016, and 91% in 2018. In the two sites and for both years, *H. stipulacea* covered between 55 and 63% of the total area, *T. testudinum* between 10 and 14%, *S. filiforme* between 3.5 and 7%, and algae between 9 and 22.5%. From 2016 to 2018, the proportion of the surface covered by algae decreased (-1% in GA, and -6.5% in ABAC). Regarding *H. stipulacea*, it decreased by 8% in GA, but increased by 1.5% in ABAC. As for native seagrasses, they both increased in GA (+1% for *S. filiforme*, and +2% for *T. testudinum*), but decreased in ABAC (-2% for *S. filiforme*, and -2% for *T. testudinum*). Refer to **Appendix 6-6 and Appendix 6-7** for composition and dominance Voronoi maps.

3.2. Time budget

Time budget diagrams are drawn in **Figure 6-3**. Data from AGMs are preliminary results, as more individuals will be equipped in the upcoming weeks. In both single-species and multi-species meadow sites, the turtles fed mainly during the day, and rested at night (>72% of the time, as evidenced by the AGM data), except in AC where resting was a dominant behaviour in the daytime. For ANAD and GA (sites where both methods were used), the proportion of time allocated to feeding and swimming was higher in the data from direct observations than in those from AGMs, while the time allocated to resting was lower. Regarding inter-site differences, the time budgets were roughly similar between ANAD and GA, although the time allocated to feeding appeared somewhat higher in GA (48.5%) than in ANAD (35.7%). At ABAC, the time allocated to feeding, resting, and surfacing was quite low (about 8-12% of the time each), while swimming was predominant (70.8%). At AC, turtles were not seen feeding, and resting behaviour predominated (60.6%), but the small sample size at this site prevents drawing clear conclusions. The evolution of time budget with time of the day is available in **Figure 6-4**

3.3. Resource use and selection, and effect of turtle size

3.3.1. Using observation data

3.3.1.1. Foraging habitat selection

Resource availability was defined based on the Voronoi algo-floristic composition map (**Appendix 6-6**), as the dominance map had the inconvenience of masking rare species that could still be of interest for green turtles. The eigenanalysis of selection ratio (based on all individuals, **Appendix 6-9**) and the chi-squared test (Khi2L1 = 86120.95 , df = 602, p < 0.001, calculated using 'widesII' on the w_i of individuals from the largest group, i.e. individuals monitored in GA in 2016-2017 where the resource availability was the same for all) indicated individuals did not select resources homogeneously, and this pattern was not likely to be linked with year or study site. When considering w_i values of all individuals using the 'widesIII' and 'eisera' function, the random habitat use hypothesis was rejected for all individuals (**Appendix 6-10**), which appeared to make different habitat choices, with some having intermediate preferences between multiple algo-floristic communities (**Appendix 6-9**).

When considering the Manly's standardised selection ratios, most individuals positively selected more than one algo-floristic community as a foraging habitat (**Appendix 6-10**). The communities SHA, TH, TSHA and THA were selected by more than 30% of green turtles each, whereas the monospecific stands of *H. stipulacea* were selected by less than 20% of individuals (**Figure 6-5, bar chart**). On the 14 individuals that positively-selected a unique foraging habitat type, two dedicated their foraging activities to the *H. stipulacea* seagrass community (**Appendix 6-10**). When looking at favourite foraging habitats (**Figure 6-5, pie chart**), the SHA algo-floristic community came first, preferred by about 31% of the turtles. Meadows exclusively composed of *H. stipulacea* were favoured by 6% of individuals only.

3.3.1.2. Diet in bays with monospecific or multispecific seagrass meadows

In the sites with monospecific stands of *H. stipulacea*, on the 27 individuals we followed, all except 3 (about 89%) were seen foraging on *H. stipulacea* (**Figure 6-6, bar chart**). Overall, *H. stipulacea* was the item the most represented in the diet (82 ± 34% of the bites), followed by algae (12 ± 28%) and Other (6 ± 15%) (**Figure 6-6, pie chart**). In sites with multispecific seagrass meadows, on the 31 individuals we followed, all except 5 (about 84%) were seen foraging on *H. stipulacea* (**Figure 6-7, bar chart**); however, *H. stipulacea* only represented 29 ± 38% of the bites, on average (**Figure 6-7, pie chart**), with high variability among individuals. Native seagrass species were the most represented in the diet (51 ± 36% for *T. testudinum* and 19 ± 28% for *S. filiforme*). Algae (0.004 ± 0.02%) and Other items (0.005 ± 0.025%) were very rare.

3.3.1.3. Food selection

Based on food resource availability at the site level

When considering availability at the site level, the random food resource use hypothesis was rejected for all individuals (**Appendix 6-11**). About 40% of the turtles positively selected more than one food resource. *T. testudinum* and *S. filiforme* were positively selected by 76% and 44% of the individuals monitored, respectively, while *H. stipulacea* and algae were positively selected by 24% and 3% of the turtles monitored, respectively (**Figure 6-8, bar chart**), which means that 76% of the turtles avoided the invasive seagrass, and 97% avoided algae. Regarding favourite resources, native species considered together were preferred by about 83% of the turtles monitored, followed by *H. stipulacea* (about 18%) (**Figure 6-8, pie chart**).

Based on food resource availability in the turtle's close environment

When considering availability at the site level, the random food resource use hypothesis was rejected for all individuals (**Appendix 6-11**). About 25% of the turtles positively selected more than one food resource. *T. testudinum* and *S. filiforme* were positively selected by 95% and 20% of the individuals monitored, respectively, while *H. stipulacea* and algae were positively selected by 10% and 0% of the turtles monitored, respectively (**Figure 6-9, bar chart**), which means that 90% of the turtles avoided the invasive seagrass, and all turtles avoided algae. Regarding favourite resources, *T. testudinum* was preferred by 90% of the turtles monitored, followed by *H. stipulacea* (10%) (**Figure 6-9, pie chart**).

3.3.2. Using isotopic analyses

Regarding plant isotopic signatures, there was no effect of collection site on both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. However, we found significant differences between algae and phanerogams ($\delta^{13}C$: -12.1 ± 3.5‰ vs. -7.4 ± 1.4‰, respectively, $F(1)=26.73$, $p<0.001$; $\delta^{15}N$: 1.78 ± 2.52‰ vs. -0.06 ± 0.95‰, respectively, $F(1)=8.9$, $p<0.01$). There was also a significant difference in $\delta^{13}C$ (but not in $\delta^{15}N$) between seagrass species ($F(11)=12.83$, $p<0.001$). The $\delta^{13}C$ was significantly different only between *S. filiforme* and *H. stipulacea* (-4.69 ± 1.82‰ vs. -8.50 ± 0.72‰, respectively, $p=0.027$; $\delta^{13}C$ of *T. testudinum* = -7.86 ± 0.46‰). Values of $\delta^{15}N$ were worth -0.42 ± 0.47% for *T. testudinum*, -0.78 % ± 1.05 for *S. filiforme*, and 0.47 % ± 0.79 for *H. stipulacea*.

Regarding green turtles isotopic signatures, $\delta^{13}C$ was significantly different between turtles of the three size classes ($\chi^2(2)=33.07$, $p<0.001$, large: -7.96 ± 1.03‰, medium: -9.22 ± 1.67‰, small: -12.51 ± 1.42‰). P-values were <0.001 for all pairwise comparisons. Similarly, $\delta^{15}N$ was also significantly affected by thrtle size classes ($\chi^2(2)=21.343$, $p<0.001$, large: 4.60 ± 1.10‰, medium: 4.97 ± 1.01‰, small: 7.86 ± 1.9‰. Multiple comparisons were: l*arge-medium*: p=0.33 (not significant), *large-small*: p<0.001, *medium-small*: p=<0.001. Green turtles had values of $\delta^{13}C$ that spanned those of both algae and seagrasses analysed, but turtle $\delta^{15}N$ values exceeded plant isotopic signature by 5 ‰ at the maximum. Small turtles had signatures more similar to those of algae while larger individuals had signatures closer to those of seagrass (**Figure 6-10**).

3.4. Comparison of nutritional composition and digestibility between native and invasive plants

Overall, native seagrasses had a similar composition, except for their content in soluble carbohydrates, hemicellulose and lignin (higher in *S. filiforme*), and in cellulose (higher in *T. testudinum*). Digestibility rates were also close. The compositions of *H. stipulacea* leaves and rhizomes were also comparable, except for their content in N, hemicellulose and lignin (higher in leaves), and their soluble carbohydrate content and C:N ratio (higher in rhizomes). Digestibility rates were close for the two tissues of the invasive species. Compared to native seagrasses, *H. stipulacea* had lower energy, C, N and lignin content, but higher C:N ratio and digestibility. Soluble carbohydrate content was very high in the rhizomes compared to all other groups. The C:N ratio was also very high, due to very low N content. The nutritional composition of algae was quite distinct from those of seagrass, with higher mineral content, and lower energy, C, and cellulose content. Yet, digestibility was similar. Refer to **Figure 6-11** for a representation of means ± SE and

significant differences between groups. Refer to **Appendix 6-12** for exact sample sizes and mean ± SE values.

4. Discussion

4.1. Resource use and selection in immature green turtles, and influencing factors

Bioinvasions are considered as one of the main threats leading to biodiversity loss. The successful invasion of the exotic seagrass *H. stipulacea* in the Caribbean has been evidenced by its rapid spread throughout this area of the world (Ruiz et al., 2017; Willette et al., 2014) and displacement of native seagrass species (Maréchal et al., 2013; Muthukrishnan et al., 2020; Steiner and Willette, 2015; Willette and Ambrose, 2012), hence the relevance of investigating the contributing factors to its spread. We focused on a foraging hotspot for immature green turtles in the southwestern Martinique (**Figure 6-1**). In the bays of Les Anses d'Arlet covered with multispecific seagrass meadows, we found that most turtles selected for areas composed of a mixture of native and invasive species, sometimes associated to algae (**Figure 6-5 ; Appendix 6-9; Appendix 6-10**). This is certainly due to the very low proportion of patches of native species free of *H. stipulacea*, because food utilisation analyses confirmed native seagrasses were the most represented in turtle's diet (**Figure 6-7**). Indeed, when looking at food intakes (as a number of bites per resource type), native seagrass species constituted 70% of the diet on average (**Figure 6-7**), despite their low cover relative to the exotic species (**Figure 6-2**). Indeed, foraging patterns were not random, because consideration of resource availability confirmed native seagrasses were positively selected by many turtles (**Appendix 6-11**), with about 60% of individuals preferring *T. testudinum*, followed by 24% of individuals favouring *S. filiforme* (**Figure 6-8**). However, these results are based on forage availability within the whole bays of interest (where native species are rather rare, and *H. stipulacea* predominant), whereas green turtles have been evidenced to select for specific plant communities. Gillis et al. (2020) suggested that the spatial scale considered for inferring resource availability can affect food selection outcomes. When accounting for average forage availability in each turtle's close environment instead, the preference for *H. stipulacea* did not increase. On the contrary, the proportion of individuals with a preference for the invasive species decreased from 18 to 10%, while those for *T. testudinum* rose to 90% (**Figure 6-9**). Consumption of algae was marginal in both cases. Thus, even more than 10 years after the introduction of *H. stipulacea* in Martinique, native species are still the most consumed. These results, consistent with those of Christianen et al. (2018), and Whitman et al. (2019) in the Caribbean, similarly suggest that for now, the feeding behaviour of green turtles tends to favour the spread of the invasive *H. stipulacea* rather than slow its expansion.

Selectivity for specific vegetal resources may be influenced by several factors, such as forage relative availability (López-Mendilaharsu et al., 2008), nitrogen and phosphorus content (Bjorndal, 1980; Moran and Bjorndal, 2007), as well as energy content (Arthur and Balazs, 2008). Nitrogen and energy contents of plants have been linked to turtle growth rate and reproductive parameters in different experiments (Bjorndal, 1980; Wood and Wood, 1981), indicating resources with the highest proportions of these elements may be targeted by turtles to meet their energy requirements and increase their fitness. In our study, turtles seem to feed irrespectively of resource abundance, which lead us to describe and compare the nutritional content and digestibility of various plant resources present in the environment. Except for *T. testudinum* in which we measured low soluble carbohydrate content compared to Christianen et al. (2018), values we obtained (**Appendix 6-12**) were comparable to those found in other Caribbean areas colonised by *H. stipulacea* (Christianen et al., 2018; Muthukrishnan et al., 2020; Whitman et al., 2019). Thus, it is likely that the strong preference for native seagrass species, and in particular for *T. testudinum*, is related to the nutritional benefits they might confer. Indeed, native seagrass leaves had mean contents in energy (native species: ca. 14.1 kJ/g DW, *H. stipulacea:* ca. 11.7 kJ/g DW, algae: 8.5 kJ/g DW), and in nitrogen (native species: ca. 2 % DW, algae: 1.8 % DW, *H. stipulacea* leaves and rhizomes: 1.5 and 0.75 % DW, respectively) significantly higher than in algae and in leaves and rhizomes of the exotic species, and lower C:N ratios than *H. stipulacea* (native species: <20, *H. stipulacea* leaves and rhizomes: 23.4 and 44.8, respectively) (**Figure 6-11**).

Nevertheless, even though *H. stipulacea* generally appeared avoided by green turtles foraging on multi-species meadows (**Appendix 6-11**), this negative selection may result from its widespread presence in the environment. Most green turtles were actually observed consuming *H. stipulacea*, in varying proportions (**Figure 6-7**), and few of them positively selected this species (**Figure 6-8,Figure 6-9**, **Appendix 6-11**), indicating that a switch in the diet might be possible in the future. This behaviour may result from the foraging strategy of herbivores, which sometimes consume items regardless of their quality, to maximise quantity of food intake depending on their level of satiety or in order to assess temporal changes in relative palatability of food items; a strategy called 'momentary maximisation' (Senft et al., 1987). Green turtles that perform rotational grazing certainly to maintain high levels of nutrients over time (Bjorndal, 1980; Hernández and Van Tussenbroek, 2014; Moran and Bjorndal, 2007) might use such strategy to recognise the point at which recropping the same seagrass patch is no longer interesting due to a lower nutritional quality compared to other plants in the environment. In AN and AD however, native seagrass species have completely disappeared and have been replaced by the invasive *H. stipulacea*. In spite of this, green turtles showing high site fidelity to these two small bays are still present (Siegwalt et al., 2020), and have incorporated *H. stipulacea* in their diet, with an average of 82% of bites dedicated to this species. As interference competition has already been described in green turtles (Thomson et al., 2015), it is possible that monospecific stands of *H. stipulacea* may host individuals that have been restricted to low quality habitats by more competitive ones. As suggested by Whitman et al. (2019), another reason why some turtles may use *H. stipulacea* is that they have been performing the ontogenetic shift towards neritic habitats when this species was already dominant in the environment. Inclusion or exclusion of a food type in the diet may be conditioned by recent experience (Senft et al., 1987), and given that recent recruit might not have experienced more valuable resources, they continue to feed on *H. stipulacea*. Because this species has lower energy and N contents (**Figure 6-11**), we can however expect changes, at least in their 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 for example), or rather to compensate for the low energy density of *H. stipulacea*, by increasing the proportion of time devoted to eating, and thus, the amount of material consumed.

The analysis of time budget indicated the distribution of time allocated to each activity was very variable between individuals and between sites, with little consistency even among the multi-species sites (**Figure 6-3**). From the direct observations, we found that immature green turtles dedicated half of their daytime to foraging in GA (48.5%, i.e. ca. 5h50), which is still far from the average feeding times (>8h30) reported in the US Virgin Island, Caribbean (Ogden et al., 1983; Williams, 1988), Florida (Makowski et al., 2006), Mayotte (Ballorain et al., 2013), and Hawaii (Rice et al., 2000). These differences may be related to turtle body size, with smaller individuals being more constrained by gut volume and digestive capacities than larger ones (Bjorndal, 1985, 1980), which can feed continuously throughout the day. In GA, we actually observed that the proportion of time allocated to foraging was not homogeneous throughout the day (**Figure 6-4**), a pattern also observed elsewhere (Bjorndal, 1980; Mendonça, 1983; Ogden et al., 1983; Okuyama et al., 2013; Williams, 1988). Differences observed between studies may also be linked with site-specific differences, such as water temperature, which may affect digestive efficiency (Bjorndal, 1985, 1980), or even food quantity or quality. The method used to infer turtle behaviour, and the inclusion or exclusion of breathing behaviours in the foraging bouts may also have led to variable time budgets between studies. In the study of Okuyama et al. (2013) and in ours, turtle respirations were not included in the foraging bouts, and results obtained for daily feeding time in these two studies are closer (ca. 5h50 in GA and 4h20 in ANAD in our study, and ca. 4h50 in Okuyama et al. (2013)). Regarding data obtained from the AGM, feeding durations were lower (ca. 2h20 in ANAD and 2h50 in GA) than those calculated from direct observations. Sample sizes are still limited at this time, inter-individual differences were large, and only the 2nd day of follow-up was included in the analyses. Stress associated with capture can affect the behaviour of turtles (Bay et al., 2008; Thomson and Heithaus, 2014). Thus, it is possible that turtles in our study had not returned to normal behaviour yet, which will be verified by analysing the evolution of the daily time budget over time when we will be able to equip turtles for a longer period of time. In AB, a very small amount of the daytime (12.3%, i.e. ca. 1h30) was allocated to foraging. Individuals appeared swimming most of the time, while in AC, resting was prevalent. Only few individuals have been followed in AC so far (n=3), so caution should be taken when interpreting the results, but as there are no native seagrasses there, this site might be used as an alternative resting

site for some individuals. In AB, the low feeding time during the day is perhaps due to higher energy and nutrient acquisition at that site if turtles continuously re-graze the same seagrass patches (Bjorndal, 1980; Moran and Bjorndal, 2007), hence the need to feed for shorter periods. To confirm or refute this hypothesis, collection of additional samples in the foraging areas of AB and GA are needed for comparing sample composition between these sites. Turtles in these two sites may also have adopted different foraging strategies, that is, time-minimisation, which may limit exposure to adverse factors (predators, competitors, human disturbance, etc.) encountered while foraging and enhance time allocated to beneficial nonforaging activities (grooming, resting etc.); or nutrient-maximisation, which may increase fitness if survival and reproduction increase proportionally with the amount of nutrients acquired (Belovsky, 1984). Individuals foraging in AB may be time-minimisers, i.e. they seek to achieve a minimal intake required of the most limiting nutrient in a minimum of time, whereas those in GA may be nutrient-maximisers, i.e. they try to acquire as many nutrients as possible in the time available, or until the gut capacity is reached, thus explaining differences in the time budgets. However, in AB, the time not devoted to feeding seemed to be spent swimming rather than resting. The large fraction of time allocated to swimming may be an artefact if turtles started moving before we had time to spot them foraging, as many turtles in AB appeared very hostile to humans. If the turtles in AB are actually often disturbed during daylight hours, it is possible that they may concentrate their foraging activity early or late in the day. Foraging at dawn and dusk has been observed in Japan (Okuyama et al., 2013). Although night feeding was rare in GA and ANAD (based on AGM data) where turtles seem accustomed to human presence, turtles in AB may undertake feeding sequences at night. Night feeding has been observed in Mayotte (Ballorain et al., 2013) as well as in Mexico (Seminoff et al., 2002) and Hawaii (Rice et al., 2000), two sites where this behavioural pattern has been associated with human activity avoidance. Regarding the sites with monospecific seagrass meadows (AN and AD), the time allocated to foraging (35.7%, i.e. ca. 4h20) was actually lower than in GA, contrary to what we expected. Maybe bite size or processing rate are higher on *H. stipulacea*, which would result in the turtles' intestines filling up more quickly. Or perhaps *H. stipulacea* has other nutritional advantages over native seagrass species.

Indeed, food choice may also be influenced by the composition of the samples in vitamins, minerals, essential amino acids and soluble carbohydrates (Mcdermid et al., 2007), or by fibre content and digestibility (Bjorndal, 1980; Brand-Gardner et al., 1999). Despite lower energy and higher C:N contents compared to *T. testudinum* and *S. filiforme*, *H. stipulacea* had slightly higher mineral content (> 24.5 % DW, against < 23 % DW for native seagrasses), larger soluble carbohydrates content (3.7 and 0.5 % DW in rhizomes and leaves of *H. stipulacea*, respectively, vs 1.5 % DW in *S. filiforme* and 0.4 % DW in *T. testudinum*), and greater digestibility (>72 % DW for *H. stipulacea* vs <57 % DW for native seagrasses) (**Figure 6-11**). While hemicellulose and cellulose contents were quite close in leaves of the three seagrass species, differences in lignin content were high (*H. stipulacea* rhizomes and leaves: ca. 2 and 2.9 % DW, respectively, vs ca. 8.7 and 12.4 % DW in *T. testudinum* and *S. filiforme*, respectively) (**Figure 6-11**). Lignin has an energy density comprised between 21 and 27 kJ/g DW, against 17 kJ/g DW maximum for cellulose and hemicellulose (refer to Agrawal et al., 2014; Frei, 2013; Murphy and Masters, 1978; Welker et al., 2015). However, lignin digestibility is almost null so that the energy it contains is not available, and in addition, lignin forms complexes with cellulose and hemicellulose, which also prevents digestive enzymes from entirely breaking down these fibres (Bjorndal, 1980). Thus, lower lignin contents are associated with higher digestibility of the forage (Burkholder et al., 2011), which leads us to believe that turtles could actually extract as much (or more) energy from *H. stipulacea* than from the two native seagrass species. In AN and AD, some turtles also consumed non-negligible proportions of algae and small quantities of other food types, which may help them to satisfy their N requirements. Despite the relatively high lignin content of algae, these plants showed quite high digestibility (**Figure 6-11**). Lignin measured in some algae species may correspond to true lignin or to lignin-like compounds (Labeeuw et al., 2015; Martone et al., 2009), for which the digestibility is not known.

Other parameters can influence the digestibility of nutritional components. Bjorndal (1980) actually measured that digestibility of organic matter, energy, hemicellulose and protein increased significantly with turtle body size, hence the possibility that diet varies with body size. The results of our isotopic analyses support this idea, since δ15N was significantly different between small individuals (CCL ≤ 55 cm) and those in the other two size classes (55-70 cm and ≥ 70 cm CCL), and δ13C was significantly different between turtles of the three size classes (**Figure 6-10**). Enriched

δ15N generally indicate higher trophic levels, while enriched δ13C point out foraging occured in oceanic habitats or on macroalgae (Bradshaw et al., 2017; Cardona et al., 2009; Haywood et al., 2019), which is consistent with the idea that turtles switch from carnivory to omnivory or herbivory when they recruit to coastal foraging grounds (Jones and Seminoff, 2013). As evidenced for immature green turtles in Moreton Bay, Australia (Arthur et al., 2008) and in Texas (Howell, 2012), our data reflect a smooth rather than abrupt shift in the diet. The evolution of the isotopic signature with turtle body size shows that turtles of different sizes use different resources or at least similar resources in varying proportions. Thus, small individuals seem to favour algae, while medium ones tend to incorporate seagrass in their diet (with isotopic ratios closer to those of *H. stipulacea* and *T. testudinum*), and larger ones would probably mainly eat (native) seagrass. Differences between individuals of the same size class seem to remain, and it would be interesting to compare the isotopic signatures of turtles feeding on sites with multispecific meadows vs. those feeding on sites with monospecific meadows. Furthermore, as δ15N are similar among seagrasses and δ13C of *H. stipulacea* and *T. testudinum* are not significantly different, it is difficult to know whether turtles of medium size have an intermediate isotopic signature influenced by both algae and native phanerogam consumption, or whether their signature reflects the consumption of *H. stipulacea*. A more exhaustive collection of the resources potentially consumed by the turtles (including animal preys) and sampled in similar proportions would make it possible to calculate a range of possible food item type contributions, using isotopes mixing models (see Haywood et al., 2019). Nevertheless, the use of the most digestible resources (algae and *H. stipulacea*) by the smallest individuals is consistent with the fact that digestive capacity evolves with body size, because specific gut microflora able to digest seagrass fibres is thought to be acquired progressively depending on the environment encountered by the turtle (Bjorndal, 1980; Campos et al., 2018; Hungate, 1966; Price et al., 2017). In addition, Whitman et al. (2019) noted that small turtles selected *H. stipulacea* more often than expected. Turtles arriving at these sites may therefore benefit from the nutritional advantages of *H. stipulacea*, a species that could facilitate the dietary transition between pelagic and benthic feeding. In addition, food provisioning (fish and squid discards) by local anglers in AD may provide turtle with a readily available source of additional nutrients that could compensate for *H. stipulacea* low energy and protein content. Herbivores generally adopting risk-averse foraging strategies (Belovsky, 1984) thus remain in AN and AD, although native seagrass species may become more beneficial to turtles that have grown up. The average residence time in AN (2 yrs) indeed appears to be lower than in multi-species seagrass sites (>15 yrs) (Siegwalt et al., 2020). As nutritional requirements of wild individuals vary with age and activity (Balazs, 1979), *H. stipulacea* may no longer meet the nutritional requirements of green turtles above a certain size. Thus, slowed growth rates (Bjorndal et al., 2019), or tasting of native species (increasing the threshold of acceptable palatability) (Senft et al., 1987) may have triggered departure to multi-species seagrass sites.

4.2. Expansion pattern of *H. stipulacea* in Les Anses d'Arlet, Martinique, and facilitating factors

During part of their development, turtles may thus be able to apply herbivory pressure on the invasive seagrass *H. stipulacea*, especially in AN and AD where it is the only remaining seagrass species. In the past, however, the expansion of *H. stipulacea* was too rapid to be held back by the grazing of these mega-herbivores, so that it rapidly invaded large coastal areas in Les Anses d'Arlet. There may be many reasons why *H. stipulacea* has completely invaded some sites and not others. In the Caribbean, *H. stipulacea* has often been described colonising bare substrates, spreading from deep (where native species do not grow) to shallow waters, and then in seagrass beds composed of *S. filiforme* of which the thin shoots are generally quite far apart, and thus easily invaded and displaced by *H. stipulacea* (Maréchal et al., 2013; Steiner and Willette, 2015; Willette and Ambrose, 2012). In Les Anses d'Arlet, *H. stipulacea* certainly arrived transported by pleasure boats between 2008 and 2012 (Ortolé, 2012; **Appendix 6-5**), year in which it was already present in the 5 bays studied. In the 2004-2007 period, AN and AD were mostly composed of bare substrates, which necessarily facilitated the establishment of *H. stipulacea*, which remained free of any competition with other plant species. These small bays are often subject to swell and sediment mixing causing turbidity and reduction in light levels, which are certainly not favourable to the growth of native species. In sites with multi-species seagrass meadows, the expansion of *H. stipulacea* may have been more difficult, but several factors may have contributed to this. The distribution pattern of the three seagrass species in 2012 and again in 2016/2018

(also compared to the 2004-2007 biocenosis distribution) (**Appendix 6-4, Appendix 6-5; Figure 6-2**) suggest that *H. stipulacea* first intruded into the landscape where soil cover was lowest (within the sea sponge and gorgonians communities in ABAC) and at the places most subject to disturbance. The evolution of the native seagrass beds in GA over time has shown several phases of expansion and reduction, accompanied by a general trend towards a reduction in shoot density (Sermage, 2006) (**Appendix 6-3**). These changes may be due to an increase in boat traffic and presence in GA since 1950 (Sermage, 2006) and/or a drop in water quality. In 2003, the delimitation of a mooring zone to the south of GA seems to have led to heterogeneity in the seagrass shoot density (Sermage, 2006). This is the zone where *H. stipulacea* was found in monospecific beds in 2016/2018. Other areas show high cover of *H. stipulacea*. What they seem to have in common is the presence of gullies (**Figure 6-2**), whose water flows into the sea mainly during the rainy season, creating a significant input of nutrients, and increasing the turbidity of the environment. On the map of the GA seagrass beds in 2000 (**Appendix 6-3**), we can see that the native seagrass beds had disappeared in the two places facing the gullies, which thus facilitated the colonisation of *H. stipulacea*. Only the places where the native meadows were dense or had been spared by mechanical disturbances (central zone of GA temporarily closed to mooring in 2003) have been preserved from a total invasion of *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*. In addition, the strong preference of green turtles and other herbivores for native species in multi-species seagrass meadows (also see the review by Winters et al., 2020) may have increased pressure on *T. testudinum* and *S. filiforme*, thus giving an advantage to *H. stipulacea*. These explanations are consistent with those evidenced in other seagrass meadows in the Caribbean (see review by Winters et al., 2020). The minor changes in plant communities between 2016 and 2018 in GA and ABAC (**Figure 6-2**) nevertheless suggest that an equilibrium may have been reached, but the reasons why this is happening remain unclear and need to be investigated.

5. Conclusion and conservation implications

Thus the aggregation of green turtles in Martinique appears to be composed of individuals residing in sites with multispecific seagrass beds and specialised on native seagrasses (notably *T. testudinum*), and individuals inhabiting sites composed of *H. stipulacea* and algae, where a majority of the turtles have been observed consuming the invasive species. The potential nutritional benefits conferred by *H. stipulacea* due to its low digestibility, and the fact that green turtles almost all consume a small proportion of *H. stipulacea* suggest that greater inclusion of this species in the diet is possible. However, the lower residence time at one of the sites entirely colonised by *H. stipulacea* invites us to remain careful about our conclusions. If the nutritional supply provided by this species (in comparison to the native species) is insufficient or of poorer quality, this could have repercussions on the survival of the immatures, their growth rate, the age of sexual maturity, and nutritional deficiencies leading to a reduction in their immune defences which could expose them to certain diseases (fibropapillomatosis). There would also be a risk of weakening during the post-development migration towards adult foraging sites located several thousand kilometres away, and then, repercussions on the survival and reproductive success of these future breeders. Thus it seems important to carry out other studies allowing, for example, to compare the differences in growth rate and stress levels of individuals evolving on different types of meadows.

Although *H. stipulacea* was introduced to Martinique in 2006, it is likely that it only reached Les Anses d'Arlet in 2008-2012, which indeed seems too recent for this species to have already replaced the native seagrasses in green turtle diet. Because of their importance to turtles and the ecosystem, it is important to increase protection of areas containing native species, in particular, by allowing vessels to be attached to specific mooring systems only. Even if the native seagrasses are more resistant to disturbance, once destroyed, it is more difficult for them to recolonise the area due to the rapid expansion of *H. stipulacea*, which also grows in very dense mats. 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 help to improve the quality of the seawater. This will benefit both the native seagrass beds and the turtles, which seem to be increasingly affected by fibropapillomatosis. Pursuing research on turtle fine-scale habitat use is critical to locate feeding and resting areas, where turtles must be spared from disturbance. Equipping more

individuals with on-board cameras or AGMs coupled with GPS will allow to unveil inter-individual differences in terms of habitat and food resource use, as well as diel activity patterns. Cooperation between all stakeholders and involvement of both local citizens and tourists are required for efficient reduction of anthropogenic pressures (e.g. nautical activities and turtle watching, high-speed boat traffic, ship anchoring and pollution) on the marine environment and on immature green turtles of Martinique, to ensure they can benefit from enough time and good conditions to adapt to their new food resources, and will be able to reproduce in a few years.

Acknowledgement

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique (PATMM). This study was co-financed by the FEDER Martinique (European Union), DEAL Martinique, the ODE Martinique, the CNRS, the ERDF fund and the Fondation de France. 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, the ODE Martinique, the ONCFS Martinique, the ONEMA Martinique, the SMPE Martinique, the ONF Martinique, Parc Naturel Régional Martinique for their technical support and field assistance.

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.

Agrawal, A., Kaushik, N., Biswas, S., 2014. Derivatives and applications of lignin – An insight. SciTech J. 1, 30–36.

Amorocho, D.F., Reina, R.D., 2007. Feeding ecology of the East Pacific green sea turtle *Chelonia mydas agassizii* at Gorgona National Parc, Colombia. Endanger. Species Res. 3, 43–51.

Arthur, K.E., Balazs, G.H., 2008. A comparison of immature green turtle (*Chelonia mydas*) diets among seven sites in the main Hawaiian islands. Pacific Sci. 62, 205–217.

Arthur, K.E., Boyle, M.C., Limpus, C.J., 2008. Ontogenetic changes in diet and habitat use in green sea turtle (*Chelonia mydas*) life history. Mar. Ecol. Prog. Ser. 362, 303–311. https://doi.org/10.3354/meps07440

Aufrère, J., Baumont, R., Delaby, L., Peccatte, J.R., Andrieu, J., Andrieu, J.P., Dulphy, J.P., 2007. Prévision de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. Prod. Anim. Inst. Natl. la Rech. Agron. 20, 129–136. https://doi.org/10.20870/productions-animales.2007.20.2.3445

Balazs, G.H., 1979. Synopsis of biological data on the green turtle in the Hawaiian Islands., NOAA Technical Memorandum NMFS SWFC.

Ballorain, K., Bourjea, J., Ciccione, S., Kato, A., Hanuise, N., Enstipp, M., Fossette, S., Georges, J., 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

Bay, M., Arthur, K.E., Neil, J.M.O., Limpus, C.J., 2008. Using animal-borne imaging to assess green turtle (*Chelonia mydas*) foraging ecology. Mar. Technol. Soc. J. 41, 9–13.

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

Belovsky, G.E., 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. Am. Nat. 124, 97–115. https://doi.org/10.1086/284254

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. 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

Bjorndal, K.A., 1979. Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtle *Chelonia mydas*. Comp. Biochem. Physiol. 63A, 127–133.

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M., 2019. Green turtle somatic growth dynamics: Distributional regression reveals effects of differential emigration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 616, 185–195. https://doi.org/10.3354/meps12946

Bradshaw, P.J., Broderick, A.C., Carrerad, C., Inger, R., Fuller, W., Snape, R., Stokes, K.L., Godley, B.J., 2017. Satellite tracking and stable isotope analysis highlight differential recruitment among foraging areas in green turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 582, 201–214. https://doi.org/10.1097/01.hjh.0000467372.96193.86

Brand-Gardner, S.J., Lanyon, J.M., Limpus, C.J., 1999. Diet selection by immature green turtles, *Chelonia mydas*, in subtropical Moreton Bay, south-east Queensland. Aust. J. Zool. 47, 181–191. https://doi.org/10.1071/ZO98065

Brown, M.E., 1961. Ultra-micro sugar determinations using 2,9-dimethyl-1,10-phenanthroline hydrochloride (neocuproine). Diabetes 10, 60–62.

Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Thomson, J.A., Fourqurean, J.W., 2011. Diversity in trophic interactions of green sea turtles Chelonia mydas on a relatively pristine coastal foraging ground. Mar. Ecol. Prog. Ser. 439, 277–293. https://doi.org/10.3354/meps09313

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

Campos, P., Guivernau, M., Prenafeta-Boldú, F.X., Cardona, L., 2018. Fast acquisition of a polysaccharide fermenting gut microbiome by juvenile green turtles *Chelonia mydas* after settlement in coastal habitats. Microbiome 6, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40168-018-0454-z

Cardona, L., Aguilar, A., Pazos, L., 2009. Delayed ontogenic dietary shift and high levels of omnivory in green turtles (*Chelonia mydas*) from the NW coast of Africa. Mar. Biol. 156, 1487–1495. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1188-z

Caria, A.G., Proix, N., Ciesielski, H., n.d. Dosage du carbone organique par combustion sèche après décarbonatation automatisée des sols. Institut National de la Recherche Agronomique – Laboratoire d'analyses des sols.

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., 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

Chang, S.K.C., Zhang, Y., 2017. Food Analysis, Fifth Edit. ed. Springer, Purdue University, West Lafayette, IN, USA. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45776-5_18

Chevallier, D., Chambault, P., Martin, J., Bonola, M., Petit, O., Le Maho, Y., 2016. Ecologie trophique de la tortue verte dans les Antilles françaises : rôle de cette espèce sur la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea*, in: La Feuille Marine, Actualités 2013-2015 Des Herbiers d'outre Mer. pp. 8–10.

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, 1–13. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021

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.
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
Den Hartog, C., 1970. The sea-grasses of the world. North-Holland, London.
Domning, D.P., 2001. Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 166, 27–50. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00200-5
Duarte, C.M., Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. Aquat. Bot. 65, 159–174. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8
Esteban, N., Mortimer, J.A., Stokes, H.J., Laloë, J.O., Unsworth, R.K.F., Hays, G.C., 2020. A global review of green turtle diet: sea surface temperature as a potential driver of omnivory levels. Mar. Biol. 167, 1–17. https://doi.org/10.1007/s00227-020-03786-8
Fenchel, T., 1977. Aspects of the decomposition of seagrasses, in: McRoy, C.P., Helfferich, C. (Eds.), Seagrass Ecosystems, A Scientific Perspective. Marcel Dekker, Inc., New York, U.S.A., pp. 123–145.
Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, E.T., Kendrick, G.A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K.J., Serrano, O., 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. Nat. Geosci. 5, 505–509. https://doi.org/10.1038/ngeo1477
Frei, M., 2013. Lignin: Characterization of a multifaceted crop component. Sci. World J. 2013, 25 pp. https://doi.org/10.1155/2013/436517
Gillis, A.J., Wildermann, N.E., Ceriani, S.A., Seminoff, J.A., Fuentes, M.M.P.B., 2020. Evaluating different spatial scales of forage item availability to determine diet selection of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*). Mar. Biol. 167. https://doi.org/10.1007/s00227-020-03782-y
Godin, B., Agneessens, R., Goffot, S., Lamaudière, S., Sinnaeve, G., Gerin, P.A., Delcarte, J., 2011. Revue bibliographique sur les méthodes d'analyse des polysaccharides structuraux des biomasses lignocellulosiques. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 15, 165–182.
Goering, H.K., Van Soest, P.J., 1970. Forage fiber analysis. Agricultural handbook no. 379. US Department of Agriculture, Washington, DC.
Haywood, J.C., Fuller, W.J., Godley, B.J., Shutler, J.D., Widdicombe, S., Broderick, A.C., 2019. Global review and inventory: how stable isotopes are helping us understand ecology and inform conservation of marine turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 613, 217–245. https://doi.org/10.3354/meps12889
Hernández, A.L.M., Van Tussenbroek, B.I., 2014. Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 517, 143–157. https://doi.org/10.3354/meps11068
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.
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.
Hungate, R., 1966. The rumen and its microbes. Academic Press, New York and London.
Jeantet, L., Dell'Amico, F., Forin-Wiart, M.-A., Coutant, M., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Regis, S., Lecerf, N., Lefebre, 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.
Jeantet, L., Planas-Bielsa, V., Benhamou, S., Geiger, S., Martin, J., Siegwalt, F., Lelong, P., Gresser, J., Etienne, D., Hiélard, G., Arque, A., Regis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Delvaux, H., Guyon, C., Richard, S., Lefebvre, F., Aubert, N., Habold, 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.
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.
Kerninon, F., 2012. Premières actions de mise en place d'un réseau d'observation des herbiers de l'Outre-mer. Universite de Bretagne Occidentale, Brest.
Labeeuw, L., Martone, P.T., Boucher, Y., Case, R.J., 2015. Ancient origin of the biosynthesis of lignin precursors. Biol. Direct 10, 1–21. https://doi.org/10.1186/s13062-015-0052-y
Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M., 2006. Seagrasses : Biology, Ecology, and Conservation, Library.
Lechowicz, M.J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. Oecologia 52, 22–30. https://doi.org/10.1007/BF00349007
Legrand, H., 2010. Cartographie des biocénoses benthiques du littoral martiniquais et eutrophisation en zone récifale en relation avec les sources de pression d'origine anthropique. EPHE.
Legrand, H., 2009. Base de données cartographique des fonds marins côtiers de la Martinique. Biocénoses benthiques. Fort de France.
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
Lipkin, Y., 1975. *Halophila stipulacea*, a review of a successful immigration. Aquat. Bot. 1, 203–215. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90023-6
Lobel, P.S., Ogden, J.C., 1981. Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. Mar. Biol. 64, 173–183. https://doi.org/10.1007/BF00397106
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

Makowski, C., Seminoff, J.A., Salmon, M., Seminoff, Æ.J.A., Seminoff, J.A., Salmon, M., 2006. Home range and habitat use of juvenile Atlantic green turtles (*Chelonia mydas* L.) on shallow reef habitats in Palm Beach, Florida, USA. Mar. Biol. 148, 1167–1179. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0150-y

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.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

Martone, P.T., Estevez, J.M., Lu, F., Ruel, K., Denny, M.W., Somerville, C., Ralph, J., 2009. Discovery of lignin in seaweed reveals convergent evolution of cell-wall architecture. Curr. Biol. 19, 169–175. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.12.031

Mcdermid, K.J., Stuercke, B., Balazs, G.H., 2007. Nutritional composition of marine plants in the diet of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in the Hawaiian Islands. Bull. Mar. Sci. 81, 55–71.

Mendonça, M.T., 1983. Movements and feeding ecology of immature green turtles (*Chelonia mydas*) in a Florida lagoon. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. 4, 1013–1023. https://doi.org/10.2307/1445104

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

Mortimer, J.A., 1981. The feeding ecology of the West Caribbean green turtle (*Chelonia mydas*) in Nicaragua. Ecology 13, 49–58. https://doi.org/10.2307/2387870

Murphy, W.K., Masters, K.R., 1978. Gross heat of combustion of northern red oak (*Quercus rubra*) chemical components. Wood Sci. 10, 139–141.

Muthukrishnan, R., Chiquillo, K.L., Cross, C., Fong, P., Kelley, T., Toline, C.A., Zweng, R., Willette, D.A., 2020. Little giants: a rapidly invading seagrass alters ecosystem functioning relative to native foundation species. Mar. Biol. 167, 1–15. https://doi.org/10.1007/s00227-020-03689-8

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., Maillet, 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

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.I.M., Daganhardt, H., Cebula, R., 1983. Diel foraging patterns in juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in St. Croix United States Virgin Islands. J. Exp. Biol. 66, 199–205. https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90160-0

Okuyama, J., Nakajima, K., Noda, T., Kimura, S., Kamihata, H., 2013. Ethogram of immature green turtles : behavioral strategies for somatic growth in large marine herbivores. PLoS One 8. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065783

Ortolé, C., 2012. Dynamique de population de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* en Martinique.

Price, J.T., Paladino, F. V., Lamont, M.M., Witherington, B.E., Bates, S.T., Soule, T., 2017. Characterization of the juvenile green turtle (*Chelonia mydas*) microbiome throughout an ontogenetic shift from pelagic to neritic habitats. PLoS One 12, 1–13. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177642

Rice, M.R., Balazs, G.H., Hallacher, L., Dudley, W., Watson, G., Krusell, K., Larson, B., 2000. Diving, basking, and foraging patterns of a sub-adult green turtle at Punalu'u, Hawaii. Proc. 18th Int. Symp. Sea Turt. Biol. Conserv. 229–231.

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 Kane'ohe Bay Region of the Hawaiian islands: a 28-year study. Pacific Sci. 63, 181–192. https://doi.org/10.2984/049.063.0202

Scott, A.L., York, P.H., Duncan, C., Macreadie, P.I., Connolly, R.M., Ellis, M.T., Jarvis, J.C., Jinks, K.I., Marsh, H., Rasheed, M.A., 2018. The role of herbivory in structuring tropical seagrass ecosystem service delivery. Front. Plant Sci. 9, 1–10. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00127

Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J., 2002. Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 242, 253–265. https://doi.org/10.3354/meps242253

Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., Swift, D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Bioscience 37, 789–795.

Sermage, C., 2006. Suivi écologique des herbiers de la côte Sud Caraïbe de la Martinique et impact des ancres des bateaux de plaisance.

Short, F., Carruthers, T., Dennison, W., Waycott, M., 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. J. Exp. Mar. Bio. 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., Vedie, 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. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742

Smith, K.A., Tabatabai, M.A., 2003. Automated instruments for the determination of total Carbon, Hydrogen, Nitrogen, Sulfur, and Oxygen, in: Smith, K.A., Cresser, M.S. (Eds.), Soil and Environmental Analysis: Modern Instrumental Techniques, Third Edition. CRC Press, p. 700.

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.

Steneck, R.S., Bellwood, D.R., Hay, M.E., 2017. Herbivory in the marine realm. Curr. Biol. 27, R484–R489. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.021

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. https://doi.org/10.2307/1351619

Thomson, J.A., Gulick, A., Heithaus, M.R., 2015. Intraspecific behavioral dynamics in a green turtle *Chelonia mydas* foraging aggregation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 532, 243–256. https://doi.org/10.3354/meps11346

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

Thomson, J.A., Whitman, E.R., Garcia-Rojas, M.I., Bellgrove, A., Ekins, M., Hays, G.C., Heithaus, M.R., 2018. 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

van Houtan, K.S., Hargrove, S.K., Balazs, G.H., 2010. Land use, macroalgae, and a tumor-forming disease in marine turtles. PLoS One 5. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012900

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. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106

Welker, C.M., Balasubramanian, V.K., Petti, C., Rai, K.M., De Bolt, S., Mendu, V., 2015. Engineering plant biomass lignin content and composition for biofuels and bioproducts. Energies 8, 7654–7676. https://doi.org/10.3390/en8087654

Whitman, E., Heithaus, M., García 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., Dolfi Debrot, A.O., 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

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., 1988. *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. Mar. Biol. 98, 447–455. https://doi.org/10.1007/BF00391121

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., 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

Wood, J.R., Wood, F.E., 1981. Growth and digestibility for the green turtle (*Chelonia mydas*) fed diets containing varying protein levels. Aquaculture 25, 269–274. https://doi.org/10.1016/0044-8486(81)90188-5

Zidorn, C., 2016. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. Phytochemistry 124, 5–28. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.02.004

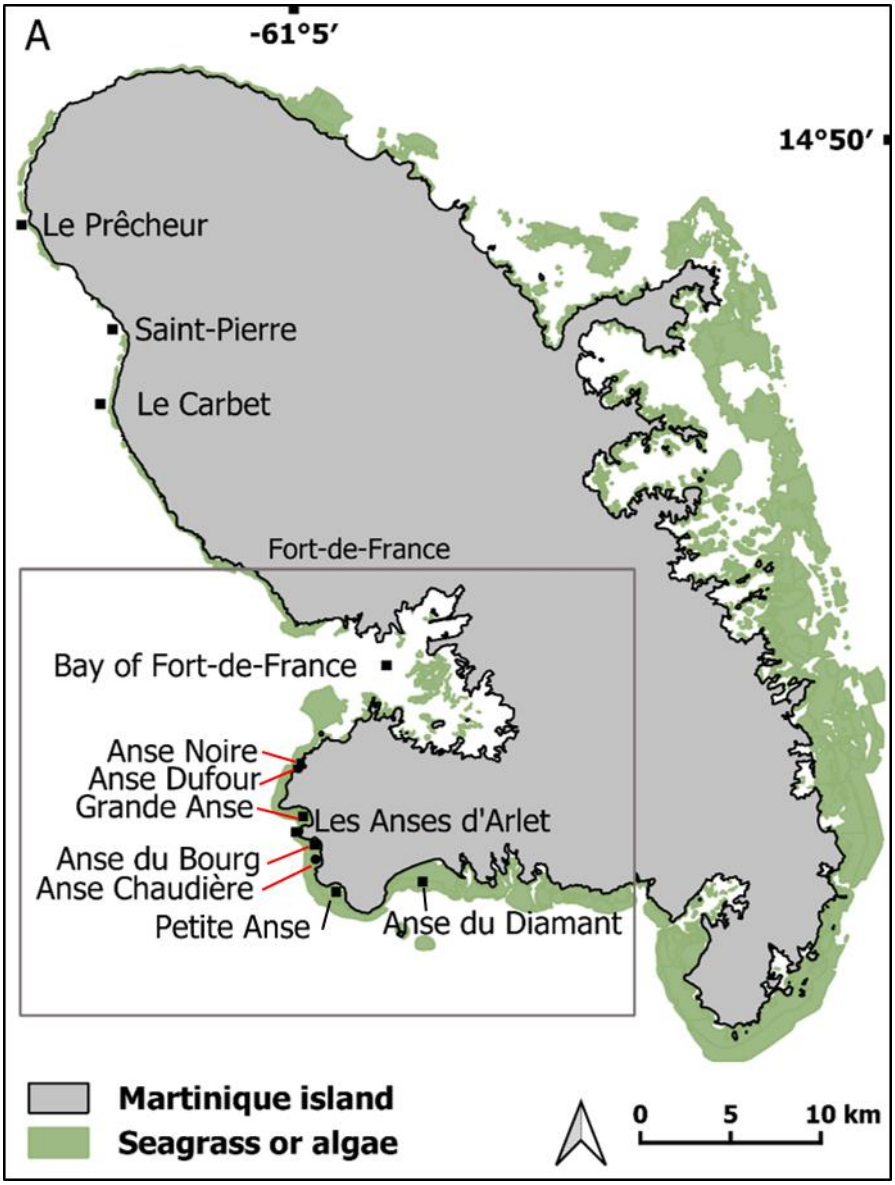


Figure 6-1. Location of the study area, in the south-west of Martinique Island, French Caribbean. Red lines indicate the locations of the five study sites.

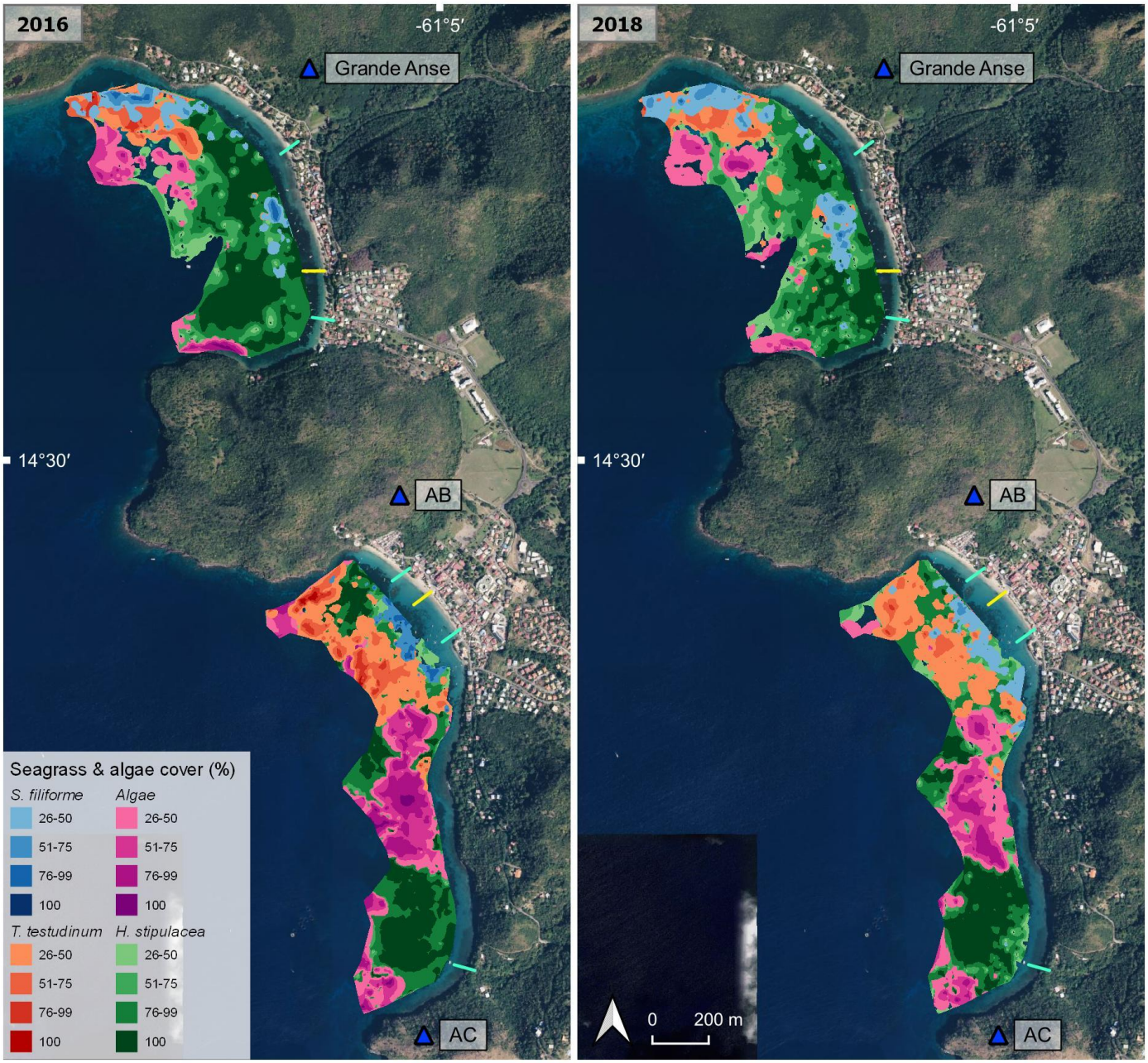


Figure 6-2. Algo-floristic maps of Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière from surveys conducted in 2016 (left) and 2018 (right), drawn on the common surface surveyed between the 2 years. The main jetties are indicated by yellow lines and the main gullies by turquoise green lines.

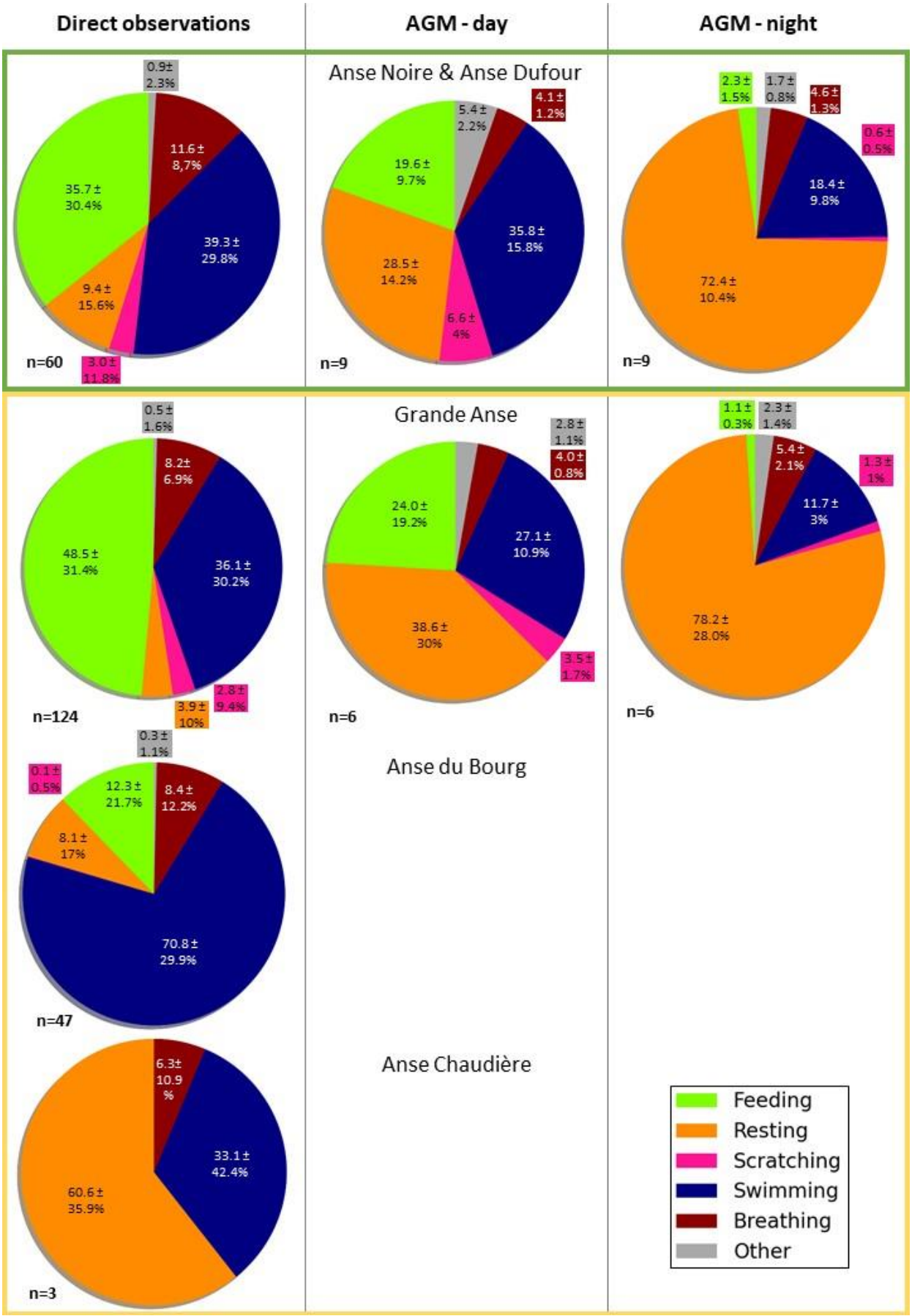


Figure 6-3. Time budget (mean ± SD) of immature green turtles in the bays of Les Anses d'Arlet with monospecific (within the green frame) and multispecific (within the yellow frame) seagrass meadows. Turtle behaviour was assessed through direct observations (left column: daytime budget) and AGM (central column: daytime budget:; right column: night time budget). Means ± SE are indicated.

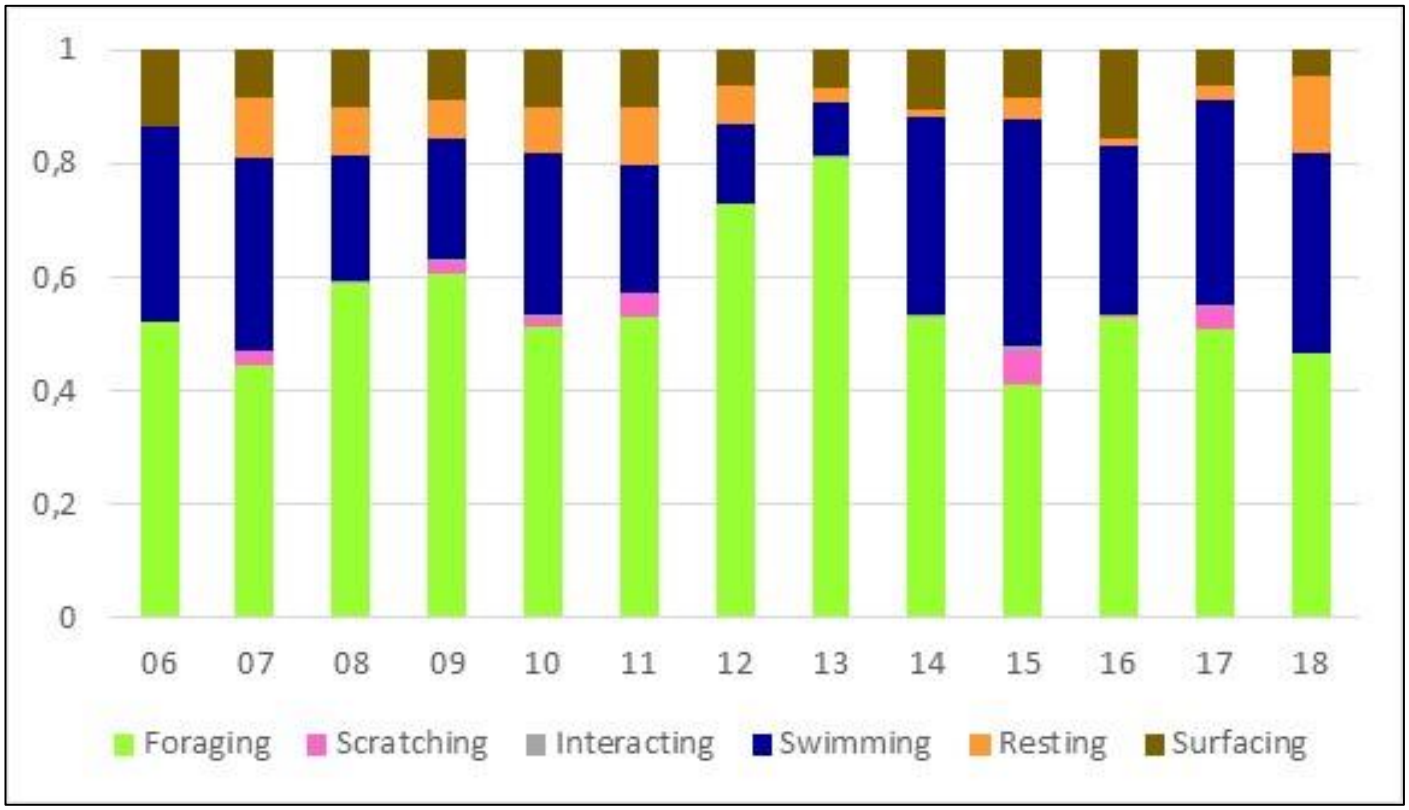


Figure 6-4. Hourly budget of immature green turtles monitored in Grande Anse, Martinique (n=124).

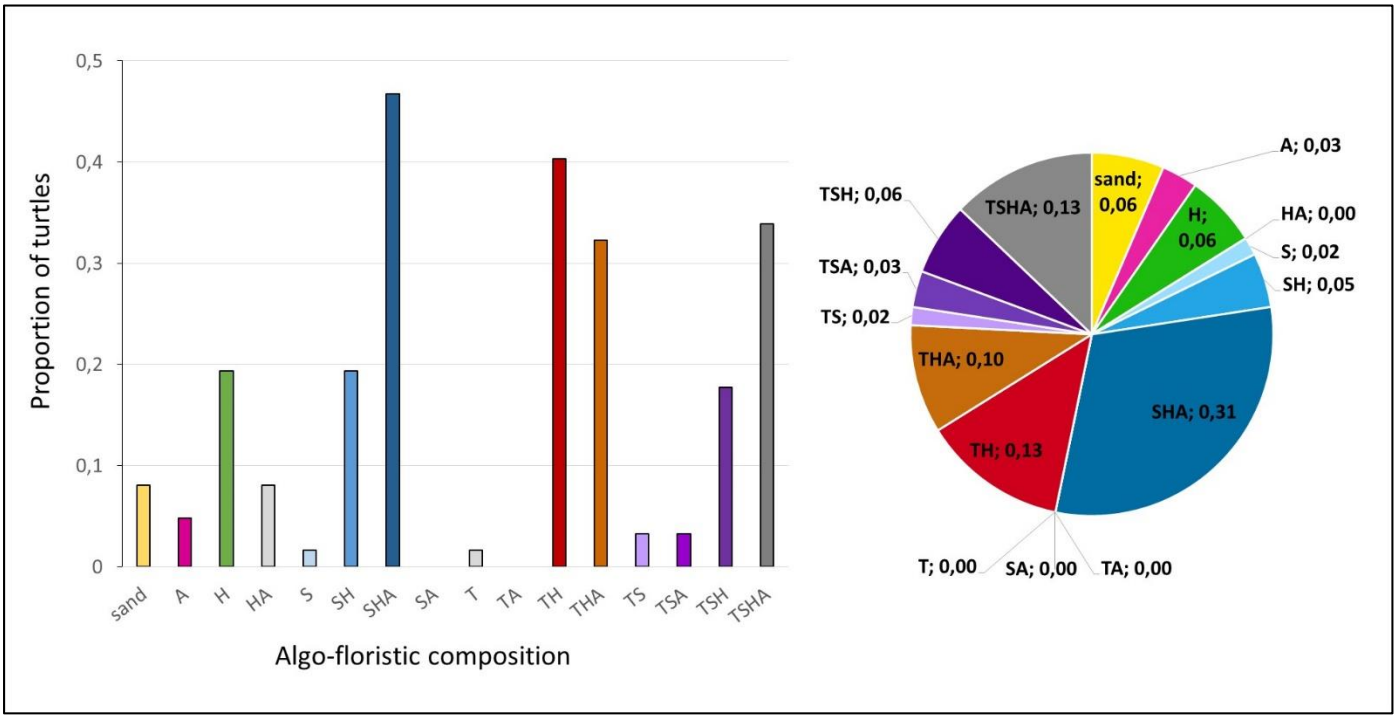


Figure 6-5. The bar chart shows, for sand or for each algo-floristic composition considered, combining H. stipulacea (H), T. testudinum (T), S. filiforme (S), and/or macroalgae (A), the proportion of green turtles (n=62 focal follows) that positively selected this particular habitat composition. The pie chart shows, for sand or for each algo-floristic composition considered, the proportion of individuals that selected this particular habitat composition as its favourite one.

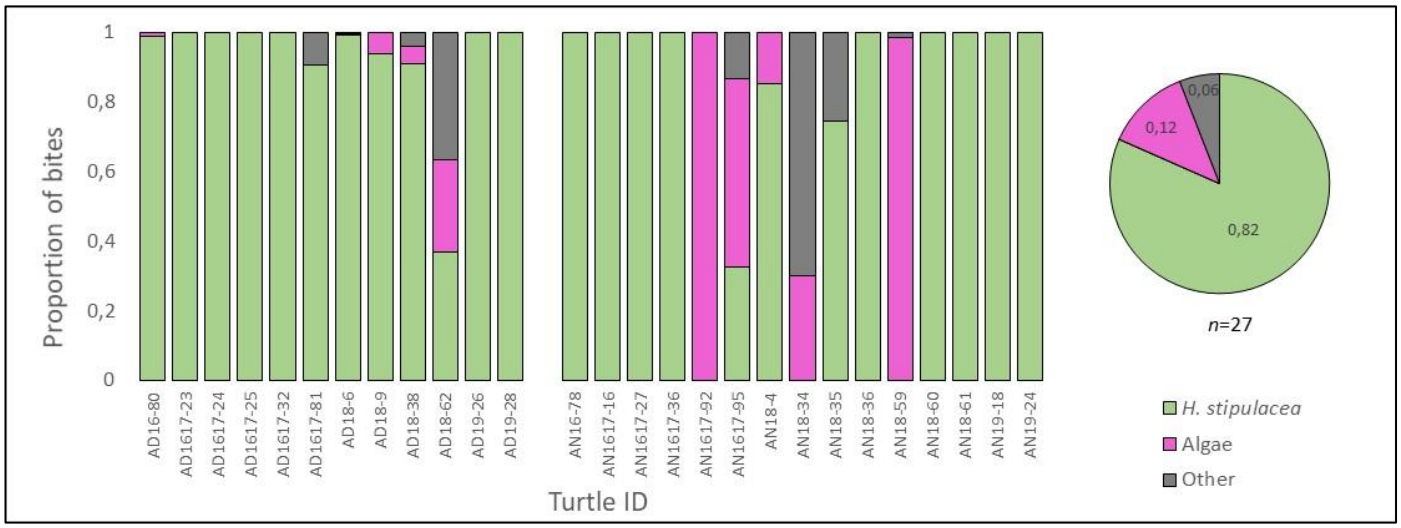


Figure 6-6. Green turtle (n= 27 focal follows) diet in Anse Noire (AN) and Anse Dufour (AD), where the food resources available are: H. stipulacea, macroalgae, and Other (non-flora items). The bar chart shows the proportion of bites taken on each food resource by each turtle. The pie chart shows the average diet composition of immature green turtles evolving in sites with monospecific meadows.

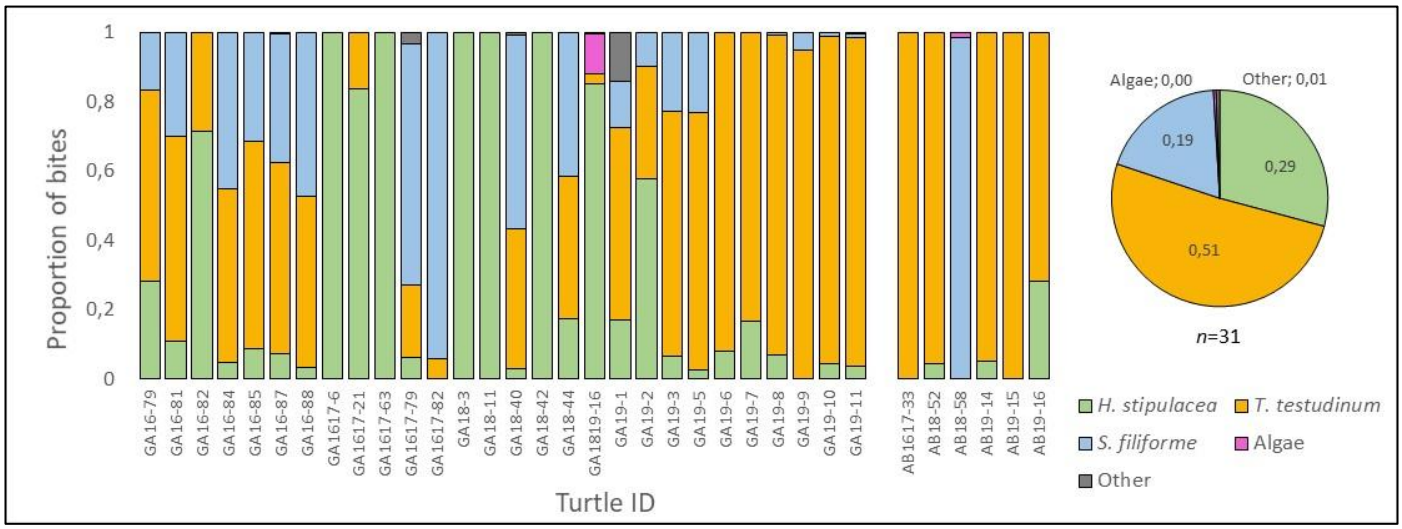


Figure 6-7. Green turtle (n= 31 focal follows) diet in Grande Anse (GA) and Anse du Bourg/Anse Chaudière (ABAC), where the food resources available are: H. stipulacea, T. testudinum, S. filiforme, macroalgae, and Other (non-flora items). The bar chart shows the proportion of bites taken on each food resource by each turtle. The pie chart shows the average diet composition of immature green turtles evolving in sites with multispecific meadows.

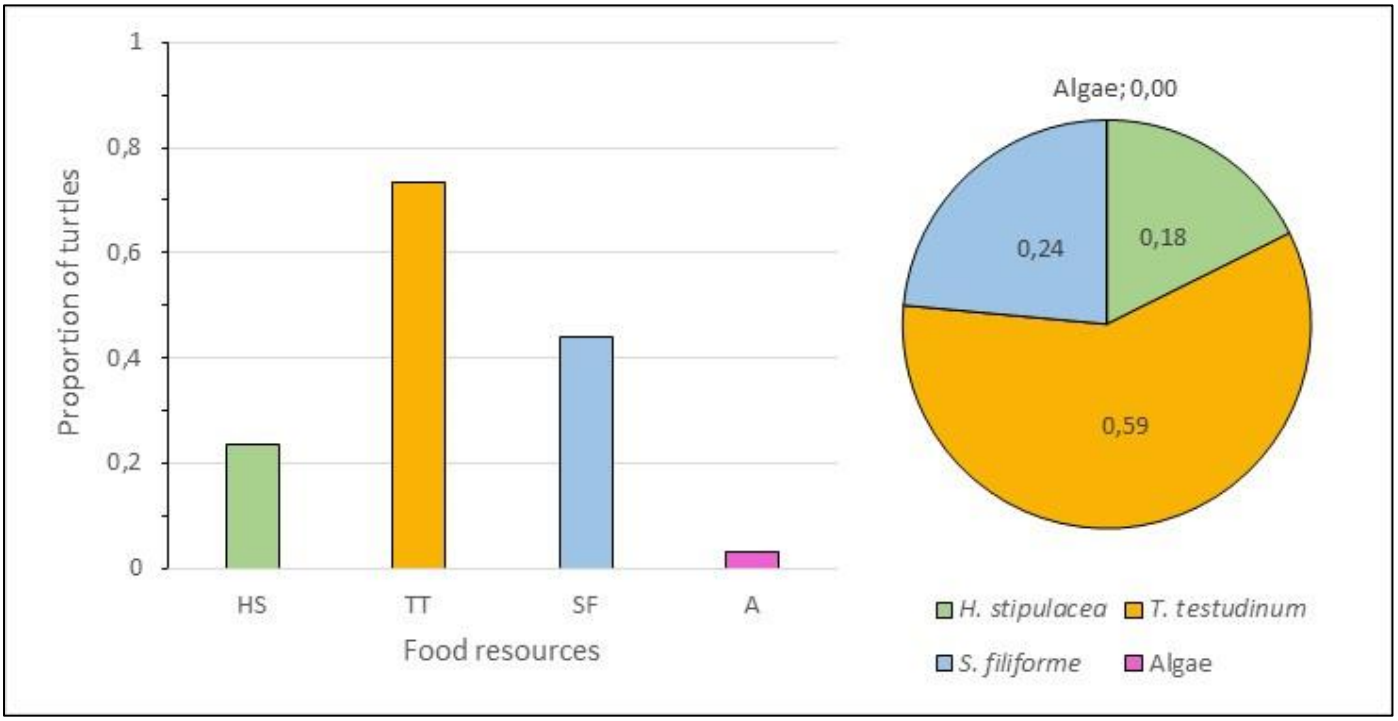


Figure 6-8. Green turtle (n=34 focal follows) food selection based on resource availability at the site level in Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière. The bar chart shows, for each food resource considered, the proportion of green turtles that positively selected this particular food resource. The pie chart shows, for each food resource considered, the proportion of individuals that selected this particular food resource as its favourite one.

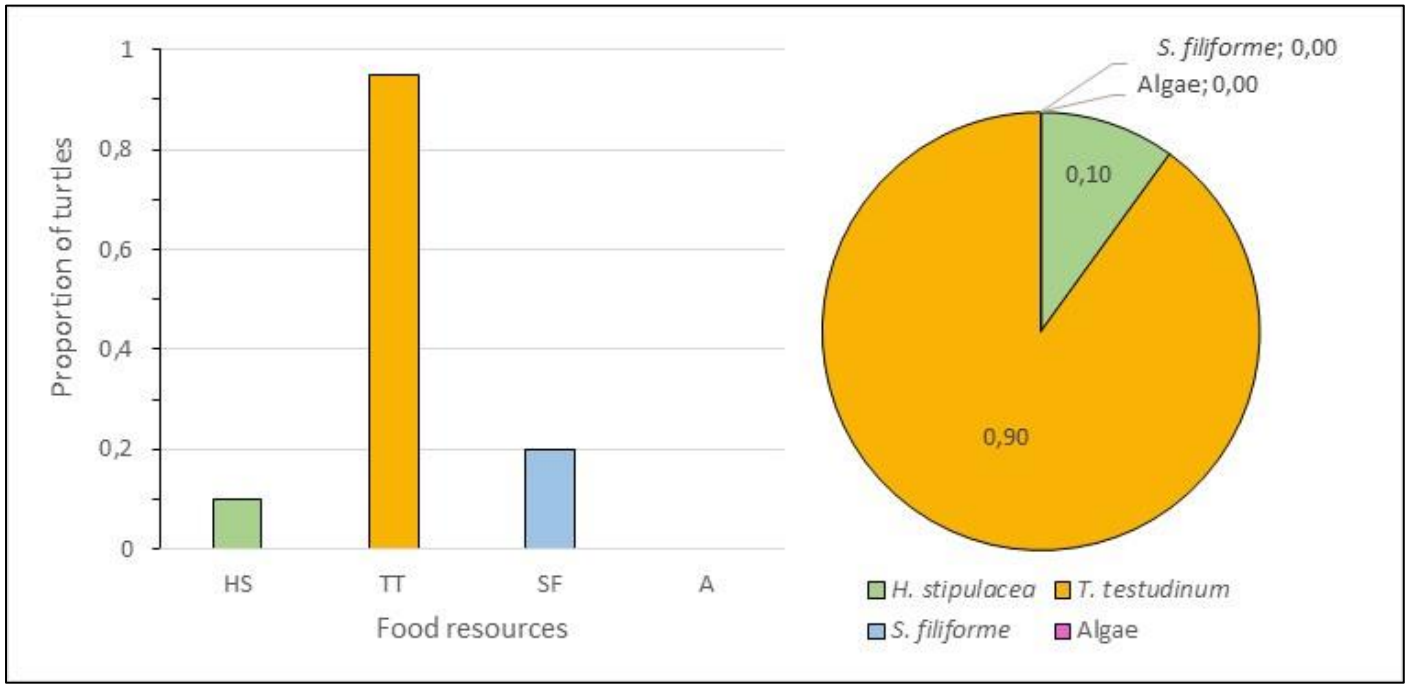


Figure 6-9. Green turtle (n=20 focal follows) food selection based on resource availability at the scale of the turtle's close environment, in Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière. The bar chart shows, for each food resource considered, the proportion of green turtles that positively selected this particular food resource. The pie chart shows, for each food resource considered, the proportion of individuals that selected this particular food resource as its favourite one.

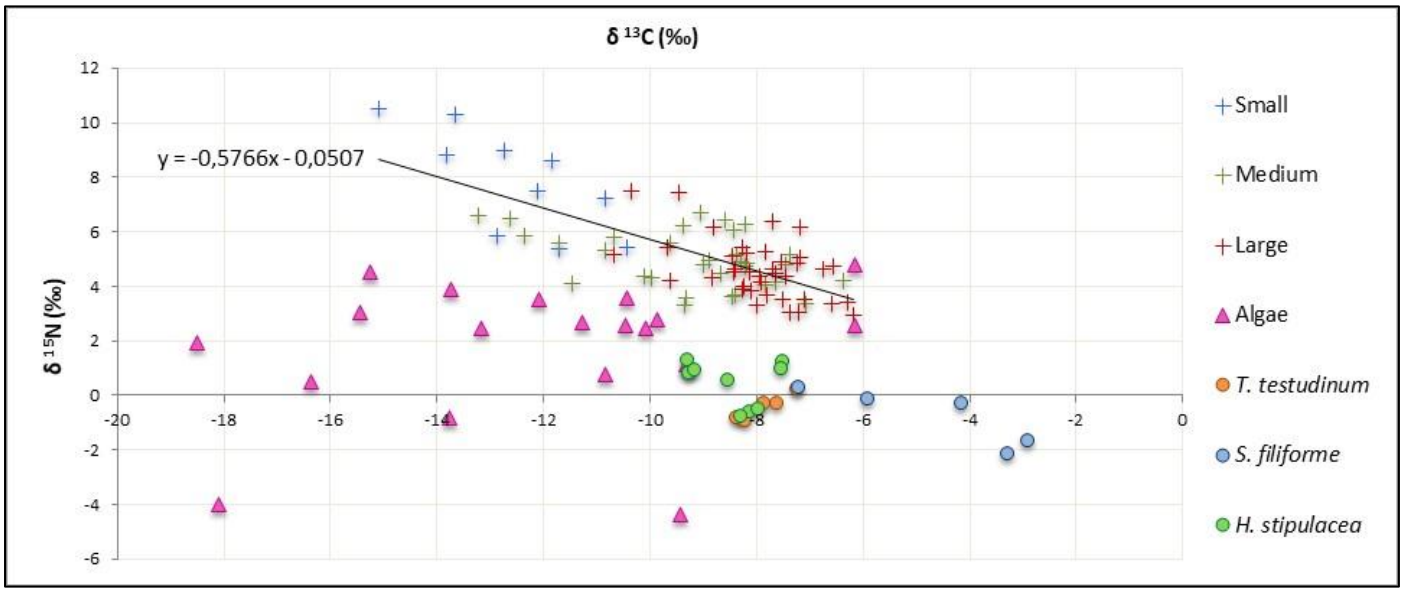


Figure 6-10. Isotopic signature δ13C and δ15N of skin samples collected from immature green turtles of different size classes (crosses) using the curved carapace length (small: ≤ 55 cm; medium: > 55 and < 70 cm; large: ≥ 70 cm), and of plants (triangles: macroalgae and circles: seagrasses), and linear regression between δ13C and δ15N of immature green turtles of the three size classes.

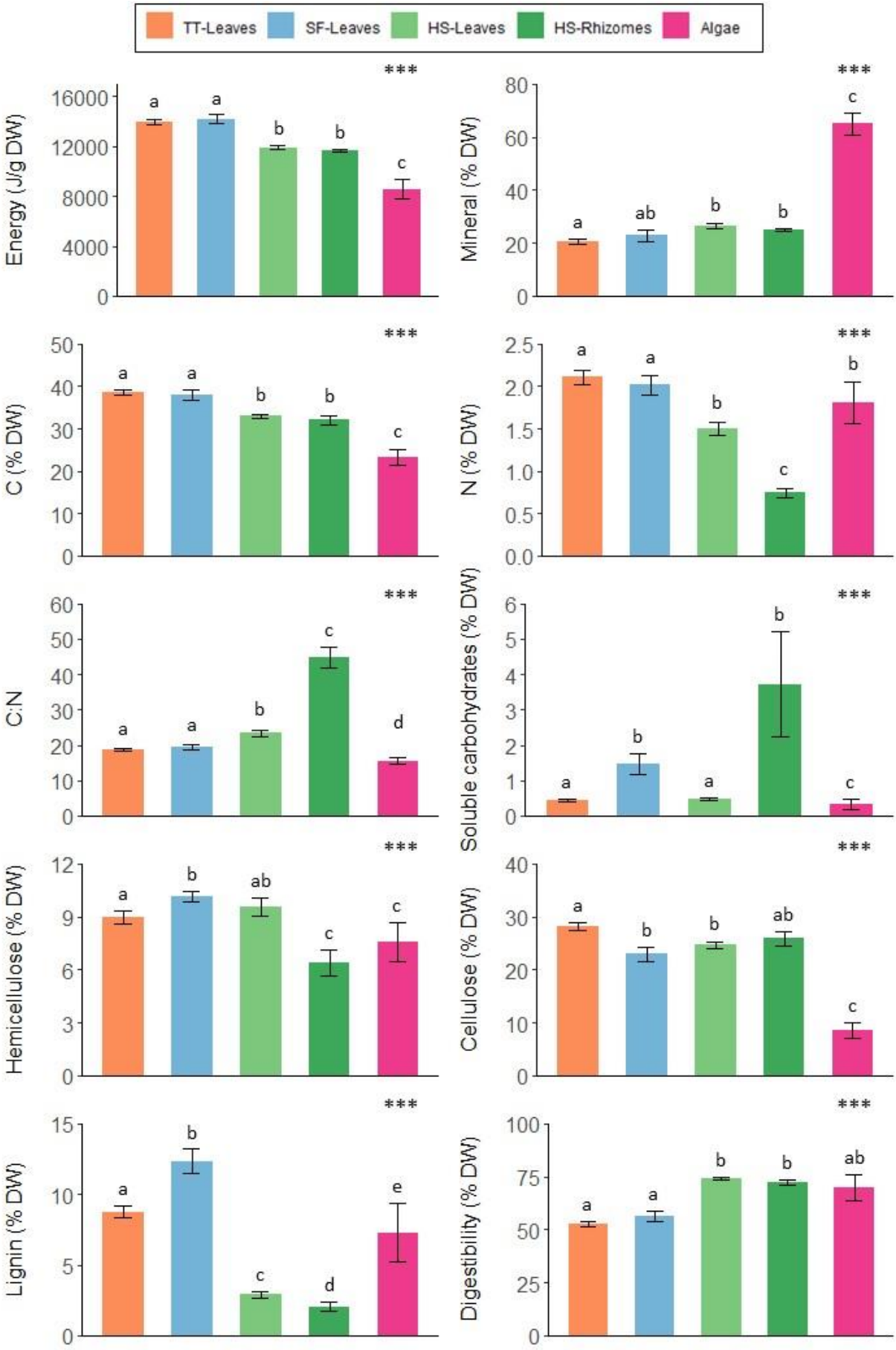


*Figure 6-11. Comparison of nutritional composition and digestibility (mean ± SE) of seagrasses (TT: T. testudinum; SF: S. filiforme, HS: H. stipulacea) and algae. Refer to Appendix 9 for exact sample sizes and mean ± SE values. *** indicate Kruskal-Wallis tests evidenced significant difference with p < 0.001. Significant differences between groups are shown by different letters (based on multiple pairwise-comparisons between groups).*

Appendix 6-1. Ethogram used to describe the behaviour of green turtles monitored in Les Anses d'Arlet, Martinique. The behaviours observed on the focal recordings were classified into six behavioural categories.

Behavioural category	Description
Swimming	The turtle glides or uses its flippers to move freely in the environment, either in the water column or on the sea floor. The speed and direction of the individual may vary.
Surfacing	This behaviour begins when the turtle takes a breath at the water's surface. A sequence of this behaviour may include several breaths between which the turtle's head may be emerged or submerged, but the turtle may also make a shallow dive before resurfacing. This behaviour ends when the turtle makes an abrupt dive to the bottom, or swim without resurfacing within 30 seconds.
Resting	The turtle remains motionless on the bottom or just above it, sometimes swaying with the movement of the water. Its eyes may be open or closed.
Feeding	The turtle searches for and then removes and/or processes an element of its environment (sea grass, algae, coral, sea fans, fish, jellyfish or unnatural elements) with its mouth. This behaviour may consist of biting, grasping, grabbing, chasing, or chewing. Feeding or foraging processes may occur when the turtle is stationary or moving.
Interacting	The turtle swims towards, approaches and/or makes physical contact with another turtle; or avoids the approach of another turtle, or even flees.
Scratching	The turtle rubs one of its body parts against another (e.g. forelimb against head); rubs one of its body parts (e.g. head, carapace) against something solid (rocks, coral, anchors, chains, boat hulls, fish traps, etc.) by repeated contact; or beats its flippers on the sand when it lands or digs.

A. Diet composition

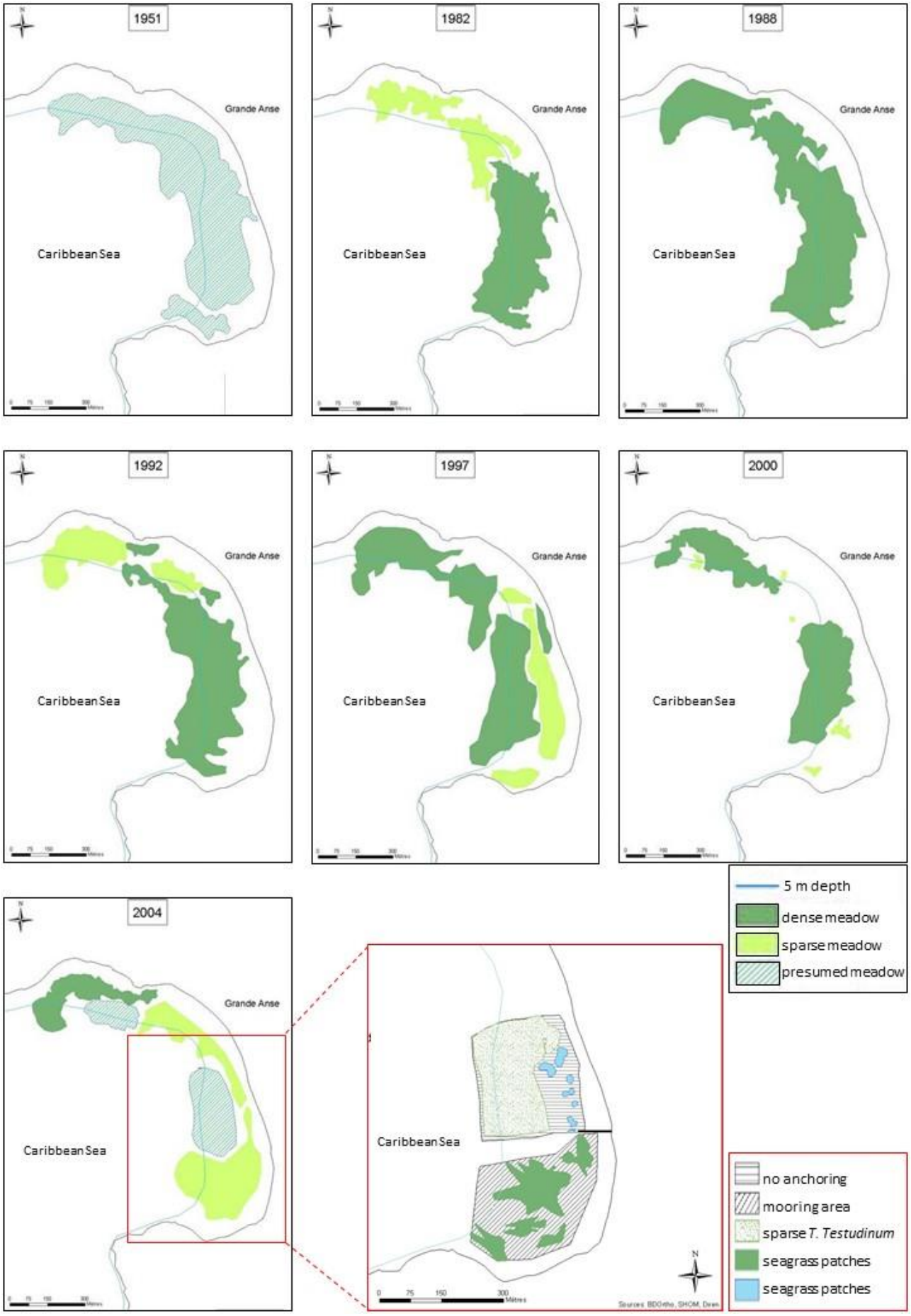
Individuals from all study sites (Grande Anse, Anse du Bourg/Anse Chaudière, Anse Dufour and Anse Noire) were considered. Foraging sequences associated with a proportion of Undetermined resources ≥ 0.1 were discarded, as these resources may bias the perception of diet if they are distributed disproportionately among other types of resources. Remaining bites on Undetermined resources were not considered in the analysis and total bite count per individual was recalculated. Such as done by Thomson et al. (2018), only those individuals with ≥ 30 confidently identified bites were included in the analysis to infer individual-level diet composition.

B. Selectivity at the site level

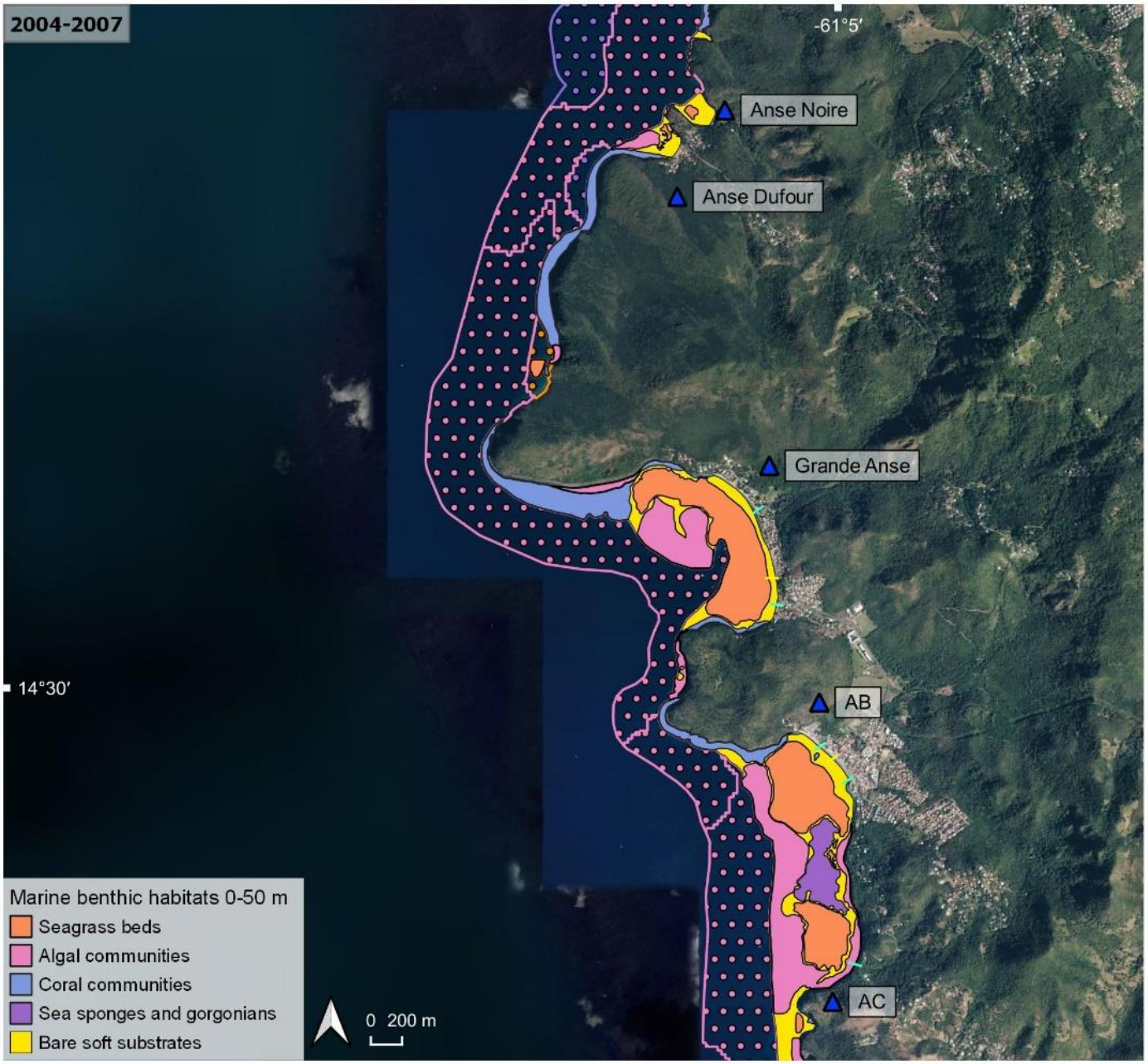
Food selection was assessed for individuals foraging in Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière only, as precise availability of *H. stipulacea*, *S. filiforme*, *T. testudinum*, and Algae in 2016 and 2018 was determined for bays with multispecific seagrass meadows only. Considering food utilisation, foraging bouts associated with a proportion of Undetermined resources ≥ 0.1 were discarded, as well as those with a proportion of Other resources equal to 1. Remaining bites on Undetermined or Other resources were not considered in the analysis (because the availability of Other resources was not assessed) and total bite count per individual was recalculated. To infer individual-level food selectivity, only those individuals with ≥ 30 confidently identified bites (such as done by Thomson et al., 2018) (on seagrass or algae) were included in the analysis.

C. Selectivity at the foraging bout level

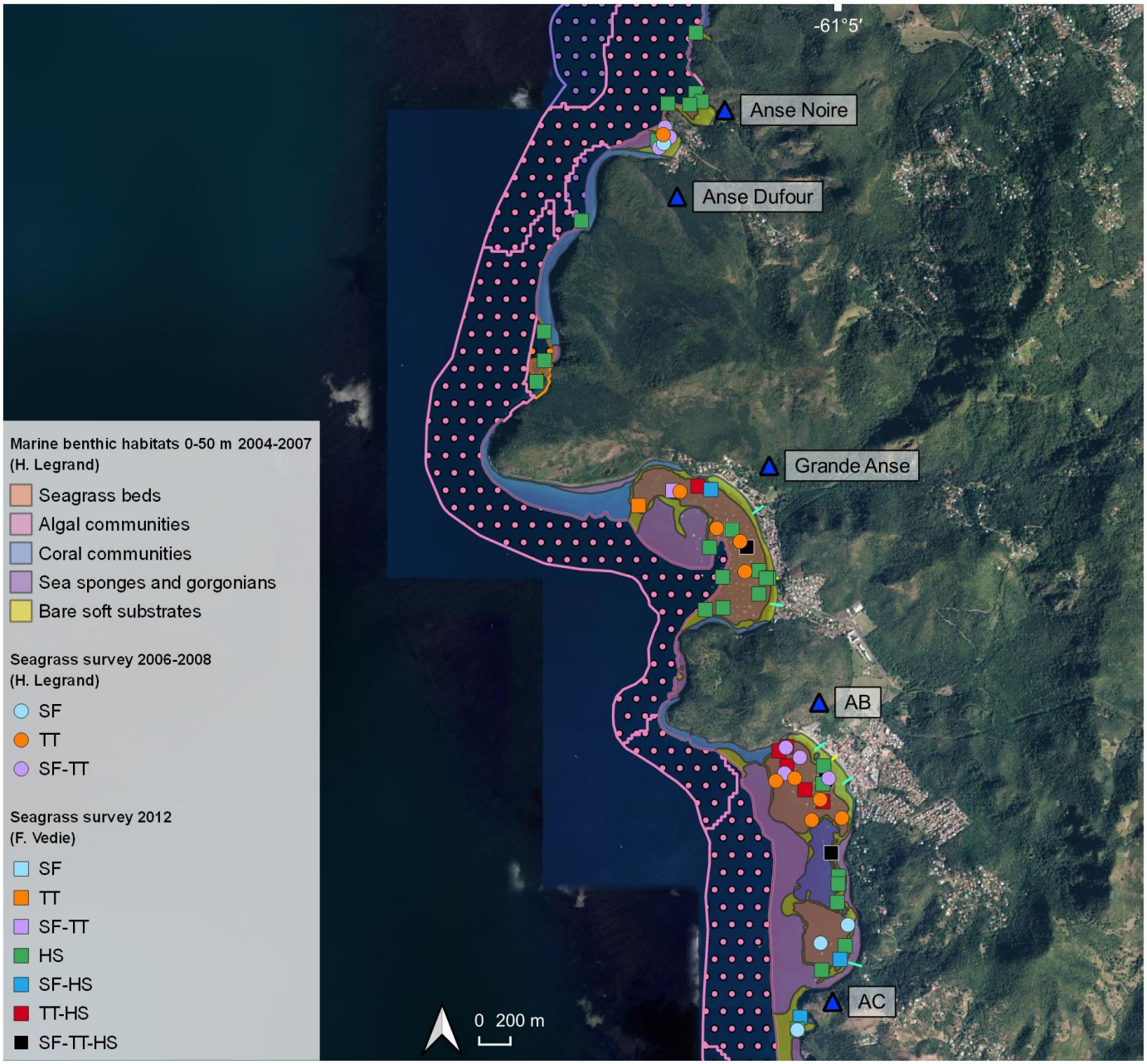
Food selection was assessed for individuals foraging in Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière only, as precise availability of *H. stipulacea*, *S. filiforme*, *T. testudinum*, and Algae in 2016 and 2018 was determined for bays with multi-specific seagrass meadows only. Only foraging bouts occurring on multispecies seagrass patches (because selection cannot occur when only one resource is present), and for which the average availability of resources in the close environment of the turtle was known, were considered in this analysis. Considering food utilisation, foraging bouts associated with a proportion of Undetermined resources ≥ 0.1 were discarded, as well as those with a proportion of Other resources equal to 1. Remaining bites on Undetermined or Other resources were not considered in the analysis (because the availability of Other resources was not assessed) and total bite count per sequence was recalculated. To infer individual-level food selectivity, only those individuals with ≥ 30 confidently identified bites (such as done by Thomson et al., 2018) (on seagrass or algae), and those associated with at least 3 foraging bouts, were included in the analysis.



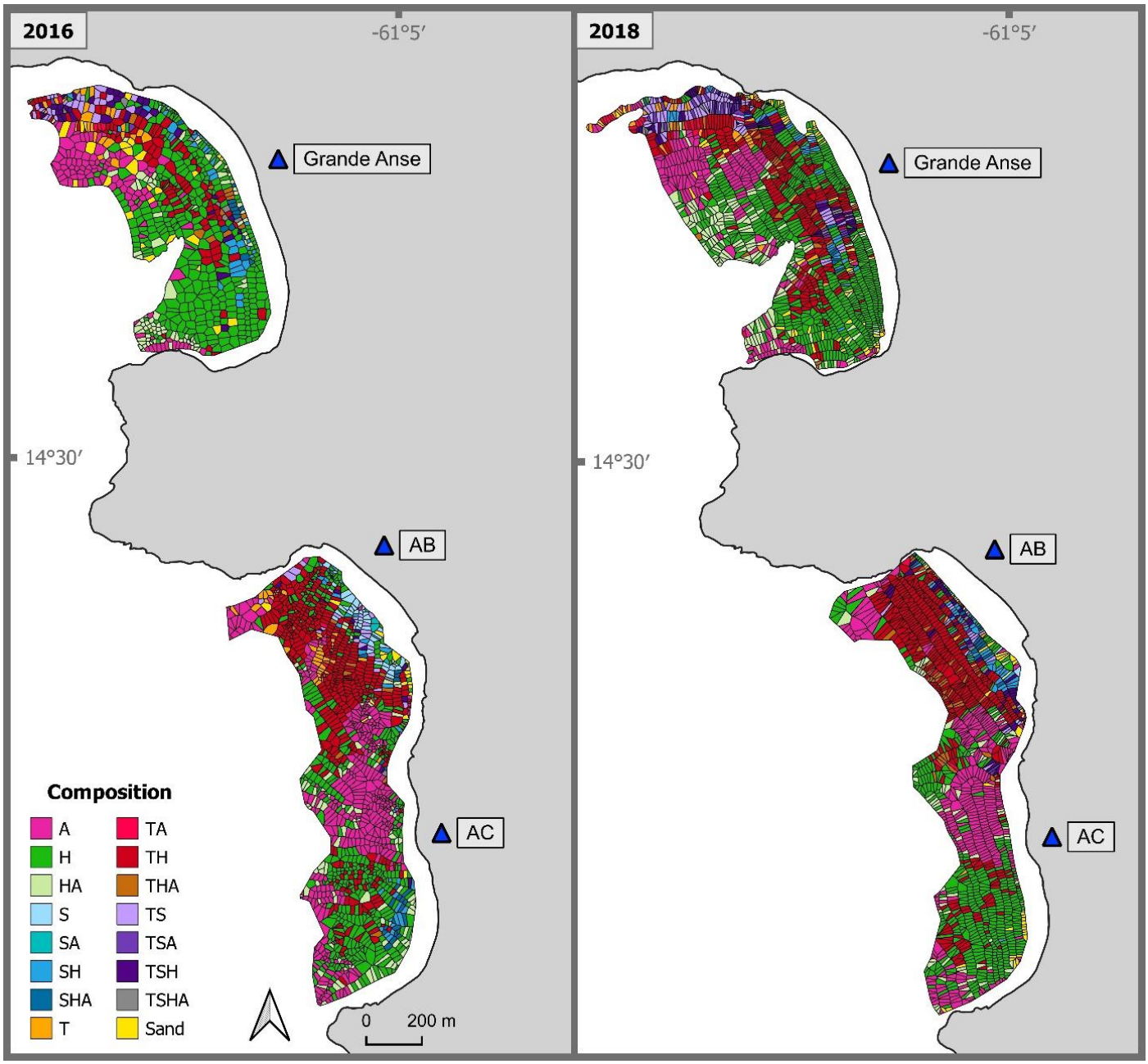
Appendix 6-3. Distribution of seagrass beds in Grande Anse d'Arlet, from 1951 to 2004, based on the work of Sermage (2006), who produced seagrass mapping based on aerial photographs (BDOrtho, SHOM, Diren Martinique) using Arcview software (version 9.1). In 2004, based on field surveys, C. Sermage also carried out a precise mapping of the seagrass beds in the south of the cove, present in the authorised mooring zone at that time (south of the jetty), and in the forbidden anchoring zone (north of the jetty).



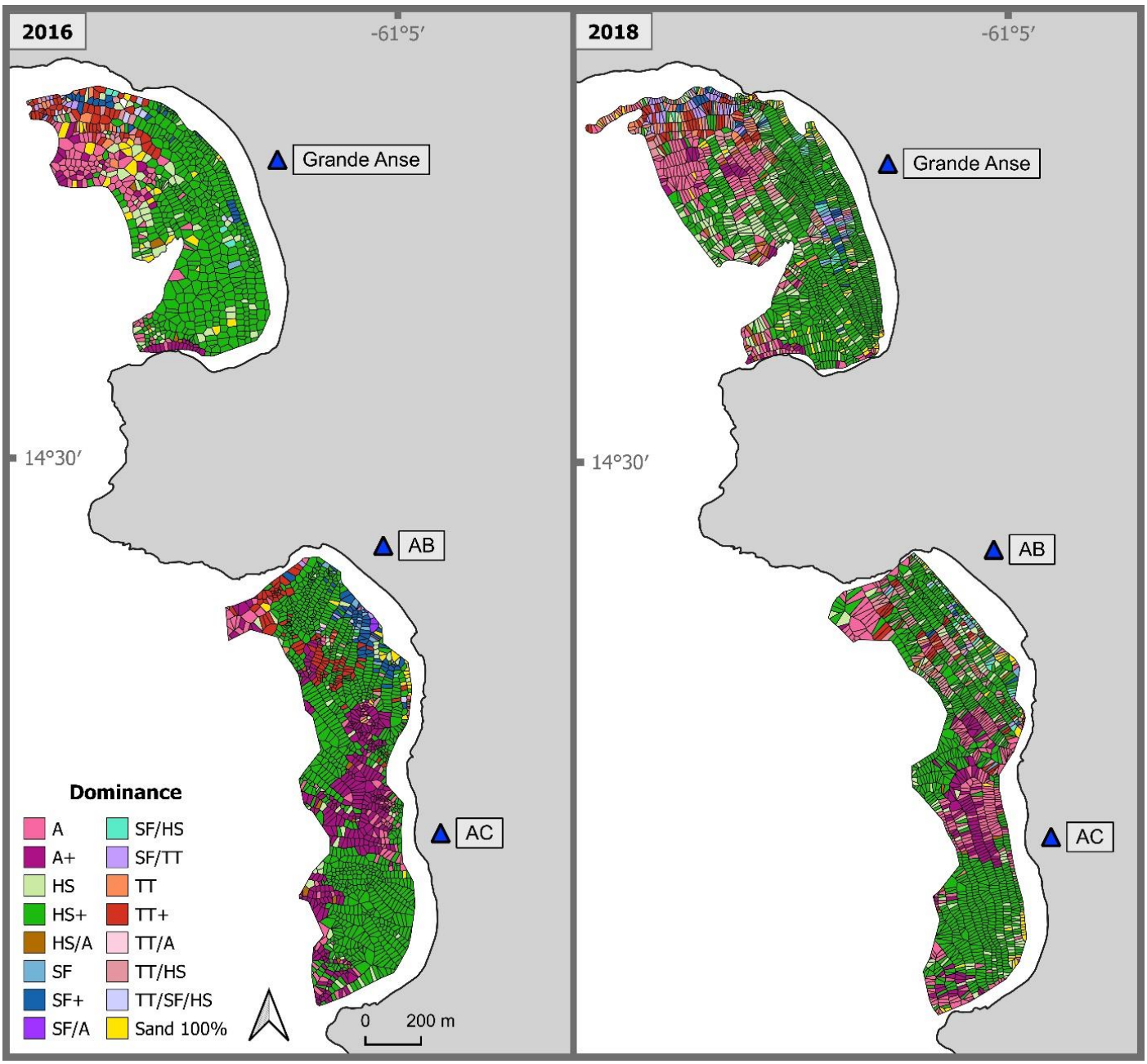
Appendix 6-4. Distribution of benthic biocenoses present between 0 and 7 m (filled polygons), and between 7 and 50 m depth (dotted polygons), for the 2004-2007 period, from cartographic data of Legrand (Legrand, 2010, 2009; Legrand et al., 2010).



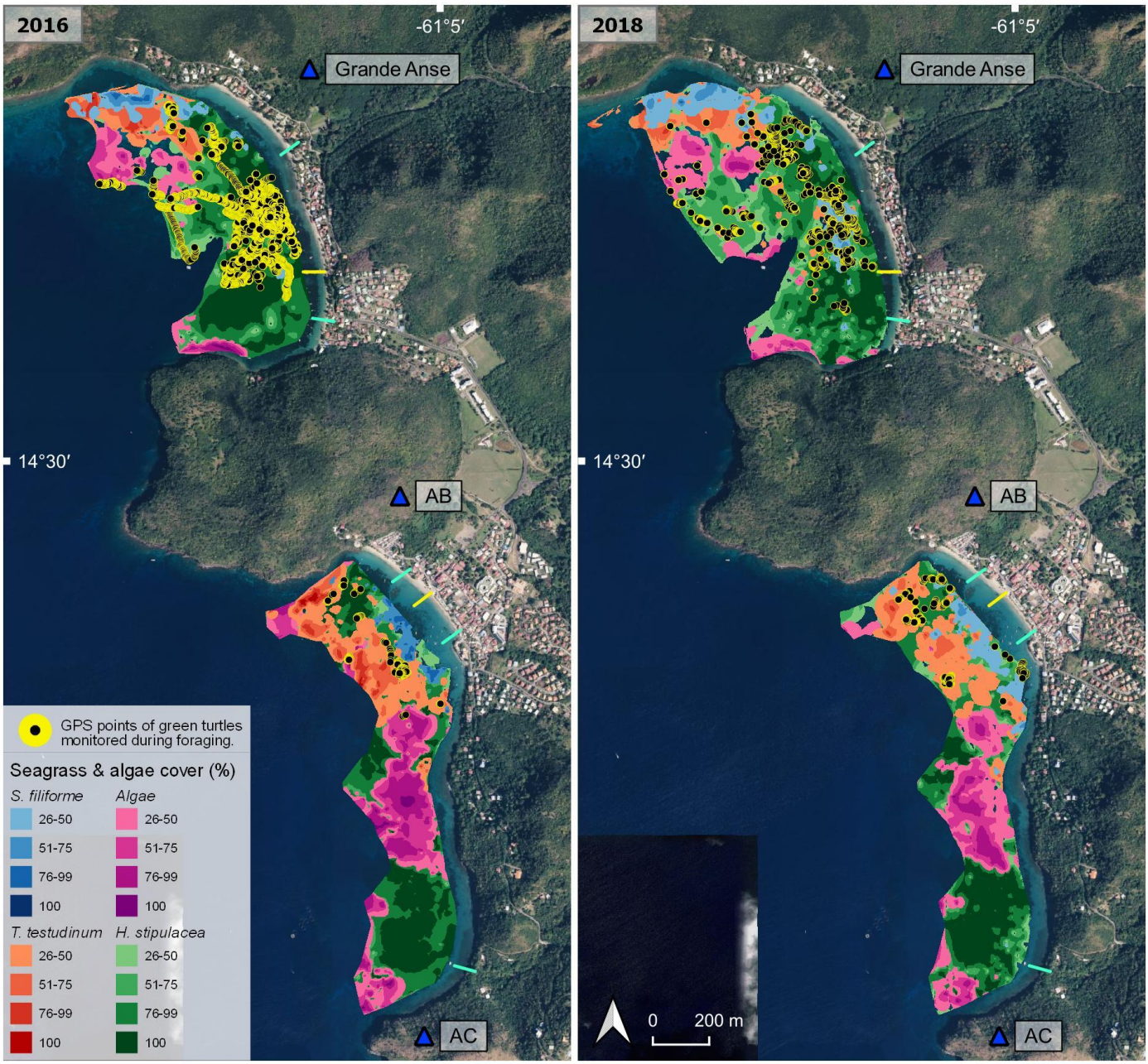
Appendix 6-5. Seagrass sampling points carried out by Legrand between 2006 and 2008 (circles), and by F. Vedie (DEAL Martinique) in 2012 (squares). The distribution of benthic biocenoses present between 0 and 7 m (filled polygons), and between 7 and 50 m depth (dotted polygons), for the 2004-2007 period, from cartographic data of Legrand (Legrand, 2010, 2009; Legrand et al., 2010), is drawn in the background. SF: S. filiforme; TT: T. testudinum; HS: H. stipulacea.



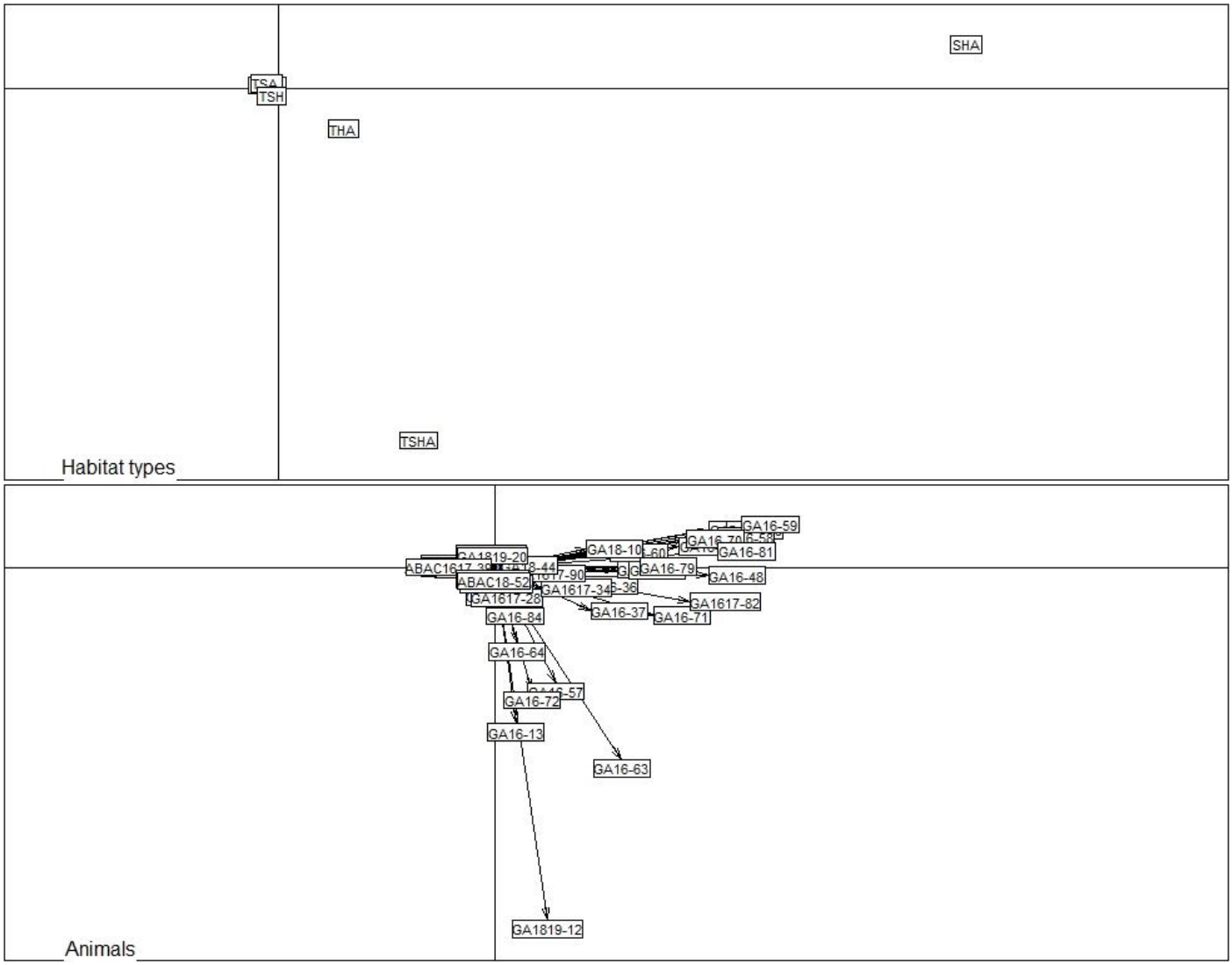
Appendix 6-6. Algo-floristic composition map of Grande Anse and Anse du Bourg (AB) /Anse Chaudière (AC) showing algae and seagrass species associations in 2016 (left) and 2018 (right). T. testudinum (T), S. filiforme (S), H. stipulacea (H), macroalgae (A).



Appendix 6-7. Algo-floristic dominance map of Grande Anse and Anse du Bourg (AB) / Anse Chaudière (AC) showing algae and seagrass species associations in 2016 (left) and 2018 (right). T. testudinum (TT), S. filiforme (SF), H. stipulacea (HS), macroalgae (A). A '+' symbol indicates soil cover > 50%.



Appendix 6-8. GPS position of individuals that were tracked while foraging, on the algo-floristic maps of Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière from surveys conducted in 2016 (left) and 2018 (right). The main jetties are indicated by yellow lines and the main gullies by turquoise green lines.



Appendix 6-9. Graph computed using the eigenanalysis of selection ratios, or 'eisera' function from the adehabitatHS R package based on 62 focal follows of immature green turtles and their foraging habitat use (Calenge, 2006). T. testudinum (T), S. filiforme (S), H. stipulacea (H), macroalgae (A).

Appendix 6-10. Habitat selection determined from 62 focal follows of immature green turtles with the 'widesIII' function of adehabitatHS R package, which uses the Manly's selection ratios w_i. Khi2Lj: selectivity test statistic, df: degrees of freedom. A p-value < 0.05 indicates the individual does not select foraging habitats randomly. The Manly's standardised selection ratios B_i were used to infer positively selected habitats that are algo-floristic communities combining H. stipulacea (H), T. testudinum (T), S. filiforme (S), macroalgae (A) and/or sand. Bold values indicate the favourite foraging habitat of each turtle followed.

	Test of habitat selection (based on w_i)			Positively selected communities
Turtle ID	**Khi2Lj**	**df**	**p-value**	**(based on B_i)**
GA16-11	706.33	4	0	H/SH/SHA/**TH**
GA16-13	370.60	3	0	TSH/**TSHA**
GA16-25	72.81	5	2,65E-14	**sand**/A/H/HA/TH/THA
GA16-33	393.49	0	0	**TH**
GA16-36	2024.52	7	0	**SHA**/THA/TSHA
GA16-37	419.48	3	0	**SHA**/TSHA
GA16-38	549.71	3	0	HA/SH/**THA**
GA16-45	2962.10	4	0	**SHA**/THA
GA16-47	4683.62	2	0	**SHA**
GA16-48	11907.87	2	0	**SHA**/TSHA
GA16-49	11557.41	4	0	**SHA**
GA16-51	2636.42	4	0	SHA/**TSHA**
GA16-57	8726.29	9	0	SHA/**TSHA**
GA16-58	7452.44	3	0	**SHA**
GA16-59	916.54	0	0	**SHA**
GA16-60	3837.04	4	0	**SHA**/THA
GA16-62	2208.20	7	0	SH/SHA/TH/THA/**TSHA**
GA16-63	1540.64	1	0	SHA/**TSHA**
GA16-64	3988.70	6	0	**THA**/TSHA
GA16-65	281.96	3	0	**SH**/TH/TSH
GA16-68	1345.35	6	0	**SHA**/THA/TSHA
GA16-69	8303.88	3	0	**SHA**/THA/TSHA
GA16-70	3367.71	5	0	**SHA**
GA16-71	6174.90	5	0	**SHA**/TSHA
GA16-72	3705.60	6	0	SHA/THA/**TSHA**
GA16-79	25295.64	6	0	**SHA**/THA/TSHA
GA16-81	21341.64	4	0	**SHA**/TSHA
GA16-82	1806.64	4	0	H/**SH**/SHA/TSHA
GA16-84	6855.54	6	0	SHA/TH/TSH/**TSHA**
GA1617-21	550.04	2	0	**SH**
GA1617-28	138.95	2	0	**THA**
GA1617-29	32.01	3	5,2E-07	**THA**/TSH
GA1617-34	181.27	6	0	**SHA**/TH/THA/TSHA
GA1617-61	443.27	2	0	THA/**TS**
GA1617-63	231.80	3	0	**sand**/TH/THA
GA1617-65	160.78	2	0	sand/H/**TH**
GA1617-67	99.61	0	0	**H**
GA1617-74	169.88	4	0	**TH**/TSH
GA1617-75	324.98	2	0	**TSA**
GA1617-76	139.09	1	0	H/**TSH**
GA1617-80	38.11	2	5,31E-09	H/**TH**/TSH
GA1617-82	394.22	3	0	**SHA**/TSHA
GA1617-85	21.72	2	1,92E-05	**H**/SH/TH
GA1617-90	53.70	4	6,09E-11	SH/SHA/TH/**THA**
GA18-3	536.06	4	0	SH/**TH**
GA18-10	110.60	5	0	HA/**SHA**
GA18-11	210.43	4	0	H/HA/TH/**TSH**
GA18-40	293.50	8	0	SH/**TSA**/TSHA
GA18-44	172.96	5	0	SH/SHA/**TSH**
GA1819-7	6723.65	6	0	SH/**SHA**/TH
GA1819-12	221.45	0	0	**TSHA**
GA1819-13	6711.60	1	0	**H**/TH
GA1819-15	3170.45	5	0	**sand**/H/TH
GA1819-16	8187.34	10	0	**sand**/TH/THA/TS
GA1819-18	13394.35	1	0	**H**
GA1819-20	173.81	1	0	**A**/HA
ABAC1617-33	209.94	4	0	SHA/T/**TH**/THA
ABAC1617-39	44.23	1	2,92E-11	**A**/TH
ABAC18-13	154.74	1	0	TH/**THA**
ABAC18-26	211.70	0	0	**TH**
ABAC18-52	67.80	3	1,27E-14	TH/THA/**TSH**
ABAC18-58	163.23	3	0	**S**

Appendix 6-11. Food selection determined from the availability of food resources by site (left) and in the turtle's close environment (right), and from bite counts of 34 and 20 focal follows of immature green turtles, respectively, with the 'widesIII' function of adehabitatHS R package, which uses the Manly's selection ratios w_i. Khi2Lj: selectivity test statistic, df: degrees of freedom. A p-value < 0.05 indicates the individual does not select food resources randomly. The Manly's standardised selection ratios B_i were used to inferring positively selected food resources among H. stipulacea (HS), T. testudinum (TT), S. filiforme (SF), macroalgae (A). Bold values indicate the favourite food resource of each turtle followed.

	Food preferences using the availability of resources by site				**Food preferences using the average availability in the turtle's close environment**			
	Test of food selection (based on w_i)			**Positively selected food**	**Test of food selection (based on w_i)**			**Positively selected food**
Turtle ID	**Khi2Lj**	**df**	**p-value**	**(based on B_i)**	**Khi2Lj**	**df**	**p-value**	**(based on B_i)**
GA16-79	1462.83	3	0	**TT**/SF	2252.21	3	0	**TT**
GA16-81	310.36	2	0	**TT**/SF	368.66	2	0	**TT**
GA16-82	76.15	1	0	HS/**TT**	70.39	1	0	**TT**
GA16-84	1410.71	2	0	TT/**SF**	591.82	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**	-	-	-	-
GA1617-63	37.01	0	0	**HS**	-	-	-	-
GA1617-79	53.23	2	2,76E-12	**SF**	-	-	-	-
GA1617-82	246.21	1	0	**SF**	46.63	1	8,58E-12	**TT**/SF
GA18-3	22.71	0	0	**HS**	-	-	-	-
GA18-11	163.81	0	0	**HS**	91.44	0	0	**HS**
GA18-40	757.06	3	0	TT/**SF**	395.53	3	0	**TT**/SF
GA18-42	14.60	0	0	**HS**	-	-	-	-
GA18-44	586.47	2	0	TT/**SF**	507.21	2	0	**TT**/SF
GA1819-16	64.05	2	1,23E-14	**HS**/A	14.07	1	1,76E-04	**HS**/TT
GA19-1	103.37	2	0	**TT**/SF	57.41	2	3,42E-13	**TT**
GA19-2	10.78	2	4,57E-03	**TT**/SF	-	-	-	-
GA19-3	165.70	2	0	**TT**/SF	198.32	2	0	**TT**
GA19-5	487.22	2	0	**TT**/SF	182.07	2	0	**TT**
GA19-6	314.40	1	0	**TT**	392.96	1	0	**TT**
GA19-7	179.58	1	0	**TT**	369.21	1	0	**TT**
GA19-8	252.29	2	0	**TT**	338.94	2	0	**TT**
GA19-9	417.10	1	0	**TT**	224.97	1	0	**TT**
GA19-10	1268.99	2	0	**TT**	1935.80	2	0	**TT**
GA19-11	637.07	3	0	**TT**	720.94	3	0	**TT**
AB1617-33	289.02	0	0	**TT**	104.37	0	0	**TT**
AB18-52	461.21	1	0	**TT**	555.36	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**	-	-	-	-

Appendix 6-12. Nutritional composition of seagrasses and algae. TT: T. testudinum. SF: S. filiforme. HS: H. stipulacea.

	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 ± 211	26	14204 ± 391	64	11919 ± 188	67	11628 ± 120	31	8546 ± 775
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
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
N (% DW)	28	2.11 ± 0.08	19	2.02 ± 0.12	34	1.5 ± 0.08	12	0.75 ± 0.05	31	1.81 ± 0.24
C:N ratio	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
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
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
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
Lignine (% DW)	23	8.74 ± 0.41	14	12.36 ± 0.89	24	2.9 ± 0.21	12	2.05 ± 0.3	12	7.29 ± 2.06
Digestibility (% DW)	23	52.9 ± 1.25	14	56.53 ± 2.49	24	74.31 ± 0.65	12	72.2 ± 1.41	12	69.9 ± 6.18

7 Développement d'une nouvelle méthode de comptage des tortues marines le long de transects en mer



En raison de contraintes logistiques, les trois méthodes détaillées dans cette étude n'ont pas encore pu être testées en même temps. Ainsi, seules les méthodes de comptage dans l'eau et depuis le bateau ont pu être comparées pour le moment, c'est pourquoi certains éléments du texte apparaissent en gris. Quand la situation le permettra, les trois méthodes (comptage dans l'eau, depuis le bateau, et par drone) seront testées en même temps.

Résumé

Les études précédentes ont permis de mettre en évidence la présence de plusieurs Tortues vertes immatures sur la zone des Anses d'Arlet en Martinique, et de décrire leur comportement alimentaire. Néanmoins, l'abondance des tortues sur les différents sites et la densité de population sur les zones à herbiers restent pour l'heure inconnues. En outre, la délimitation des zones côtières fortement utilisées par les vertébrés marins menacés, ainsi que l'étude de la dynamique des populations, sont essentielles pour assurer la protection du milieu marin et la cohabitation pérenne des espèces et des activités humaines raisonnées.

Jusqu'à présent, les tendances démographiques des tortues marines se sont souvent basées sur l'abondance des femelles reproductrices rencontrées à terre. Alors que les modélisations de la dynamique des populations de tortues marines ont mis en évidence l'importance de réduire la mortalité chez les immatures et les subadultes pour favoriser le rétablissement des populations, il n'existe pas, à ce jour, de méthode standardisée permettant de recenser les tortues marines non-reproductrices en mer. Dans cette étude, nous avons développé une nouvelle méthode de comptage permettant de déterminer l'abondance des Tortues vertes immatures. Notre méthode consiste à déterminer l'abondance des tortues à partir de comptages visuels dans l'eau, effectués par un ou deux observateurs à la surface de l'eau, équipés d'un masque et d'un tuba, et tractés par un bateau avec une corde de 10 m de long. Les observations ont été effectuées le long de transects linéaires prédéfinis, placés parallèlement à la plage et suivis de la côte vers le large par un bateau utilisant un GPS, à une vitesse maximale de 6 km/h. La distance entre les transects a été ajustée en fonction de la visibilité, afin de maximiser la probabilité de détection des tortues. Un langage gestuel a été créé pour faciliter la communication entre les observateurs dans l'eau et les opérateurs à bord du bateau. Les informations transmises aux opérateurs à bord ont été associées à la position GPS enregistrée au même moment. Le développement de la méthode a été entrepris sur une importante zone de développement située autour de l'île de la Martinique, dans les Antilles françaises.

Les comptages réalisés à l'aide de cette nouvelle méthode ont mis en évidence des patchs d'herbiers supportant une forte densité de tortues, et ont également permis de détecter la présence d'individus isolés, dans des zones à très faible densité de tortues. En revanche, les relevés effectués par des observateurs situés sur le bateau ont abouti à une densité moyenne de tortues marines sur toute la zone prospectée près de 4 fois plus faible que celle obtenue par les observateurs situés dans l'eau. L'avantage majeur de cette nouvelle méthode de comptage réside dans sa capacité à surmonter les principaux facteurs limitant l'efficacité du comptage des tortues marines : la profondeur et la couleur du substrat, ainsi que la durée de submersion des animaux marins. L'estimation de l'abondance des Tortues vertes est essentielle pour comprendre les trajectoires démographiques, en particulier sur les sites d'alimentation où les femelles, mais aussi les mâles, peuvent être présents, et où les jeunes individus viennent assurer leur croissance. Cette méthode est d'une importance cruciale pour éviter les biais dans l'estimation de l'abondance et de la densité, et concentrer les efforts de conservation sur des zones spécifiques et délimitées à l'intérieur des baies. Elle peut être appliquée au comptage de diverses espèces côtières (Tortues vertes ou imbriquées, requins de récif, raies, etc.) sur différents types de substrats (fonds sableux, herbiers, récifs coralliens) d'une profondeur permettant le passage du navire et garantissant la visibilité de l'observateur. Les résultats obtenus par cette méthode peuvent aider à mettre en place des actions de gestion pour mieux promouvoir la conservation des espèces marines menacées dans les zones côtières très fréquentées.

This chapter will undergo changes before it is submitted as an article to a scientific journal.
As a result, the list of co-authors may also change.

In-water counts of immature green turtles along transects: developing a new method for sea turtle census over seagrass meadows

Flora Siegwalt [1], Clément Grand[1], Pierre Lelong[1], Jordan Martin[1], Lorène Jeantet[1], Abdelwahab Behalilou[2], Rachelle Lafolle[2], Florence Thobor[2], Philippe Brousse[3], Caroline Habold[1], Yvon Le Maho[1], Jean-Patrice Robin[1], Chevallier Damien[1].

[1] Strasbourg, CNRS, IPHC, UMR 7178, Strasbourg, France
[2] Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, France
[3] Institut océanographique, Fondation Albert Ier, Prince de Monaco, Monaco

Abstract

Delimiting coastal areas of high use by endangered marine vertebrates, and investigating population dynamics are essential to better protect the marine realm and ensure the cohabitation of species and sustainable human activities. So far, population trends in sea turtles have often been based on abundances of breeding females encountered on land (Broderick and Patricio, 2019; Seminoff, 2004). While stage-based population models on long-lived turtle species have highlighted the importance of reducing mortality in immatures and subadults to promote population recovery (Crouse et al., 1987; Heppell et al., 1996), there is no standardised method for the census of non-breeding marine turtles at sea. In this study, we developed a new method of counting to determine immature green turtle (*Chelonia mydas*) abundance on a critical developmental area located around the Martinique Island, French West Indies. While boat surveys *and drones deployed* over seagrass meadows may miss some individuals and lead to low or no sea turtle densities, in-water counts by boat-towed observers have highlighted patches of seagrass supporting high turtle densities, and have also detected individuals in areas of very low turtle density. Indeed, the major advantage of this technique lies in its ability to overcome the main factors limiting the effectiveness of marine turtle counting: water depth, substrate colour, and time spent underwater by the marine animals. Estimating green turtle abundance is essential for understanding population trajectories, especially at feeding sites where both females and males can be present, and where young individuals may grow. This method has crucial importance to avoid biases in density estimation and concentrate conservation efforts on specific and delimited zones inside the bays. It can be applied worldwide to the counting of various coastal species (green turtles, hawksbill turtles, reef sharks, rays, etc.) on different types of substrates (sandy bottoms, seagrass beds, coral reefs) of a depth that allows the vessel passage and guarantees the observer visibility. Results obtained through this method may help set up management actions to better promote the conservation of endangered marine species in highly used coastal areas.

Keywords: *Chelonia mydas* / abundance estimation / density surveys / Caribbean Sea / Foraging habitats

1. Introduction

The delimitation of marine areas where threatened species protection is deemed critical has relied on various methods, especially because marine organisms are highly mobile. Indeed, because the endangered green turtle (*Chelonia mydas*) uses a wide range of habitats during its complex life cycle, and travels over large distances, movements and habitat use of individuals have to be studied at different spatial scales to target highly used areas and maximise the efficiency of conservation measures (Mazor et al., 2016; Seminoff et al., 2015).

Mark-recapture approaches have been used to investigate migratory pathways and site fidelity in sea turtles (Bjorndal et al., 2005; Moncada et al., 2006; Siegwalt et al., 2020; Troeng et al., 2005). However, they require intense work, must be carried out over multiple years and also rely on opportunistic re-encounters and reports (Casale et al., 2007; Stewart et al., 2013). Tagging and genetic studies also inform about population connectivity (Bowen et al., 2007; Chambault et al., 2018), but when implemented alone, they provide limited information about entire migratory pathways (Stewart et al., 2013). Satellite tracking, on the other hand, offers a dynamic view of animal movements and enables investigating habitat use of a few individuals through the calculation of home ranges and core areas (Chambault et al., 2020; Nivière et al., 2018; Siegwalt et al., 2020). Satellite telemetry can therefore be used as a tool to identify hot spots and inform conservation planning in order to alleviate the effects of bycatch along migratory paths, and delimit or assess the effectiveness of Marine Protected Areas (MPA) in neritic environments (Baudouin et al., 2015; Naro-Maciel et al., 2018; Snape et al., 2018, 2016). Nevertheless, the cost of Argos-relay fast-acquisition GPS tags (Hays and Hawkes, 2018), their low transmission rate in immature green turtles (because of their brief surfacing behaviour; Chambault et al., 2016; Siegwalt et al., 2020), as well as high location error from Argos data may preclude the acquisition of high-resolution data needed to set spatial boundaries inside small bays (Snape et al., 2018).

In areas where green turtles use relatively small coastal ranges, such as in Cyprus during the internesting period (Snape et al., 2018) or in Martinique during the developmental stage (Siegwalt et al., 2020), management plans must consider several factors. The establishment of MPA over several entire bays does not seem compatible with artisanal coastal fisheries. Indeed, the enforcement of a total ban on fishing may affect the livelihoods of local anglers, requires significant human and financial resources (Snape et al., 2018), and could prove counter-productive if local communities' interests are overlooked. Therefore, strict protection measures should be limited to small areas of very intense use by marine turtles. Besides, one has to make sure that the foraging habitat in which turtles live can sustain larger population sizes without leading to ecosystem collapse. Methodical counting is one way to unveil an area of high use by searching for aggregation of individuals in the coves of interest, and to provide information on the population status when compared with the carrying capacity of the bays. Focusing on non-reproductive individuals at sea is also essential, as stage-based population models on long-lived turtle species have highlighted the importance of reducing mortality in immatures and subadults to promote population recovery (Crouse et al., 1987; Heppell et al., 1996). While population trends in sea turtles are commonly based on abundances of breeding females encountered on land (Broderick and Patricio, 2019; Seminoff, 2004), counts at sea enable to obtain abundance estimates of both young, immature and adult individuals, including males.

Currently, there is no standardised method for the census of non-breeding marine turtles at sea. However, several protocols exist to estimate the abundance or density of sea turtles. Surveys can consist in capturing and marking turtles in a defined area (Whiting et al., 2014), can be performed in water by snorkel divers (Ballorain, 2010; Rivera-Milán et al., 2019; Roos et al., 2005) or scuba divers (Williams et al., 2015), but in these conditions, humans are physically limited and cannot travel great distances (Roos et al., 2005). In addition, following a pre-defined transect using a GPS can be difficult because of currents and marine winds inevitably causing snorkelers to drift. Surveys can also be boat- or land-based (Heithaus et al., 2012; Lal et al., 2010; Quiñones et al., 2015; Whiting et al., 2014), or even aerial-based, using light airplanes (Marsh and Saalfeld, 1989), microlights, paramotors (Roos et al., 2005) or drones (also called Unmanned Aircraft Systems – UAS – or Unmanned Aerial Vehicles – UAV –) (Sykora-Bodie et al., 2017), but these protocols have their limitations and cannot apply everywhere. These methods are dependent upon animal availability at or near the surface to allow detection over dark substrates (Thomson et al., 2012). Aerial observations using aircraft systems also depend upon meteorological and environmental conditions such as aerial visibility, water

clarity and the absence of sunlight reflection on the water surface (Fuentes et al., 2015; Marsh and Saalfeld, 1989). It is of great importance to carry out the counts in favourable conditions in order to minimise the risk of missing individuals. Indeed, in suboptimal conditions, the density of green turtles can be underestimated by 45%, if extended dive times of individuals are not accounted for (Thomson et al., 2013). Boat-based observers are limited by the same factors as the aerial census methods, where only the turtles close to the surface can be detected, but in this case, over a restricted perimeter. Under these survey conditions, marine turtles can be difficult to distinguish and many individuals may be missed or counted several times.

Monitoring marine turtle population trends and recognising high aggregation sites could provide key elements for establishing conservation protocols that are critical to species survival, given the increase of anthropogenic pressure in Caribbean coastal waters. In this context, marine turtle management requires an estimate of population size, not only based on reproductive female or nest counts on land but also on at-sea individuals on foraging grounds, in order to ensure their protection at all stages of their life cycle. The present study explores a new method for conducting population surveys and estimating sea turtle densities in nearshore habitats, at depths between 2 and 30 metres, to overcome some of the limiting factors mentioned above (mainly the availability bias). The purpose of this study was to 1) develop a new method of counting for sea turtle census over seagrass meadows, and 2) compare its results with those obtained from boat-based surveys and aerial-based surveys.

2. Materials and methods

2.1. Ethics statements

This study meets the French legal and ethical requirements. The protocol 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

This study was carried out in the South Caribbean coastal waters of Martinique Island, French West Indies, between January 2018 and November 2019 (**Figure 7-1**). The coast consists of a succession of bays, separated by a rocky shore, and in which seagrass make up the main biota, but algae and corals are also found. Grande Anse (GA), Anse du Bourg (AB), Anse Chaudière (AC), and Petite Anse (PA) 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 exotic invasive species (*Halophila stipulacea*) (Hily et al., 2010). Anse Mitan, Anse Noire (AN) and Anse Dufour (AD) are covered by algae and *H. stipulacea* only. Anse du Diamant, further south, also provides seagrass but is more exposed to waves. This coastal region offers several foraging grounds and is used as a developmental area for immature green turtles, which show high residency and site fidelity for specific bays (Siegwalt et al., 2020).

2.3. Turtle monitoring

Since 2010, we have conducted a Passive Integrated Transponder (PIT)-based monitoring programme in Martinique. Immatures were captured along the coast by freedivers, between AN and PA at various sites with depths up to 25 m (Bonola et al., 2019; Nivière et al., 2018; Siegwalt et al., 2020) (**Figure 7-1**). Search and catch effort was adjusted depending on the size of the bays. During the capture-mark-recapture (CMR) session in fall 2018 and 2019, monitored turtles were marked before release with white paint by drawing a distinct number on their shell. This process prevented freedivers from recapturing turtles several times. It also allowed assessing whether individuals were counted multiple times during the in-water counts (see below).

2.4. Development of the in-water counts methodology

The method we developed consists in determining green turtle abundance from in-water visual counts. Counts were made by one or two experienced surface observers (to increase perception probability, Fuentes et al., 2015) equipped with a mask and snorkel, and towed by a boat with a 10 m-long rope (**Figure 7-2**). Surface observations were made along pre-defined line transects placed parallel to the beach and followed inshore to offshore by a boat (**Figure 7-3**) using a GPS (Garmin-eTrex), at a maximum speed of 6 km/h. The distance between transects (10 to 30 m) was adjusted depending on visibility in order to maximise the probability of turtle detection. A sign language was created to facilitate communication between the snorkelers and the operators aboard the boat. When one or several turtles were detected, the snorkeler signed the following information in a pre-defined order: 1) the number of turtles observed at that time, 2) their behaviour (foraging, at surface/breathing, in transit, interacting, scratching, resting), 3) the transit direction if applicable, 4) the position of the turtle in the water column (at half depth or at the bottom), and 5) any major distinctive marks (species, number or satellite-transmitter on the carapace, presence of metal rings or fibropapillomatosis tumours) (**Figure 7-4**). The information transmitted to operators on board was recorded with the exact time of the sighting and associated GPS position. The method's development was undertaken between February and May 2018 in the 8 following coves: Anse Mitan, AN, AD, GA, AB, AC, PA, and Anse du Diamant. Because no turtles were sighted in Anse Mitan and only one in Anse du Diamant during the training stage, surveys of green turtles aiming at comparing different counting methods may only be carried out in the six other bays. In October 2019, this method was therefore tested in AN, GA, AB and AC.

2.5. Boat-based counts

In October 2019, two additional observers were placed on board at the bow of the vessel with a field of view of 45 ° each, to encompass the same transect width as that surveyed by the snorkelers. Information regarding the observations were collected in the same way as those collected by the in-water observers.

2.6. UAV counts

To be tested when possible. *For logistical reasons: accessibility to the gendarmerie drone, adequate weather and sea conditions, containment; this method could not yet be tested.*

The drone will be set up to fly above and slightly ahead of the boat with the same speed as this one.

2.7. Comparison of the methods and their results

In order to allow the comparison in abundance data, and also, the efficiency of each of the methods used for turtles counting, two counting methods were tested at the same time. In October 2019, both in-water and boat-based surveys were performed at the same time along multiple transects followed in four different bays: AN, GA, AB and AC. The results of the counts were analysed by site and by transect, and we also calculated $\frac{\boldsymbol{in-water\ count}}{\boldsymbol{boat-based\ count}}$ ratios, which correspond in some way to the correction factors described below, but calculated *a posteriori*, from the actual results obtained by each of the two methods compared.

In studies on marine animal abundance, correction factors may be used to correct for availability bias and imperfect detection (due to the unavailability of the animals to the observers or to a perception defect) linked with boat-based and aerial census methods (Fuentes et al., 2015; Thomson et al., 2012). Indeed, animals may be missed when they are not visible to the observers, hence the need to adjust abundance indices by a specific multiplier to account for them (Marsh and Sinclair, 1989). The availability correction factor (c_a) we used as a multiplier is equal to the inverse of the probability of being available (p_a) described by Barlow et al. (1988). The only difference with the p_a calculation of Barlow et al. (1988) is that average values have been replaced by median values to prevent very long dives, associated with rest periods, from impacting the data heavily (Thomson et al., 2012). We therefore calculated c_a as:

$$c_a = \frac{1}{p_a} = \frac{(s + d)}{(s + t)}$$

where *s* is the median surface interval duration (s), *d* is the median dive duration (s), and *t* is the length of time (s) for which an animal is presumably within visible range of an observer or drone (Barlow et al., 1988; Thomson et al., 2012). *In the future, if we consider t is different between ship and drone surveys, c_a will be calculated for these two subsurface methods, so that $p_{a\text{-}boat}$ will be the availability correction factor to use for the boat-based counts, and $p_{a\text{-}UAV}$ those for counts made by a drone.*

The calculation of c_a requires the determination of the three parameters used: *s*, *d* and *t*. For boat-based surveys, and similar to Thomson et al. (2012), we used a time window t=30 s, which means a point would be visible by the observers during 30 s. To determine *s* and *d*, we investigated diving behaviour of immature green turtles in Les Anses d'Arlet, Martinique. We used behavioural records from videos obtained by snorkelers performing at-sea focal follows between May 2016 and June 2018, and between 5 am and 7 pm, to describe day-time dive-surfacing patterns. *These data will be completed by the ones obtained from the loggers, which allow having more information about the turtle size, water temperature and depth of the individuals equipped.* Because immature green turtles of Martinique show very high site fidelity during multiple years (Siegwalt et al., 2020), we calculated a common availability correction factor c_a for the four sites as well a specific factor c_a for each bay surveyed.

2.8. Data mapping

Maps were created using QGIS 3.16.5 (QGIS, Core Development Team 2021). Pre-defined transects and turtle sighting points were drawn on a Mapbox Satellite v9 image. The software was also used to calculate the total distance travelled during the surveys and to determine the surface area surveyed for each site.

3. Results

3.1. Turtle counts along transects

Overall, 104 transects were prospected at a mean speed of 5 km/h, corresponding to a total distance of 57 km and 153 ha (**Table 7-1**). The two methods lead to 219 sightings (**Figure 7-5**), 1 of Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) and the others of green turtles. Almost 80% of the observations were obtained by the in-water counting method (**Table 7-1**). All sites combined, we found a mean turtle density of 1.14 individuals.ha^{-1} with the in-water method, and a density of 0.29 individuals.ha^{-1} with the boat-based method. About 1.68 (± 2.36; range: 1 – 10) individuals were counted per transect on average by the in-water observers, compared to 0.42 (± 0.90; range: 1 – 5) by the on-board crew. Details for each site are given in **Table 7-1**. Overall, there were always more transects for which the number of in-water sightings was greater than the number of boat-based sightings, than the reverse (**Table 7-1, Figure 7-6**). Nevertheless, more than 75% of the transects prospected in AN and AC lead to as many turtles counted by either method (**Table 7-1, Figure 7-6**). This occurred mainly when no turtles were detected on a transect, except on two transects in AB where the two methods lead to the detection of one turtle (**Figure 7-6**).

All sites combined, we found a mean $\frac{\boldsymbol{in\text{-}water\ count}}{\boldsymbol{boat\text{-}based\ count}}$ ratio of 3.98. AC was the only cove where no individuals were spotted by the boat-based method (**Table 7-1, Figure 7-5 Figure 7-6**). For the other coves, when using the total number of observations per site, the $\frac{\boldsymbol{in\text{-}water\ count}}{\boldsymbol{boat\text{-}based\ count}}$ ratio was the highest for AB (5.64), followed by AN (3.5) and GA (3.19). When calculating this ratio for each transect where both methods yielded observations (**Figure 7-6**), values corresponding to the mean ratios per site were lower, but AB was still the bay where the difference between both methods was the largest, while GA was still the one where it was the lowest (**Table 7-1**).

In GA, where 99 sightings were made using the in-water counting method, 5 turtles with paint marks were spotted, one of which was counted twice. This individual was seen eating on transect No. 5, then on transect No. 7. In AB,

where 62 sightings were made using the same method, also 5 turtles were seen with distinctive marks, of which 1 was seen on three occasions. The first time, the turtle was eating on transect No. 21, then it was seen in transit on transects No. 23 and 25. In AN and AC, no turtles with specific markings were encountered.

When looking at the effect of transect No., as a proxy of water depth, on the number of turtles counted per transect for each bay, the slope of the lines was sometimes increasing, sometimes decreasing (**Figure 7-7**). In any case, the slope was always <0.1, with R^2 values <0.3, for both methods (**Figure 7-7**).

3.2. Dive parameters and availability correction factors

From the videos of direct observations made in the 4 study bays, 178 focal follows lead to the analysis of 2593 complete diving events and 2743 surfacing events, corresponding to more than 185 h of video footage. We found median and mean (± SD) dive duration of 197 s and 227.9 ± 185.7 s, respectively, and median and mean (± SD) surface interval duration of 17 s and 28.1 ± 37.2 s, respectively. Details for each site are given in **Table 7-2**. We set t = 30 s for boat-based transects. All sites combined, we found an availability correction factor c_a of 4.55.

4. Discussion

We obtained large differences in turtle abundance between in-water and boat-based counts. As for drones, boat-based counting methods have the advantage of offering a view from a certain height depending on the vessel size, which gives the chance of observing an individual resting, eating or swimming underwater. In our surveys, however, we mainly counted surfacing turtles due to the low height of our boat. Because the in-water and boat-based counting methods were tested at the same time, in clear weather and calm see, it is unlikely that the detection ability of boat-based observers was hindered by environmental conditions only. In our study, the small numbers of turtles obtained by this method rather result from the turtles being unavailable to the boat-based observers due to the turtle biological and ecological characteristics. Indeed, although they need to come occasionally to the surface because their breathing capacity relies on lungs, sea turtles, like marine mammals, spend much of their time underwater, which usually prevent observers to spot them.

To account for this bias in turtle availability to the ship-based observers, availability correction factors can be applied to the raw counting results (Barlow et al., 1988; Thomson et al., 2012). In the literature, availability correction factor has been shown to change according to dive depth and water temperature, which may influence dive and surface intervals in green sea turtles (Thomson et al., 2012). This is consistent with the fact that sea turtles stay longer at greater depth because they can store a larger air (and therefore oxygen) volume (due to gas compression with depth) and achieve neutral buoyancy at a certain depth (G. C. Hays et al., 2000; Hays et al., 2004). Dive duration also varies with activity levels and temperature in ectotherms, with low activity levels (resting) and low temperatures causing slowed blood circulation, oxygen uptake, and metabolic processes, thus allowing dives to last longer (G. C. Hays et al., 2000; Hochscheid et al., 2004, 2005). Because dive depth, as well as dive and surface interval durations may also vary between individuals of different sizes (Hart et al., 2016; Hochscheid et al., 2007), sex (Beck et al., 2003; Plotkin, 1994) or populations (as suggested by Thomson et al., 2012), availability correction factors cannot be applied from site to site, which implies a thorough study of the diving behaviour in each turtle aggregation. Such studies are labour-intensive, time-consuming, and often require costly equipment such as on-board cameras or data loggers (time-depth recorders) for example).

In our study, we calculated simple fixed availability correction factors c_a for all 4 sites considered together and for each bay, based on the median dive and surface interval durations obtained from behavioural monitoring of our green turtle aggregation of Les Anses d'Arlet, Martinique. We found overall and site-specific c_a values of the same order of magnitude (between 2.9 and 5.7) as the ratios computed between the actual results we obtained by both counting methods. In our study, we failed to detect a clear relationship between the number of sightings per transect and the water depth for the boat-based surveys. Perhaps this is due to the characteristics of our study site and the high homogeneity of the environmental conditions (small temperature range and depth gradient), as availability

correction factors are less heterogeneous in warm and relatively shallow waters (Thomson et al., 2012). However, in GA and AB, c_a values were still under or overestimated by a factor of 1.5 to 2 compared to the actual difference between the counts obtained by the 2 methods. Hence, it is necessary to take into account the variation of c_a with dive depth and/or water temperature according to the topography and water temperature profile of the study area if an accurate correction is to be made to the abundance data obtained during ship surveys.

The difference we obtained between c_a and the ratios calculated *a posteriori* may also be due to the variation of t (time window during which the animal is presumably visible) during the boat-based survey. Indeed, the sighting distance limit (used to calculate t) greatly depends upon environmental conditions during the surveys. During ship surveys, weather, presence of waves, but also light reflection on the water surface changing with time of the day, as well as substrate colour can vary between surveys, and even within a survey (Marsh and Saalfeld, 1989; Marsh and Sinclair, 1989). This requires adjusting the t value as well, or carrying out the monitoring under very homogeneous conditions. In certain conditions, vessel-based observers can therefore mainly detect individuals surfacing, breathing, basking or even mating, rather than individuals performing under-water behaviours (Thomson et al., 2013). Perception bias must also be accounted for in order to improve abundance estimate (Fuentes et al., 2015).

Detection during in-water surveys can also be impacted by environmental conditions, such as water depth, turbidity and substrate type for example (Fuentes et al., 2015; Rivera-Milán et al., 2019; Roos et al., 2005). However, contrary to boat-based observations, biases of in-water surveys are much restricted, because all parameters linked to the water surface have no influence on the snorkeler visibility. Thus, it is possible to detect individuals at much greater depths. In our study, number of sightings per transect made by in-water observers did not seem to decrease with water depth, except for GA but with a very low correlation coefficient (<0.1). Even though individuals may be counted multiple times within a bay, we can believe that there are as many missed individuals as there are individuals counted several times. Moreover, in-water counting methods allow the recording of certain physical characteristics of individuals (such as fibropapillomatosis tumours, or species and sex; Roos et al., 2005) as well as activity, transit direction, GPS position of each observation. It is therefore possible to discard individuals from the counts if we wish to avoid an overestimation of the abundance. Due to the high and very localised site fidelity of immature green turtles of Martinique (Siegwalt et al., 2020), the risk of an individual being counted at two different sites is very low. We have never observed an individual with the same temporary marking at two different sites.

To conclude, although this is not possible to determine the identity of all individuals sighted as it is during CMR sessions, the advantage of in-water surveys is that they provide a snapshot of abundance at a given time, with minimal stress to the animals, especially in bays where turtles are used to vessel passage and snorkelers presence. In-water surveys may be quite long and physically exhausting for the observers due to the water resistance, compared to ship or drone surveys. Nevertheless, compared with the efforts required to obtain suitable detectability correction factors to apply to aerial observations (to correct for both availability and perception biases); they are much more beneficial in terms of time, cost, and accuracy. Future study may still investigate these two types of bias in in-water counting methods. This will help to further improve the accuracy of the counts by taking into account parameters such as turbidity, depth and bottom colour; to adjust the experimental design accordingly (transect spacing, number of observers, boat speed) and define the areas where this method is the most effective and suitable.

5. Conclusion & conservation implications

Effective conservation planning rely on the availability of recent and updated data on population assessment, which can be difficult to obtain for marine species. In this study, we propose a new method that offers the possibility of monitoring adult and immature sea turtles on feeding grounds, while maintaining a good probability of detection of individuals present on seagrass beds at depths up to about 30 metres. The in-water counting method we developed is precise and fast enough to be implemented on relatively large bays (up to 80 ha in our study), and to be repeated in time in order to know the evolution of the abundance from one year to another. Seasonal departure and recruitment patterns of individuals, such as evidenced in Piovano et al. (2020), can therefore be revealed by the completion of several surveys during the year. Determining the size and density of a turtle aggregation (or any other

marine herbivore) also provides a means of evaluating the population's ability to expand by comparing it to the ecosystem carrying capacity (Rodriguez and Heck, 2021). A stable trend in abundance, increased dispersal and/or limited recruitment may indicate sea turtle populations are at or near carrying capacity, or conditions on nesting grounds 5 to 10 years ago were suboptimal (review by van der Zee et al., 2019). Besides, it offers an insight into the pressure exerted by animals on the environment and thus provides a deeper understanding of the ecological processes that govern seagrass or seaweed meadow dynamics (Christianen et al., 2021; Lal et al., 2010). By mapping the distribution of individuals in each bay, it is possible to highlight areas of absence and presence of sea turtles, and areas of high density of individuals (Fuentes et al., 2015; Lal et al., 2010; Pikesley et al., 2018), and even to assess habitat use in relation to different behaviours. This makes it possible to identify, on a fine scale, areas of major interest for turtles (resting sites, feeding patches) where their protection should be reinforced. It is crucial to limit the impact of anthropic activities such as fishing or turtle tourism on these specific areas (e.g. by setting up no-take zones, reducing vessels speed limits, prohibiting turtle watching and boat anchorage, relocating mooring systems) to preserve the available food resources, to act in favour of seagrass restoration, and to allow turtles to carry out their natural and daily activities without being disturbed (Hayes et al., 2017; Landry et al., 2010; Louis-Jean, 2019; Louis-Jean et al., 2008; Stewart et al., 2016; Whaling, 2017). Delimitation of these zones or ban implementation should be updated regularly according to the spatial and temporal distribution of patches with a high density of individuals, as suggested by Landry and Taggart (2010) and Whaling (2017). In addition to recording turtle behaviour during in-water monitoring, it is possible to detect the presence of well-developed fibropapillomatosis tumours on the body or head of green turtles. Such data can highlight a health risk for the population studied, and perhaps, reveal an environmental quality problem (review by Jones et al., 2016). Abundance, density and distribution data obtained by in-water counting methods have therefore a wide range of applications and can contribute to the safeguarding of subpopulations and species that have been weakened by or are subject to the impact of human activities in coastal marine areas.

References

Ballorain, K., 2010. Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien. Université de la Réunion.

Barlow, J., Oliver, C.W., Jackson, T.D., Taylor, B.L., 1988. Harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, abundance estimation for California, Oregon, and Washington: II. Aerial surveys. Fish. Bull. 86, 434–444.

Baudouin, M., de Thoisy, B., Chambault, P., Berzins, R., Entraygues, M., Kelle, L., Turny, A., Le Maho, Y., Chevallier, D., Thoisy, B. De, Chambault, P., Berzins, R., Entraygues, M., Kelle, L., Turny, A., Le, Y., Chevallier, D., 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

Beck, C.A., Bowen, W.D., McMillan, J.I., Iverson, S.J., 2003. Sex differences in diving at multiple temporal scales in a size-dimorphic capital breeder. J. Anim. Ecol. 72, 979–993. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00761.x

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., 2005. Evaluating trends in abundance of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Greater Caribbean. Ecol. Appl. 15, 304–314. https://doi.org/10.1890/04-0059

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., Vedie, 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, bio048058, 1–10. https://doi.org/10.1242/bio.048058

Bowen, B.W., Grant, W.S., Hillis-Starr, Z., Shaver, D.J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Bass, A.L., 2007. Mixed-stock analysis reveals the migrations of juvenile hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean Sea. Mol. Ecol. 16, 49–60. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03096.x

Broderick, A., Patricio, A., 2019. *Chelonia mydas* South Atlantic subpopulation., The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T142121866A142086337.

Casale, P., Mazaris, A.D., Freggi, D., Basso, R., Argano, R., 2007. Survival probabilities of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) estimated from capture-mark-recapture data in the Mediterranean Sea. Sci. Mar. 71, 365–372. https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n2365

Chambault, P., Dalleau, M., Nicet, J., Mouquet, P., Ballorain, K., Jean, C., 2020. Contrasted habitats and individual plasticity drive the fine scale movements of juvenile green turtles in coastal ecosystems. Mov. Ecol. 8, 1–15. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0184-2

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., 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

Chambault, P., De Thoisy, B., Kelle, L., Berzins, R., Bonola, M., Delvaux, H., H., Maho, Y.L., Chevallier, D., 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

Christianen, M.J.A., van Katwijk, M.M., van Tussenbroek, B.I., Pagès, J.F., Ballorain, K., Kelkar, N., Arthur, R., Alcoverro, T., 2021. A dynamic view of seagrass meadows in the wake of successful green turtle conservation. Nat. Ecol. Evol. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01433-z

Fuentes, M.M.P.B., Bell, I., Hagihara, R., Hamann, M., Hazel, J., Huth, A., Seminoff, J.A., Sobtzick, S., Marsh, H., 2015. Improving in-water estimates of marine turtle abundance by adjusting aerial survey counts for perception and availability biases. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 471, 77–83. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.05.003

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

Hayes, C.T., Baumbach, D.S., Juma, D., Dunbar, S.G., 2017. Impacts of recreational diving on hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) behaviour in a marine protected area. J. Sustain. Tour. 25, 79–95. https://doi.org/10.1080/09669582.2016.1174246

Hays, G.C., Hawkes, L.A., 2018. Satellite tracking sea turtles: Opportunities and challenges to address key questions. Front. Mar. Sci. 5. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00432

Hays, G.C., Hochscheid, S., Broderick, A.C., Godley, B.J., Metcalfe, J.D., 2000. Diving behaviour of green turtles: Dive depth, dive duration and activity levels. Mar. Ecol. Prog. Ser. 208, 297–298. https://doi.org/10.3354/meps208297

Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Walne, A.W., 2004. The implications of lung-regulated buoyancy control for dive depth and duration. Ecology 85, 1137–1145.

Heithaus, M.R., Wirsing, A.J., Dill, L.M., 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: A synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. Mar. Freshw. Res. 63, 1039–1050. https://doi.org/10.1071/MF12024

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. IFRECOR, Conservatoire du littoral.

Hochscheid, S., Bentivegna, F., Hays, G.C., 2005. First records of dive durations for a hibernating sea turtle. Biol. Lett 1, 82–86. https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0250

Hochscheid, S., Bentivegna, F., Speakman, J.R., 2004. Long-term cold acclimation leads to high Q10 effects on oxygen consumption of loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. Physiol. Biochem. Zool. 77, 209–222. https://doi.org/10.1086/381472

Hochscheid, S., McMahon, C.R., Bradshaw, C.J.A., Maffucci, F., Bentivegna, F., Hays, G.C., 2007. Allometric scaling of lung volume and its consequences for marine turtle diving performance. Comp. Biochem. Physiol. A, 360–367. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.010

Jones, K., Ariel, E., Burgess, G., Read, M., 2016. A review of fibropapillomatosis in green turtles (*Chelonia mydas*). Vet. J. 212, 48–57. https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2015.10.041

Lal, A., Arthur, R., Marbà, N., Lill, A.W.T., Alcoverro, T., 2010. Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (*Chelonia mydas*) densities substantially alters seagrass meadows. Biol. Conserv. 143, 2730–2738. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.020

Landry, Melissa S, Christopher, A.E., Taggart, T., Landry, M S, Taggart, C.T., 2010. "'Turtle watching'" conservation guidelines: green turtle (*Chelonia mydas*) tourism in nearshore coastal environments. Biodivers. Conserv. 19, 305–312. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9707-2

Louis-Jean, L., 2019. Étude de la pêche artisanale côtière aux filets de fond aux Antilles françaises afin de réduire les captures accidentelles de tortues marines et obtenir une activité plus durable. EPHE Paris.

Louis-Jean, L., Lenfant, P., Galzin, R., Marechal, J., 2008. Crossing fishery statistics with marine turtle bycatch data and habitat mapping in Martinique, FWI, in: Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Gosier, Guadeloupe, French West Indies, pp. 375–379.

Marsh, H., Saalfeld, W.K., 1989. Aerial surveys of sea turtles in the northern Great Barrier Reef Marine Park. Wildl. Res. 16, 239–249. https://doi.org/10.1071/WR9890239

Marsh, H., Sinclair, D.F., 1989. Correcting for visibility bias in strip transect aerial surveys of aquatic fauna. J. Wildl. Manage. 53, 1017–1024. https://doi.org/10.2307/3809604

Mazor, T., Beger, M., Mcgowan, J., Possingham, H.P., Kark, S., 2016. The value of migration information for conservation prioritization of sea turtles in the Mediterranean. Glob. Ecol. Biogeogr. 25, 540–552. https://doi.org/10.1111/geb.12434

Moncada, F., Abreu-Grobois, F.A., Muhlia-Melo, A., Bell, C., Tröeng, S., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Meylan, A.B., Zurita, J., Espinosa, G., Nodarse, G., Márquez-millán, R., Foley, A., Ehrhart, L., 2006. Movement patterns of green turtles (*Chelonia mydas*) in Cuba and adjacent Caribbean waters inferred from flipper tag recaptures. J. Herpetol. 40, 22–34. https://doi.org/10.1670/39-05A.1

Naro-Maciel, E., Arengo, F., Galante, P., Vintinner, E., Holmes, K.E., Balazs, G., Sterling, E.J., 2018. Marine protected areas and migratory species: Residency of green turtles at Palmyra Atoll, Central Pacific. Endanger. Species Res. 37, 165–182. https://doi.org/10.3354/esr00922

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., Maillet, 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

Pikesley, S.K., Agamboue, P.D., Bayet, J.P., Bibang, J.N., Bonguno, E.A., Boussamba, F., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Du Plessis, P., Faure, F.E., Fay, J.M., Formia, A., Godley, B.J., Kema, J.R.K., Mabert, B.D.K., Manfoumbi, J.C., Asseko, G.M., Metcalfe, K., Minton, G., Nelms, S., Ngouessono, S., Nzegoue, J., Ogandanga, C., Oliwina, C.K.K., Otsagha, F., Parnell, R.J., Gnandji, M.S., Sounguet, G.P., Wada, M., White, L., Witt, M.J., 2018. A novel approach to estimate the distribution, density and at-sea risks of a centrally-placed mobile marine vertebrate. Biol. Conserv. 221, 246–256. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.011

Piovano, S., Lemons, G.E., Ciriyawa, A., Ciriyawa, A., Batibasaga, A., Seminoff, J.A., 2020. Diet and recruitment of green turtles in Fiji, South Pacific, inferred from in-water capture and stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 640, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps13287

Plotkin, P.T., 1994. Migratory and reproductive behavior of the olive ridley turtle, *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829), in the eastern Pacific Ocean. Texas A&M University.

Quiñones, J., García-Godos, I., Llapapasca, M., Van Ordt, F., Paredes, E., 2015. The black sea turtle (*Chelonia mydas agassizii*) at Lobos de Tierra Island, Northern Peru: High densities in small areas. South Am. J. Herpetol. 10, 178–186. https://doi.org/10.2994/SAJH

Rivera-Milán, F.F., Nava, M., Schut, K., Simal, F., 2019. Green and hawksbill turtle abundance and population dynamics at foraging grounds in Bonaire, Caribbean Netherlands. Endanger. Species Res. 40, 243–256. https://doi.org/10.3354/ESR00996

Rodriguez, A.R., Heck, K.L., 2021. Approaching a tipping point? Herbivore carrying capacity estimates in a rapidly changing, seagrass-dominated Florida Bay. Estuaries and Coasts 44, 522–534. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00866-2

Roos, D., Pelletier, D., Ciccione, S., Taquet, M., Hughes, G., 2005. Aerial and snorkelling census techniques for estimating green turtle abundance on foraging areas: A pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). Aquat. Living Resour. 18, 193–198. https://doi.org/10.1051/alr:2005021

Seminoff, J.A., 2004. *Chelonia mydas*, The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468.

Seminoff, J.A., Allen, C.D., Balazs, G.H., Dutton, P.H., Eguchi, T., Haas, H.L., Hargrove, S.A., Jensen, M., Klemm, D.L., Lauritsen, A.M., MacPherson, S.L., Opay, P., Possardt, E.E., Pultz, S., Seney, E., Van Houtan, K.S., Waples, R.S., 2015. Status review of the green turtle *(Chelonia mydas)* under the U.S. Endangered Species Act, NOAA Technical Memorandum, NOAA-NMFS-SWFSC-539. 571pp.

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., 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. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742

Snape, R.T.E., Bradshaw, P.J., Broderick, A.C., Fuller, W.J., Stokes, K.L., Godley, B.J., 2018. Off-the-shelf GPS technology to inform marine protected areas for marine turtles. Biol. Conserv. 227, 301–309. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.029

Snape, R.T.E., Broderick, A.C., Çiçek, B.A., Fuller, W.J., Glen, F., Stokes, K., Godley, B.J., 2016. Shelf life: Neritic habitat use of a turtle population highly threatened by fisheries. Divers. Distrib. 22, 797–807. https://doi.org/10.1111/ddi.12440

Stewart, K., Norton, T., Mohammed, H., Browne, D., Clements, K., Thomas, K., Yaw, T., Horrocks, J., 2016. Effects of "swim with the turtles" tourist attractions on green sea turtle (*Chelonia mydas*) health in Barbados, West Indies. J. Wildl. Dis. 52, S104–S117. https://doi.org/10.7589/52.2S.S104

Stewart, K.R., James, M.C., Roden, S., Dutton, P.H., 2013. Assignment tests, telemetry and tag-recapture data converge to identify natal origins of leatherback turtles foraging in Atlantic Canadian waters. J. Anim. Ecol. 82, 791–803. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12056

Sykora-Bodie, S.T., Bezy, V., Johnston, D.W., Newton, E., Lohmann, K.J., 2017. Quantifying nearshore sea turtle densities: applications of unmanned aerial systems for population assessments. Sci. Rep. 7, 1–7. https://doi.org/10.1038/s41598-017-17719-x

Thomson, J.A., Cooper, A.B., Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Dill, L.M., 2013. Correcting for heterogeneous availability bias in surveys of long-diving marine turtles. Biol. Conserv. 165, 154–161. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.06.005

Thomson, J.A., Cooper, A.B., Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Dill, L.M., 2012. Heterogeneous patterns of availability for detection during visual surveys: Spatiotemporal variation in sea turtle dive-surfacing behaviour on a feeding ground. Methods Ecol. Evol. 3, 378–387. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00163.x

Troeng, S., Evans, D.R., Harrison, E., Lagueux, C.J., 2005. Migration of green turtles *Chelonia mydas* from Tortuguero, Costa Rica. Mar. Biol. 148, 435–447. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0076-4

van der Zee, J.P., Christianen, M.J.A., Nava, M., Velez-Zuazo, X., Hao, W., Bérubé, M., van Lavieren, H., Hiwat, M., Berzins, R., Chevalier, J., Chevallier, D., Lankester, M.C., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Becking, L.E., Palsbøll, P.J., 2019. Population recovery changes population composition at a major southern Caribbean juvenile developmental habitat for the green turtle, *Chelonia mydas*. Sci. Rep. 9, 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-019-50753-5

Whaling, M.L., 2017. How tos for turtle tourism: a review of sea turtle tourism, its impacts, and guidelines to inform stakeholders in Martinique. Duke University.

Whiting, S., Macrae, I., Thorn, R., Murray, W., Whiting, A., 2014. Sea turtles of the Cocos (Keeling) Islands, Indian Ocean. Raffles Bull. Zool. Supplement, 168–183.

Williams, J.L., Pierce, S.J., Fuentes, M.M.P.B., Hamann, M., 2015. Effectiveness of recreational divers for monitoring sea turtle populations. Endanger. Species Res. 26, 209–219. https://doi.org/10.3354/esr00647

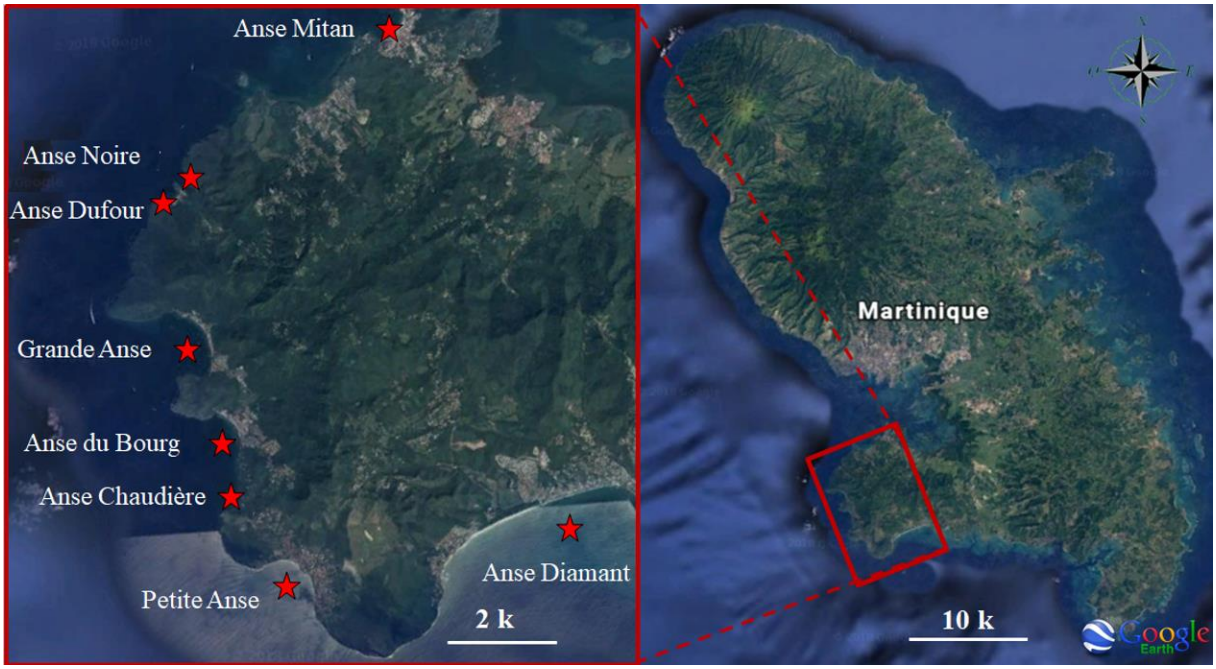


Figure 7-1. Location of the different bays prospected during the study.

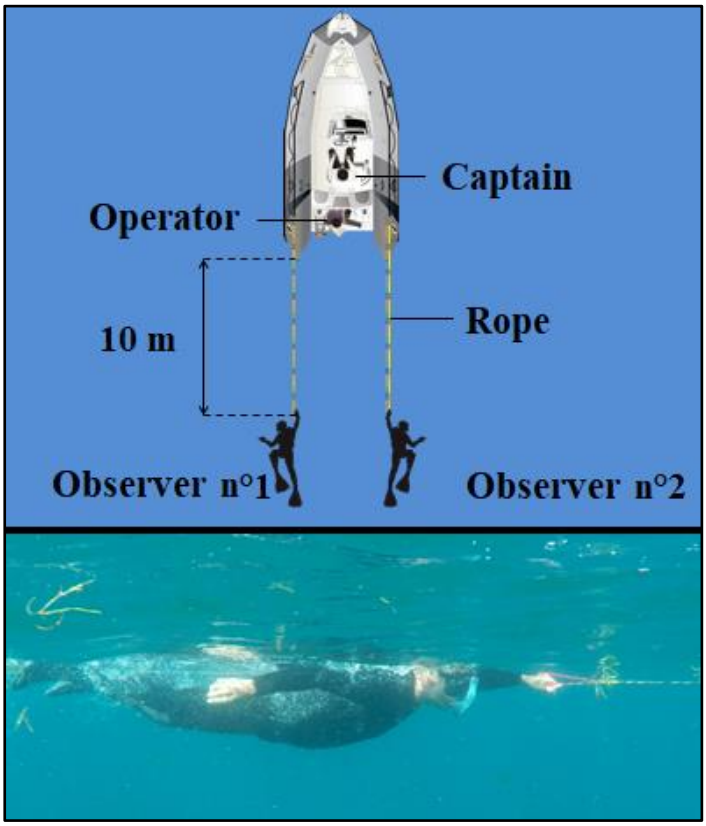


Figure 7-2. Diagram and photo of the device used to count the turtles seen in the water.

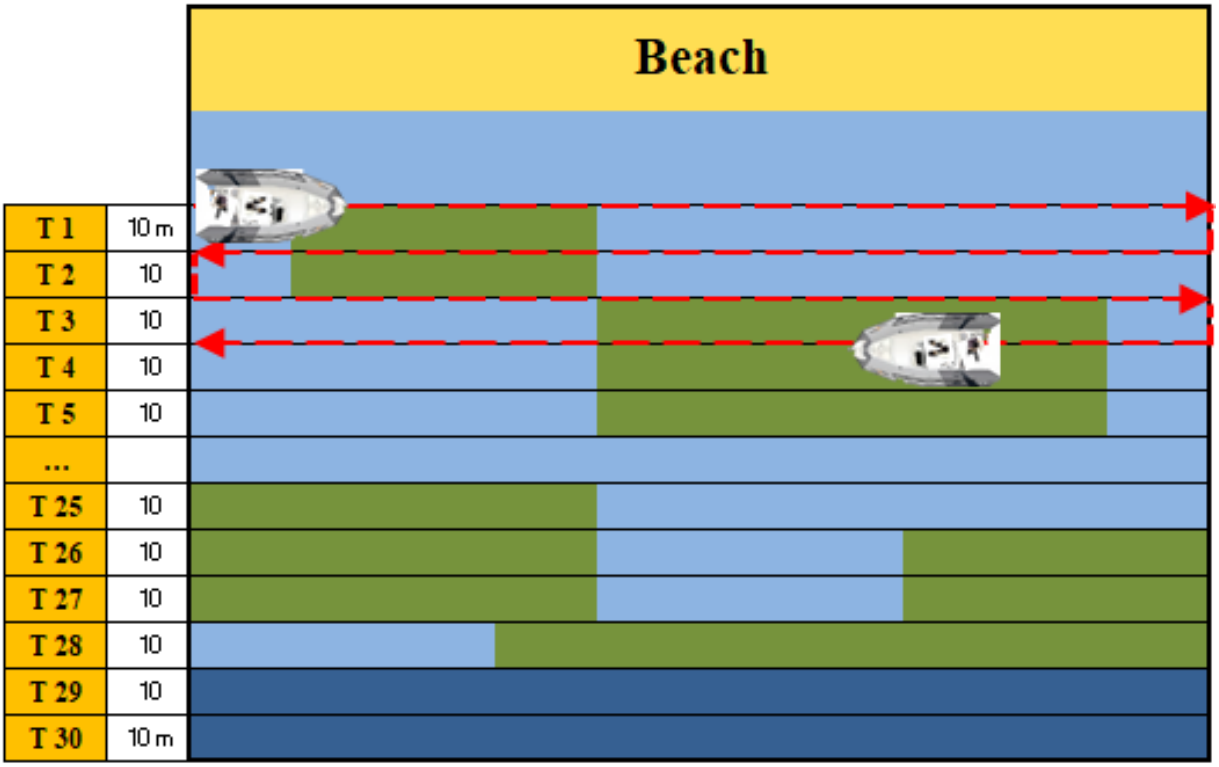


Figure 7-3. Representation of the predetermined transects (T) to be followed by the boat from the shore (beach) to the sea. The bottoms covered had different characteristics: shallow (5–25 m) bare bottom covered with sand (light blue), shallow bottom covered with seagrass, algae, rocks or coral (green), and deeper bottoms (>25 m) (dark blue).

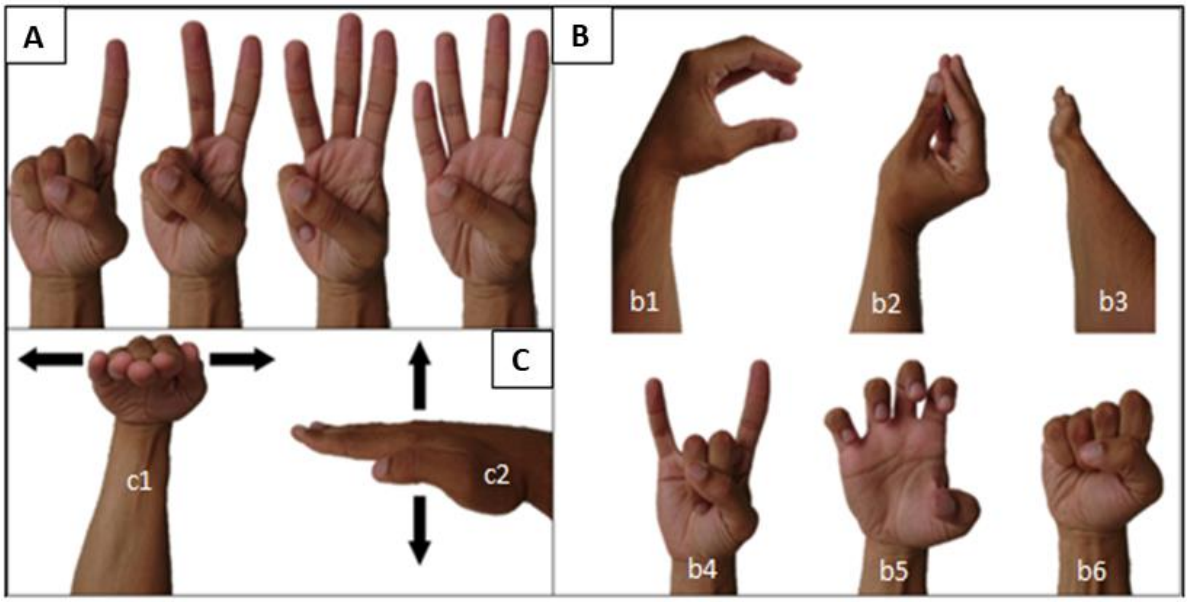


*Figure 7-4. Signs used in turtle counting to communicate: **A**. the number of turtles observed at a time (here, from 1 to 4); **B**. the behaviour performed by the turtle seen (b1. eating, b2. breathing, b3. in transit, b4. interacting with another individual, b5. scratching - b6. resting) and **C** the depth of the turtle (c1. at half depth, c2. at the bottom).*

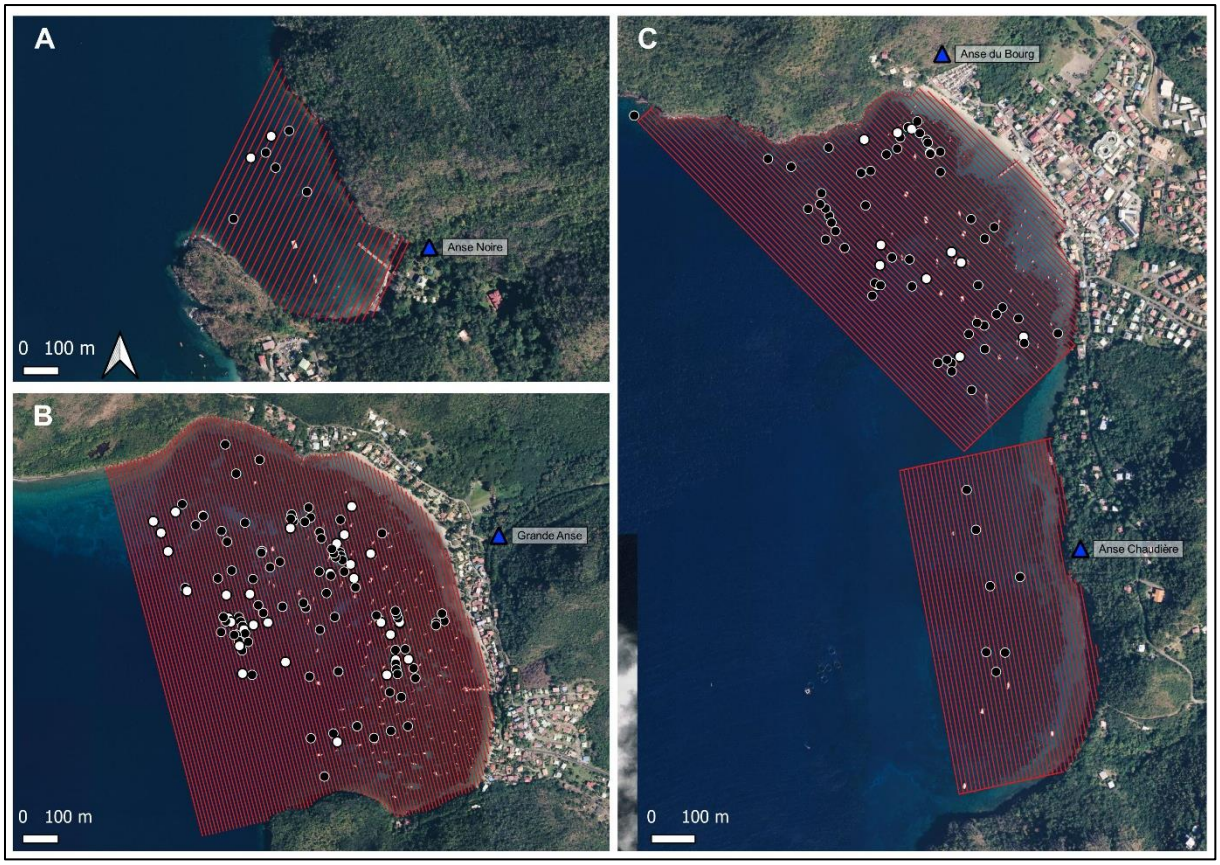


*Figure 7-5. Satellite maps of **A**. Anse Noire, **B**. Grande Anse, **C**. Anse du Bourg and Anse Chaudière, with the pre-defined transects set at 10 m intervals (red lines), with turtle sightings represented by the black (in-water method) and white (boat-based method) dots. Here, one dot can correspond to multiple individuals if they were sighted at the same time and location.*

Table 7-1. Main characteristics of the monitoring carried in each bay (Les Anses d'Arlet, Martinique) and main results obtained by the in-water and boat-based counting methods.

Study site	**Anse Noire**		**Grande Anse**		**Anse du Bourg**		**Anse Chaudière**	
Number of transects prospected **Total distance travelled** **Area surveyed**	26 4 km 5.95 ha		28 28.2 km 79.88 ha		25 16.6 km 36.33 ha		25 8.1 km 30.77 ha	
Survey duration (hh:mm) **Mean speed**	00:55 4.36 km/h		05:14 5.39 km/h		03:33 4.68 km/h		01:43 4.72 km/h	
Counting method	**In-water**	**Boat-based**	**In-water**	**Boat-based**	**In-water**	**Boat-based**	**In-water**	**Boat-based**
Total number of sightings	7	2	99	31	62	11	7	0
Corresponding turtle density (ind. /ha)	1.18	0.34	1.24	0.39	1.71	0.30	0.23	0
Mean ± SD number of sightings per transect (min - max)	0.27 ± 0.67 (0 - 3)	0.08 ± 0.27 (0 - 1)	3.54 ± 2.66 (0 - 10)	1.11 ± 1.40 (0 - 5)	2.48 ± 2.50 (0 - 10)	0.44 ± 0.58 (0 - 2)	0.28 ± 0.54 (0 - 2)	0
Transects for which in-water counts> boat-based counts (%)	19.2		78.6		68		24	
Transects for which in-water counts <boat-based counts (%)	3.9		14.3		4.0		0	
Transects for which in-water counts = boat-based counts (%)	76.9		7.1		28		76	
Mean ± SD ratio of $\frac{in-water\ count}{boat-based\ count}$ **(min - max) calculated for *n* transects for which sightings were obtained by both methods**	3 - *n*=1		2.93 ± 2.01 (0.33 – 7) *n*=13		3.88 ± 2.98 (1 – 10) *n*=9		- - *n*=0	

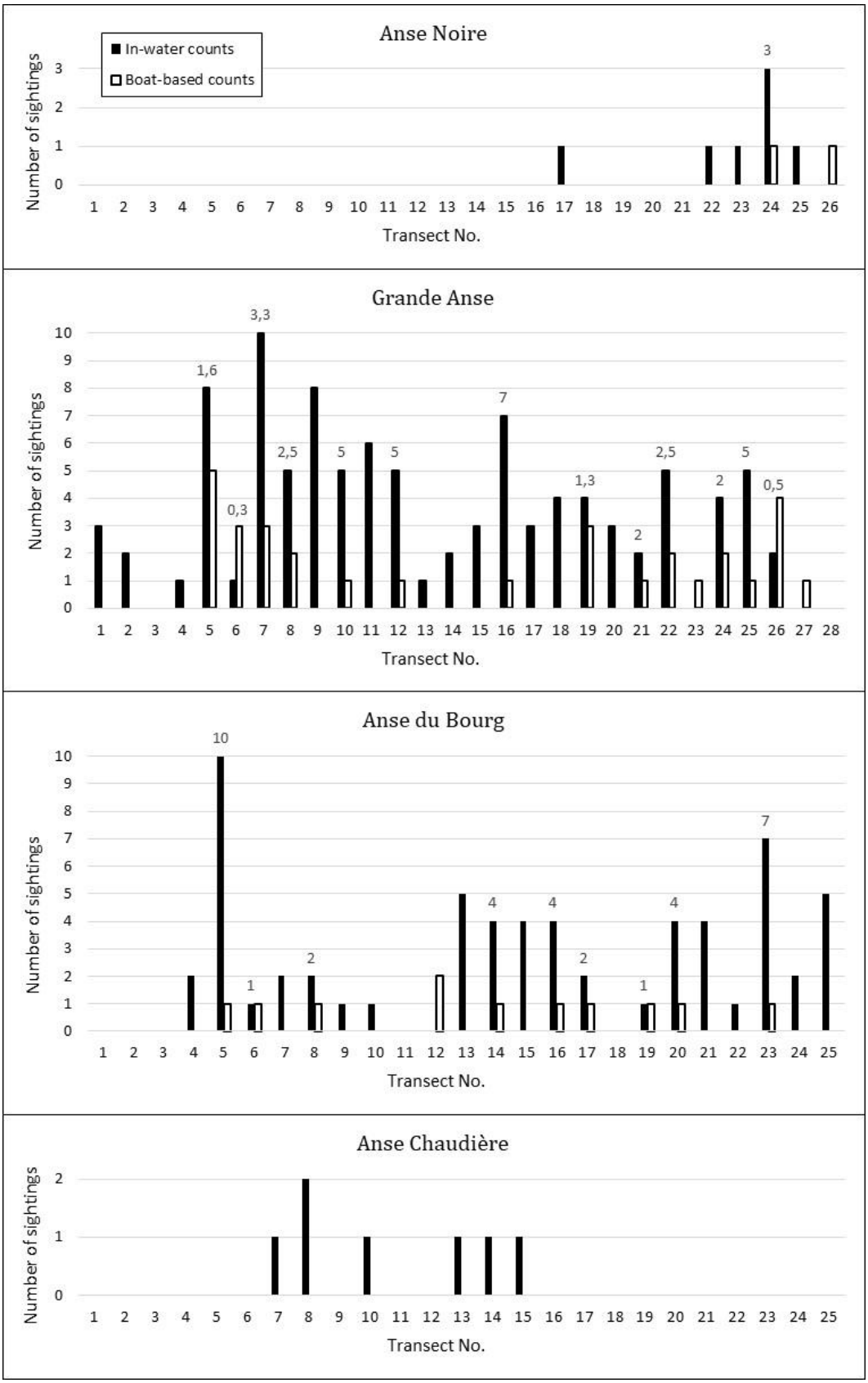


Figure 7-6. Number of turtle sightings per transect at 4 study sites in Les Anses d'Arlet, Martinique, based on the in-water (solid bar) and the boat-based (open bar) counting methods. Transects were parallel to the shore and were carried out from the coast to the sea. The number indicated above the bars represents the ratio "in-water count/boat-based count", and was calculated when turtles were detected on a transect by both methods.

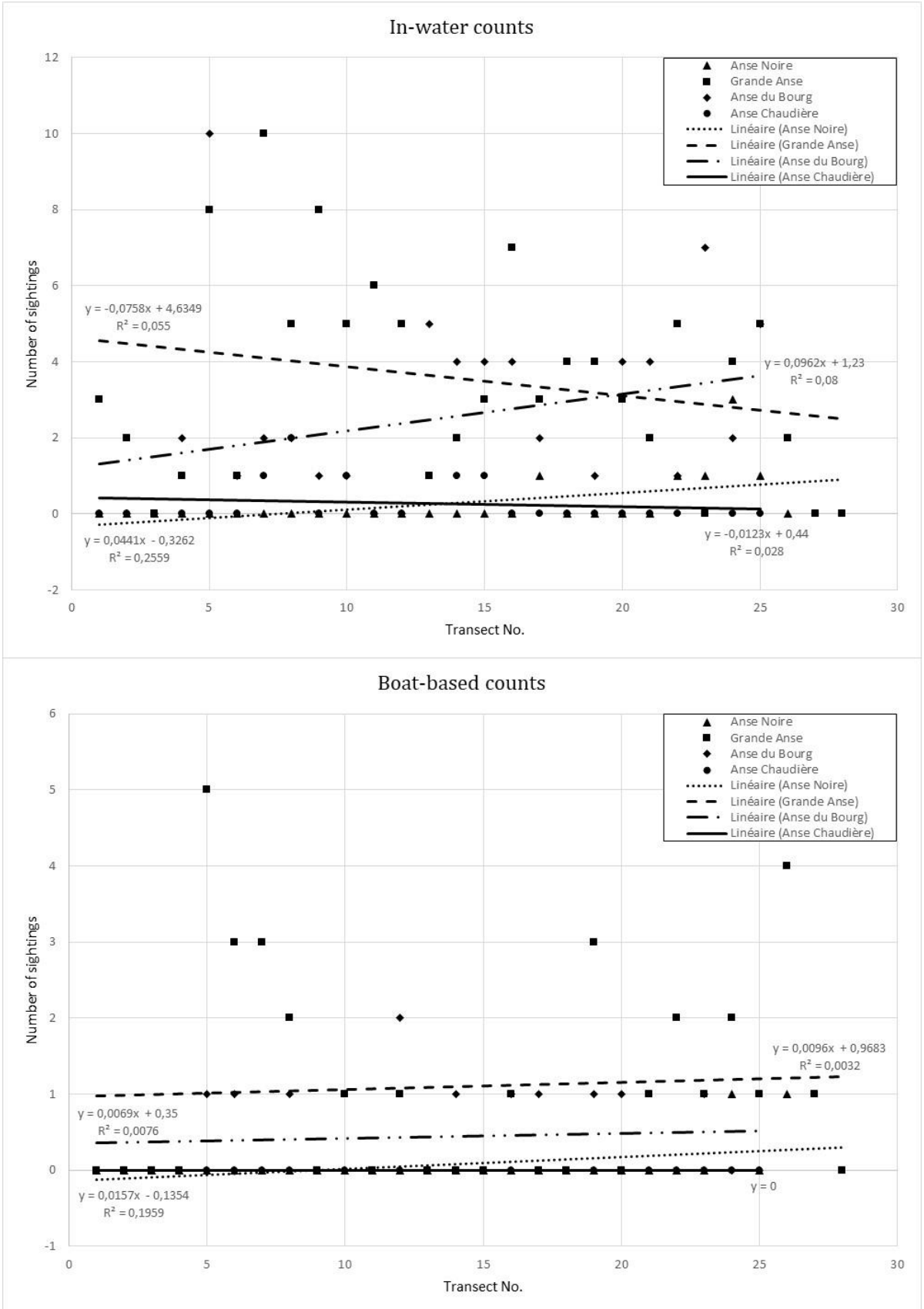


Figure 7-7. Correlation between the number of turtles sighted per transect and transect number (as a proxy of water depth), for the two counting methods used in this study and for each of the four study sites.

Table 7-2. Characteristics of diving and surfacing events of immature green turtles monitored at 4 sites in Les Anses d'Arlet, Martinique, and determination of the availability correction factor c_a, using t = 30 s.

Study site	**Anse Noire**	**Grande Anse**	**Anse du Bourg**	**Anse Chaudière**
Number of follows	41	115	21	1
Median dive duration ***d*** (s)	168.5	203	183	615
Mean ± SD dive duration (s)	251.6 ± 230.6	223.4 ± 175.8	215.7 ± 168.9	589.0 ± 150.7
(min-max)	(8 – 1027)	(7 – 1615)	(18 – 1020)	(383 – 743)
calculated from *n* dives	*n*=404	*n*=2031	*n*=154	*n*=4
Median surface interval duration ***s*** (s)	19	15	50	128
Mean ± SD surface interval duration (s)	38.0 ± 47.1	22.6 ± 27.8	68.1 ± 66.1	126.5 ± 11.2
(min-max)	(2 – 328)	(1 – 323)	(2 – 465)	(112 – 138)
calculated from *n* surfacing events	*n*=436	*n*=2130	*n*=173	*n*=4
Availability correction factor $\boldsymbol{c_a}$	3.83	4.84	2.91	4.70

8 Estimation de la densité de Tortues vertes immatures et de la capacité de charge des herbiers sur une zone d'alimentation des Caraïbes dominée par l'espèce invasive *Halophila stipulacea*



Résumé

De par leur alimentation, les Tortues vertes peuvent bénéficier ou être affectées par la présence de l'espèce exotique envahissante *Halophila stipulacea*, mais dans tous les cas, en tant que seuls mégaherbivores présents en Martinique, elles ont un rôle essentiel à jouer dans le maintien du fonctionnement des écosystèmes à herbiers.

Les écosystèmes d'herbiers marins, qui fournissent d'importants biens et services, subissent une dégradation et un déclin à l'échelle mondiale, avec des répercussions majeures sur un large éventail d'espèces associées. Dans les Caraïbes, les herbes marines indigènes peuvent être menacées, par exemple, par l'augmentation apparente des populations de Tortues vertes dans l'Atlantique Sud, et par l'introduction et l'expansion de l'espèce de phanérogame exotique envahissante, *H. stipulacea*. Afin de comprendre l'impact des mégaherbivores sur les prairies sous-marines des Anses d'Arlet (Martinique), une zone de recherche de nourriture tropicale utilisée par les Tortues vertes immatures, des observateurs dans l'eau et tractés par un bateau ont permis d'estimer l'abondance et la densité de tortues en utilisant une nouvelle méthode de comptage le long de transects linéaires. Les manipulations sur les herbiers nous ont ensuite permis d'évaluer la biomasse disponible sur les sites, mais également de mesurer la vitesse de croissance de chacune des trois espèces de phanérogames, soumises ou non à une pression d'herbivorie artificielle, dans le but de comprendre comment le comportement de broutage affecte la croissance et la productivité des herbiers, mais aussi l'expansion de la plante invasive. En utilisant les taux de productivité (sous l'effet d'un pâturage simulé) des trois herbes marines présentes sur nos sites (*Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* et *H. stipulacea*), ainsi que les estimations des taux de consommation (faibles et élevés) des Tortues vertes, nous avons évalué la capacité de charge des herbiers des Anses d'Arlet vis-à-vis des Tortues vertes (la capacité de charge correspond au nombre maximal d'individus d'une espèce particulière qu'un environnement peut accueillir et maintenir indéfiniment). Cette capacité de charge a été estimée pour le scénario dans lequel les trois espèces d'herbes marines persisteraient dans le temps, et pour un second scénario dans lequel *H. stipulacea* supplanterait les deux espèces indigènes. Nous avons constaté que les assemblages actuels d'herbiers pourraient être en mesure de supporter une densité de Tortues vertes immatures allant jusqu'à 118-250 individus par hectare (seuils respectivement bas et haut) aux Anses d'Arlet, ce qui situe la population actuelle entre 1 et 2% de la capacité de charge des herbiers. Dans le second scénario, la capacité de charge serait à peu près doublée, indiquant que les peuplements monospécifiques d'*H. stipulacea* pourraient soutenir une abondance de tortues plus grande.

Les données d'abondance de Tortues vertes dans chaque baie, ainsi que la mise en évidence de zones à forte densité où les tortues s'agrègent, notamment pour se nourrir, permettront de délimiter des zones à protéger. Sur la base des paramètres descriptifs des herbiers que nous avons considérés, et de l'hétérogénéité de la distribution des individus entre et à l'intérieur des anses, nous discutons également du sort des herbiers indigènes dans cette zone de la Martinique. Grâce à nos résultats, nous tentons d'améliorer les connaissances sur les interactions entre les herbes marines et les tortues marines herbivores, afin de mettre en œuvre des mesures de conservation appropriées pour assurer la durabilité d'un système plante-herbivore équilibré.

This chapter will undergo changes before it is submitted as an article to a scientific journal.
As a result, the list of co-authors may also change.

Immature green turtle density and carrying capacity estimates in a Caribbean foraging ground dominated by the non-native seagrass species *Halophila stipulacea*

Flora Siegwalt[1*], Pierre Lelong[1], Jordan Martin[1], Clément Grand[1], Cindy Assio[1], Lorène Jeantet[1], Marc Bonola[1], Abdelwahab Benhalilou[2], Céline Murgale[2], Lucas Andreani[2], François Jacaria[2], Guilhem Campistron[2], Gaëlle Hielard[3], Alexandre Arqué[3], Sidney Régis[1], Nicolas Lecerf[1], Cédric Frouin[1], Fabien Lefebvre[4], Nathalie Aubert[4], Rachelle Lafolle[3], Florence Thobor[3], Mosiah Arthus[1], Denis Etienne[5], Jean-Pierre Allenou[6], Myriam Bouaziz[1], Florian Desigaux[1], Julie Gresser[5], Fabien Vedie[5], Emmanuel Sutter[6], Corinne Copin[7], Philippe Brousse[7], Muriel Lepori[1], Caroline Habold[1], Jean-Patrice Robin[1], Yvon Le Maho[1], Damien Chevallier[1*]

[1] Strasbourg, CNRS, IPHC, UMR 7178, Strasbourg, France
[2] Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, France
[3] Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique, France
[4] Association ACWAA, rue grand fleur, quartier Epinay, 97228 Sainte-Luce, France
[5] DEAL Martinique, Pointe de Jaham, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France
[6] IFREMER Délégation de Martinique, 79 route de Pointe-Fort, 97231 Le Robert, France
[7] Institut océanographique, Fondation Albert Ier, Prince de Monaco, Monaco

* Corresponding authors

Abstract

Seagrass ecosystems, which provide important goods and services, are suffering degradation and decline on a global scale, with major repercussions on a wide range of associated species. In the Caribbean, native seagrasses may be threatened, for instance, by the apparent increase in the South Atlantic population of the green turtle (*Chelonia mydas*), and by the introduction and expansion of an alien phanerogam species, *Halophila stipulacea*. To understand the impact of megaherbivores on the seagrass meadows of Les Anses d'Arlet, Martinique, a tropical foraging ground used by immature green turtles, we estimated turtle density using a new method, which consists in counting turtles by in-water observers towed by boat along linear transects. Using productivity rates under grazing we measured for the three seagrasses present in our sites (*Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* and *H. stipulacea*) along with low and high green turtle consumption rate estimates, we assessed the green turtle carrying capacity of Les Anses d'Arlet, under the scenario in which the three seagrass species would persist over time, and under a second scenario in which *H. stipulacea* would outcompete the two native species. We found that current seagrass assemblages might be able to support turtle density of up to 118-250 ind.ha^{-1} (low and high thresholds, respectively) in Les Anses d'Arlet, making the current population between 1 and 2% of the way to turtle carrying capacity. Under the second scenario, carrying capacity estimates increased by 45%, indicating monospecific stands of *H. stipulacea* might sustain larger turtle abundance. Based on the seagrass descriptive parameters we considered, and the distribution of individuals between and within bays, we also discuss the fate of native seagrass beds in this area of Martinique. With our findings, we attempt to improve knowledge of the interactions between seagrasses and herbivorous sea turtles, in order to implement appropriate conservation measures to ensure the sustainability of a balanced plant-herbivore system.

Keywords: *Chelonia mydas* / Abundance estimation / Plant-herbivore interactions / Seagrass productivity / *Thalassia testudinum* / *Syringodium filiforme* / invasive species

1. Introduction

As marine coastal habitats, seagrass pastures, which represent less than 0.2% of the ocean floor (Fourqurean et al., 2012) have a high economic and heritage value. Because of the high diversity of organisms they support, and the goods and services they provide, seagrass meadows are considered as the 3rd most valuable ecosystem on earth (Costanza et al., 1997). Indeed, as important primary producers and ecosystem engineers, seagrass act on abiotic parameters, creating complex and structured 3 dimensions habitats, serve as refuges and nursery areas, and act in nutrient cycling and trophic transfers (Jones et al., 1997; Mtwana Nordlund et al., 2016; Orth et al., 2006; van der Zee et al., 2016).

Seagrass enter two different pathways: the primary producer-based and detritus-based food chains (Christian and Luczkovich, 1999), in proportions that may be different. In the 1990' and early 2000's, plant primary production was considered to mainly enter the detrital pathway (Jackson et al., 2001; Polis and Strong, 1996). It is likely that declining populations of large marine herbivores (mostly sirenians and green turtles) have led to seagrasses entering primarily into this pathway (Domning, 2001; Jackson et al., 2001). Nevertheless, since the implementation of conservation plans for marine turtles, the numbers of some green turtle (*Chelonia mydas*) populations have increased, especially in the Tropical Atlantic Ocean (Broderick and Patricio, 2019; Seminoff, 2004), which contains about 40% of the world's seagrass cover (McKenzie et al., 2020). Grazing behaviour may nowadays have considerable impacts on seagrass meadows (Christianen et al., 2021), especially since green turtle can be long-term residents and maintain high level of fidelity to their foraging sites (Bjorndal et al., 2005; Broderick et al., 2007; Colman et al., 2015; Pilcher, 2010; Shimada et al., 2020; Siegwalt et al., 2020).

Green turtles have been described adopting several feeding strategies depending on both food availability and turtle population density, and therefore, can adapt to changes in their environment (Christianen et al., 2021). At some locations, green turtles are commonly seen grazing on the same seagrass patches at regular time intervals, a strategy called 'rotational grazing' (Bjorndal, 1980; Hernández and Van Tussenbroek, 2014; Rodriguez and Heck Jr, 2020; Scott et al., 2020a). As they revisit the grazing plots, green turtles stimulate plant productivity, which enhances nutrient cycling and can sometimes alleviate the negative effects of eutrophication in seagrass ecosystems (Christianen et al., 2012; Moran and Bjorndal, 2007, 2005; Thayer et al., 1984). Such feeding behaviour results in the creation of persistent plots of epiphyte-free young shoots with easily digestible, nitrogen-, phosphorus- and energy-enriched leaves that can be harvested continuously for multiple months, until eventually rhizomes become exhausted (Bjorndal, 1980; Fourqurean et al., 2010; Moran and Bjorndal, 2007). On other foraging grounds, random grazing is the norm, and may be occasional where food supply exceeds demand, or constant where the opposite applies (Christianen et al., 2021; Williams, 1988). Under moderate herbivory regime, turtles can allow several species of marine phanerogams (pioneer, intermediate and climax species) to coexist (Christianen et al., 2018). Under intense and prolonged grazing, the leaves of some species become shorter and thinner, which reduces the structural complexity of the meadows (Fourqurean et al., 2019, 2010), and the slow-growing species gradually disappear because of the high disturbance frequency (Hernández and Van Tussenbroek, 2014; Kelkar et al., 2013b; Lal et al., 2010). At very high turtle densities, turtles may even dig into the substrate to consume seagrass rhizomes, which can considerably reduce seagrass resilience (Christianen et al., 2014; Scott et al., 2020a). Above or below-ground overgrazing may therefore lead to seagrass meadow collapse, usually followed by the departure of green turtles as well as modifications or loss of ecosystem services (Christianen et al., 2021, 2014; Fourqurean et al., 2019, 2010; Scott et al., 2020b).

Monitoring seagrass characteristics and/or green turtle populations living in these meadows may be useful to better understand the spatio-temporal dynamics of the meadows and to assess the state of herbivory pressure. Because sea turtle growth rates may be influenced by environmental factors such as oceanographic events, net ocean primary production, foraging location, as well as diet quality and quantity (Balazs and Chaloupka, 2004; Bjorndal, 1997, 1985; Bonola et al., 2019; Limpus and Chaloupka, 1997; Patrício et al., 2014), investigating the evolution of growth rates may give a good insight into the ecological and nutritional quality of habitat (Bjorndal and Bolten, 1988). This, however, requires a significant human effort to capture the same individuals repeatedly over several years and to measure them. Average annual growth rates and body condition indices also appear to be negatively correlated with

population density (Bjorndal et al., 2000). Indeed, under high population density, intra-species competition for resources increases and density-dependent effects may occur (Bjorndal et al., 2000). This may result in a decrease in growth rates or changes in demographic parameters, such as increased dispersal and/or limited recruitment (Bjorndal et al., 2000; review by van der Zee et al., 2019). Measuring green turtle abundance in the foraging grounds of interest may provide valuable information on the population status and ability to expand relative to resource availability, especially when compared with the site carrying capacity (noted as K) (Rodriguez and Heck, 2021), which generally refers to the maximum number of individuals of a particular species that an environment can support and sustain indefinitely (Chapman and Byron, 2018; Triplet, 2021). Methodical counting along line transects is one way to estimate green turtle abundance and to unveil area of high use by searching for high-density locations within the geographical unit of interest, especially over seagrass meadows (e.g. Ballorain et al., 2010; Fuentes et al., 2015; Lal et al., 2010; Pikesley et al., 2018; Rivera-Milán et al., 2019) (**Chapter 7**).

We conducted our study in Martinique, Eastern Caribbean, where a green turtle subpopulation of immature individuals has established for over 10 years on the seagrass meadows of the south-west of the island (Chambault et al., 2018; Siegwalt et al., 2020). Turtles are mainly found in 6 bays of Les Anses d'Arlet, where two types of seagrass meadows develop: multispecific seagrass meadows composed of both native and introduced species, and monospecific meadows of the alien phanerogam species *Halophila stipulacea* (Siegwalt et al., 2020). Although green turtles tend to prefer *Thalassia testudinum* in the multi-species seagrass meadows of our study area, the other native seagrass species *Syringodium filiforme*, as well as the invasive species *H. stipulacea* are also occasionally consumed (**Chapter 6**). The goals of this study were: (1) to estimate the available surface area of the three seagrass species and describe their morphometric characteristics, (2) to investigate the effects of grazing on growth and productivity of the three seagrass species, through a clipping experiment, (3) to determine how the turtles are distributed over the seagrass meadows at the various sites, using density data obtained from in-water counts along line transects and (4) to ascertain whether this subpopulation of green turtles is at carrying capacity. As there are still many threats to sea turtles and seagrass beds in the Caribbean, it is essential to assess the status of sea turtle populations and their impact on seagrass.

2. Materials and methods

2.1. Ethics statements

This study meets the French legal and ethical requirements. The protocol 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 area

This study was conducted in the Caribbean coastal waters of the south of Martinique Island, French West Indies, between January 2018 and June 2020 (**Figure 8-1**). The coast consists of a succession of bays, separated by a rocky shore, and in which seagrasses make up the main biota, but algae and corals are also found. Grande Anse (GA), Anse du Bourg (AB), Anse Chaudière (AC), and Petite Anse (PA) are large bays where grow algae and the three main phanerogams found in Martinique, i.e. two native species (*S. filiforme* and *T. testudinum*) and one exotic invasive species (*H. stipulacea*) (Hily et al., 2010). Because of the close proximity and continuity of the AB and AC seagrass meadows, these two bays will sometimes be considered as a single site in this study (noted ABAC). Anse Mitan, Anse Noire (AN) and Anse Dufour (AD) are covered by algae and *H. stipulacea* only. Further south, Anse du Diamant also provides seagrass but is more exposed to waves. This coastal region offers several foraging grounds and is used as a developmental area for immature green turtles, which show high residency and site fidelity for specific bays (Siegwalt et al., 2020).

2.3. Seagrass and algae assessment

2.3.1. Seagrass and algae cover

The algo-floristic compositions of GA and ABAC were precisely assessed in 2018. The bays were entirely surveyed up to 20-25 m depth, at predefined points located every ten metres along GPS-based transects. At each sampling point, a close picture of the ground was taken within a 1 m^2 quadrat, 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 macro-algae and seagrass species (*T. testudinum*, *S. filiforme*, *H. stipulacea*) were recorded on the pictures *a posteriori*. For each of the seagrass species and for algae, the cover surface was ranked in 7 classes (0%, 1-12%, 13-25%, 26-50%, 51-75%, 76-99%, 100%). Using the natural neighbour interpolation scheme (Cueto et al., 2003) available in QGIS (version 3.10.0, QGIS Development Team, 2020) on these data, we created raster maps for each plant. Once vectorised, absolute surface areas of all polygons composing each of the percentage classes were extracted, and then weighed by the corresponding median cover percentage of the class in order to determine the total area available equivalent to a 100% cover. Maps of algae and of each seagrass species were then combined into algo-floristic maps showing dominant species distribution.

2.3.2. *Seagrass and algae characteristics and biomass*

In 2019, seagrass surveys were carried out by two scuba-divers in GA, at 20 sampling points encompassing different percentage cover combinations of the three seagrass species (**Figure 8-2**, white symbols on the right map), and at depth between 2.5 and 10.5 m. Two quadrats of 23 x 25 cm (575 cm^2) were set close to each other at each sampling point, so that 16 quadrats were placed on areas rich in *T. testudinum*, 16 on areas rich in *S. filiforme*, and 8 on areas mainly covered by monospecific *H. stipulacea* meadows. On each quadrat, we recorded the percentage cover of each seagrass species and algae within the quadrat, and counted all shoots and leaves of each species as well as the number of leaves per shoot for 10 shoots of each species (when possible).

All above-ground tissues, i.e. stems and leaves of all species plus above-ground rhizomes of *H. stipulacea*, were collected on half of the quadrats and kept refrigerated until they were carefully rinsed in freshwater. For samples from 6 quadrats containing *S. filiforme*, 9 quadrats containing *T. testudinum* and 13 quadrats containing *H. stipulacea* among the 20 quadrats for which plant material was collected, the number of shoots and leaves of seagrass was recorded twice: during the in-water surveys and also after collection, back in the laboratory. For each variable and species, this allowed us to calculate a correction factor to correct for the bias associated with in-water counts. This correction factor was calculated as the mean ratio of $\frac{out-of-water\ count}{in-water\ count}$ and was used to adjust the values recorded on the quadrats where biomass was not collected.

After the samples were rinsed, wrung out in a salad spinner, and the excess water gently absorbed between two sheets of linen, leaf and rhizome samples of each species were weighed to determine total above-ground material fresh weight (FW). Then, sub-samples containing a different number of leaves of each seagrass species were formed. Following Ballorain's (2010) method, cumulative leaf blade length of each sub-sample was determined after measurement of individual leaves using a ruler (± 1 mm). It allowed us to record blade length of a large sample of leaves of the three phanerogams, and blade width of *T. testudinum* and *H. stipulacea* was recorded at the same time. The leaf sub-samples were weighed in order to establish specific relationship between cumulative leaf blade length and leaf biomass FW (see **Appendix 8-1**). All leaf sub-samples and rhizome samples were oven-dried at 50°C to a constant weight to determine their dry weight (DW). FW and DW were determined using an electronic precision scale (± 0.1 mg). It allowed us to establish specific relationship between FW and DW of leaves of the three species and aerial rhizomes of *H. stipulacea* (see **Appendix 8-2**). Results for shoot density, leaf density and above-ground biomass were converted to be expressed per m^2.

2.3.3. Seagrass growth and productivity

Between May and July 2020, additional experiments were conducted by scuba divers at two sampling points on the seagrass meadows of GA (**Figure 8-2**, red symbols on the right map), in order to determine growth rate and above-ground productivity of each seagrass species. For this purpose, six 23 x 25 cm quadrats were hooked to the substrate (**Figure 8-3**, left picture) at a depth of about 2 m at each sampling point. To assess the effect of green turtle grazing on seagrass growth and productivity, seagrass leaves or shoots were clipped in half of the quadrats while seagrass in the six replicate quadrats were marked or left intact.

In each plot, up to 15 shoots of *T. testudinum* and *S. filiforme* were marked using beads and plastic ties (**Figure 8-3**, right picture). Regarding *H. stipulacea*, unique coloured plastic beads attached with a clamp allowed to distinguish between 6 apical (or vegetative) shoots (hereafter referred as long shoots), and between 6 reproductive shoots (those that are able to produce flowers, hereafter referred as short shoots). The marking ties were rolled around the 1st and 2nd internode for control and clipped long shoots respectively, and around the two adjacent internodes for selected short shoots. In each plot, the total number of long and short shoots of *H. stipulacea* was recorded in order to determine the proportion of each type of shoots.

In control plots, using the hole-punch technique derived from Zieman's method (1974), all leaves of the marked shoots of *T. testudinum* were pierced using a 4 mm -diameter biopunch at the blade/sheath junction (where the leaf becomes greenish) at the beginning of the experiment (t_0). At the end of the experiment (t_{end}), after about 20 days, we recorded the length between the blade/sheath junction and the hole for marked leaves, and the length between the blade/sheath junction and the leaf tip for new unmarked leaves. The procedure followed was the same for *S. filiforme*, except that we used the 'emergent leaf' marking technique (Schwarzschild et al., 2008). This method consists in cutting the leaf tip perpendicularly in order to discriminate between old and new leaves, the former being characterised by a straight leaf tip and the latter by an intact pointed tip (if no grazing occurred). At t_{end}, only new unmarked leaves were measured because leaves of *S. filiforme* grow one at a time, so that growth predominantly occurs in the youngest and smallest leaf (Fry, 1983). For *H. stipulacea*, we measured the leaves of each marked shoot, from the base to the tip, at t_0. At t_{end}, we measured all leaves of short and long shoots, and collected all marked long shoots in order to determine leaf and rhizome FW in the laboratory. All new internodes of the long shoots were measured.

In plots submitted to artificial herbivory, the clipping method was inspired from that of Moran and Bjorndal (2005), except that we simulated a unique grazing event by green turtles. At t_0, all blades of the marked *T. testudinum* and *S. filiforme* shoots were clipped once with scissors at the blade/sheath junction (or slightly above to conserve the leaf base), perpendicularly to the leaf. At t_{end}, all leaves were measured from the blade/sheath junction to the tip. Regarding *H. stipulacea*, every marked long shoots were cut at the first internode at t_0, while short shoots were cut at the leaf sheaths to prevent any damage to the rhizome. At t_{end}, we collected all marked long shoots in order to determine leaf and rhizome length and FW in the laboratory. For short shoots, all new leaves were measured.

Calculations of leaf and above-ground rhizome growth rates (cm.day^{-1}) as well as leaf and above-ground rhizome productivity of a shoot (g FW.shoot^{-1}.day^{-1}) of the three seagrass species were made with equations detailed in (**Appendix 8-3**).

Refer to **Annexe §10.1** of the manuscript for more details about the protocol.

2.4. Green turtle monitoring

2.4.1. Capture-mark-recapture

Since 2010, we have conducted a Passive Integrated Transponder (PIT)-based monitoring programme in Martinique. Immatures were captured along the coast by freedivers, between AN and PA at various sites with depths up to 25 m (for a detailed methodology, see Bonola et al., 2019; Nivière et al., 2018). Search effort was adjusted according to bay size. Turtle Curved Carapace Length (CCL) was measured in all individuals and turtle body mass (BM) was recorded

when possible. The recapture of some individuals over the years made it possible to calculate an average growth rate (expressed in cm CCL.yr^{-1}). During the capture-mark-recapture (CMR) campaigns in October 2018 and 2019, monitored turtles were marked before release with white paint by drawing a distinct number on their shell. This process prevented freedivers from recapturing turtles several times. It also allowed assessing whether individuals were counted multiple times during the in-water counts and correct for density estimation if necessary (see below).

2.4.2. Abundance and density estimations

Green turtle abundance and density were estimated using a new method we developed (**Chapter 7**), which consists in carrying out in-water visual counts. Counts were made by one or two experienced surface observers (to increase perception probability, Fuentes et al., 2015) equipped with a mask and snorkel, and towed by a boat with a 10 m-long rope (**Chapter 7, Figure 7-2**). If necessary, observers can use a board attached to the rope to control their depth in the water column and reduce the intensity of the water drag felt on their body. Surface observations were made along pre-defined line transects placed parallel to the beach and followed inshore to offshore by a boat using a GPS (Garmin-eTrex), at a maximum speed of 6 km/h (**Chapter 7, Figure 7-3**). The distance between transects (10 to 30 m) was adjusted depending on visibility in order to maximise the probability of turtle detection. A sign language was created to facilitate communication between the snorkelers and the operators aboard the boat. When one or several turtles were detected, the snorkeler signed the following information in a pre-defined order: 1) the number of turtles observed at that time, 2) their behaviour (foraging, at surface/breathing, in transit, interacting, scratching, resting), 3) the transit direction if applicable, and 4) any major distinctive marks (species, number or satellite-transmitter on the carapace, presence of metal rings or fibropapillomatosis tumours) (**Chapter 7, Figure 7-4**). The information transmitted to operators on board was recorded with the exact time of the sighting and associated GPS position. The method's development was undertaken between February and May 2018 in the 8 following coves: Anse Mitan, AN, AD, GA, AB, AC, PA, and Anse du Diamant (**Figure 8-1**). Because no turtles were sighted in Anse Mitan and only one in Anse du Diamant during the training stage, abundance and density surveys of green turtles were only carried out in the six other bays in October 2018 and October-November 2019. This method has previously been tested for effectiveness by comparing the results obtained by this method with those obtained by other commonly used sea turtle counting methods (**Chapter 7**).

Density maps were created using QGIS 3.16.5 (QGIS, Core Development Team 2021). Distinguishable individuals (**see § 2.4.1 of this chapter**) counted multiple times were discarded from the analysis. Transects and turtle sighting points were drawn on a Mapbox Satellite v9 image in order to set up grids of hexagonal 1 ha-cells using the QMarxan extension, whose extents corresponded to the surveyed area of each bay (hereafter referred as bay surface area). It allowed us to calculate green turtle abundance (as the total number of turtles observed in the study site) and density (as the turtle abundance divided by the surveyed surface area of the site or by the estimated seagrass extent of the bay) in each bay and in Les Anses d'Arlet (constituted by the 6 bays surveyed). Density maps also helped us to identify high-use areas.

2.4.3. Preferential foraging areas

For those bays where detailed vegetation mapping had been carried out (GA and ABAC), we used the GPS positions collected during the turtle density transects in 2018 and 2019, corresponding to the sighting points of feeding turtles, in order to estimate Kernel density distributions (Worton, 1989) of all individuals considered together using the *adehabitatHR* R package (Calenge, 2006) with a standard smoothing parameter h_{ref}. To determine whether turtles clustered around certain areas to forage, we computed foraging ranges and core foraging areas as the areas within the 95% and 50% cumulative Utilisation Distribution isopleths (hereafter UD95 and UD50), respectively. The UD corresponds to the distribution of probabilities that define habitat use by individuals using the Kernel density estimation. For each UD, terrestrial parts were removed before calculating the total area included in the UD. As UD95 encompassed a very large proportion of the mapped seagrass beds, we focused on UD50 to see if certain seagrass

patches may be subject to more intense herbivory pressure, and looked at the evolution of UD50 from one year to the next.

We also determined the area of algae and of each seagrass species included in the core foraging area, and compared it to those included in the total seagrass extent mapped in 2018 in each bay. Available and used (based on UD50) habitats were estimated for GA and ABAC bays in 2018 and 2019 (4 combinations). For each of these combination, let $a_{1:4}$ be the relative proportions of 1 to 4 available habitats (1: *H. stipulacea,* 2: *T. testudinum*, 3: *S. filiforme*, and 4: algae) and $u_{1:4}$ be the relative proportions of these habitats used by green turtles. Habitat selectivity, named $w_{1:4}$, is defined by the $\frac{u_{1:4}}{a_{1:4}}$ ratio. When no selectivity is noticed, this ratio is 1. The total available habitat was measured based on samplings and therefore is considered as a random variable (Jelinski, 1991). The deviation of the habitat selectivity from the null hypothesis ($w_{1:4} = 1$) has been tested with the log-likelihood χ^2 with Bonferroni correction (Manly et al., 2002; Neu et al., 1974). One of the assumptions that needs to be verified when using this method of resource selection analysis is that the observations on one group do not depend on the observations on other groups. The global test using the four combinations (GA and ABAC for 2018 and 2019) is then impossible because it violates this assumption. Thus, we separated data into two non-overlapping groups: 'GA2018 and ABAC2019', and 'ABAC2018 and GA2019'. With such a design, the independence hypothesis was not violated.

2.5. Green turtle carrying capacity of seagrass beds

2.5.1. Total biomass and productivity in the bays and in core foraging areas

Knowing the total surface area of algae and seagrasses at GA and ABAC (**§2.3.1 of this chapter**), the relationship between the percentage cover of these marine plants and their biomass or shoot number (**§ 2.3.2 of this chapter**) allowed to determine the total biomass and shoot number per species in these two sites using simple predictive linear models. Because seagrass productivity can be influenced by grazing (Christianen et al., 2014; Hernández and Van Tussenbroek, 2014; Moran and Bjorndal, 2005; Rodriguez and Heck Jr, 2020), it is important to consider this effect when calculating the carrying capacity of a site. Thus, we multiplied the estimated total number of shoots of each type by the above-ground productivity of the corresponding shoots measured on the clipped quadrats (**§ 2.3.3 of this chapter**) to estimate the total productivity of the two sites under grazing. The same methodology was used to calculate total seagrass productivity in the core foraging areas of these two sites in 2018 and 2019.

For bays in which meadows have not been mapped, we set the seagrass meadow area at 59.7% of the bay surface area. The percentage used was obtained by averaging the values of $\frac{extent\ of\ seagrass\ mapped}{bay\ surface\ area} \times 100$ obtained for GA and ABAC. PA being composed of multi-species meadows, we used the productivity of the seagrass (all species combined) averaged over GA and ABAC and expressed per hectare to estimate the total annual production of PA. For the mono-specific meadows of AN and AD, we estimated the total number of short and long shoots of *H. stipulacea* corresponding to a 100% cover and determined the total productivity of each bay accordingly.

2.5.2. Green turtle consumption rates

For the calculation of K, we used two levels of intake from the literature. We calculated a level of consumption (hereafter referred as 'low') using the relationship between the Daily Food Intake (DFI) and the CCL provided by Ballorain (2010, chapter 6, figure 6):

$$DFI\ (g\ FW.\ indiv^{-1}.day^{-1})\ =\ 3\ 474.7\ x\ CCL^{4.27}(m)$$

This equation was developed from data on immature and adult turtles at 2 different sites (Australia and Mayotte) that contained multi-species seagrass beds and algae (Ballorain, 2010). We calculated the DFI with the mean CCL of immature green turtles in Les Anses d'Arlet (CCL = 65.4 ± 14.4 cm, *n*=593) and converted the DFI into an annual intake rate per kg of green turtle using the average BM of our individuals (BM = 36.3 ± 21.2 kg, *n*=345). We found a consumption rate of 5.70 kg FW.kg^{-1} green turtle.yr^{-1}.

Because intake rates may be highly variable depending on the seagrass species consumed and turtle size class, we also used the intake rate provided by Williams (1988) (hereafter referred as 'high) based on estimates of daily bite counts and bite size of green turtle averaging 26.2 kg and consuming *T. Testudinum*), converted it and found a value of 12.12 kg FW.kg^{-1} green turtle.yr^{-1}.

2.5.3. Carrying capacity

Based on the total annual seagrass production, low and high consumption rates of immature green turtle, and the average turtle BM at each site, we estimated a range of green turtle abundances (K) and densities in each of the study bay and in the total area of Les Anses d'Arlet that may be sustained by the seagrass meadows in these sites. The carrying capacity of each site was calculated as:

$$K = \frac{annual\ site\ productivity\ (kg\ FW.yr^{-1})}{average\ turtle\ BM\ (kg) \times green\ turtle\ consumption\ rate\ (kg\ FW\ of\ seagrass.kg^{-1}\ green\ turtle.yr^{-1})}$$

Given the current preference of green turtle populations for native seagrass species in Caribbean sites colonised by *H. stipulacea* (Christianen et al., 2018; Whitman et al., 2019; **Chapter 6**), and considering that such feeding selectivity may favour the expansion of this exotic invasive species (Christianen et al., 2018), it is likely that the multi-species meadows will evolve towards *H. stipulacea* single species stands, as happened in several bays in Martinique (such as AN and AD). In this respect, we also calculated the total carrying capacity of Les Anses d'Arlet, under the scenario in which native species would have been entirely replaced by *H. stipulacea*.

3. Results

3.1. Seagrass and algae assessment

3.1.1. Leaf and shoot characteristics and density, and seagrass and algae biomass in quadrats of Grande Anse

In GA, Martinique, multiple species of algae were found, as well as three phanerogam species that have different morphometric characteristics (**Table 8-1**). *S. filiforme* had a canopy height of 12.30 ± 0.15 cm on average, with long cylindrical leaves growing up to 38 cm, but only 1 to 2 leaves per shoot. *T. testudinum* had slightly shorter leaves on average (11.02 ± 0.20 cm), but they could be as long as 32 cm, whereas *H. stipulacea* average leaf blade length was 3.56 ± 0.02 cm. Both *T. testudinum* and *H. stipulacea* had a leaf blade width smaller than 1.5 cm, and between 2 and 2.5 leaves per shoot on average. Regarding shoot and leaf densities as well as above-ground biomass (**Table 8-1, Figure 8-4**), the invasive species *H. stipulacea* was the most represented species on average (with the highest shoot and leaf densities being 8381 and 25 624 units.m^{-2}, respectively), even on quadrats where native species were present. Long and short shoots represented on average 25.7 ± 3.4 %, and 74.3 ± 3.7 % of *H. stipulacea* shoots, respectively. Above-ground rhizomes constituted the largest part of the above-ground biomass of *H. stipulacea*. There were still some quadrats where this species was absent, for example in areas with the most *S. filiforme*, where we recorded up to 3955 shoots.m^{-2} and 4806 leaves.m^{-2} of *S. filiforme*. *T. testudinum* had lowest densities, with a maximum of 557 shoots.m^{-2} and 1309 leaves.m^{-2} in areas with the highest *T. testudinum* percent coverage. Regarding algae, we found five different species (*Penicillus capitatus*, *Halimeda incrassata*, *Udotea flabellum*, *Caulerpa sertularioides*, plus one we could not identify). Average biomass of algae was quite low on the surveyed quadrats (**Table 8-1**). All marine plants combined, we recorded an average above-ground biomass of 935.7 ± 136.2 g FW.m^{-2}, 1176.0 ± 62.1 g FW.m^{-2}, 1317.9 ± 187.7 g FW.m^{-2} on areas with the most *T. testudinum*, *S. filiforme*, and *H. stipulacea*, respectively.

3.1.2. Seagrass growth and productivity in quadrats of Grande Anse

Regarding growth rates, productivity, and treatment effect (**Table 8-2**, **Figure 8-5**), we found no effect of clipping in *T. testudinum*, in which leaf growth rates was about 0.3 cm.day^{-1} and 0.012 g FW.shoot^{-1}.d^{-1}. The effect of clipping was almost significant (p=0.05) for *S. filiforme* leaf growth rate (0.25 ± 0.03 cm in control plots vs 0.33 ± 0.02 cm in clipped plots) and significant for leaf productivity of shoots (0.685 ± 0.15 mg FW.shoot^{-1}.d^{-1} in control plots vs 2.95 ± 0.227 mg FW.shoot^{-1}.d^{-1} in clipped plots), with positive effects of clipping. Clipping significantly decreased above-ground *H. stipulacea* long and short shoot productivity, by 58.6 and 72.2 %, respectively. This decrease in above-ground productivity was due to a decrease in rhizome elongation and productivity for long shoots, and leaf productivity for short shoots (because rhizome elongation occurs at the apical end of the rhizome). The leaf growth rate of long shoots remains to be determined (measurements in progress), while that of short shoots could not be determined due to the large number of deteriorated short shoots in the control quadrats. In the control quadrats, the daily production rate was highest in *H. stipulacea* long shoots (0.026 ± 0.003 g FW.shoot^{-1}.d^{-1}), while in the clipped quadrats it was highest in *T. testudinum* (0.012 ± 0.001 g FW.shoot^{-1}.d^{-1}), closely followed by *H. stipulacea* long shoots (0.011 ± 0.002 g FW.shoot^{-1}.d^{-1}).

3.1.3. Seagrass and algae cover and biomass in Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière

Cover, biomass, total shoot number and productivity results are detailed in **Table 8-3**. Total seagrass area equivalent to a meadow with 100% cover was 35.55 ha in GA, and 40.93 ha in ABAC. *H. stipulacea* represented about 65% of this area in both sites, while native species represented about 22% in GA, and 17% in ABAC. In this site, algae were more represented than in GA (17.8 vs 11.2%). *S. filiforme* was the marine plant with the lowest cover percentage. In terms of biomass, GA had a lower total biomass than ABAC (196 939 vs 228 659 kg). We found similar values for *T. testudinum* and *S. filiforme* in GA (about 11% of the total biomass), while algae accounted for 14.6 % and *H. stipulacea* for 63.9%. In ABAC, most of the biomass was also attributed to the invasive species (62.4 %), while algae accounted for 23.1%, *T. testudinum* for 9.7% and *S. filiforme* for 4.8%.

3.1.4. Total seagrass productivity of the different sites

Seagrass shoot number allowed calculating the total seagrass productivity in GA and ABAC (**Table 8-3**), which we estimated to 2.09e+06 and to 2.26e+06 kg FW.yr^{-1}, respectively. Most of it (>85%) was due to *H. stipulacea*, while about 8% was due to *T. testudinum* in both sites. *S. filiforme* accounted for 7.0% of the productivity of GA, and only 3.3% of that of ABAC. The average productivity per surface area was 49 677 kg FW.ha^{-1}.yr^{-1} in multispecific seagrass meadows, and 75 164 kg FW.ha^{-1}.yr^{-1} in monospecific *H. stipulacea* beds at maximum shoot density. The seagrass productivity of AN, AD and PA was estimated to 3.58e+05, 4.37e+05 and 1.65e+06 kg FW.yr^{-1}, respectively, so that the annual seagrass primary production of Les Anses d'Arlet was assumed to be 6.80e+06 kg FW.yr^{-1} (**Table 8-4**). This number was raised to 9.88e+06 kg FW.yr^{-1} under the scenario in which *H. stipulacea* would have completely replaced the other species.

3.2. The green turtles of Les Anses d'Arlet

3.2.1. Green turtle characteristics

The capture of a large sample of green turtles since 2010 has allowed determining the size, mass and growth rate of the green turtles living in Les Anses d'Arlet, Martinique. We found mean CCL = 65.4 ± 14.4 cm (range: 26 – 100.3 cm, *n*=593) and mean BM = 36.3 ± 21.2 kg (range: 2.2 – 108.8 kg, *n*=345) (see **Table 8-4** for site-specific BM); and a mean growth rate of 6.29 ± 2.08 cm CCL.yr^{-1} (*n*=128).

3.2.2. Abundance and density estimations

In-water counts along transects revealed the presence of 315 and 312 individuals in Les Anses d'Arlet in 2018 and 2019, respectively, distributed over the six study bays; PA, GA and AB hosting a large number of individuals (**Figure 8-6**). When considering the whole surface area surveyed in each bay (**Table 8-4**), we found turtle densities between 0.1 ind.ha^{-1} (in AD, 2019) and 3.1 ind.ha^{-1} (in AB, 2018), with a mean turtle density of 1.4 ind.ha^{-1} in Les Anses d'Arlet across the two years (**Figure 8-6**). When calculating turtle densities using the estimated seagrass extent of each bay, the density estimate reached 2.4 ind.ha^{-1} for Les Anses d'Arlet, with site-specific values comprised between 0.2 ind.ha^{-1} (in AD, 2019) and 3.4 (in PA, 2019). Average site-specific densities across 2018-2019 are detailed in **Table 8-4**.

Detailed mapping of the distribution of green turtles in 1-ha cells revealed the presence of very localised areas with a high density of individuals, and conversely, areas where turtles were absent, with some variations between 2018 and 2019 (**Figure 8-7**). Higher density cells were found in AB in 2018 (10-12 ind.ha^{-1}) and PA in 2019 (13-15 ind.ha^{-1}). Medium to high-density patches were located in the central and northern part of AB and GA, with a more scattered distribution in 2019 compared to 2018. In PA, sightings were located throughout the bay, with very densely populated hexagons especially in the south of the bay. AD, AN and AC had lower turtle concentrations for both years (0-6 ind.ha^{-1}). GA (2018) was probably the site that displayed the highest heterogeneity in the distribution of green turtles while AC (2018 and 2019) exhibited the highest homogeneity, with almost no turtle across the bay.

3.2.3. Preferential foraging areas

The foraging ranges (UD95s) and core foraging areas (UD50s) of all individuals using GA or ABAC as foraging grounds are shown on the phytosociological maps (**Figure 8-2**). From 2018 to 2019, in GA, the size of both areas decreased, from 67.82 to 57.76 ha for UD95s and from 23.65 to 16.21 ha for UD50s (**Table 8-5**). In ABAC, the size of the foraging range decreased from 47.85 to 45.70 ha, while the size of the core foraging area slightly increased, from 11.38 to 11.63 ha (**Table 8-5**). As a large proportion of individuals are likely to feed in UD50 for a large part of their time, we calculated green turtle densities in these core foraging areas, based on the size of these areas and the total number of turtle sightings recorded in each bay. We found green turtle densities between 3.9 ind.ha^{-1} (in 2018 in GA) and 9.6 ind.ha^{-1} (in 2018 in ABAC) (**Table 8-5**).

For both sites, core foraging areas were restricted in size and well located over multi-species seagrass meadows where native species (*T. testudinum* and/or *S. filiforme*) were abundant (**Figure 8-2**). Nevertheless, these core foraging areas slightly shifted from one year to the next. Indeed, the area used in AB expanded further south in 2019, while the two areas used in the north and centre of GA in 2018 merged to a single one in 2019 (**Figure 8-2**). In ABAC, *T. testudinum* was twice as represented in proportion in UD50s in 2018 (28.8%) and 2019 (26.1%) as it was in the whole bay for both years (13.2%). To a lesser extent, the same observation was made for *S. filiforme* (7.2% in 2018; 5.6% in 2019; 3.7% for the whole seagrass extent). Macro-algae were less present in UD50s in 2018 (3.7%) and 2019 (4.5%) when compared to the entire cartography (17.9%). *H. stipulacea* had roughly same proportions in UD50s than in the whole bay (60.4% in 2018; 63.8% in 2019; 65.2% for the whole). Such differences in seagrasses and macro-algae between UD50s and the whole bay were less obvious in GA: there were globally the same proportions in both areas. *T. testudinum* was a little more present in UD50s (17.9% in 2018; 14.8% in 2019; 14.1% for the whole bay), like *S. filiforme* (11.7% in 2018; 9.1% in 2019; 8.3% for the whole bay). As for ABAC, *H. stipulacea* did not show any difference in proportions between UD50s and the entire bay (64.2% in 2018; 65.9% in 2019; 66.5% for the whole bay). Macro-algae were less present in UD50s in GA in 2018 (6.3%), but in a similar proportion in 2019 (10.2%) compared to the entire cartography of the bay (11.2%). Refer to **Table 8-3** for the specific surface area of each seagrass species in the entire bays of GA and ABAC. Regarding resource selectivity in foraging habitats, the null hypothesis was rejected both for the 'GA2018 and ABAC2019', and 'ABAC2018 and GA2019' groups (χ^2 =14.97, df=6, p=0.02 and χ^2 =16.85, df=6, p=0.01 respectively). In both cases, habitat selectivity was statistically significant for ABAC bay (p=0.001 and p=0.006 for 2018 and 2019, respectively) but not for GA bay (p=0.49 and p=0.99 for 2018 and 2019, respectively). The significant differences in ABAC between used and available habitats were mainly due to the

exclusion of turtles from algae habitat in UD50s and their over-representation in native seagrass habitats, especially in meadows composed of *T. testudinum* (**Figure 8-8**).

Regarding seagrass productivity in the UD50s compared to the entire bays (**Table 8-5**), we found that the proportion of seagrass productivity in the UD50s in relation to the total was very close to the proportion of UD50 surface areas in relation to the total extent of the meadows, for the 2 bays and the 2 years. We still noticed a slightly higher productivity per surface area in the UD50s of ABAC compared to the total productivity per hectare (59 357 and 60 993 kg FW.ha^{-1}.yr^{-1} in the UD50s in 2018 and 2019, respectively, *versus* 50 302 kg FW.ha^{-1}.yr^{-1} in the total bay). The interesting point is that a significant part of the productivity of native species came from UD50s (**Table 8-5**). Thus, nearly 40% of the productivity of *T. testudinum* and *S. filiforme* was included in the GA UD50 in 2019, and nearly 40% of *S. filiforme* in the ABAC UD50 in 2019 and 55% in 2018. Nearly 60% of the productivity of *T. testudinum* in each bay was clustered in the GA UD50 in 2018 and ABAC in 2019. In 2018, almost 75% of the productivity of *S. filiforme* was included in the GA UD50.

3.3. Green turtle carrying capacity of seagrass beds

3.3.1. Carrying capacities of the whole sites

Low and high carrying capacity thresholds estimates are 15 454 and 32 891 individuals, respectively, for the entire area of Les Anses d'Arlet, with values comprised between 920 and 10 487 individuals per bay (**Table 8-4**). These K values refer to seagrass beds that can support a density of up to 118 or 250 ind.ha^{-1} (low and high thresholds, respectively) in Les Anses d'Arlet, with minimum and maximum densities estimated at 109 ind.ha^{-1} at ABAC and 508 ind.ha^{-1} at AN (**Table 8-4**). This indicates the green turtle population of Les Anses d'Arlet is between 1 and 2% of the way to turtle carrying capacity of the seagrass meadow (**Table 8-4**). Under the scenario in which *H. stipulacea* would have completely replaced the other seagrass species in Les Anses d'Arlet, the current green turtle aggregation of Les Anses d'Arlet would be between 0.7 and 1.4% of carrying capacity, with estimated K values comprised between 22 433 and 47 744 individuals, or 171 and 363 ind.ha^{-1} of seagrass.

3.3.2. Carrying capacities of the core foraging areas

When considering core foraging areas of 2018 and 2019, turtle may be between 1.8 and 5.6% for GA, and between 2.5 and 7.4% for ABAC on the way to carrying capacity. These specific areas may be able to support between 105 and 234 ind.ha^{-1} for GA, and between 129 and 283 ind.ha^{-1} for ABAC (**Table 8-5**).

4. Discussion

4.1. Seagrass parameters and state

The study area of Les Anses d'Arlet covers about 220 ha, encompassing an estimated area of 130 ha of tropical seagrass meadows and algae. Although native phanerogams such as *T. testudinum* and *S. filiforme* still remain in certain bays, a large proportion of Martinique's western coastline has been converted to monospecific stands of the exotic seagrass *H. stipulacea*, which has rapidly expanded since its arrival in Martinique in 2006 (Hily et al., 2010; Maréchal et al., 2013). Characteristics of these different seagrasses measured in the bay of GA may help us understand the state of seagrass meadows in this area of the Lesser Antilles.

4.1.1. H. stipulacea

In GA, mean above-ground *H. stipulacea* biomass and shoot density were 642 g.FW.m^{-2} (or 70 g.DW.m^{-2}) and 3350 shoot.m^{-2} in multispecific seagrass patches, and 1310 g.FW.m^{-2} (or 142 g.DW.m^{-2}) and 5923 shoot.m^{-2} in monospecific

stands (**Table 8-1**). Our values are within the range of those found at 5 m depth at North Beach, Israel (a highly anthropised site characterised by fine-grained substrate, high turbidity, high nutrient content, and low hydrodynamics, located in the northern part of the Gulf of Aqaba, Red Sea) (Beca-Carretero et al., 2020), and are even higher than the values found in some locations within *H. stipulacea*'s native and non-native range (Manh Nguyen et al., 2020; Willette et al., 2020). This is perhaps due to the greater ground cover of this seagrass in GA, or maybe to higher water temperatures throughout the year, as *H. stipulacea* has been demonstrated to show maximum photosynthetic rates and clonal growth at 30°C in Cyprus, Mediterranean Sea (Georgiou et al., 2016). Values of mean leaf length and width (**Table 8-1**) were typical to those found in the native range of *H. stipulacea*, as were the short shoot frequency, above-ground productivity and rhizome elongation rates of long shoots in our control plots (**Table 8-2**) (see results and review in Azcárate-García et al., 2020). Nevertheless, average rhizome elongation rates we measured were half as high as the lateral bed expansion of *H. stipulacea* patches reported in the Caribbean by Willette and Ambrose (2009), but their measurements were taken at the edge of seagrass patches (almost always monospecific) unlike our study, where we took measurements inside seagrass patches that hosted the three phanerogam species. Elongation rates we found were indeed more consistent with those measured in mixed seagrass meadows in Saint Martin, Caribbean (Moisan, 2014).

4.1.2. T. testudinum and S. filiforme

On our multi-species sites, the two native species represented less than 25 % of the total biomass (**Table 8-3**), and were distributed in specific zones inside the bays (**Figure 8-2**). In zones of GA with high *T. testudinum* cover, we found mean shoot densities and biomass (308 shoots.m^{-2} and 146 g FW.m^{-2} or 21 g DW.m^{-2} using the FW to DW conversion factor in **Appendix 8-2**) **(Table 8-1)** well below most values given in the literature (see discussion by Hernández-Delgado et al., 2002), such as the results reported by Pérez et al. (2006; annual mean of 1025 shoots.m^{-2} and 638 g DW.m^{-2}) in Venezuela, by Hernández-Delgado et al. (2002; 660-1820 shoots.m^{-2}, 76-152 g DW.m^{-2}) in Puerto Rico, by Moran and Bjorndal (2005; average between 500 and 800 shoots.m^{-2} in control and clipped plots, 60 g DW.m^{-2} in control plots) in the Bahamas, and by Lee and Dunton (1997; 457-785 shoots.m^{-2} and 577 g DW.m^{-2}) in Texas. Our results were nonetheless higher than those found in the seagrass meadows of Maho and Francis Bays, St. John, US Virgin Island (Williams, 1988; 80 to 200 shoots.m^{-2}, 2-5 g DW.m^{-2}), where green turtles were close to carrying capacity. Regarding *S. filiforme* shoot density in areas of GA with high cover of this species (**Table 8-1**), we found a mean value (2172 shoot.m^{-2}) higher than the densities reported by Hernández and Van Tussenbroek (2014; 1190-1819 shoot.m^{-2}) in areas protected from grazing. More generally, our *S. filiforme* shoot density and biomass fell within the upper range of values given in the literature (see discussion by Hernández-Delgado et al., 2002) but were lower than those found by Gallegos et al. (1994) in monospecific stands of *S. filiforme*.

Mean leaf blade length and width we found for *T. testudinum* (11.0 cm in length, 7.2 mm in width) (**Table 8-1**) were lower than values found by Zieman et al. (1984; mean widths: 9.7-10.8 mm) in ungrazed areas of Tague Bay, St. Croix, US Virgin Island, and similar to those found by Moran and Bjorndal (2005; 12.1 cm in length), and Lee and Dunton (1997; 6.4-7.0 mm in width). Leaf width was similar to that found by and Hernández and Van Tussenbroek (2014) in grazed areas of Puerto Morales, Mexico (7.3 mm) where the grazing pressure was considered low, but leaf length was closer to the value found in the heavily grazed site of Akumal, Mexico, on areas where the seagrass was recovering from grazing (12.6 cm). Our measures were higher than those found in heavily grazed areas of St. Croix (Zieman et al., 1984; mean widths: 6.3-6.5 mm) and St. John (Williams, 1988; mean length: 3.9 cm, mean width: 4 mm). On one quadrat however, we found mean leaf width of 9.4 mm. The leaf morphology of *T. testudinum* there was completely different from the shoot we commonly find in GA. This sampling point was located at a shallow depth, in an area strongly impacted by the swell, and close to a rocky shore and two jetties, which may have prevented green turtles to forage in this small area. Regarding *S. filiforme* mean leaf size (12.3 cm in our study) (**Table 8-1**), it was close to that measured in the recovering seagrass plots in Puerto Morales (that were subject to low grazing intensity) by Hernández and Van Tussenbroek (2014; 13.8 cm), which is in between the lengths found in heavily grazed areas (3.3 cm; A. L. M. Hernández and Van Tussenbroek, 2014), and those found in almost intact monospecific meadows (around 30 cm; Schwarzschild et al., 2008; and up to 65 cm; Fry, 1983).

Leaf growth rates of our control and clipped *T. testudinum* and *S. filiforme* shoots (**Table 8-2**) were closer to mean values found by Hernández and Van Tussenbroek (2014) in grazed quadrats (0.28–0.37 and 0.42–0.43 cm.leaf^{-1}.day^{-1} for *T. testudinum* and *S. filiforme*, respectively) than in protected ones (0.43–0.45 and 0.51–0.59 cm.leaf^{-1}.day^{-1} for *T. testudinum* and *S. filiforme*, respectively). *S. filiforme* leaf growth rates were quite low compared to the literature (see results from Fry, 1983; Schwarzschild et al., 2008), and generally closer to those measured in the cooler season (Fry and Virnstein, 1988; Gutierrez et al., 2010). Leaf daily production rates of our *T. testudinum* shoots were about 1.2 g FW.shoot^{-1}.day^{-1} or 1.8 mg DW.shoot^{-1}.day^{-1}, which is lower than mean values found by Valentine et al. (1997; 4-9 mg DW.shoot^{-1}.day^{-1}) in St. Joseph Bay, Florida, under different urchin densities; lower than those of Terrados et al. (2008; mean values between 6.0 and 8.3 mg DW.shoot^{-1}.day^{-1}) measured in three reefs of the Veracruz Reef System in Mexico; and lower than the summer leaf production rates found by Lee and Dunton (1997; 5.0 mg DW.shoot^{-1}.day^{-1}). However, our productivity values were similar to those found by Lee and Dunton (1997; 1.5 mg DW.shoot^{-1}.day^{-1}) during the cooler season and much higher than those found at green turtle carrying capacity by Williams (1988; 0.35-1.24 mg DW.shoot^{-1}.day^{-1}). Whether season, or leaf perforation of *T. testudinum* and leaf tip clipping of *S. filiforme* at the beginning of the experiment may have affected growth rates and productivity of both native species in control quadrats due to physiological stress remains to be investigated.

4.1.3. Impact of grazing on the state of seagrass beds in Grande Anse, Martinique

Above-ground productivity, leaf size, or leaf density per shoot may vary between sites or along the year due to the effects of depth, and light or nutrient availability (Azcárate-García et al., 2020; Barber and Behrens, 1985; Beca-Carretero et al., 2020; Gutierrez et al., 2010; Lee and Dunton, 1997; Lipkin, 1979; Pérez et al., 2006; Rodriguez and Heck, 2021; van Tussenbroek et al., 2016). These parameters may also be negatively impacted by perturbations caused by boats or grazing (Fourqurean et al., 2010; Hernández and Van Tussenbroek, 2014; Moran and Bjorndal, 2005; Valentine et al., 1997; Williams, 1988; Zieman et al., 1984), but sometimes, productivity remains unaffected by grazing over multiple months thanks to compensatory mechanisms (Moran and Bjorndal, 2005). At certain locations, shoot density may be reduced at greater depth, under light reduction, during the adverse season, or under competition with other seagrass species (Beca-Carretero et al., 2020; Lee and Dunton, 1997; Williams, 1987), while at others, it may be stable (Moran and Bjorndal, 2005) or increased under growing herbivory pressure (Valentine et al., 1997) or at greater depth (Beca-Carretero et al., 2020).

In our study, we did not control for environmental variables but simulated a unique grazing event in half of the quadrats of a multi-species seagrass meadow. We found no difference in shoot productivity between clipped and control *T. testudinum* and surprisingly, we found increased production rates for *S. filiforme* after clipping (**Figure 8-5**; **Table 8-2**). Regarding treatment effect in *H. stipulacea* (**Table 8-2**), clipping mainly affected rhizome elongation rates in apical shoots. Leaf productivity was not significantly reduced in long shoot, but it was the case in short shoots. Low sampling size in control plots (due to shoot loss) and limited percentage (about 20%) of short shoots that regrew on the clipped quadrats precludes drawing any firm conclusions for short shoots.

Considering the quite low biomass and shoot density of *T. testudinum*, but not dramatic compared to sites at green turtle carrying capacity, even in areas with the highest cover of this species; and considering the low mean leaf width and average number of *T. testudinum* leaves per shoot (**Table 8-1**), we can conclude that *T. testudinum* is under stress at GA. Similarly, shoot density of *S. filiforme*, which is lower than densities measured in monospecific stands, indicates this species may be restrained by some factors. Williams (1987) demonstrated that *S. filiforme* shoot density may be reduced in the presence of *T. testudinum*, as a result of exploitative competition for light and nutrients. In GA, native species co-occur with similar total biomass, and represent less than 25% of the total biomass of GA (**Table 8-3**). Even though competition between these two species may exist, it is highly possible that the competition for space is much higher with *H. stipulacea,* which is almost present everywhere in the bay (**Figure 8-2**). Although one strategy of *H. stipulacea* may be to opportunistically colonise relatively deep and bare substrates (Di Martino et al., 2006; Lipkin, 1975a), displacement of native Caribbean species by *H. stipulacea* has been evidenced several times (Maréchal et al., 2013; Steiner and Willette, 2015; Willette and Ambrose, 2012), and may also be the result of green turtle selective

feeding on native seagrasses, which creates space for settlement within native seagrass meadows (Christianen et al., 2018; Whitman et al., 2019). In our multi-species seagrass sites, green turtles also seem to favour native seagrasses over the invasive one, with a majority of individuals preferring *T. testudinum* (**Chapter 6**). This might explain why we did not find any negative effect of clipping on our native species (**Figure 8-5**; **Table 8-2**). Indeed, we did simulate a unique grazing event, which may have been experienced as 'normal' for regularly grazed seagrass meadows. Thus, clipped shoots reacted as control ones, which were not protected from grazing before the experiment. Repeating the experiment on control quadrats that would have been protected for several weeks or months, or on seagrass beds that are clearly not grazed, would make it possible to verify this hypothesis. Regarding *S. filiforme* increased productivity after clipping and relatively high shoot density (**Figure 8-5**; **Table 8-2**; **Table 8-1**), it may be the strategy of this species to increase growth rates and shoot density in order to compensate for biomass loss due to grazing. Another hypothesis is that we failed to measure the actual productivity rate of *S. filiforme*, because leaves might have been grazed, making it impossible to differentiate between young and old leaves and driving us to measure the erroneous ones. In our study, we measured the growth only in young new leaves in the control quadrats, given that *S. filiforme* leaves grow one at a time (Fry, 1983), and it is likely that the young leaves started to grow very shortly before our final measurements because growth was not completed in the longer leaves. In this case, we might have overestimated the time interval over which the growth occurred, and thus, underestimated growth rates. For future studies, we recommend visiting the quadrats every 2-3 days to determine the time at which young leaves appear (and thus calculate the growth rate over the appropriate time period) and, if possible, protecting the quadrats from grazing with exclosures. With regard to *H. stipulacea*, values we found (**Table 8-1**; **Figure 8-5**; **Table 8-2**;) were those commonly found for this species in its native range, with even higher shoot density, indicating the environment of GA is ideal for this species. In view of the drastic decline in growth following clipping, it seems coherent that this seagrass is not under constant stress triggered by grazing.

Regarding herbivory pressure, it seems likely that native seagrasses are experiencing medium grazing pressure (as indicated by the results found for descriptive and physiological seagrass parameters), with green turtles likely exhibiting patch rotation and/or random constant grazing over the meadow (refer to the grazing strategy continuum described by Christianen et al., 2021). In GA, except the larger and wider *T. testudinum* leaves measured at one sampling point that clearly appear ungrazed, it is not as easy to distinguish between grazed and ungrazed areas. Difficulty in delineating the grazed patches may come from the presence of a dense mat of *H. stipulacea* throughout the bay. The mean leaf length values we found for both native species (**Table 8-1**), rather intermediate in comparison with those reported in the literature, and the presence of longer leaves within the meadows, seem to suggest that leaves have time to regrow before they are browsed again, suggesting patch rotation may be the main strategy in the population. This may also explain why high turtle density hexagonal cells (**Figure 8-7**) and core foraging areas (**Figure 8-2**) slightly shifted in GA and ABAC from 2018 to 2019. Temporal monitoring of seagrass description parameters on fixed quadrats at several sampling points in the seagrass bed could reveal the existence of this feeding strategy. Nevertheless, because grazing does not only occur on the climax species *T. testudinum*, but also on the intermediate species *S. filiforme* and, to a lesser extent, on the pioneer species *H. stipulacea* (**Chapter 6**), random constant grazing may also be a plausible strategy. It is possible that the turtle population is in transition between the two strategies, with some individuals still adopting the first, and the others adopting the second. It might occur because *T. testudinum* no longer meets turtle nutritional needs (because the species is scarcer and/or its productivity is declining). It may also happen either because the other species represent a fairly good compromise from a nutritional point of view (so that some individuals that were specialised on *T. testudinum* switch to one or both of the other species), or because feeding on several species (and in particular the species most represented in the meadows) reduces the energy allocated to food research.

4.2. Green turtle density

Green turtle abundance and density was determined using a new method of in-water counting along transects, which allows reducing biases related to the low proportion of time spent by the turtles at the surface (**Chapter 7**). Although some individuals may have been missed or counted several times, our density estimates are reliable, as evidenced by

the consistency in the total count and proportions of individuals at each site between 2018 and 2019 (**Figure 8-6**). More than 300 individuals have been recorded each year, confirming that Les Anses d'Arlet is an important foraging area for immature green turtles, such as indicated by Siegwalt et al. (2020). In Les Anses d'Arlet, we found average green turtle densities of 1.4 ind.ha^{-1} on the total surface area surveyed, or 2.4 ind.ha^{-1} over the estimated seagrass extent.

In comparison, low turtle densities have been found around La Reunion Island, in the Indian Ocean (0.008 ind.ha^{-1}; Jean et al., 2010), and east of Australia, in the northern Great Barrier Reef Marine Park (0.01 ind.ha^{-1}; Marsh and Saalfeld, 1989) and at Heron and Wistari Reefs, southern Great Barrier Reef (0.45 ind.ha^{-1}; Chaloupka and Limpus, 2001). The size of the surveyed area can influence density results obtained, as a large area contains both habitats of major interest for turtles (e.g. seagrass beds) and seldom-used suboptimal habitats (Jean et al., 2010a; Roos et al., 2005). Indeed, densities found on the whole reef flat area of N'Gouja, Mayotte Island, in the Indian Ocean, were lower (2.97 ind.ha^{-1} based on counting from a paramotor; Roos et al., 2005) than those found on N'Gouja's seagrass beds only (12 ind.ha^{-1} based on counting from a paramotor; Roos et al., 2005). Densities were even higher when measured during snorkelling surveys (13 to 23.9 ind.ha^{-1}; Roos et al., 2005; Ballorain et al., 2010). This indicates that turtle densities may also be underestimated due to the availability bias linked with aerial counting methods, as evidenced by Thomson (2013).

The density estimates we found are somewhat higher than those in Kalpeni, Kadmat and Kavaratti lagoons, Lakshadweep Archipelago, Indian Ocean (0.007-0.3 ind.ha^{-1}; Kelkar et al., 2013a, 2013b) and similar to those in Batanta, Indonesia (1 ind.ha^{-1}; Christianen et al., 2014) and in the Cocos (Keeling) Islands, Indian Ocean (0.07-2.7 ind.ha^{-1}; Whiting et al., 2014). Nevertheless, our estimates appear lower than the ones found in the foraging grounds of the Agatti lagoon, Lakshadweep Archipelago, Indian Ocean (6 ind.ha^{-1}; Lal et al., 2010; 18 ind.ha^{-1}; Kelkar et al., 2013), of East Kalimantan, Indonesia (15 ind.ha^{-1}; Christianen et al., 2012) and of Pandanan and Sipadan, Malaysia (12 and 18 ind.ha^{-1}; Christianen et al., 2014). In Balikukup and Derawan, Indonesia, turtles at very high densities (20 and 21 ind.ha^{-1}; Christianen et al., 2014) created bare gaps in the meadow, and caused a decline in seagrass below-ground biomass and seagrass regrowth. Similarly, density estimates we found in Les Anses d'Arlet are low compared to estimates reported in other foraging sites in the Caribbean Sea and Gulf of Mexico, for example, at Glover's Reef Atoll, Belize (3.7-10.9 ind.ha^{-1}; Strindberg et al., 2016), at St. Joseph Bay, Florida, USA (raw estimate of 4.7 ind.ha^{-1} and high threshold of the corrected estimate: 26 ind.ha^{-1}; Rodriguez and Heck, 2021), and on the *T. testudinum* pastures of the Upper Sound of Union Creek, Great Inagua, Bahamas (9.8 ind.ha^{-1}; Bjorndal et al., 2000), and of Maho and Francis Bays, St. John, US Virgin Islands (about 39 ind.ha^{-1}; Williams, 1988), two areas where the green turtle population was certainly at or even above carrying capacity. In St. John, turtle grazing behaviour resulted in narrower leaves and decreased leaf elongation rates of *T. testudinum* (Williams, 1988). Because green turtle consumption rates depend upon the size of individuals (Ballorain, 2010; Bjorndal, 1980), there's a need to express densities of green turtles in kg per surface area of seagrass in order to be able to compare densities between study locations and to get a better appreciation of the level of herbivory applied to the environment. In Les Anses d'Arlet, where green turtles weigh 36.3 kg on average, the mean density in the area is therefore equivalent to approximately 87 kg of immature *C. mydas* ha^{-1} of seagrass, which is in the low range of values reported by Rodriguez and Heck on a *T. testudinum*-dominated seagrass meadow (2021).

Moreover, if the abundance of turtles at GA and ABAC is reported to the size of the core foraging areas, which are composed of multispecies meadows, densities (up to 9.6 ind.ha^{-1}, for ABAC in 2018) (**Table 8-5**) are closer to those found in the Caribbean foraging sites dominated by *T. testudinum*. This indicates that green turtles at our sites could have a significant impact on these meadow patches composed of native species. Indeed, Lal et al. (2010) found that leaf width and area, as well as shoot density, above-ground biomass and canopy height significantly decrease with a gradient of green turtle density (between 1.7 and 16.7 ind.ha^{-1}) in the Agatti lagoon. In Les Anses d'Arlet, we found 1-ha patches densities up to 15 ind.ha^{-1} (**Figure 8-7**).

In addition to the density heterogeneity within the bays, we also noticed between-sites variations in density, which can be explained by several interacting factors. Quantity and quality of seagrass meadows certainly influence turtle distribution as it does inside the bays. In AC and Anse Mitan, very few to no turtle were detected, certainly due to the

poor condition of seagrass meadows and/or the predominant presence of *H. stipulacea,* but disturbance caused by boats and tourism in these shallow bays may also influence turtle distribution. The monospecific *H. stipulacea* seagrass beds of AD also have low densities relative to GA, AB and PA where the two native seagrass species are still present (**Figure 8-6**). Densities in AD may also be lower than in AN due to high tourist pressure and disturbance. Indeed, AD is known for its scenic and white sandy beach, where a few turtles come very close to the shore because they are used to feeding on fishing discards thrown up from the beach every morning by the local anglers. Even though green turtles mainly consume seagrass in the Caribbean (Bjorndal, 1997), such opportunistic behaviour certainly allows them to benefit from a high energy and nutrient intake, such as proposed by Amorocho and Reina (2007) and Piovano et al. (2020). As observed in Barbados (Stewart et al., 2016), this provisioning attracts many tourists, which therefore have the opportunity to get very close to the turtles, and do not hesitate to touch them. This phenomenon certainly dissuades new turtles from settling in AD. Numbers and behaviour of sea users, as well as occurrence and intensity of sea turtle tourism (Whaling, 2017), also certainly contribute to the differences in turtle density between the 3 bays that contain multi-species meadows. Regarding Anse du Diamant, which also provides native seagrass meadows, the low density of turtles would rather be explained by abiotic factors, given the strong wind, waves and current in this unsheltered cove. This is consistent with the fact that sea turtles tend to select warm habitat patches, which are more likely to be encountered in sheltered bays (Fossette et al., 2012; Schofield et al., 2009).

4.3. Green turtle carrying capacity

Based on our estimates of *T. testudinum*, *S. filiforme* and *H. stipulacea* productivity under current grazing pressure, and two estimates of *C. mydas* consumption rates, we calculated low and high carrying capacity thresholds for Les Anses d'Arlet seagrass meadows and obtained K estimates between 15 454 and 32 891 individuals, corresponding to densities of 118 and 250 ind.ha^{-1} (**Table 8-4**). To validate such estimates, seasonal, site and depth-specific variations in seagrass parameters and productivity should be assessed, as they have been documented in the literature (e.g. Azcárate-García et al., 2020; Beca-Carretero et al., 2020; Gutierrez et al., 2010; Lee and Dunton, 1997). Our density estimates at carrying capacity are about 2 to 4 times lower than those found in St. Joseph Bay, Florida (485 ind.ha^{-1}), by Rodriguez and Heck (2021) when they accounted for a 40% decline in productivity in their *T. testudinum* pastures. When solely considering the sites with mono-species seagrass meadows (AN and AD), or the entire area of Les Anses d'Arlet if *H. stipulacea* had completely outcompeted native seagrasses, densities supported under carrying capacity roughly double, and were therefore much closer to those of Rodriguez and Heck (2021). This indicates that grazed monospecific *H. stipulacea* and *T. testudinum* could have similar productivity, which is actually confirmed by our clipping experiment when comparing the productivity of clipped *T. testudinum* and long shoots of *H. stipulacea* (**Figure 8-5**). A longer grazing simulation study is needed to confirm the impact of herbivory on *H. stipulacea* over the long term, as this species is currently little impacted by turtles on multispecies meadow sites and we based our estimates on one unique grazing event. Moreover, such carrying capacity estimates of monospecific *H. stipulacea* meadows may only be reliable if energy requirements of green turtles are met by daily food intakes similar to those on native seagrass species.

Current *C. mydas* abundance is therefore between 1 and 2% of the seagrass carrying capacity in Les Anses d'Arlet (**Table 8-4**), or between 1.8 and 7.4 % of that of the core foraging areas of GA and ABAC (**Table 8-5**), if we consider the majority of individuals is grazing in the restricted areas where native species remain. Nevertheless, the carrying capacities we calculated are only rough estimates. In our study, phytosociological maps have been created for GA and ABAC only. Indeed, due to the great depth of our sites, the precise mapping of the marine vegetation of a site represents many hours of scuba diving (which is a highly supervised activity due to the risks for human health) and photographic analysis, reason why we extrapolated our data to estimate the total annual production of AN, AD and PA. In addition, we might have underestimated vegetation productivity due to two factors. First, as vegetation census were carried out to a depth of about 25 m, we might have missed a proportion of the vegetation beyond this depth, and second, we did not account for algae productivity, while they represented about 15 to 25% of the total biomass of GA and ABAC. We believe, however, that the error is minor compared to the productivity we estimated. Indeed, on

the one hand, even if *H. stipulacea* has been found down to 147 m depth in Cyprus, in the Mediterranean Sea (Lipkin, 1975b), it is more commonly found up to 50 m depth (Lipkin et al., 2003), because the productivity of most seagrasses decreases below a certain depth due to the limitation of light availability (Duarte, 1991). Biocenosis maps provided by Legrand (2010) and extra observations have allowed us to confirm that seagrass was almost absent beyond the sea wall in GA. On the other hand, adult turtles are supposed to reach neutral buoyancy at depths from 14 to 20 m and this depth is likely to be lower for smaller turtles (Graeme C Hays et al., 2000; Hays et al., 2004; Minamikawa et al., 2000), hence the probability that immature green turtles will feed on resources beyond the limits of our seagrass surveys is limited. Regarding algae, although some individuals have been observed consuming them in Les Anses d'Arlet (**Chapter 6**), it is quite unlikely that green turtles commonly feed on both seagrass and algae, due to the different gut microflora required to digest these two types of plants (Bjorndal, 1985; Bjorndal et al., 1991; Campos et al., 2018). In the Caribbean, it appears that green turtle's diet is mainly composed of seagrasses (Bjorndal, 1997, 1980), certainly due to their prevalence in the environment, which indicates that the underestimation of total productivity due to the non-assessment of algal productivity is not too problematic as long as seagrasses remain the most selected dietary items. In the future, if an increase in the occurrence of algae in the diet of turtles is observed (possibly linked to the disappearance of native seagrass species), assessing algae productivity would be noteworthy.

The difficulty in estimating consumption rates of green turtles is also an impediment to obtaining accurate carrying capacity estimates. In our study, we used the equation provided by Ballorain (2010) to estimate green turtle's daily food intake as a function of their body mass. Because data used to develop this equation correspond to 11 individuals only (from two different studies), and as consumption rates may be variable depending on the food resources and foraging ground location, we also used the estimate provided by Williams (1988) for immature green turtles feeding on *T. testudinum*. This estimate was about twice as high as would be expected from the equation of Ballorain (2010) for 26.2 kg turtles, and so we used it to calculate a high threshold of carrying capacity. More reliable estimates for our sites could be obtained by measuring the average bite size and bite rate on each seagrass species, and the daily feeding time at each site, as did Ballorain (2010) and Williams (1988). However, as turtles may feed on one and then the other species when foraging in multi-species meadows, biting rates on a single seagrass species are difficult to measure. Furthermore, since turtles can feed at depths that are difficult to reach in free diving and as the fleeing distance may be quite large, this prevents us from collecting a similar amount of seagrass as that removed by the turtles, and also from obtaining sufficiently clear video to obtain this information. To alleviate the issues linked with direct observations, one way is to set exclosures on the meadow in order to measure seagrass biomass and productivity in and outside cages (and thus in the presence and absence of turtles) (see review by Bakker et al., 2016). By limiting and controlling the effect of the exclosures on the oceanographic parameters (light, water flow) of the environment (and thereby on seagrass parameters), it is possible to assess the grazing pressure applied by the green turtle population on the seagrass (Christianen et al., 2012; Fourqurean et al., 2010). Knowing the turtle abundance in each bay, it is then possible to estimate the daily consumption rate per individual (Christianen et al., 2012). Carrying capacities we calculated may still be overestimated because we did not take into account either the biomass fraction that enters the detrital pathways, or the loss of biomass due to other herbivores such as parrotfishes, surgeonfishes, queen conches and sea urchins (Steneck et al., 2017; Stoner, 2003). Indeed, the variegated urchin (*Lytechinus variegatus*) can significantly alter seagrasses, and overgraze the meadows at high urchin densities (see review in Rodriguez and Heck Jr, 2020). Measuring the impact of the diverse species of herbivorous sea urchins on the meadows and monitoring changes in their density would make it possible to improve the green turtle carrying capacity estimates, as was done by Rodriguez and Heck Jr (2021).

Despite the biases linked with carrying capacity estimations, we are confident that the green turtle aggregation in Les Anses d'Arlet is below carrying capacity, as indicated by the relatively high mean growth rate we found (6.3 cm CCL.yr^{-1}). Bjorndal et al. (2000) demonstrated that growth rates are influenced by density-dependent effects. Mean growth rates measured in the Galápagos (<0.5 cm SCL.yr^{-1}; Green, 1993, or <2.8 cm CCL.yr^{-1} using the equation $CCL = 1.0363 \times SCL + 2.2464$ provided by Seminoff et al., 2003) and in Fernando de Noronha, Brazil (2.6 cm CCL.yr^{-1}; Colman et al., 2015) have been described to be among the slowest in immature green turtles, certainly due to the high green turtle density and/or low food availability or quality in these areas (Colman et al., 2015; Seminoff et al., 2008). On the contrary, somatic growth rates measured by Patrício et al. (2014) at Puerto Manglar, Puerto Rico (6.1

cm SCL.yr^{-1}, or 8.6 cm CCL.yr^{-1}) are among the highest recorded so far, with no clue that the population approached carrying capacity. Nonetheless, growth rates *per se* may not be very indicative of the position of the population in relation to the carrying capacity, as similar growth rates (4.2 cm SCL.yr^{-1}, or 6.6 cm CCL.yr^{-1}) have been found for two populations, one fluctuating around carrying capacity (in Union Creek, Bahamas; Bjorndal et al., 2000) and the other probably not (at Tortuga Bay, Puerto Rico; Patrício et al., 2014). Because growth rates may be affected, for example, by study location, diet, and turtle size classes (Bjorndal et al., 2017, 2000), the evolution of the growth rate in relation to that of the population density seems to be a better indicator of the proximity to the carrying capacity. Thus, it is essential to continue measuring individuals during CMR campaigns and assessing population abundance over time at our sites to determine the population trend. In Les Anses d'Arlet, abundances in 2018 and 2019 were almost identical, and stable abundance may indicate the population is close to carrying capacity (van der Zee et al., 2019). Density-dependent effects may then limit recruitment and trigger dispersal (Bjorndal et al., 2000). However, because small recruits (as low as 26 cm CCL and 2.2 kg) are sometimes seen and captured in Les Anses d'Arlet, and emigration seems limited to the largest individuals, the stable abundance likely indicates that arrivals compensate for departures and/or deaths. Moreover, the high foraging site fidelity and residence times evidenced by Siegwalt et al. (2020) suggest that the dispersion rate is low in the smallest individuals. In Martinique, the smallest tagged individual that migrated had a CCL of 78.5 cm (Chambault et al., 2018; Siegwalt et al., 2020), which is greater than in the Bahamas, where the population fluctuated around carrying capacity (Bjorndal et al., 2005, 2000). Nevertheless, It is important to pay attention to a change in the size distribution in the population and to a decrease in the variance of growth rates in some size classes, as this may indicate the departure of individuals that would leave earlier (typically <55 cm SCL) due to lower growth rates (Bjorndal et al., 2019). Slower growth may be caused by an increase in turtle density and subsequently, to smaller turtles being restricted to low quality habitats by more competitive individuals (Bjorndal et al., 2019).

5. Conclusion & conservation implications

We have provided a first attempt at estimating green turtle carrying capacity of the seagrass meadows in Les Anses d'Arlet, Martinique, known as an important foraging ground for immature green turtles (Siegwalt et al., 2020) that originate from the Eastern Caribbean (in particular Surinamese and French Guianese beaches), the Northern Western Caribbean, Southwest Atlantic and Southeast Atlantic (Chambault et al., 2018). Although far from carrying capacity, it is important to pursue monitoring of this turtle aggregation to better understand its demographic dynamics as well as the impact of grazing on the meadows, particularly on the native seagrass species, which are rare and seem to be the most targeted, as indicated by food selection (**Chapter 6**) and location of the core foraging areas.

As keystone ecosystem modifiers (Lal et al., 2010), green turtles may help maintain a high diversity of ecosystem services by avoiding dominance of climax seagrass species and creating a dynamic mosaic of seagrass in different states of grazing (Christianen et al., 2021). The presence of an invasive pioneer species, however, may change the outcome, as ecosystem dynamics depend on both consumer food preferences and competitive abilities of the food species (Lubchenco, 1978). Indeed, Christianen et al. (2018) demonstrated that *H. stipulacea* expanded more rapidly in grazed canopies compared to ungrazed ones, because green turtles preferentially grazed on native seagrass species. Shifts from co-dominance between multiple seagrass species to dominance by the faster-growing one have already been evidenced in the Indian Ocean (Kelkar et al., 2013b; Lal et al., 2010) and in the Caribbean (Hernández and Van Tussenbroek, 2014). If *H. stipulacea* ultimately outcompetes *T. testudinum* and *S. filiforme* in Les Anses d'Arlet, this could lead to concerning implications for other species in the ecosystem. Indeed, differences in animal community structure and composition may be observed between multi-species seagrass assemblages and monospecific stands of *H. stipulacea* (Bouchon et al., 2015; Carturan, 2011; Viana et al., 2019; Willette and Ambrose, 2012), certainly due to a decrease in structural complexity of the meadows, shorter leaves and/or different nutritional characteristics (Aliaume, 1990; Bouchon et al., 2015; Gautier, 2015). While in our site, the meadow as a whole can still support turtles, and are not in immediate danger of collapse as observed in some foraging sites (e.g. Christianen et al., 2014; Fourqurean et al., 2019, 2010; Lal et al., 2010; Williams, 1988), the native seagrass species of our system may be threatened with extinction in the shorter term if turtles continue to focus almost exclusively on them. Despite

the impact that green turtles can have on the seagrass beds in a context of *H. stipulacea* colonisation, it is crucial to intensify conservation efforts towards the green turtles of Martinique. These immature individuals are indeed among the future breeders of the Atlantic Ocean (Chambault et al., 2018) and contribute to the safeguard of this endangered species, listed on the IUCN Red List (Seminoff, 2004), on a global scale.

In the coming years, if we observe a continued increase in green turtle abundance, with a concurrent decline in native seagrass species, it seems important to consider excluding turtles from certain areas, as suggested by Christianen et al. (2021), in order to avoid a decrease in the resilience of native seagrasses due to overgrazing (through rhizome exhaustion and digging; Christianen et al., 2014; Valentine and Heck, 2021), and their disappearance. This would allow the preservation and recovery of native species from remnant patches. In this way, part of the ecosystem services provided by *T. testudinum* and *S. filiforme* (e.g. habitats for other species, sometimes commercially and culturally important, or sediment stabilisation; Failler et al., 2015; Tussenbroek et al., 2006) could be safeguarded, and it would give associated animal species more time to adapt to the changing environment. Given that green turtle maintain tight fidelity to their foraging area (Shimada et al., 2020; Siegwalt et al., 2020) but show flexibility in feeding strategies (Christianen et al., 2021), green turtles may gradually increase herbivory pressure on the alien species, which may be more nutritionally interesting for them than previously thought (**Chapter 6**).

In addition, just as the global decline in seagrass habitat is expected to cause increased turtle abundance in remaining habitats (Christianen et al., 2014), availability of native seagrass species and favourable abiotic conditions can certainly explain why the turtles are mainly concentrated in Les Anses d'Arlet, but seagrass condition may also be relevant. Indeed, other sites that contain native seagrass species are inhabited by green turtles on the island (e.g. north of the Caribbean coast) (Siegwalt et al., 2020), but turtles there seem to be fewer and have a poorer body condition (Bonola et al., 2019). In Martinique, mechanical damage caused by boat chains and anchors, but also deterioration in water quality and eutrophication, have certainly led to degradation and loss of seagrass habitats (Failler et al., 2015). Poor water quality might also explain the occurrence of fibropapillomatosis in the green turtle population of Martinique (Roost et al., *in prep*, **Annexe §10.3**). Improving water quality (for example, through better management of effluent discharged from domestic wastewater treatment plants) would help to maintain and improve health state of both the turtles and the seagrass beds, and even, elicit native seagrass species recolonisation as observed in Southwest Florida (Tomasko et al., 2005). As a result, it may favour turtle recruitment and increased residence times in alternative Martinican foraging sites, which may alleviate herbivory pressure on the native seagrass species of Les Anses d'Arlet, and thus, make their preservation possible.

A better understanding of the interactions between seagrass, green turtles, and other ecological processes, provided by ongoing monitoring of the ecosystem, will allow the development of appropriate conservation measures to ensure the sustainability of a balanced plant-herbivore system. In this respect, stakeholders support and involvement is essential to guarantee that adopted policies are respected so that they can benefit the whole socio-ecosystem in the long term.

Acknowledgements

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique (PATMM). This study was co-financed by the FEDER Martinique (European Union), DEAL Martinique, the ODE Martinique, the CNRS, the ERDF fund and the Fondation de France. 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, the ODE Martinique, the ONCFS Martinique, the ONEMA Martinique, the SMPE Martinique, the ONF Martinique, Parc Naturel Régional Martinique for their technical support and field assistance.

References

Aliaume, C., 1990. Ichtyofaune des herbiers à "*Thalassia*" du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe : organisation spatio-temporelle du recrutement - liaisons avec les variables de l'environnement.

Amorocho, D.F., Reina, R.D., 2007. Feeding ecology of the East Pacific green sea turtle *Chelonia mydas agassizii* at Gorgona National Parc, Colombia. Endanger. Species Res. 3, 43–51.

Azcárate-García, T., Beca-Carretero, P., Villamayor, B., Stengel, D.B., Winters, G., 2020. Responses of the seagrass *Halophila stipulacea* to depth and spatial gradients in its native region (Red Sea): Morphology, in situ growth and biomass production. Aquat. Bot. 165, 103252. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103252

Bakker, E.S., Wood, K.A., Pagès, J.F., Veen, G.F.C., Christianen, M.J.A., Santamaría, L., Nolet, B.A., Hilt, S., 2016. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: A review and perspective. Aquat. Bot. 135, 18–36. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.04.008

Balazs, G.H., Chaloupka, M., 2004. Spatial and temporal variability in somatic growth of green sea turtles (*Chelonia mydas*) resident in the Hawaiian Archipelago. Mar. Biol. 145, 1043–1059. https://doi.org/10.1007/s00227-004-1387-6

Ballorain, K., 2010. Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien. Université de la Réunion.

Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Grizel, H., Enstipp, M., Georges, J.-Y.Y., 2010. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. Mar. Biol. 157, 2581–2590. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1520-7

Barber, B.J., Behrens, P.J., 1985. Effects of elevated temperature on seasonal in situ leaf productivity of *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Syringodium filiforme* Kützing. Aquat. Bot. 22, 61–69. https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90029-4

Beca-Carretero, P., Rotini, A., Mejia, A., Migliore, L., Vizzini, S., Winters, G., 2020. *Halophila stipulacea* descriptors in the native area (Red Sea): A baseline for future comparisons with native and non-native populations. Mar. Environ. Res. 153, 104828. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104828

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. 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

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 1988. Growth rates of immature green turtle, *Chelonia mydas*, on feeding grounds in the Southern Bahamas. Copeia 555–564. https://doi.org/10.2307/1445373

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M., 2019. Green turtle somatic growth dynamics: Distributional regression reveals effects of differential emigration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 616, 185–195. https://doi.org/10.3354/meps12946

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M., Saba, V.S., Bellini, C., Marcovaldi, M.A.G., Santos, A.J.B., Bortolon, L.F.W., Meylan, A.B., Meylan, P.A., Gray, J., Hardy, R., Brost, B., Bresette, M., Gorham, J.C., Connett, S., Crouchley, B.V.S., Dawson, M., Hayes, D., Diez, C.E., van Dam, R.P., Willis, S., Nava, M., Hart, K.M., Cherkiss, M.S., Crowder, A.G., Pollock, C., Hillis-Starr, Z., Muñoz Tenería, F.A., Herrera-Pavón, R., Labrada-Martagón, V., Lorences, A., Negrete-Philippe, A., Lamont, M.M., Foley, A.M., Bailey, R., Carthy, R.R., Scarpino, R., McMichael, E., Provancha, J.A., Brooks, A., Jardim, A., López-Mendilaharsu, M., González-Paredes, D., Estrades, A., Fallabrino, A., Martínez-Souza, G., Vélez-Rubio, G.M., Boulon, R.H., Collazo, J.A., Wershoven, R., Guzmán Hernández, V., Stringell, T.B., Sanghera, A., Richardson, P.B., Broderick, A.C., Phillips, Q., Calosso, M., Claydon, J.A.B., Metz, T.L., Gordon, A.L., Landry, A.M., Shaver, D.J., Blumenthal, J., Collyer, L., Godley, B.J., McGowan, A., Witt, M.J., Campbell, C.L., Lagueux, C.J., Bethel, T.L., Kenyon, L., 2017. Ecological regime shift drives declining growth rates of sea turtles throughout the West Atlantic. Glob. Chang. Biol. 23, 4556–4568. https://doi.org/10.1111/gcb.13712

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., 2005. Evaluating trends in abundance of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Greater Caribbean. Ecol. Appl. 15, 304–314. https://doi.org/10.1890/04-0059

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/10.1890/1051-0761(2000)010[0269:GTSGME]2.0.CO;2

Bjorndal, K.A., Suganuma, H., Bolten, A., 1991. Digestive fermentation in green turtles, *Chelonia mydas*, feeding on algae. Bull. Mar. Sci. 48, 166–171. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087354

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., Vedie, 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, bio048058, 1–10. https://doi.org/10.1242/bio.048058

Bouchon, C., Mellinger, J., Bouchon-Navaro, Y., 2015. *Halophila stipulacea* : une espèce invasive de phanérogame marine dans les Antilles 18.

Broderick, A., Patricio, A., 2019. *Chelonia mydas* South Atlantic subpopulation., The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T142121866A142086337.

Broderick, A.C., Coyne, M.S., Fuller, W.J., Glen, F., Godley, B.J., 2007. Fidelity and over-wintering of sea turtles. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 274, 1533–1538. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0211

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

Campos, P., Guivernau, M., Prenafeta-Boldú, F.X., Cardona, L., 2018. Fast acquisition of a polysaccharide fermenting gut microbiome by juvenile green turtles *Chelonia mydas* after settlement in coastal habitats. Microbiome 6, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40168-018-0454-z

Carturan, B., 2011. Impact de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* sur la biodiversité des herbiers de magnoliophytes marines en Martinique.
Chaloupka, M., Limpus, C., 2001. Trends in the abundance of sea turtles resident in southern Great Barrier Reef waters. Biol. Conserv. 102, 235–249.
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., 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
Chapman, E.J., Byron, C.J., 2018. The flexible application of carrying capacity in ecology. Glob. Ecol. Conserv. 13, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.e00365
Christian, R.R., Luczkovich, J.J., 1999. Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. Ecol. Modell. 117, 99–124. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00022-8
Christianen, M.J.A., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., Lamers, L.P.M., Van Katwijk, M.M., Van Der Heide, T., Mumby, P.J., Silliman, B.R., Engelhard, S.L., Van De Kerk, M., Kiswara, W., Van De Koppel, J., 2014. Habitat collapse due to overgrazing threatens turtle conservation in marine protected areas. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2890
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, 1–13. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021
Christianen, M.J.A., van Katwijk, M.M., van Tussenbroek, B.I., Pagès, J.F., Ballorain, K., Kelkar, N., Arthur, R., Alcoverro, T., 2021. A dynamic view of seagrass meadows in the wake of successful green turtle conservation. Nat. Ecol. Evol. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01433-z
Christianen, M.J.A.A., Govers, L.L., Bouma, T.J., Kiswara, W., Roelofs, J.G.M.M., Lamers, L.P.M.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
Colman, L.P., Patrício, A.R.C., McGowan, A., Santos, A.J.B., Marcovaldi, M.Â., Bellini, C., Godley, B.J., 2015. Long-term growth and survival dynamics of green turtles (*Chelonia mydas*) at an isolated tropical archipelago in Brazil. Mar. Biol. 162, 111–122. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2585-5
Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.
Di Martino, V., Blundo, M.C., Tita, G., 2006. The Mediterranean introduced seagrass *Halophila stipulacea* in eastern Sicily (Italy): temporal variations of the associated algal assemblage. Vie Milieu 56, 223–230.
Domning, D.P., 2001. Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 166, 27–50. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00200-5
Duarte, C.M., 1991. Seagrass depth limits. Aquat. Bot. 40, 363–377. https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90081-F
Failler, P., Pètre, É., Binet, T., Maréchal, J.P., 2015. Valuation of marine and coastal ecosystem services as a tool for conservation: the case of Martinique in the Caribbean. Ecosyst. Serv. 11, 67–75. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.10.011
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
Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, E.T., Kendrick, G.A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K.J., Serrano, O., 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. Nat. Geosci. 5, 505–509. https://doi.org/10.1038/ngeo1477
Fourqurean, J.W., Manuel, S., Coates, K.A., Kenworthy, W.J., Smith, S.R., 2010. Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: Overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda. Mar. Ecol. Prog. Ser. 419, 223–232. https://doi.org/10.3354/meps08853
Fourqurean, J.W., Manuel, S.A., Coates, K.A., Massey, S.C., Kenworthy, W.J., 2019. Decadal monitoring in Bermuda shows a widespread loss of seagrasses attributable to overgrazing by the green sea turtle *Chelonia mydas*. Estuaries and Coasts 42, 1524–1540. https://doi.org/10.1007/s12237-019-00587-1
Fry, B., 1983. Leaf growth in the seagrass *Syringodium filiforme* Kütz. Aquat. Bot. 16, 361–368.
Fry, B., Virnstein, R.W., 1988. Leaf production and export of the seagrass *Syringodium filiforme* Kütz. In Indian river Lagoon, Florida. Aquat. Bot. 30, 261–266. https://doi.org/10.1016/0304-3770(88)90057-5
Fuentes, M.M.P.B., Bell, I., Hagihara, R., Hamann, M., Hazel, J., Huth, A., Seminoff, J.A., Sobtzick, S., Marsh, H., 2015. Improving in-water estimates of marine turtle abundance by adjusting aerial survey counts for perception and availability biases. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 471, 77–83. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.05.003
Gallegos, M.E., Merino, M., Rodriguez, A., Marba, N., Duarte, C.M., 1994. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109, 99. https://doi.org/10.3354/meps109099
Gautier, F., 2015. Fonctionnement des réseaux trophiques des herbiers à *Thalassia testudinum* en Guadeloupe (Petites Antilles) : apports des isotopes stables et des acides gras. Université des Antilles et de la Guyane.
Georgiou, D., Alexandre, A., Luis, J., Santos, R., 2016. Temperature is not a limiting factor for the expansion of *Halophila stipulacea* throughout the Mediterranean Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 544, 159–167. https://doi.org/10.3354/meps11582
Green, D., 1993. Growth rates of wild immature green turtles in the Galápagos Islands, Ecuador. J. Herpetol. 27, 338–341.
Gutierrez, M.A., Cardona, A.A., Smee, D.L., 2010. Growth patterns of shoal grass *Halodule wrightii* and manatee grass *Syringodium filiforme* in the Western Gulf of Mexico. Gulf Caribb. Res. 22, 71–75. https://doi.org/10.18785/gcr.2201.09

Hays, G.C., Adams, C.R., Broderick, A.C., Godley, B.J., Lucas, D.J., Metcalfe, J.D., Prior, A.A., 2000. The diving behaviour of green turtles at Ascension Island. Anim. Behav. 59, 577–586. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1326

Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Walne, A.W., 2004. The implications of lung-regulated buoyancy control for dive depth and duration. Ecology 85, 1137–1145.

Hernández-Delgado, E.A., Lucking, M.A., Márquez, J., García, K., Martinó, D., Lassus, J., López, C., Acosta, E., 2002. Status of the shallow-water seagrass communities and conch populations within the Luis Pena channel no-take natural reserve, Culebra Island, Puerto Rico.

Hernández, A.L.M., Van Tussenbroek, B.I., 2014. Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 517, 143–157. https://doi.org/10.3354/meps11068

Hernández, A.L.M.M., Van Tussenbroek, B.I., 2014. Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 517, 143–157. https://doi.org/10.3354/meps11068

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. IFRECOR, Conservatoire du littoral.

Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science (80-.). 293, 629–638.

Jean, C., Ciccione, S., Ballorain, K., Georges, J.-Y., Bourjea, J., 2010. Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. Oryx 44, 223–229.

Jelinski, D.E., 1991. On the use of chi-square analyses in studies of resource utilization. Can. J. For. Res. 21, 58–65. https://doi.org/10.1139/x91-009

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78, 1946–1957. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1946:PANEOO]2.0.CO;2

Kelkar, N., Arthur, R., Marba, N., Alcoverro, T., 2013a. Green turtle herbivory dominates the fate of seagrass primary production in the Lakshadweep islands (Indian Ocean). Mar. Ecol. Prog. Ser. 485, 235–243. https://doi.org/10.3354/meps10406

Kelkar, N., Arthur, R., Marbà, N., Alcoverro, T., 2013b. Greener pastures? High-density feeding aggregations of green turtles precipitate species shifts in seagrass meadows. J. Ecol. 101, 1158–1168. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12122

Lal, A., Arthur, R., Marbà, N., Lill, A.W.T., Alcoverro, T., 2010. Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (*Chelonia mydas*) densities substantially alters seagrass meadows. Biol. Conserv. 143, 2730–2738. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.020

Lee, K.S., Dunton, K.H., 1997. Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex Konig. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 210, 53–73. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02720-7

Limpus, C., Chaloupka, M., 1997. Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). Mar. Ecol. Prog. Ser. 149, 23–34. https://doi.org/10.3354/meps149023

Lipkin, Y., 1979. Quantitative aspects of seagrass communities, particularly of those dominated by *Halophila stipulacea*, in Sinai (northern Red Sea). Aquat. Bot. 7, 119:128.

Lipkin, Y., 1975a. *Halophila stipulacea*, a review of a successful immigration. Aquat. Bot. 1, 203–215. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90023-6

Lipkin, Y., 1975b. *Halophila stipulacea* in Cyprus and Rhodes, 1967-1970. Aquat. Bot. 1, 309–320. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90029-7

Lipkin, Y., Beer, S., Zakai, D., 2003. The seagrasses of the eastern Mediterranean and the Red Sea, in: Green, E.., Short, F.T. (Eds.), World Atlas of Seagrasses. University of California Press, Berkeley, USA, pp. 65–73.

Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. Am. Nat. 112, 23–39.

Manh Nguyen, H., Savva, I., Kleitou, P., Kletou, D., Lima, F.P., Sapir, Y., Winters, G., 2020. Seasonal dynamics of native and invasive *Halophila stipulacea* populations—A case study from the northern Gulf of Aqaba and the eastern Mediterranean Sea. Aquat. Bot. 162, 103205. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103205

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.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

Marsh, H., Saalfeld, W.K., 1989. Aerial surveys of sea turtles in the northern Great Barrier Reef Marine Park. Wildl. Res. 16, 239–249. https://doi.org/10.1071/WR9890239

McKenzie, L.J., Nordlund, L.M., Jones, B.L., Cullen-Unsworth, L.C., Roelfsema, C., Unsworth, R.K.F., 2020. The global distribution of seagrass meadows. Environ. Res. Lett. 15. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab7d06

Minamikawa, S., Naito, Y., Sato, K., Matsuzawa, Y., Bando, T., Sakamoto, W., 2000. Maintenance of neutral buoyancy by depth selection in the loggerhead turtle *Caretta caretta*. J. Exp. Biol. 203, 2967–2975.

Moisan, E., 2014. Première étude de l'herbier *Halophila stipulacea* dans les eaux de Saint-Martin (FWI). Università Di Corsica - Pasquale Paoli.

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

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.

Mtwana Nordlund, L., Koch, E.W., Barbier, E.B., Creed, J.C., 2016. Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. PLoS One 11, 1–23. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163091

Neu, C.W., Byers, C.R., Peek, J.M., 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. J. Wildl. Manage. 38, 541–545. https://doi.org/10.2307/3800887

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., Maillet, 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

Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck JR., K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. Bioscience 56, 987–996. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:agcfse]2.0.co;2

Patrício, R., Diez, C.E., Dam, R.P. Van, van Dam, R.P., 2014. Spatial and temporal variability of immature green turtle abundance and somatic growth in Puerto Rico. Endanger. Species Res. 23, 51–62. https://doi.org/10.3354/esr00554

Pérez, D., Guevara, M., Bone, D., 2006. Temporal variation of biomass and productivity of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in Venezuela, Southern Caribbean. Rev. Biol. Trop. 54, 329–339. https://doi.org/10.15517/rbt.v54i2.13873

Pikesley, S.K., Agamboue, P.D., Bayet, J.P., Bibang, J.N., Bonguno, E.A., Boussamba, F., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Du Plessis, P., Faure, F.E., Fay, J.M., Formia, A., Godley, B.J., Kema, J.R.K., Mabert, B.D.K., Manfoumbi, J.C., Asseko, G.M., Metcalfe, K., Minton, G., Nelms, S., Ngouessono, S., Nzegoue, J., Ogandanga, C., Oliwina, C.K.K., Otsagha, F., Parnell, R.J., Gnandji, M.S., Sounguet, G.P., Wada, M., White, L., Witt, M.J., 2018. A novel approach to estimate the distribution, density and at-sea risks of a centrally-placed mobile marine vertebrate. Biol. Conserv. 221, 246–256. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.011

Pilcher, N., 2010. Population structure and growth of immature green turtles at Mantanani, Sabah, Malaysia. J. Herpetol. 44, 168–171. https://doi.org/10.1670/08-115.1

Piovano, S., Lemons, G.E., Ciriyawa, A., Ciriyawa, A., Batibasaga, A., Seminoff, J.A., 2020. Diet and recruitment of green turtles in Fiji, South Pacific, inferred from in-water capture and stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 640, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps13287

Polis, G.A., Strong, D.R., 1996. Food web complexity and community dynamics.pdf. Am. Nat. 147, 813–846.

Rivera-Milán, F.F., Nava, M., Schut, K., Simal, F., 2019. Green and hawksbill turtle abundance and population dynamics at foraging grounds in Bonaire, Caribbean Netherlands. Endanger. Species Res. 40, 243–256. https://doi.org/10.3354/ESR00996

Rodriguez, A., Heck Jr, K., 2020. Green turtle herbivory and its effects on the warm, temperate seagrass meadows of St. Joseph Bay, Florida (USA). Mar. Ecol. Prog. Ser. 639, 37–51. https://doi.org/10.3354/meps13285

Rodriguez, A.R., Heck, K.L., 2021. Approaching a tipping point? Herbivore carrying capacity estimates in a rapidly changing, seagrass-dominated Florida Bay. Estuaries and Coasts 44, 522–534. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00866-2

Roos, D., Pelletier, D., Ciccione, S., Taquet, M., Hughes, G., 2005. Aerial and snorkelling census techniques for estimating green turtle abundance on foraging areas: A pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). Aquat. Living Resour. 18, 193–198. https://doi.org/10.1051/alr:2005021

Schofield, G., Bishop, C.M., Katselidis, K.A., Dimopoulos, P., Pantis, J.D., Hays, G.C., 2009. Microhabitat selection by sea turtles in a dynamic thermal marine environment. J. Anim. Ecol. 78, 14–21. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.0

Schwarzschild, A.C., Kenworthy, W.J., Zieman, J.C., 2008. Leaf growth of the seagrass *Syringodium filiforme* in outer Florida Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. 83, 571–585.

Scott, A.L., York, P.H., Rasheed, M.A., 2020a. Green turtle (*Chelonia mydas*) grazing plot formation creates structural changes in a multi-species Great Barrier Reef seagrass meadow. Mar. Environ. Res. 162, 105183. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105183

Scott, A.L., York, P.H., Rasheed, M.A., 2020b. Herbivory has a major influence on structure and condition of a great barrier reef subtropical seagrass meadow. Estuaries and Coasts 44, 506–521. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00868-0

Seminoff, J. a., Jones, T.T., Resendiz, A., Nichols, W.J., Chaloupka, M.Y., 2003. Monitoring green turtles (*Chelonia mydas*) at a coastal foraging area in Baja California, Mexico: multiple indices to describe population status. J. Mar. Biol. Assoc. UK 83, 1355–1362. https://doi.org/10.1017/S0025315403008816

Seminoff, J.A., 2004. *Chelonia mydas*, The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468.

Seminoff, J.A., Zárate, P., Coyne, M., Foley, D.G., Parker, D., Lyon, B.N., Dutton, P.H., 2008. Post-nesting migrations of Galápagos green turtles *Chelonia mydas* in relation to oceanographic conditions: Integrating satellite telemetry with remotely sensed ocean data. Endanger. Species Res. 4, 57–72. https://doi.org/10.3354/esr00066

Shimada, T., Limpus, C.J., Hamann, M., Bell, I., Esteban, N., Groom, R., Hays, G.C., 2020. Fidelity to foraging sites after long migrations. J. Anim. Ecol. 89, 1008–1016. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13157

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., 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. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742

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.

Steneck, R.S., Bellwood, D.R., Hay, M.E., 2017. Herbivory in the marine realm. Curr. Biol. 27, R484–R489. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.021

Stewart, K., Norton, T., Mohammed, H., Browne, D., Clements, K., Thomas, K., Yaw, T., Horrocks, J., 2016. Effects of "swim with the turtles" tourist attractions on green sea turtle (*Chelonia mydas*) health in Barbados, West Indies. J. Wildl. Dis. 52, S104–S117. https://doi.org/10.7589/52.2S.S104

Stoner, A.W., 2003. What constitutes essential nursery habitat for a marine species? A case study of habitat form and function for queen conch. Mar. Ecol. Prog. Ser. 257, 275–289.

Strindberg, S., Coleman, R.A., Perez, V.R.B., Campbell, C.L., Majil, I., Gibson, J., 2016. In-water assessments of sea turtles at Glover's Reef Atoll, Belize. Endanger. Species Res. 31, 211–225. https://doi.org/10.3354/esr00765

Terrados, J., Ramírez-García, P., Hernández-Martínez, Ó., Pedraza, K., Quiroz, A., 2008. State of *Thalassia testudinum* Banks ex König meadows in the Veracruz Reef System, Veracruz, México. Aquat. Bot. 88, 17–26. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.08.003

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. https://doi.org/10.2307/1351619

Thomson, J.A., Cooper, A.B., Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Dill, L.M., 2013. Correcting for heterogeneous availability bias in surveys of long-diving marine turtles. Biol. Conserv. 165, 154–161. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.06.005

Tomasko, D.A., Corbett, C.A., Greening, H.S., Raulerson, G.E., 2005. Spatial and temporal variation in seagrass coverage in Southwest Florida: Assessing the relative effects of anthropogenic nutrient load reductions and rainfall in four contiguous estuaries. Mar. Pollut. Bull. 50, 797–805. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.02.010

Triplet, P., 2021. Dictionnaire de la diversité biologique et de la conservation de la nature - Septième édition.

Tussenbroek, B.I.V., Vonk, J.A., Stapel, J., Erftemeijer, P.L.A., Middelburg, J.J., Zieman, J.C., 2006. The biology of *Thalassia*: paradigms and recent advances in research, in: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, Dordre, pp. 409–439. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_18

Valentine, J.F., Heck, K.L., 2021. Herbivory in seagrass meadows: an evolving paradigm. Estuaries and Coasts 44, 491–505. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00849-3

Valentine, J.F., Heck, K.L., Busby, J., Webb, D., 1997. Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. Oecologia 112, 193–200. https://doi.org/10.1007/s004420050300

van der Zee, E.M., Angelini, C., Govers, L.L., Christianen, M.J.A., Altieri, A.H., van der Reijden, K.J., Silliman, B.R., van de Koppel, J., van der Geest, M., van Gils, J.A., van der Veer, H.W., Piersma, T., de Ruiter, P.C., Olff, H., van der Heide, T., 2016. How habitat-modifying organisms structure the food web of two coastal ecosystems. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 283. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2326

van der Zee, J.P., Christianen, M.J.A., Nava, M., Velez-Zuazo, X., Hao, W., Bérubé, M., van Lavieren, H., Hiwat, M., Berzins, R., Chevalier, J., Chevallier, D., Lankester, M.C., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Becking, L.E., Palsbøll, P.J., 2019. Population recovery changes population composition at a major southern Caribbean juvenile developmental habitat for the green turtle, *Chelonia mydas*. Sci. Rep. 9, 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-019-50753-5

van Tussenbroek, B.I., van Katwijk, M.M., Bouma, T.J., van der Heide, T., Govers, L.L., Leuven, R.S.E.W., 2016. Non-native seagrass *Halophila stipulacea* forms dense mats under eutrophic conditions in the Caribbean. J. Sea Res. 115, 1–5. https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.05.005

Viana, I.G., Siriwardane-de Zoysa, R., Willette, D.A., Gillis, L.G., 2019. Exploring how non-native seagrass species could provide essential ecosystems services: a perspective on the highly invasive seagrass *Halophila stipulacea* in the Caribbean Sea. Biol. Invasions 21, 1461–1472. https://doi.org/10.1007/s10530-019-01924-y

Whaling, M.L., 2017. How tos for turtle tourism: a review of sea turtle tourism, its impacts, and guidelines to inform stakeholders in Martinique. Duke University.

Whiting, S., Macrae, I., Thorn, R., Murray, W., Whiting, A., 2014. Sea turtles of the Cocos (Keeling) Islands, Indian Ocean. Raffles Bull. Zool. Supplement, 168–183.

Whitman, E., Heithaus, M., García 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., 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., 1988. *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. Mar. Biol. 98, 447–455. https://doi.org/10.1007/BF00391121

Williams, S.L., 1987. Competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35, 91–98. https://doi.org/10.3354/meps035091

Worton, B.J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70, 164–168.

Zieman, J., Iverson, R., Ogden, J., 1984. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15, 151–158. https://doi.org/10.3354/meps015151

Zieman, J.C., 1974. Methods for the study of the growth and production turtle grass,. Aquaculture 4, 139–143.

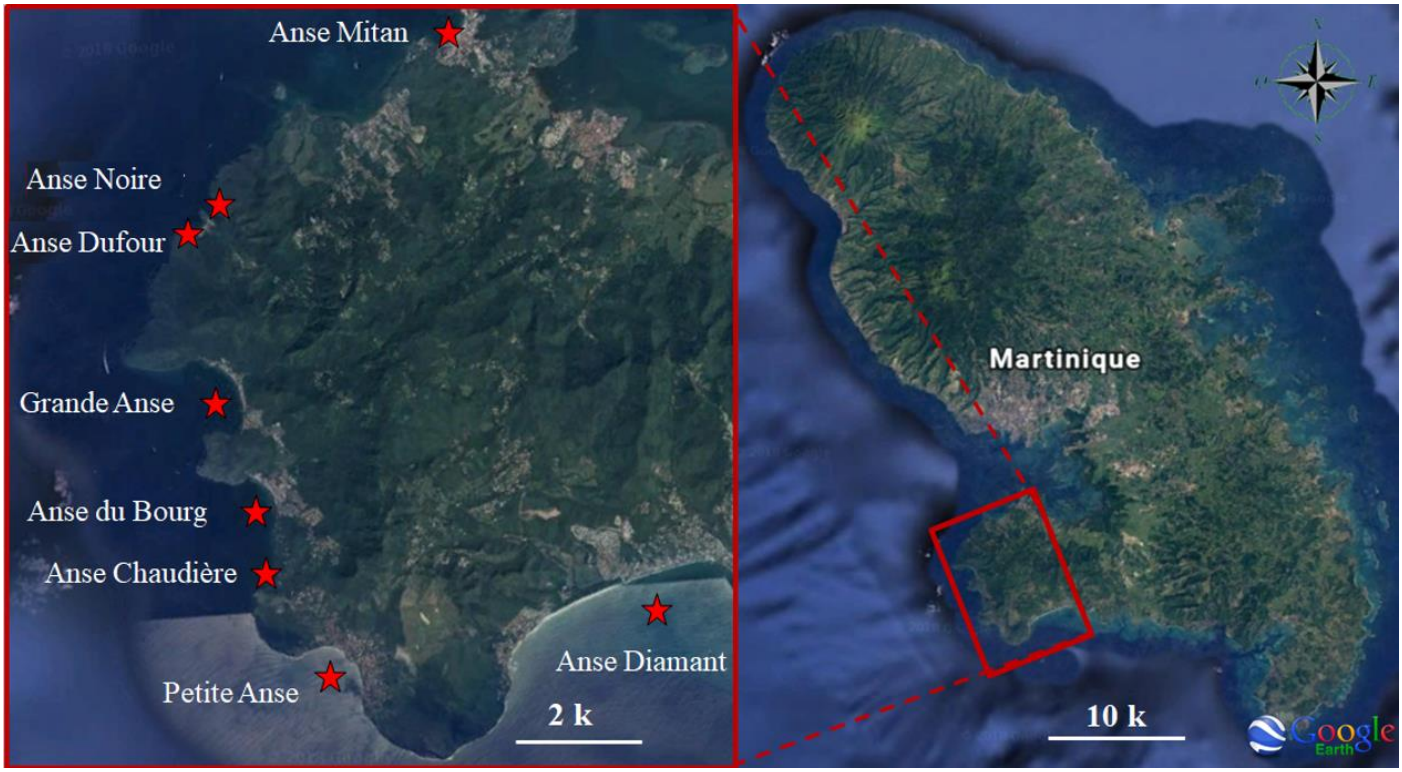


Figure 8-1. Location of the study sites, Martinique Island, French Caribbean.

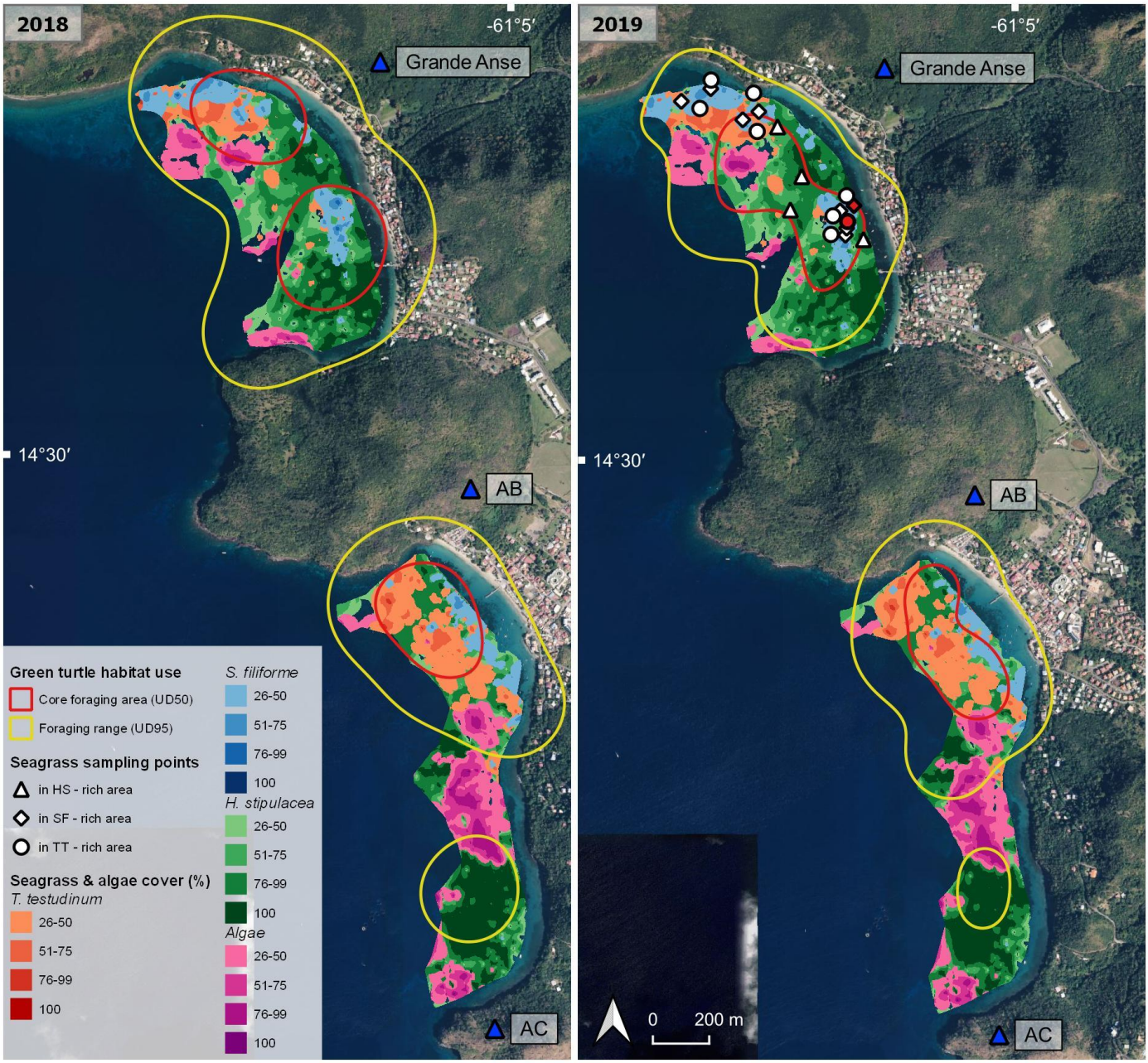


Figure 8-2. Algo-floristic maps of Grande Anse, Anse du Bourg and Anse Chaudière (from surveys conducted in 2018), and green turtle foraging hotspots (50% and 95% kernel contours, calculated from sightings of feeding individuals during in-water density transects) in 2018 (left) and 2019 (right). The seagrass sampling points where quadrats were placed to assess the characteristics and biomass (white symbols) and growth and productivity (red symbols) of marine plants in 2019-20 are shown on the right side map.



Figure 8-3 Installation of quadrats and coloured beads on seagrass shoots in order to evaluate the growth and productivity of the three seagrass species.

Table 8-1. Morphometry of seagrass leaves, shoot characteristics, seagrass density and above-ground biomass. Results are indicated as: mean ± SEM (min – max), n=sample size. FW=Fresh Weight.

		T. testudinum	***S. filiforme***	***H. stipulacea***	**Algae**
Blade length (cm)		11.02 ± 0.20 (0.7 – 32) *n*=906	12.30 ± 0.15 (0.2 – 38) *n*=2188	3.56 ± 0.02 (0.2 – 6.3) *n*=4771	-
Blade width (cm)		0.72 ± 0.01 (0.2 – 1.4) *n*=906	Not measured	0.63 ± 0.01 (0.2 – 0.9) n=1195	-
Blades per shoot		2.45 ± 0.04 (1 -5) *n*=255	1.23 ± 0.03 (1 – 2) *n*=240	2.13 ± 0.04 (1 -8) *n*=380	-
Shoot density (# per m^{-2})	In areas rich in *T. testudinum* *n*=16 quadrats	308 ± 33 (74 – 557)	919 ± 281 (0 – 3205)	4008 ± 336 (2266 – 7791)	-
	In areas rich in *S. filiforme* *n*=16 quadrats	145 ± 31 (0 – 427)	2172 ± 227 (819 – 3955)	3350 ± 498 (0 – 7696)	-
	In areas rich in *H. stipulacea* *n*=8 quadrats	9 ± 9 (0 – 74)	0	5923 ± 540 (4202 – 8381)	-
Leaf density (# per m^{-2})	In areas rich in *T. testudinum* *n*=16 quadrats	788 ± 79 (270 – 1309)	1074 ± 326 (0 – 3637)	11040 ± 1319 (5038 – 25530)	-
	In areas rich in *S. filiforme* *n*=16 quadrats	371 ± 76 (0 – 1080)	2757 ± 275 (1151 – 4806)	9551 ± 1460 (0 – 21189)	-
	In areas rich in *H. stipulacea* *n*=8 quadrats	34 ± 34 (0 – 270)	0	15488 ± 2134 (7597 – 25634)	-
Above-ground biomass (g FW.m^{-2})	In areas rich in *T. testudinum* *n*=8 quadrats	145.6 ± 35.5	65.4 ± 28.0	Leaves: 263.8 ± 67.7 Rhizomes: 430.3 ± 93.2 Total: 694.2 ± 159.4	30.6 ± 15.1
	In areas rich in *S. filiforme* *n*=8 quadrats	63.1 ± 14.5	352.9 ± 34.8	Leaves: 263.1 ± 44.4 Rhizomes: 379.3 ± 62.1 Total: 642.4 ± 103.3	117.6 ± 77.7
	In areas rich in *H. stipulacea* *n*=4 quadrats	0	0	Leaves: 541.9 ± 86.3 Rhizomes: 768.8 ± 99.1 Total: 1310.7 ± 181.8	7.3 ± 7.3

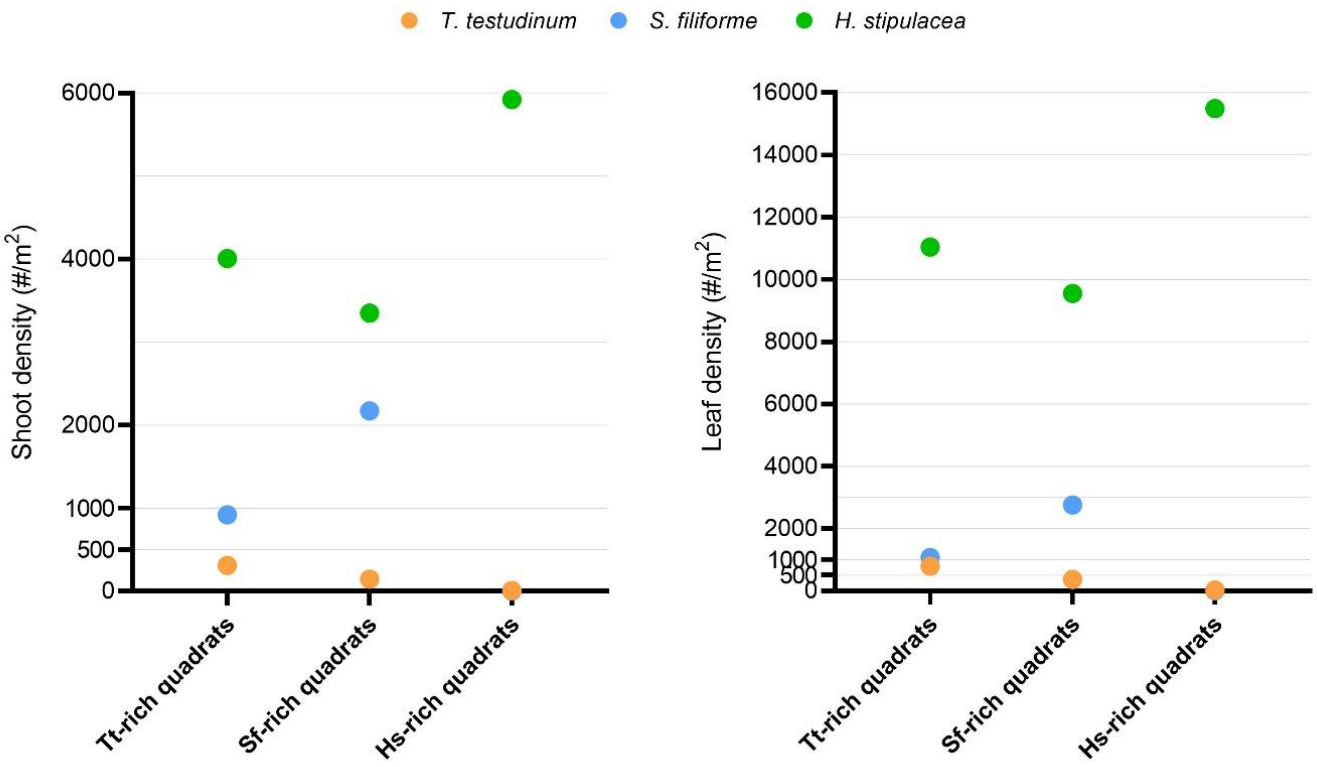


Figure 8-4. Mean shoot (left) and leaf (right) densities of T. testudinum, S. filiforme and H. stipulacea on quadrats located in areas with the most T. testudinum (Tt) (n=16 quadrats), the most S. filiforme (Sf) (n=16 quadrats) or the most H. stipulacea (Hs) (n=8 quadrats). Exact values and standard errors are given in Table 1.

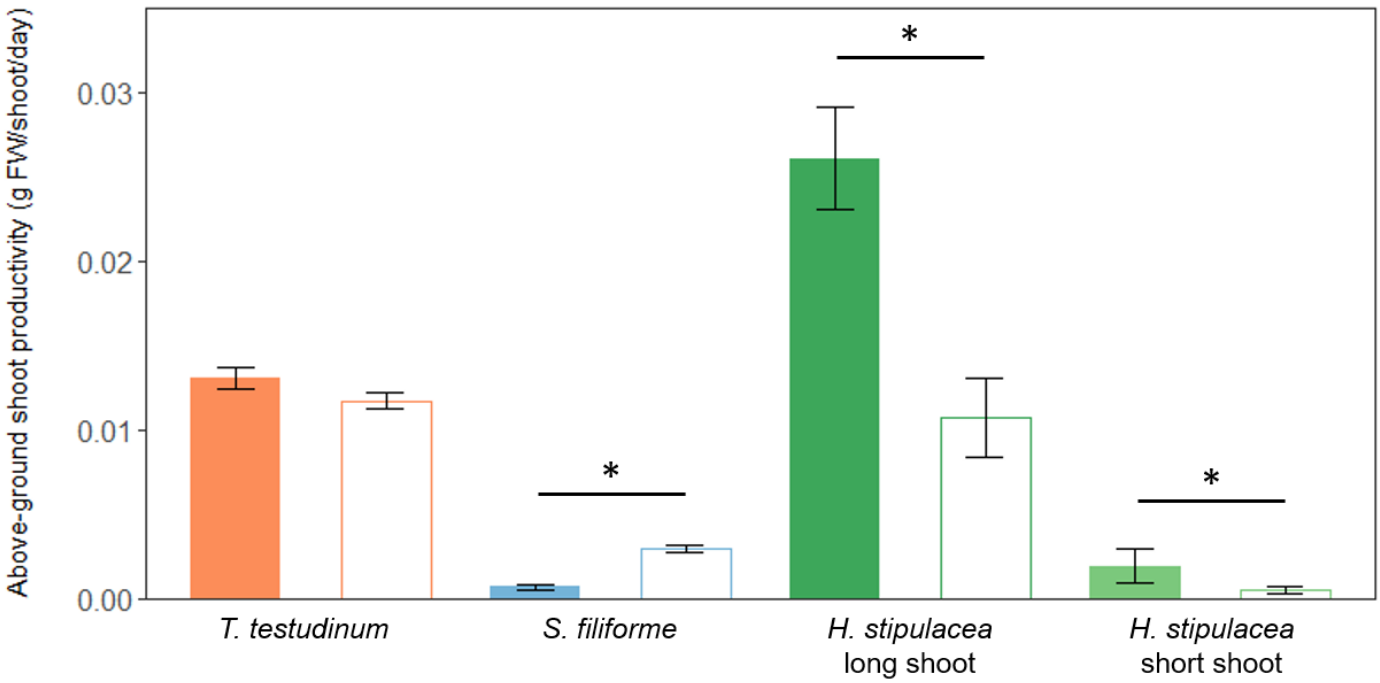


Figure 8-5. Daily above-ground biomass productivity (g Fresh Weight.shoot^{-1}.day^{-1}) of the different types of shoots of the three seagrass species depending on the treatment applied (plain bars = no clipping, blank bars = clipping). Horizontal lines with a star indicate significant difference ($p<0.05$) related to treatment.

Table 8-2. Growth and productivity of above-ground seagrass tissues, and statistical comparisons of results between control and clipped plots. Results are indicated as: mean ± SEM, n=sample size. Bold values are significant (p<0.05). FW=Fresh Weight.

	T. testudinum			***S. filiforme***				***H. stipulacea***					
Treatment	**Control**	**Clipped**	**Statistics**	**Control**	**Clipped**	**Statistics**		**Long shoot**			**Short shoot**		
								Control	**Clipped**	**Statistics**	**Control**	**Clipped**	**Statistics**
Leaf growth rate (cm.leaf^{-1}.d^{-1})	0.34 ± 0.02 *n*=144	0.32 ± 0.01 *n* =161	*W* = 12028 *p* = 0.6	0.25 ± 0.03 *n* =22	0.33 ± 0.02 *n*=81	*W* = 645 *p* = 0.05	**Leaf growth rate (cm.leaf^{-1}.d^{-1})**	To be determined			-		
							Rhizome elongation rate (cm. d^{-1})	0.26 ± 0.02 *n* =27	0.1 ± 0.02 *n*=23	*W* = 544 ***p* < 0.001**	-		
Leaf productivity of shoots (g FW.shoot^{-1}.d^{-1})	1.31e-02 ± 6.16e-04 *n*=68	1.17e-02 ± 4.72e-04 *n* =76	*W* = 3056 *p* = 0.059	6.85e-04 ± 1.5e-04 *n* =75	2.95e-03 ± 2.27e-04 *n* =80	*W* = 1100 ***p* < 0.001**	**Leaf productivity of shoots (g FW.shoot^{-1}.d^{-1})**	8.69e-03 ± 1.46e-03 *n*=20	5.98e-03 ± 1.28e-03 *n*=26	*W* = 341, *p* = 0.074	1.95e-03 ± 1.05e-03 *n*=3	5.43e-04 ± 2.25e-04 *n*=34	*W* = 87 ***p* = 0.012**
							Above-ground rhizome productivity of shoots (g FW.shoot^{-1}.d^{-1})	1.67e-02 ± 1.48e-03 *n*=25	4.78e-03 ± 1.14e-03 *n*=26	*W* = 596 ***p* < 0.001**	-		
							Total above-ground productivity of shoots (g FW.shoot^{-1}.d^{-1})	2.61e-02 ± 3.05e-03 *n*=20	1.08e-02 ± 2.33e-03 *n*=26	*W* = 443 ***p* < 0.001**	1.95e-03 ± 1.05e-03 *n*=3	5.43e-04 ± 2.25e-04 *n*=34	*W* = 87 ***p* = 0.012**

Table 8-3. Surface area, biomass, shoot density and productivity of the three seagrass species and algae (when possible) at the Anses d'Arlet multispecies seagrass sites for which phytosociological maps) have been completed (Figure 4). FW=Fresh Weight.

		T. testudinum	*S. filiforme*	*H. stipulacea*	Algae	Total
Grande Anse	**Seagrass surface area in 2018 (ha) equivalent to 100% cover**	5.02	2.94	23.61	3.98	35.55
	Above-ground biomass in 2018 (kg FW)	20 655	21 506	125 938	28 840	196 939
	Total shoot number in 2018	3.88e+07	1.36e+08	Long shoots: 3.93e+08 Short shoots: 1.14e+09 Total: 1.53e+09	-	1.70e+09
	Total above-ground productivity of clipped seagrass in 2018 (kg FW.yr^{-1})	**1.66e+05**	**1.46e+05**	**1.77e+06**	-	**2.09e+06**
Anse du Bourg Anse Chaudière	**Seagrass surface area in 2018 (ha) equivalent to 100% cover**	5.38	1.51	26.76	7.28	40.93
	Above-ground biomass in 2018 (kg FW)	22 161	11 031	142 735	52 731	228 659
	Total shoot number in 2018	4.16e+07	6.97e+07	Long shoots: 4.45e+08 Short shoots: 1.29e+09 Total: 1.73e+09	-	1.84e+09
	Total above-ground productivity of clipped seagrass in 2018 (kg FW.yr^{-1})	**1.78e+05**	**7.50e+04**	**2.01e+06**	-	**2.26e+06**

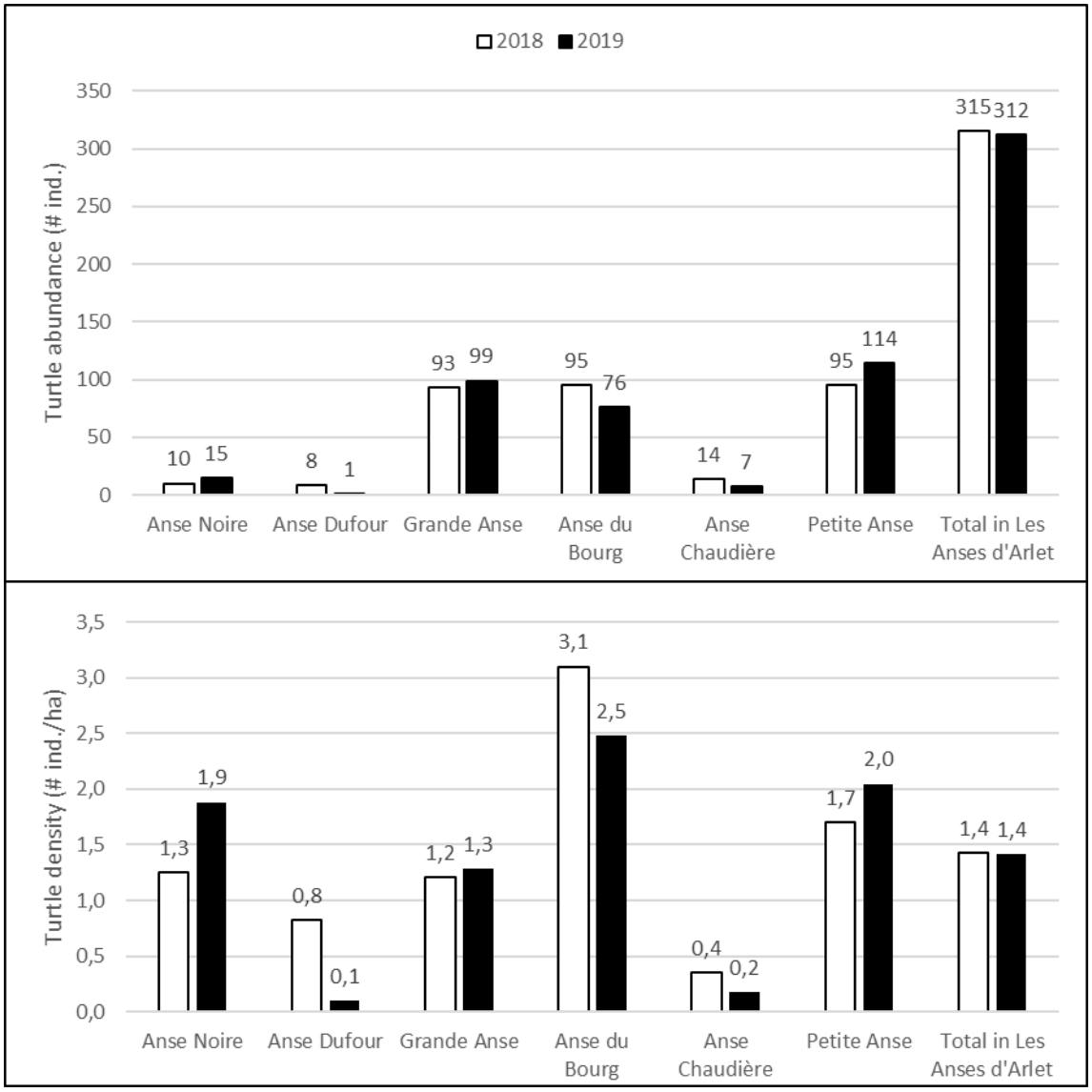


Figure 8-6. Turtle abundance (upper panel) and density (lower panel) in each of the six study bays, and total in Les Anses d'Arlet

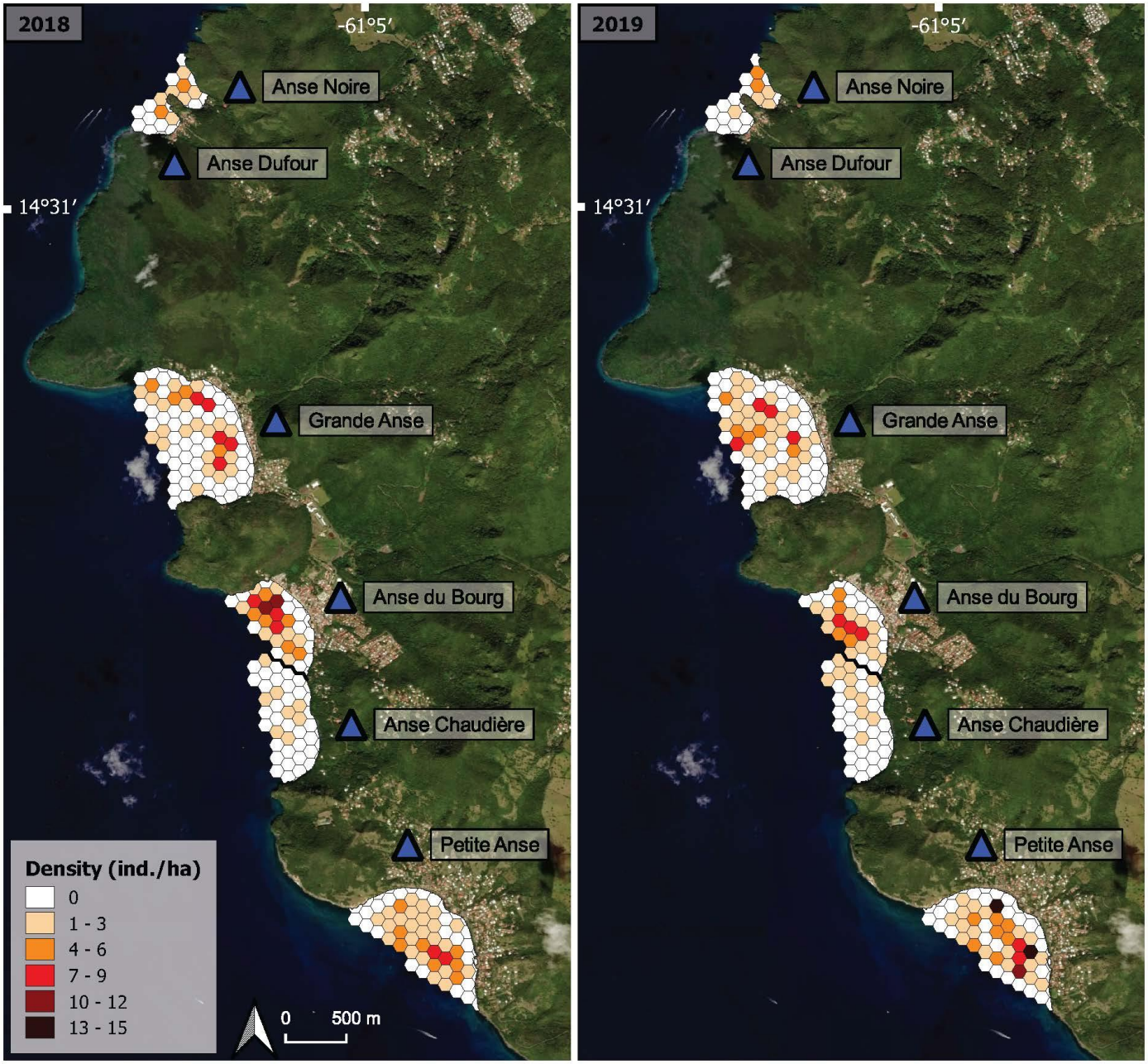


Figure 8-7. Green turtle density map in the 6 main study bays in 2018 (left) and 2019 (right). A hexagon represents one hectare and darker colour shades indicate a higher turtle concentration.

Table 8-4. Characteristics of bays, seagrass beds and turtles taken into account in the assessment of the green turtle carrying capacity of seagrass meadows in Les Anses d'Arlet, Martinique. FW=Fresh Weight.

Study site	**Anse Noire**	**Anse Dufour**	**Grande Anse**	**Anse du Bourg**	**Anse Chaudière**	**Petite Anse**	**Total (Les Anses d'Arlet)**
Bay surface area (ha)	7.97	9.74	77.04	30.66	39.4	55.74	**220.55**
Estimated extent of seagrass (ha)	4.76	5.82	42.54	45.01		33.29	**131.42**
Estimated seagrass productivity (kg FW.yr^{-1})	3.58e+05 (*H. stipulacea* only)	4.37e+05 (*H. stipulacea* only)	2.09e+06	2.26e+06		1.65e+06	**6.80e+06**
Mean ± SD turtle body mass (kg) (min-max)	26.0 ± 15.1 (6.8 – 57) *n*=22	39.2 ± 18.2 (10.4 – 63.2) *n*=6	36.5 ± 23.1 (3.4 – 108.8) *n*=196	37.9 ± 18.5 (2.2 – 78) *n*=120		5.8 - *n*=1 (we used the average body mass in Les Anses d'Arlet instead)	**36.3 ± 21.2 (2.2 – 108.8) *n*=345**
Low[a] and high[b] carrying capacity thresholds (# ind. / site)	1135 - 2416	920 - 1958	4715 – 10 036	4927 – 10 487		3756 - 7994	**15 454 – 32 891**
Mean turtle abundance across 2018-2019 (# ind. / site)	12.5	4.5	96	96		104.5	**313.5**
Low[a] and high[b] carrying capacity thresholds (# ind. / ha seagrass)	238 - 508	158 - 336	111 - 236	109 - 233		113 - 240	**118 – 250**
Mean turtle density across 2018-2019 (# ind. / ha seagrass)	2.6	0.8	2.3	2.1		3.1	**2.4**
Current average turtle abundance (% of carrying capacity)	0.5 – 1.1	0.2 – 0.5	1.0 – 2.0	0.9 – 1.9		1.3 – 2.8	**1.0 – 2.0**

Table 8-5. Characteristics of the core foraging areas (UD50) for green turtles in comparison with the overall extent of seagrass meadows at Grande Anse and Anse du Bourg/Anse Chaudière, and carrying capacity of these core foraging areas.

Study site		**Grande Anse**		**Anse du Bourg / Anse Chaudière**	
Year		**2018**	**2019**	**2018**	**2019**
Core foraging area (UD50) at sea – (ha)		23.65	16.21	11.38	11.63
Core foraging area (UD50) (% of total extent of seagrass mapping in 2018)		55.6	38.1	25.3	25.8
Estimated seagrass productivity (kg FW.yr^{-1})		1.10e+06	7.89e+05	6.75e+05	7.09e+05
Seagrass productivity in UD50 (% of productivity in total extent in 2018)	***T. testudinum***	65.2	39.3	61.9	58.0
	S. filiforme	73.2	41.5	54.8	44.2
	H. stipulacea	49.8	37.4	26.1	28.5
	Total	52.7	37.8	29.8	31.3
Turtle density in UD50 (if we consider all turtles are in UD50) (# ind. / ha)		3.9	6.1	9.6	7.1
Low[a] and high[b] carrying capacity thresholds (# ind. / site)		2483 - 5284	1782 - 3794	1470 - 3128	1544 - 3286
Low[a] and high[b] carrying capacity thresholds (# ind. / ha)		105 - 223	110 - 234	129 - 275	133 - 283
Current average turtle abundance (% of carrying capacity)		1.8 – 3.7	2.6 – 5.6	3.5 – 7.4	2.5 – 5.4

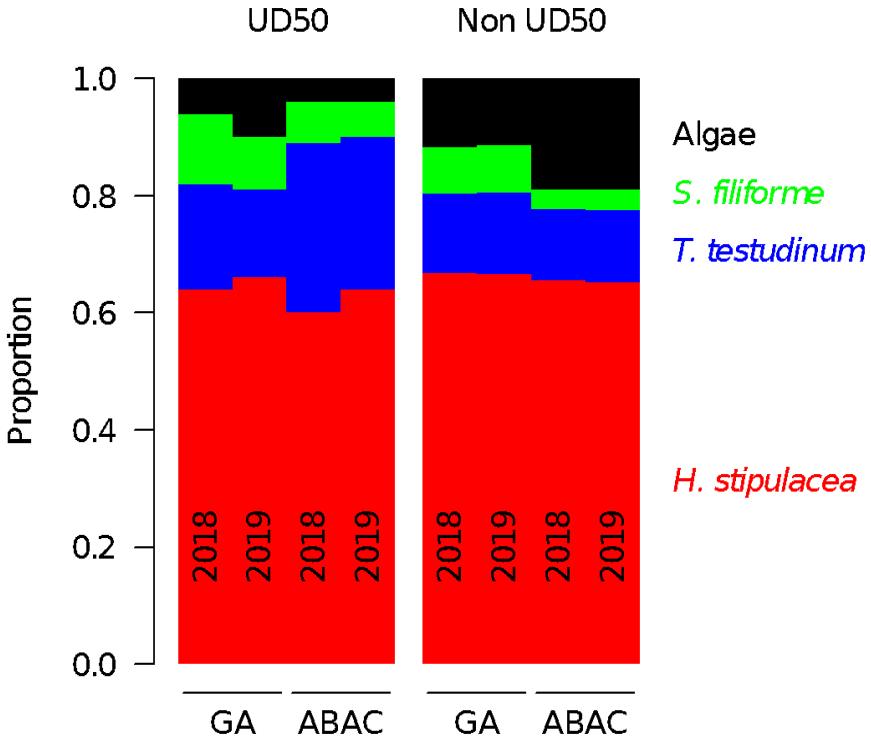
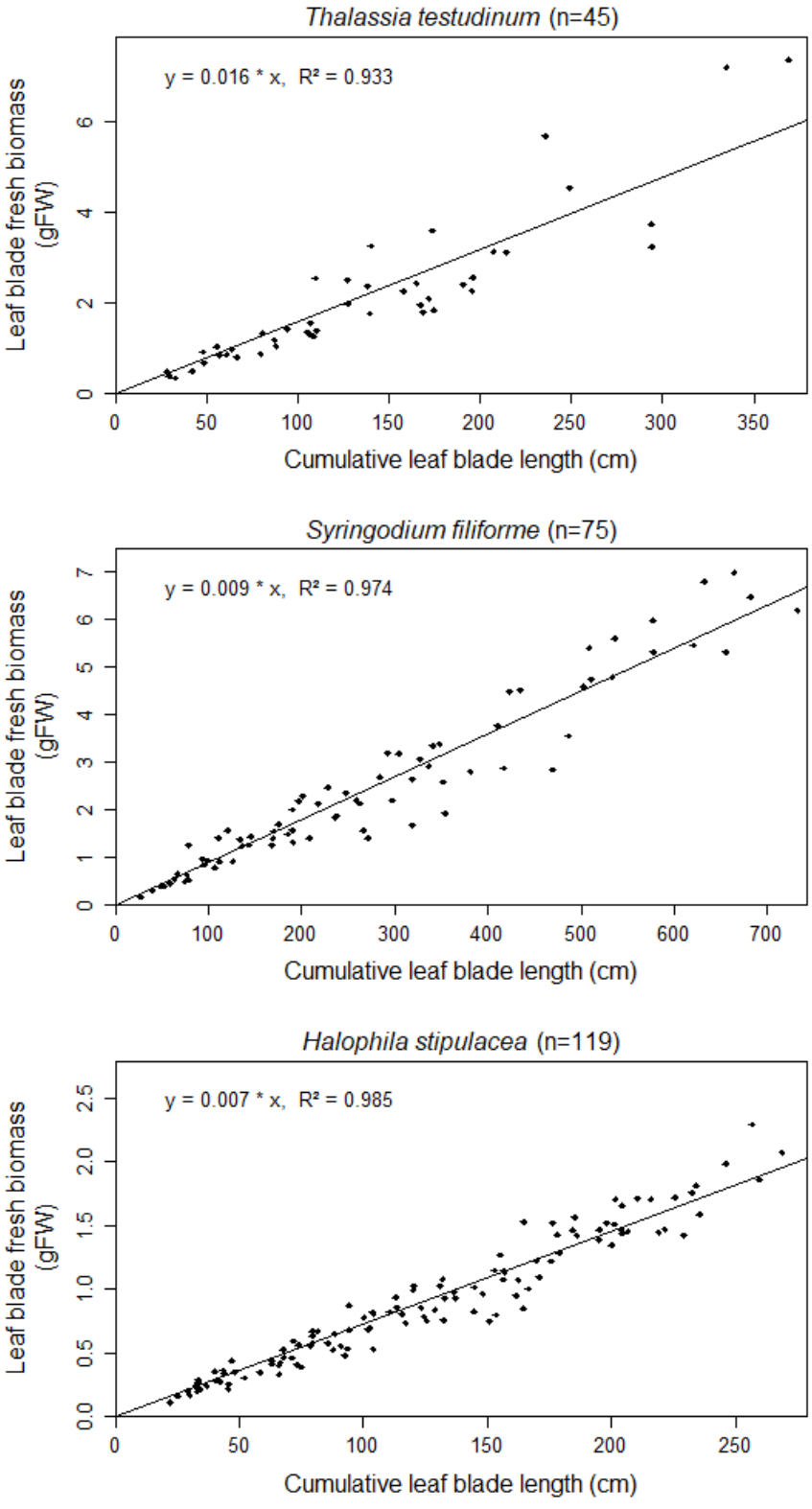
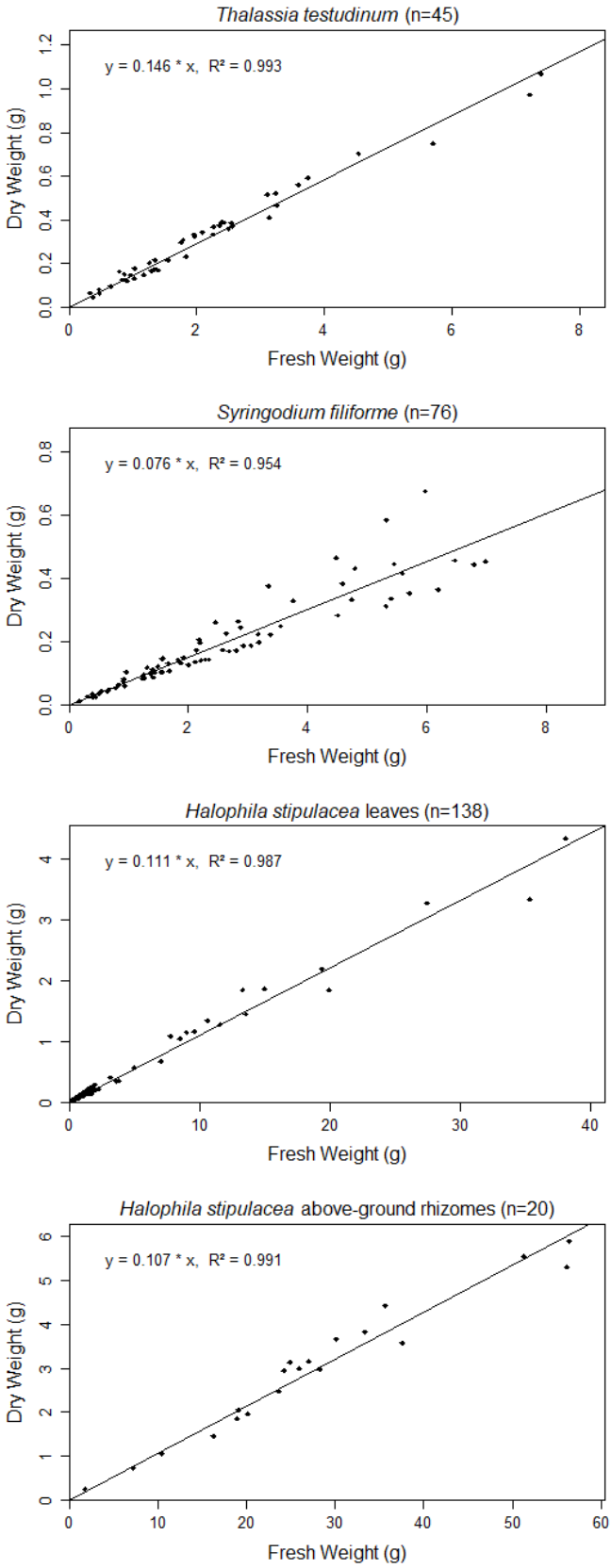


Figure 8-8. Vegetation cover proportions of each marine plant inside the core foraging areas of green turtles (UD50) and outside (Non UD50).



Appendix 8-1. Linear relationship between cumulative leaf blade length of a given seagrass species sample and the associated leaf blade fresh biomass: Thalassia testudinum (R2 = 93.3%, F1,44 = 613.5, p < 0.001, 1 linear cm = 0.016 g FW), Syringodium filiforme (R2 = 97.4%, F1,74 = 2816, p < 0.001, 1 linear cm = 0.009 g FW), Halophila stipulacea (R2 = 98.5%, F1,118 = 7573, p < 0.001, 1 linear cm = 0.007 g FW). For each sample of each species, leaves were collected on the seagrass meadow of Grande Anse and washed under clear water to remove sediment remains. Samples consist in a different number of leaves, and therefore, are associated to different cumulative leaf blade lengths and fresh weights (FW). Following Ballorain's (2010) method, leaf blades were individually measured using a ruler (± 1 mm). Leaf blades were dried between two sheets of linen before the fresh biomass was weighed with an electronic precision scale (± 0.1 mg). FW=Fresh Weight.



Appendix 8-2. Linear relationship between fresh weight of a given seagrass species sample and the associated dry weight: Thalassia testudinum (R2 = 99.3%, F1,44 = 5951, p < 0.001, 1 g FW = 0.146 g DW), Syringodium filiforme (R2 = 95.4%, F1,75 = 1566, p < 0.001, 1 g FW = 0.076 g DW), Halophila stipulacea leaves (R2 = 98.7%, F1,137 = 1012, p < 0.001, 1 g FW = 0.111 g DW), Halophila stipulacea rhizomes (R2 = 99.1%, F1,19 = 2136, p < 0.001, 1 g FW = 0.107 g DW),. For each sample of each species, leaves were collected on the seagrass meadow of Grande Anse and washed under clear water to remove sediment remains. Samples consist in a different number of leaves, and therefore, are associated to different fresh and dry weights. Following Ballorain's (2010) method, leaf blades were dried between two sheets of linen before the fresh biomass was weighed with an electronic precision scale (± 0.1 mg). Dry weight was determined after desiccation in an oven and a freeze dryer.

*Appendix 8-3. Equations used in the calculations of leaf and above-ground rhizome growth rates (cm.day^{-1}) as well as leaf and above-ground rhizome productivity of a shoot (g FW.shoot^{-1}.day^{-1}) of the three seagrass species. **Equation A** was used to calculate leaf growth rates of T. testudinum and S. filiforme in control plots, and of T. testudinum, S. filiforme and H. stipulacea short and long shoots in clipped plots. Leaf growth rates of H. stipulacea short and long shoots marked in control plots were determined using **equation B**. Above-ground rhizome growth rates of long shoots marked in control and clipped plot were calculated using **equation C**. Regarding leaf productivity of a shoot, it was calculated with **equation D** for T. testudinum and S. filiforme in control plots, and for T. testudinum, S. filiforme and H. stipulacea short shoots in clipped plots ; and with **equation E** for H. stipulacea short shoots in control plots. H. stipulacea long shoot leaf productivity was determined using **equation F** in control plots and **equation G** in clipped plots. Above-ground rhizome productivity of a long shoot was calculated with **equation H** in control and clipped plots. Conversion factors refer to conversion factors between leaf length and FW (**Appendix 8-1**). The conversion factors used were 0.016 for T. testudinum, 0.009 for S. filiforme and 0.007 for H. stipulacea. FW = fresh weight.*

Leaf growth rate (cm.day^{-1}):

Equation A

$$\frac{\text{new leaf production (cm)}}{t_{end} - t_0 \text{ (days)}}$$

Equation B

$$\frac{\text{cumulative leaf blade length at } t_{end} \text{ (cm)} - \text{cumulative leaf blade length at } t_0 \text{ (cm)}}{t_{end} - t_0 \text{ (days)}}$$

Rhizome elongation rates (cm.day^{-1}):

Equation C

$$\frac{\text{cumulative length of new internodes (cm)}}{t_{end} - t_0 \text{ (days)}}$$

Leaf productivity of a shoot (g FW.shoot^{-1}.day^{-1}):

Equation D

$$\frac{\text{cumulative new leaf production of the shoot at } t_{end} \text{ (cm)} \times \text{conversion factor (g FW. cm}^{-1})}{t_{end} - t_0 \text{ (days)}}$$

Equation E

$$\frac{\left(\text{cumulative leaf blade length at } t_{end} \text{ (cm)} - \text{cumulative leaf blade length at } t_0 \text{ (cm)}\right) \times \text{conversion factor (g FW. cm}^{-1})}{t_{end} - t_0 \text{ (days)}}$$

Equation F

$$\frac{\text{leaf FW of the shoot at } t_{end}\ (g)\ -\ (\text{cumulative leaf length at } t_0\ (cm)\ \times\ \text{conversion factor (g FW. cm}^{-1}))}{t_{end}\ -\ t_0\ (\text{days})}$$

Equation G

$$\frac{\text{leaf FW of the shoot at } t_{end}\ (g)}{t_{end}\ -\ t_0\ (\text{days})}$$

Rhizome productivity of a shoot (g FW.shoot^{-1}.day^{-1}) as:

Equation H

$$\frac{\text{FW of the shoot without leaves at } t_{end}\ (g)}{t_{end}\ -\ t_0\ (\text{days})}$$

9 Conclusion et Propositions de mesures de conservation



9.1 Bilan des connaissances acquises au cours de la thèse, limites, et perspectives

Les écosystèmes d'herbiers marins, qui fournissent d'importants biens et services, subissent une dégradation et un déclin à l'échelle mondiale, avec des répercussions majeures sur un large éventail d'espèces associées. Dans les Caraïbes, les herbes marines indigènes font face, depuis 2002, à l'arrivée d'*Halophila stipulacea*, une phanérogame originaire de Mer Rouge, dont l'expansion est susceptible d'entraîner des modifications dans les habitats côtiers et le réseau trophique. Dans les Antilles françaises, les seuls megaherbivores encore présents sur les zones côtières et se nourrissant d'herbes marines sont les Tortues vertes (*Chelonia mydas*). L'objectif de cette thèse était donc d'étudier l'écologie spatiale et alimentaire des Tortues vertes dans un contexte environnemental en mutation, afin de comprendre le rôle de ces tortues dans la dynamique des herbiers, mais également l'impact de leur comportement de fourragement sur leur propre croissance et santé.

L'étude des Tortues vertes menée sur la côte Caraïbe de la Martinique depuis 2010 a ainsi permis de mettre en évidence, grâce aux campagnes annuelles de Capture-Marquage-Recapture (CMR) et l'utilisation de la télémétrie satellitaire, la présence de Tortues vertes immatures présentant une forte fidélité et un temps de résidence élevé, notamment sur les baies des Anses d'Arlet (**Chapitre 4**). Il existe de multiples raisons pour lesquelles les Tortues vertes peuvent décider de maintenir une fidélité étroite aux zones de recherche de nourriture : comportement territorial, limitation des ressources alimentaires dans l'environnement global, augmentation du taux de nutriments dans les patchs d'herbiers broutés de manière répétée, connaissance détaillée de l'évolution de la disponibilité des ressources au fil des saisons, du niveau de compétition intraspécifique et du risque de prédation (Broderick et al., 2007; Moran and Bjorndal, 2007; Shimada et al., 2020). De nombreux herbivores semblent adopter une stratégie associée à une prise de risque faible, car il leur est complexe de synthétiser toutes les informations disponibles dans l'environnement pour aboutir à une stratégie d'approvisionnement optimale (Belovsky, 1984). En demeurant dans un environnement prévisible, plutôt que de prendre le risque de se déplacer vers un nouveau site dont elles auraient une connaissance incomplète et qui pourrait s'avérer de qualité moindre, les Tortues vertes adoptent une stratégie leur permettant d'assurer leur survie à long terme (Schofield et al., 2010; Shimada et al., 2020). Cette fidélité a été démontrée chez les immatures, qui restent plusieurs années sur un même site de développement, mais également chez les adultes. En effet, Vander Zanden et al. (Vander Zanden et al., 2013) ont mis en évidence un phénomène de philopatrie aux sites d'alimentation : malgré les migrations régulières vers les sites de reproduction, les adultes ont tendance à retourner continuellement sur les mêmes sites de fourragement. En Martinique, la condition corporelle des tortues, plus élevée sur les sites du sud-ouest de l'île, indique que ces derniers fournissent manifestement des conditions environnementales favorables à la croissance des jeunes tortues (**Chapitre 5**). Une prospection globale sur toutes les zones végétalisées situées sur le pourtour de la Martinique, et notamment sur la côte Atlantique, permettrait de rechercher la présence d'autres agrégations de Tortues vertes inconnues à ce jour. Par ailleurs, si les données issues des balises Argos indiquent que seuls les individus d'une taille supérieure à 78,5 cm (CCL) semblent émigrer, nos analyses ne permettent néanmoins pas de conclure quant aux patterns de migration des individus d'une taille inférieure à 58,5 cm, qui n'ont pas été équipés. Les multiples campagnes de CMR indiquent une fidélité au site et un temps de résidence élevés, paramètres qui ne semblent cependant pas être influencés par la taille des individus. Toutefois, tous les individus n'ont pas été recapturés, et à ce jour, il est difficile d'évaluer si ceci résulte du fait que ces individus sont présents, mais non recapturés, s'ils ont définitivement quitté la Martinique, ou s'ils sont morts. La coopération entre les différents acteurs d'un même pays et ceux des pays de la Grande Caraïbe est plus que nécessaire afin de tenir des bases de données alimentées par tous, et permettant d'être averti dès qu'une tortue marquée est aperçue ou recapturée, vivante ou morte.

Le recensement des Tortues vertes réalisé sur les Anses d'Arlet, à l'aide d'une nouvelle méthode de comptage (**Chapitre 7**), a permis de souligner l'importance des zones à herbiers. De fait, bien que la densité de population globale sur la zone d'étude reste encore relativement faible, les herbiers, et notamment certaines zones au sein des herbiers, supportent des densités allant jusqu'à 15 ind./ha (**Chapitre 8**). Sur les sites où *H. stipulacea* n'a pas totalement remplacé les herbiers natifs, le suivi des Tortues vertes en alimentation a révélé que les zones les plus utilisées étaient composées d'un assemblage d'espèces comprenant au moins une espèce native de phanérogame (*Thalassia testudinum* ou *Syringodium filiforme*) (**Chapitre 6**). L'étude du régime alimentaire et de la sélection

alimentaire des tortues (**Chapitre 6**) sur les sites composés d'herbiers multispécifiques a fourni des résultats cohérents avec ceux obtenus sur d'autres îles des Caraïbes. En effet, les espèces natives, et notamment *T. testudinum*, constituent une grande proportion du régime alimentaire et sont sélectionnées positivement, et ce, probablement grâce à leur contenu élevé en énergie et en azote, éléments qui jouent un rôle important dans la croissance des organismes animaux. Néanmoins, nous avons noté qu'une majeure partie des individus consommaient *H. stipulacea*, en proportions variables. De plus, la présence d'individus résidents sur les sites totalement envahis par cette espèce invasive suggère que les tortues peuvent s'accommoder de cette espèce, et peut-être, en tirer certains bénéfices. Sa forte digestibilité pourrait en effet bénéficier aux individus les plus jeunes, dont la flore intestinale peu développée pourrait entraver la bonne digestion des plantes natives, qui contiennent une part importante de fibres végétales difficiles à dégrader. La forte fidélité des Tortues vertes immatures à leur site de fourragement est un facteur susceptible d'expliquer la variabilité du régime alimentaire entre les individus de différents sites et au sein d'un même site. Aux Anses d'Arlet, les herbiers fournissent une quantité de nourriture importante qui a pu attirer les Tortues vertes juvéniles sur ces sites. Une fois présentes sur un site, les tortues peuvent sélectionner leurs ressources alimentaires selon divers critères, et maintenir ou modifier leur régime alimentaire en fonction de l'évolution de ces critères. Il est possible que les tortues s'étant établies aux Anses d'Arlet avant l'invasion d'*H. stipulacea*, et spécialisées depuis plusieurs années sur les espèces natives, aient maintenu leur régime alimentaire, car leur flore intestinale, notamment, s'est adaptée à ces herbes marines et leur permet d'en tirer des bénéfices importants. À l'inverse, les tortues arrivées plus récemment pourraient s'adapter aux ressources présentement disponibles. Celles arrivées sur les sites entièrement envahis par *H. stipulacea* n'ont pas d'autres choix que de s'en nourrir, tandis que celles arrivées sur les sites à herbiers multispécifiques peuvent goûter aux différentes espèces avant de se spécialiser, ce qui est cohérent avec le fait que les tortues juvéniles sont plus généralistes que les individus adultes (Vander Zanden et al., 2013). Le régime alimentaire des Tortues vertes immatures de Martinique est donc généraliste quand il est considéré à l'échelle de la population. Cette dernière se compose d'individus se nourrissant uniquement de l'espèce invasive (sur les sites à herbiers monospécifiques), et d'individus spécialisée sur les phanérogames natives ou sur *H. stipulacea*, ou ayant un régime plus généralistes (sur les sites à herbiers multispécifiques) (**Chapitre 6**). Ceci révèle une grande plasticité comportementale et physiologique au niveau populationnel, indiquant que la population est capable de s'adapter à l'évolution des ressources présentes dans l'environnement. Des analyses plus poussées des signatures isotopiques des tortues permettront d'indiquer dans quelles proportions sont consommées les différentes ressources alimentaires présentes dans l'environnement. Afin de tenir compte de l'effet de la taille des tortues sur le régime alimentaire, l'échantillonnage pourra être fait sur plusieurs individus de taille différente (échantillonnage transversal) (comme dans le **Chapitre 6**), sur plusieurs tissus ayant un taux de renouvellement différent (par ex. sang, chair, écaille) d'un même individu, ou sur un même tissu échantillonné à plusieurs reprises sur un même individu recapturé (échantillonnage longitudinal).

Les connaissances relatives à l'impact d'*H. stipulacea* sur les Tortues vertes immatures restent cependant limitées. Pour le moment, le budget temps des tortues évoluant sur ces sites à herbiers monospécifiques, calculé à partir des observations directes, ne semble pas être négativement impacté (**Chapitre 6**). La forte variabilité du budget-temps entre les individus, et l'absence de suivi sur une période plus longue, nous empêche de conclure quant à un possible effet d'*H. stipulacea* sur le comportement, la croissance et la santé tes tortues se nourrissant uniquement de cette ressource. Grâce à la validation de la méthode d'identification des comportements à partir des enregistreurs de données embarqués (Jeantet et al., 2020) (**Annexe §10.2**), dont l'autonomie est grande, il sera possible d'obtenir des budgets temps sur une période de temps de plusieurs jours, en se libérant du biais lié au stress causé par un observateur dans l'eau ou par la capture, les rendant ainsi plus fiables. L'obtention de ces données est néanmoins tributaire du fait que les capteurs puissent être retrouvés, une fois qu'ils ont été relargués. Il est essentiel de poursuivre la recherche concernant la condition physique, la croissance, la santé, mais aussi les niveaux de stress (via une mesure du taux de cortisol basal par exemple) des Tortues vertes, étant donné la variabilité du budget temps et de l'occurrence de la fibropapillomatose (**Annexe §10.3**) entre les sites d'étude, d'autant plus que les résultats issus des données de CMR ont mis en évidence un temps de résidence plus faible sur un site (AN) contenant des herbiers entièrement colonisés par *H. stipulacea*. Une mesure de la qualité de l'eau et des différentes pressions environnementales (par exemple : pollution, turbidité) ou facteurs de dérangement (activités nautiques, nombre de

plaisanciers, nourrissage) survenant dans les diverses baies disponibles semble également essentielle pour mieux comprendre les différences d'utilisation observées entre ces dernières.

De par leur alimentation, les Tortues vertes peuvent bénéficier de, ou être affectées par, la présence de l'espèce exotique envahissante *H. stipulacea*, mais dans tous les cas, en tant que seuls mégaherbivores présents en Martinique, elles ont un rôle essentiel à jouer dans le maintien du fonctionnement des écosystèmes à herbiers. La détermination des taux de productivité (sous l'effet d'un pâturage simulé) des trois herbes marines présentes sur nos sites, ainsi que l'estimation des taux de consommation des Tortues vertes, nous ont permis d'évaluer la capacité de charge des herbiers des Anses d'Arlet vis-à-vis des Tortues vertes (**Chapitre 8**). Ainsi, les assemblages actuels d'herbiers pourraient être en mesure de supporter une densité de Tortues vertes immatures allant jusqu'à 118-250 individus par hectare aux Anses d'Arlet, ce qui situe la population actuelle entre 1 et 2% de la capacité de charge des herbiers. Dans le scénario dans lequel *H. stipulacea* viendrait à exterminer les espèces de phanérogames natives des Anses d'Arlet, la capacité de charge serait à peu près doublée, indiquant que les peuplements monospécifiques d'*H. stipulacea* pourraient soutenir une abondance de tortues plus grande. Malgré les changements importants que cela occasionnerait dans l'écosystème (disparition des herbiers natifs, modifications des assemblages d'espèces animales, voire disparition de certaines d'entre elles, réorganisation du réseau trophique), *H. stipulacea* pourrait bénéficier à certaines espèces, en fournissant un habitat continu d'herbier et une source de nourriture disponible en quantités importantes (Willette and Ambrose, 2012). Pour le moment, la trajectoire d'évolution des herbiers dans les Anses d'Arlet reste incertaine et la disparition des phanérogames natives dans cette zone n'est pas actée. En effet, bien que certains facteurs (par exemple : trafic maritime intense, couverture végétale réduite, turbidité et eutrophisation saisonnière, dégradation mécanique par les ancres) aient pu favoriser l'introduction et l'installation d'*H. stipulacea* dans les différentes baies suivies au cours de notre étude, l'apparente stabilité (entre 2016 et 2018) dans la couverture végétale des herbiers semble indiquer qu'un équilibre puisse avoir été atteint (**Chapitre 6**). Reste à savoir quelle sera la tendance démographique des Tortues vertes, et si ces dernières continueront à appliquer une pression d'herbivorie croissante sur les espèces natives, accentuant le risque qu'elles disparaissent, ou si *H. stipulacea* sera de plus en plus consommée à l'échelle de la population.

Étant donnée la récente reconnaissance de *C. mydas* comme espèce « En Danger Critique d'Extinction » sur la Liste Rouge des espèces menacées en Martinique (UICN Comité français et al., 2020), la poursuite du suivi scientifique des Tortues vertes immatures et de leur environnement sur le long terme est primordial. Ceci permettra d'améliorer encore notre compréhension des interactions entre ces derniers, et de proposer des mesures de conservation appropriées pour assurer la durabilité d'un système plante-herbivore équilibré. La coopération entre pays et l'adéquation des mesures de gestion au-delà des frontières, liées à une forte collaboration entre politiques, scientifiques et acteurs de la mer à plusieurs échelles sont également indispensables à la survie des populations de Tortues vertes de l'océan Atlantique.

9.2 Recommandations quant aux mesures de conservation et de restauration à développer

Les espèces vivantes ont coévolué avec les changements survenus dans leur environnement, mais l'intensité, l'accumulation des pressions, et surtout la rapidité des changements qui s'opèrent aujourd'hui mettent en péril la capacité d'adaptation de ces espèces. Dans le but de favoriser la préservation et la restauration des écosystèmes marins côtiers et de l'équilibre qui s'y est établi, et ainsi, de garantir la conservation des espèces menacées telles que *C. mydas*, voici une liste non-exhaustive de recommandations qui découlent des études scientifiques et observations menées au cours de cette thèse.

- L'arrivée d'*H. stipulacea* dans les Caraïbes semble être liée à la navigation internationale. Sa propagation dans les Caraïbes a certainement été favorisée par le brassage de l'eau causé par les tempêtes tropicales, par les bateaux de plaisance, et, à plus petite échelle, par les activités de pêches (Winters et al., 2020). En effet, le fait de déplacer les casiers de pêche a pour conséquence d'arracher des fragments de cette espèce, offrant une possibilité de dissémination d'autant plus grande que les casiers peuvent être déplacés de sites en sites (Willette and Ambrose, 2012). Ainsi, il semble important de :
    - Inciter les états qui ne l'ont pas encore fait, à ratifier la Convention internationale pour le contrôle et la gestion des eaux de ballast et sédiments des navires, convention adoptée en 2004 et entrée en vigueur en 2019 (OMI, 2020).
    - Contrôler régulièrement l'état des bateaux au mouillage, inciter les propriétaires de bateaux de plaisance à nettoyer régulièrement leur bateau (pour prévenir l'encrassement, le développement, l'accrochage et le transport d'organismes), et, si nécessaire, leur apporter une aide financière.
    - Limiter au maximum le déplacement des casiers entre différentes baies, et procéder systématiquement au retrait des fragments d'*H. stipulacea* accrochés sur les casiers lorsque ces derniers sont déplacés. Les fragments doivent être jetés dans une poubelle ensuite déposée à terre.

- Par ailleurs, les zones à herbiers natifs peuvent subir des perturbations et un déclin causés ou facilités par les bateaux de plaisance (voir review de Reed, 2016), les baigneurs (Herrera-Silveira et al., 2010), mais aussi, par une pression d'herbivorie très intense sur ces espèces (Christianen et al., 2018). La diminution de la densité et de la couverture des herbiers peut faciliter la colonisation et l'expansion d'*H. stipulacea,* qui elle, est très résiliente aux perturbations ayant lieu à petite échelle (Willette et al., 2020). En Martinique, et plus spécifiquement, à Grande Anse, la réduction passée des herbiers semble être corrélée à l'augmentation de la fréquentation du site par les bateaux de plaisance (Sermage, 2006). Pour ce qui est du comportement alimentaire des Tortues vertes sur les herbiers multispécifiques, ces dernières semblent en effet cibler les espèces natives (**Chapitre 6**). Ainsi, il semble important de :
    - Interdire l'utilisation des ancres dans les zones côtières végétalisées, qui détruisent les herbiers natifs (via le mouvement des chaines et des ancres) et offrent des espaces vacants facilement colonisables par *H. stipulacea*.
    - Installer des corps morts et des bouées adaptées permettant le mouillage hors des ports, sur des zones spécifiques.
    - Sensibiliser les baigneurs, plongeurs, et moniteurs d'activités nautiques à l'impact qu'ils peuvent avoir en arrachant les herbiers, en palmant près du fond ou s'y posant, et aux risques encourus pour leur propre santé (vers de feux, oursins etc.), et les inciter à rester au minimum 1 m au-dessus du substrat, quel qu'il soit.
    - Délimiter des zones interdites au mouillage des bateaux et aux baigneurs pour garantir la préservation des herbiers natifs et de la faune associée.
    - Si la densité de population des Tortues vertes et la pression d'herbivorie appliquée sur les espèces de phanérogames natives augmentent fortement, délimiter des zones d'exclusion temporaires des tortues afin de garantir la persistance et le rétablissement des herbiers natifs.

- En Martinique, en 2015, 12% des herbiers étaient considérés comme très dégradés et 49% comme dégradés, en raison, notamment, d'une sédimentation et d'une eutrophisation importantes, susceptibles de perturber le développement des herbiers et induire le développement d'algues (Failler et al., 2015). Au cours de la thèse, nous avons observé des différences dans l'état des herbiers en fonction des sites d'étude. Il semblerait que les herbiers situés en zone fortement anthropisée ou en face de l'embouchure des ravines soient de moins bonne qualité ou aient été remplacés par l'espèce invasive *H. stipulacea* (**Chapitre 6**). Par ailleurs, il est probable que l'occurrence de la fibropapillomatose chez les Tortues vertes soit plus élevée sur des sites de rejet des eaux issues des stations d'épuration (**Annexe §10.3**). En 2000, des concentrations en métaux lourds dépassant le niveau I d'alerte défini par les arrêtés nationaux, et pouvant provenir des rejets des stations d'épuration et des industries, du lessivage des sols, et des engrais phosphatés, ont été détectées dans les sédiments de la baie de Fort-de-France (arsenic, cadmium) et du Sud Caraïbe (cuivre) (Sermage, 2006). Il a été prouvé que le glyphosate, puissant herbicide, provoque une diminution de la croissance et de la survie des bactéries intestinales des Tortues vertes, ce qui pourrait avoir des effets indésirables sur leur digestion et leur santé (Kittle et al., 2018). Par ailleurs, l'utilisation du glyphosate contribue à la libération du chlordécone dans le milieu (via une accentuation de l'érosion des sols) (Sabatier et al., 2021). Le chlordécone, insecticide utilisé dans la culture de la banane dans les Antilles française, et interdit en 1993, est un composé organochloré très persistant qui continue à polluer les masses d'eau, et dont les effets carcinogènes et hormonaux sur les êtres vivants ont été démontrés (se référer à Méndez-Fernandez et al., 2018). Des composés organochlorés (chlordécone, PCB) ont été retrouvés dans les tissus de cétacés et de tortues marines des Antilles françaises, et des métaux lourds non-essentiels et toxiques dans les œufs de ces tortues (Dyc et al., 2015; Méndez-Fernandez et al., 2018). Ces pollutions organiques et minérales sont susceptibles d'expliquer la dégradation de l'état de santé des herbiers et des Tortues vertes. Ainsi, il semble important de :
    - Soutenir les agriculteurs dans une transition vers une agriculture moins dépendante des produits phytosanitaires.
    - Contrôler plus régulièrement la composition des eaux rejetés par les industries, distilleries, centrales d'épuration, commerces de bord de mer, ravines.
    - Remettre en état les installations de traitement des eaux usées, défaillantes ou non-fonctionnelles, et vérifier l'état des conduites d'évacuation d'eau, dont le déversement doit se faire loin de la côte.
    - Interdire le rejet des eaux usées non traitées dans le milieu marin, et imposer à toutes les structures implantées sur la zone du littoral d'utiliser un système d'assainissement de leurs eaux usées.
    - Développer les techniques permettant d'améliorer le traitement des eaux usées.
    - Contrôler que tous les bateaux au mouillage sont équipés d'une citerne de stockage des eaux grasses, grises et noires.
    - Instaurer une taxe journalière facturée aux bateaux au mouillage, qui inclut la vidange de leurs eaux usées, et mettre en place un système mobile de collecte des eaux usées.
    - Améliorer la gestion des bassins versants pour réduire le ruissellement et l'érosion dans les zones côtières.
    - Tout ceci avec une attention particulière sur les sites fortement utilisés par les tortues marines, mais aussi sur les autres sites, afin de favoriser la restauration des écosystèmes végétaux et de fournir de nouveaux sites de fourragement de qualité aux tortues marines.

- En Martinique, on estime à 1700 le nombre de tortues marines (dont 90% de Tortues vertes et imbriquées) capturées chaque année par les engins de pêche (Louis-Jean, 2019). De plus, de nombreuses tortues suivies, capturées ou observées pendant notre étude sont victimes de l'emmêlement dans les fils de pêche ou filets fantômes, et ingèrent des hameçons et fils de pêche, avec des conséquences importantes sur leur santé et leur survie. Ainsi, il semble important de :
    - Développer l'utilisation d'engins de pêche plus sélectifs et à durée de déploiement moins longue
    - Préférer l'utilisation des hameçons ronds qui, si avalés par les tortues, ont tendance à rester dans la cavité buccale plutôt que de descendre dans l'œsophage, où ils seront plus difficiles à extraire.

- Sensibiliser les pêcheurs à l'importance de récupérer leur matériel et de signaler toute perte ou détection de matériel fantôme.
- Mener des prospections sur les sites de pêche pour localiser les filets dérivants et les récupérer.

➢ Outre ces menaces liées à la pêche, la pollution plastique, qui se retrouve souvent en mer, peut également avoir un impact sur de nombreux organismes marins dont les tortues (Moore, 2008). À cet égard, il semble important de :

- Sensibiliser la population à l'importance de réduire sa consommation (globale et de plastique), trier ses déchets et utiliser les systèmes de collecte mis en place par les collectivités, en organisant par exemple des opérations de sensibilisation dans les supermarchés ou des nettoyages de plages.
- Systématiser la collecte des déchets recyclables et verts chez le particulier.
- Lutter contre le dépôt sauvage d'ordures qui polluent les cours d'eau et l'océan, en proposant un ramassage gratuit et sans limite de volume des encombrants chez le particulier, et en dissuadant les potentiels contrevenants en punissant sévèrement les infractions.
- Développer et installer un système de filets de rétention des débris et déchets à l'embouchure des ravines et à plusieurs endroits en amont pour limiter le déversement des ordures en mer. Les filets doivent être vidés très régulièrement par les municipalités.

➢ Plusieurs facteurs sont susceptibles de modifier et perturber le comportement naturel des tortues marines en Martinique, et notamment, leur comportement de fourragement : dérangement ou collisions causés par les engins à moteurs, dérangement par les baigneurs et plongeurs, approvisionnement intentionnel ou non etc. (Hayes et al., 2017; Safi et al., 2018; Smulders et al., 2021; Stewart et al., 2016; Whaling, 2017). De fait, il semble important de :

- Étendre la bande littorale au-delà de 300 m et la baliser correctement, et contrôler le respect de la vitesse limite des engins à moteurs dans cette zone.
- Réglementer le turtle-watching (nombre maximum de personnes par bateau et par site, pas d'approche à moins de 6 m, pas de plongée en direction des tortues, etc.), voire l'interdire sur certains sites.
- Sensibiliser les pêcheurs et plaisanciers à l'impact du nourrissage, intentionnel ou non. Inciter les plaisanciers à jeter leurs déchets organiques dans des bornes de collecte dédiée plutôt que dans la mer.
- Si le dérangement persiste, mettre en place des aires marines protégées avec une législation plus stricte, et délimiter des zones interdites d'accès au-dessus des principales zones d'alimentation et de repos des tortues.

➢ La sensibilisation du public, des écoliers, et des acteurs locaux est essentielle pour leur faire appréhender les enjeux liés à la protection des écosystèmes marins côtiers et les impliquer dans la conservation de ces milieux et espèces menacés, à travers :

- La poursuite des programmes des Aires Marines Éducatives impliquant divers partenaires (écoles, chercheurs, associations de préservation de l'environnement, professionnels de la vulgarisation scientifique).
- Les évènements de découverte à destination du grand public, la médiatisation des projets scientifiques et de conservation, notamment autour des herbiers marins qui sont peu charismatiques.
- La mise en place de programmes de sciences participatives pour susciter l'engagement du public.
- La formation des pêcheurs et des citoyens quant au comportement à adopter en cas de découverte d'un animal blessé ou noyé.

L'écosystème à herbiers reposant sur *T. testudinum* et *S. filiforme*, ainsi que les espèces qui y vivent, semblent particulièrement sensibles aux bioinvasions. L'éradication d'*H. stipulacea* n'étant pas concevable au vu de la taille de la zone géographique colonisée (Low-Décarie et al., 2014), il convient de freiner au maximum son expansion pour protéger la biodiversité associée aux herbiers natifs. L'allègement des pressions telles que la dégradation des habitats (qualité de l'eau, état des herbiers), la pollution, et le dérangement des espèces animales, semble essentiel pour assurer la survie et l'adaptation des espèces animales et végétales à cet environnement en pleine mutation. La sensibilisation et l'engagement des citoyens et des acteurs locaux sont requis. L'uniformisation des mesures de conservation au sein de la Grande Caraïbes permettra une meilleure gestion des écosystèmes marins côtiers et des populations de Tortues vertes à l'échelle régionale.

“What we conserve defines what we are or pretend to be”

Sarrazin and Lecomte, 2016

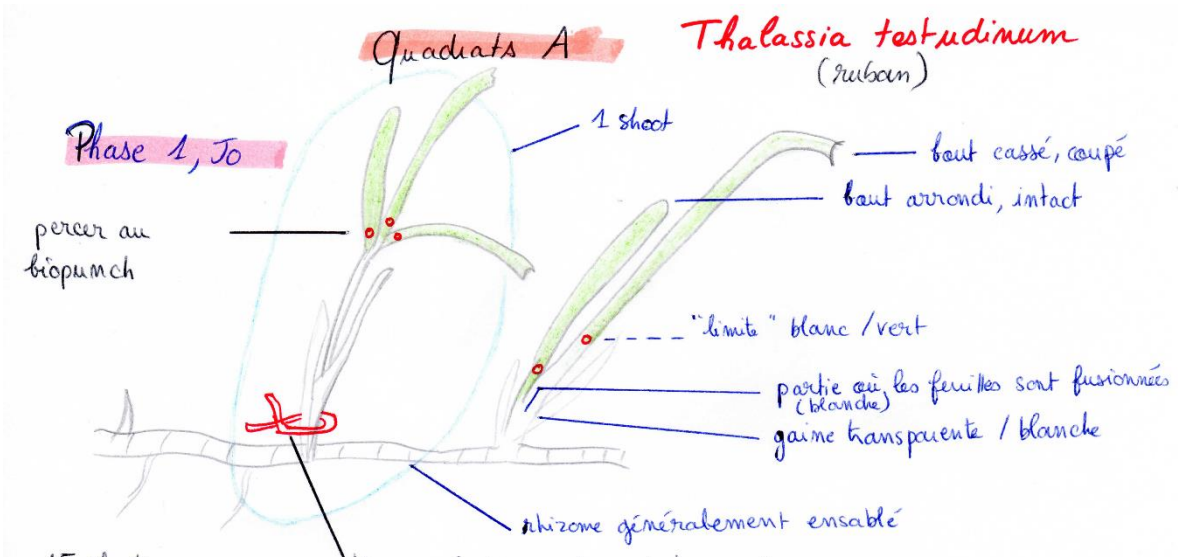
10 Annexes

10.1 Détail imagé du protocole relatif au suivi temporel et à la détermination de la croissance et de la productivité des herbiers



10.1.1 Quadrats laissés intacts

10.1.1.1 Suivi et manipulations sur Thalassia testudinum

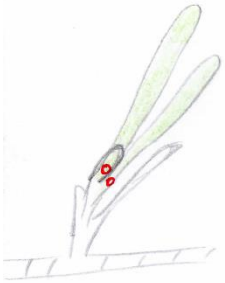


15 shoots

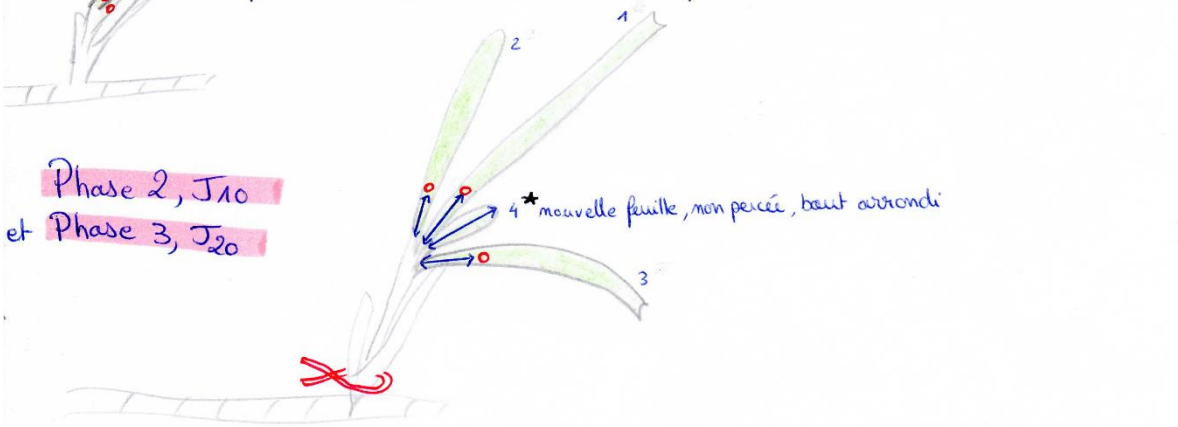
Lien en plastique autour du bas de la gaine.
L'enrouler aussi autour du rhizome s'il est atteignable

Pour chaque shoot sélectionné
Percer un trou sur chaque feuille
au centre de la feuille, si possible au niveau de la limite blanc / vert, ou à l'endroit où les feuilles se séparent, ou juste au dessus de la gaine.

+ compter le nombre total de feuilles par shoot marqué
+ compter le nombre de feuilles percées (certaines sont trop petites pour être percées)

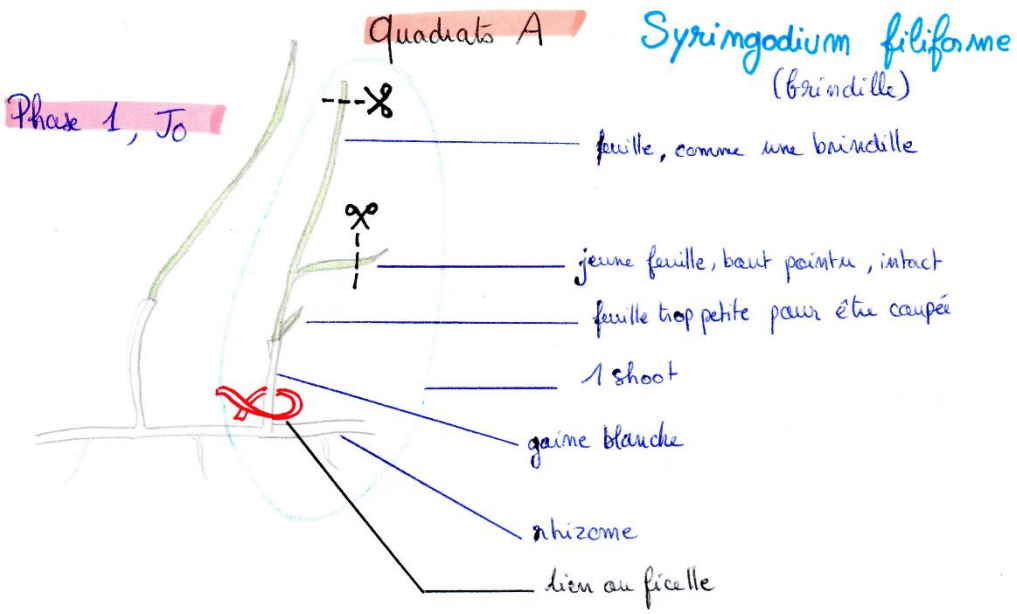


Si une petite feuille est collée à une plus grande possibilité de les trouer en même temps...



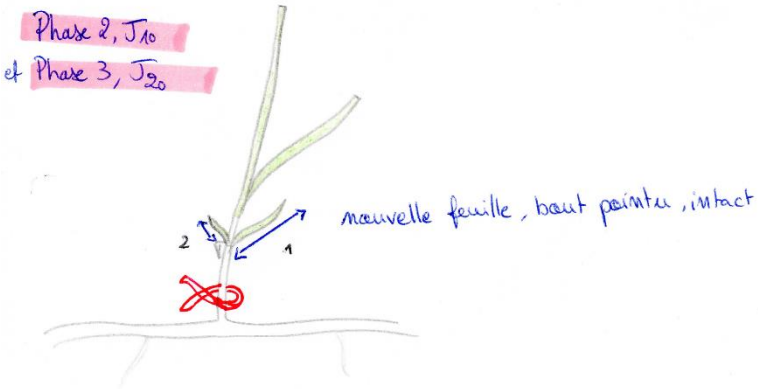
- Compter le nombre total de feuille pour chaque shoot marqué
- mesurer sur chaque feuille, la longueur entre la limite blanc / vert et le trou.
- Mesurer toute nouvelle feuille entre la limite blanc / vert et le bout de la feuille. Ajouter une *.

10.1.1.2 Suivi et manipulations sur Syringodium filiforme



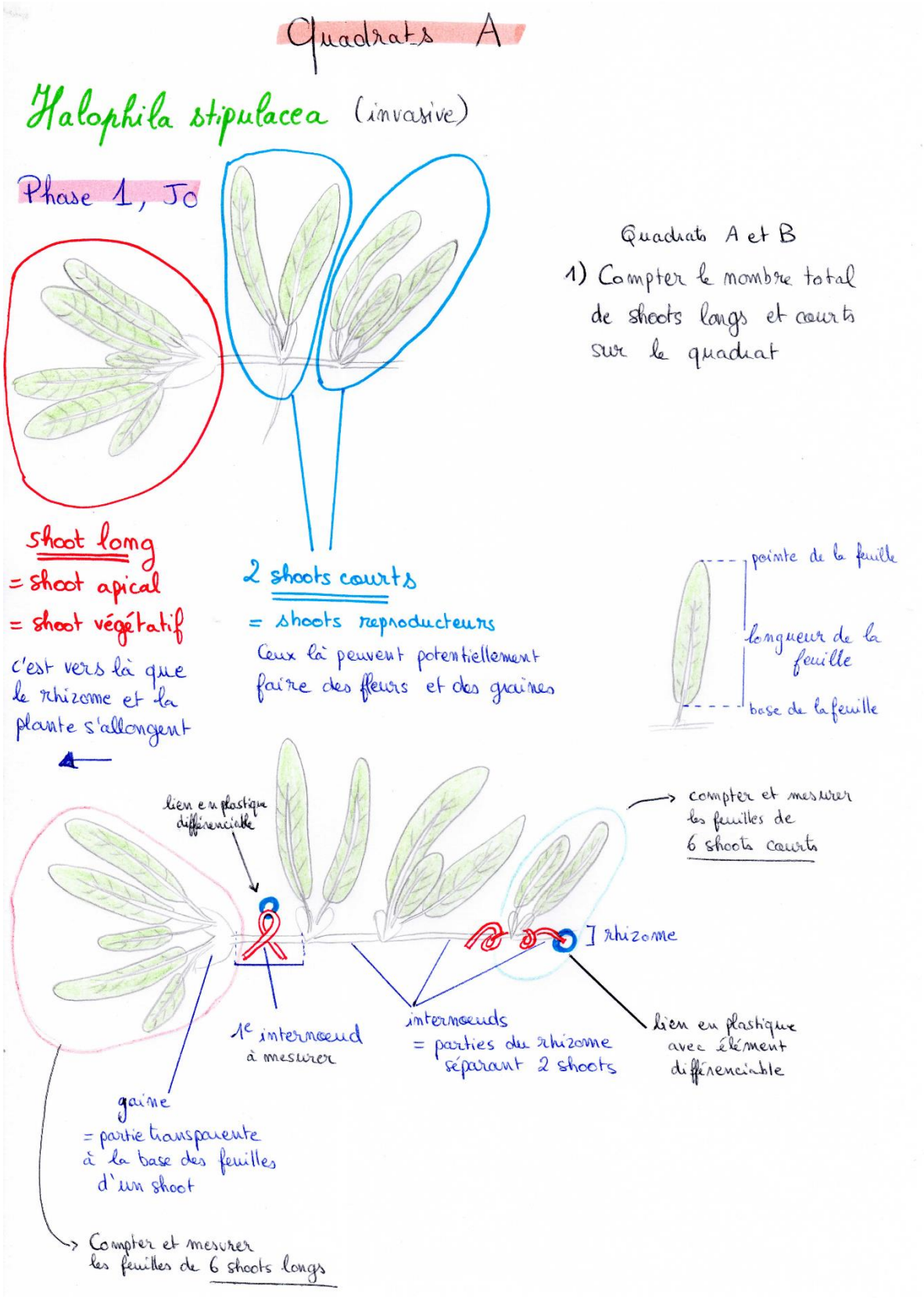
Pour 15 shoots

- couper la pointe des feuilles quand c'est possible
- compter le nombre total de feuilles sur le shoot
- compter le nombre de feuilles dont on a coupé la pointe



- compter le nombre total de feuilles
- compter le nombre de nouvelles feuilles
- pour les nouvelles feuilles seulement (bout pointu en général), mesurer la longueur de la feuille (depuis l'endroit où elle se sépare des autres feuilles, ou à l'endroit où la feuille devient verte ou depuis le haut de la gaine).

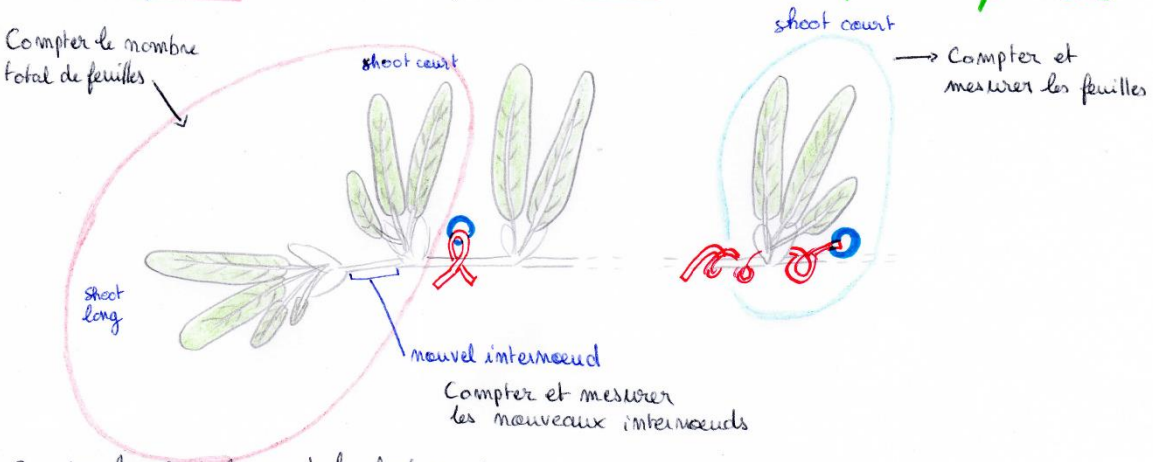
10.1.1.3 Suivi et manipulations sur Halophila stipulacea



Phase 2, J10

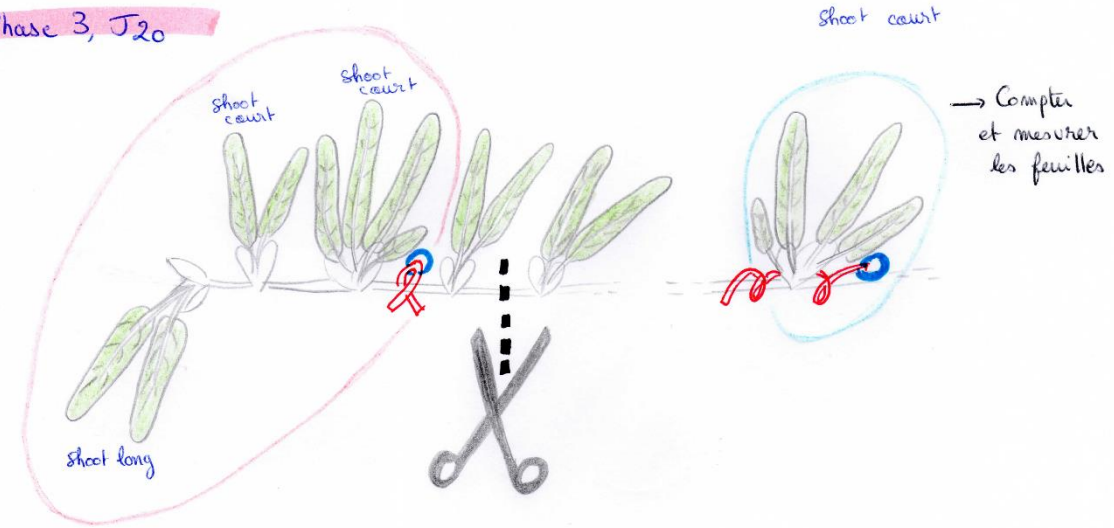
Quadrats A

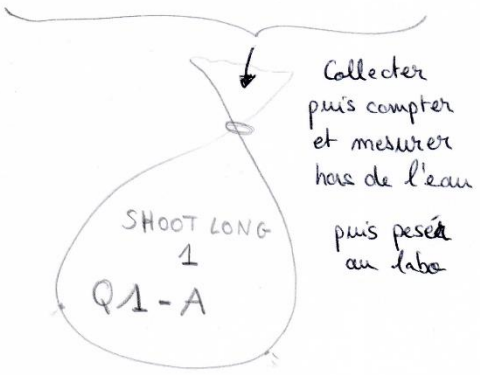
Halophila stipulacea

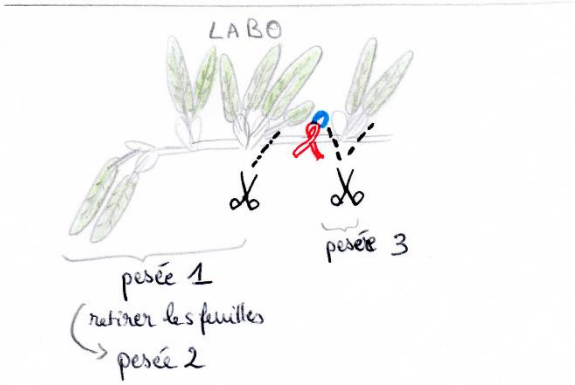


Compter les shoots longs, et les shoots courts
→ le shoot long de départ
a donné 1 shoot court
et 1 shoot long

Phase 3, J20

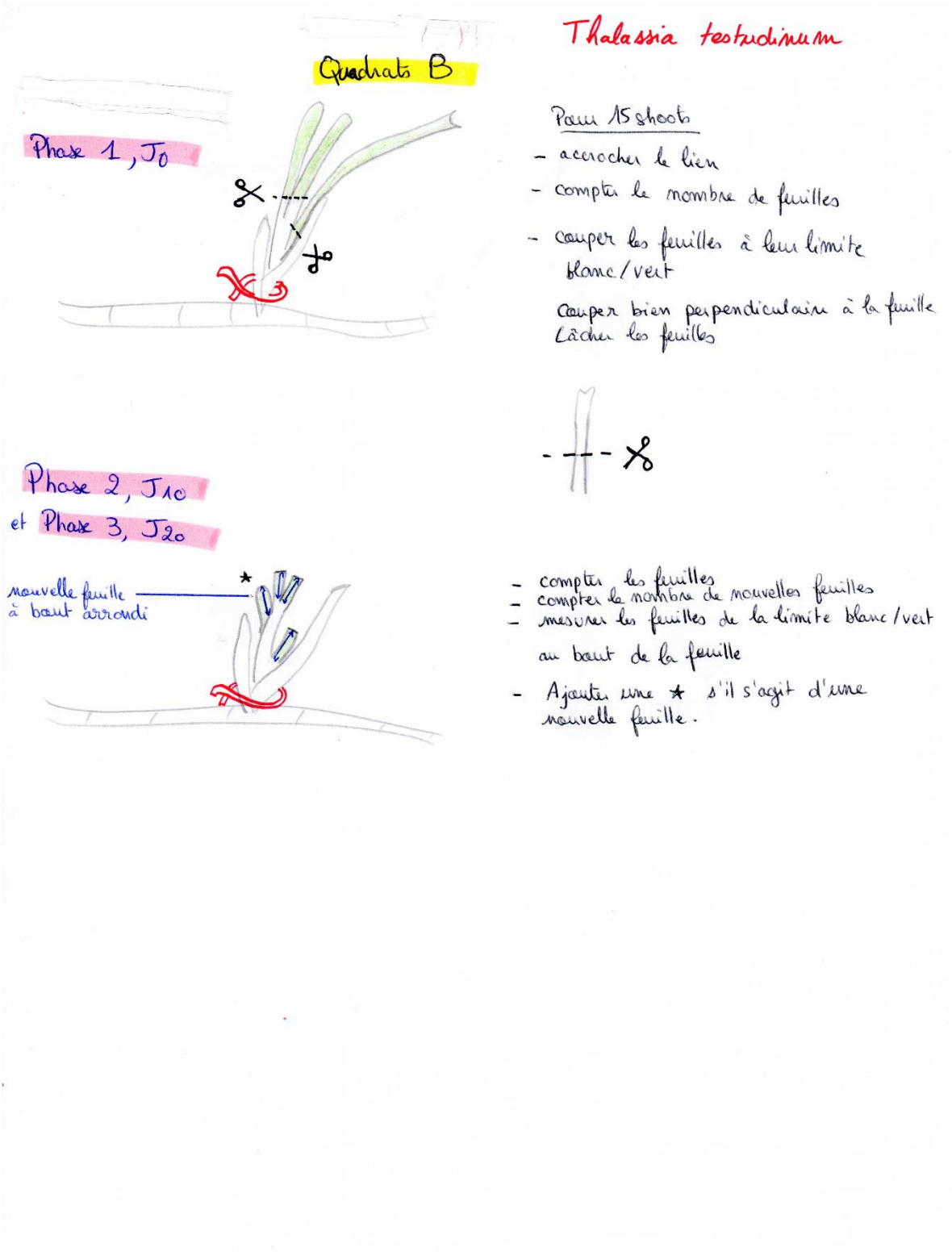






10.1.2 Quadrats soumis à une pression d'herbivorie simulée

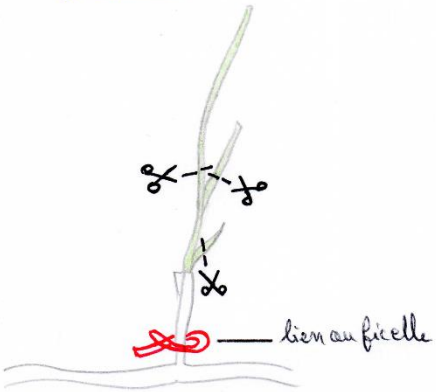
10.1.2.1 Suivi et manipulations sur Thalassia testudinum

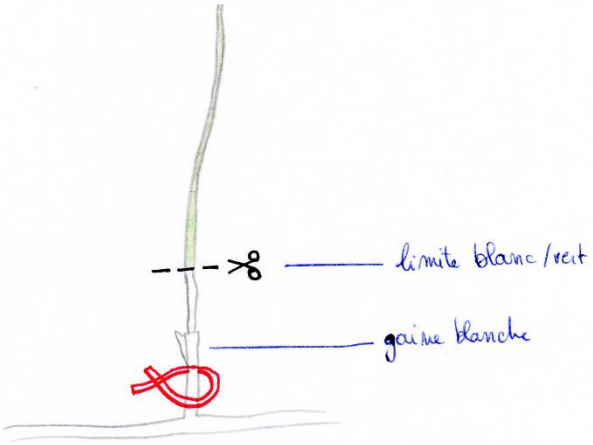


10.1.2.2 Suivi et manipulations sur Syringodium filiforme

Quadrats B — Syringodium filiforme (brindille)

Phase 1, J0

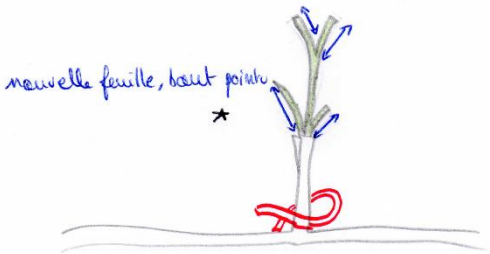




Pour 15 shoots

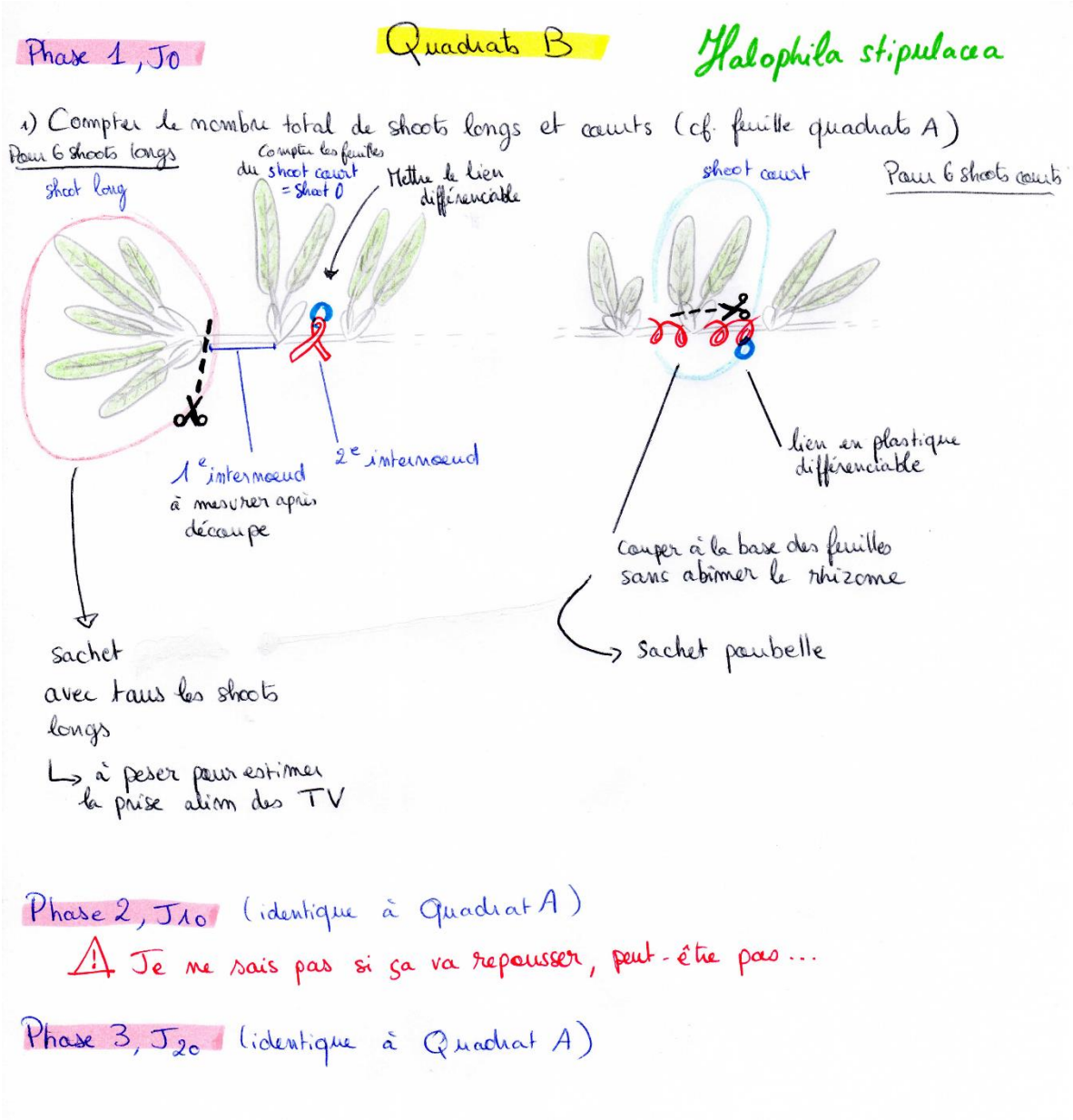
- Compter le nombre de feuilles par shoot
- Couper chaque feuille qq millimètres au-dessus de sa base (pour que l'on distingue encore qu'il y avait une ou plusieurs feuilles) ou au niveau de là où elle devient verte, couper de manière bien droite (pas en biseau).
  Lâcher les feuilles

Phase 2, J10
et Phase 3, J20



- compter le nombre total de feuilles
- compter le nombre de nouvelles feuilles
- mesurer chaque feuille, et ajouter une * s'il s'agit d'une nouvelle feuille.

10.1.2.3 Suivi et manipulations sur Halophila stipulacea



10.2 Inférence du comportement à partir du traitement du signal issu d'enregistreurs multicapteurs embarqués : une solution novatrice pour étendre les connaissances sur l'écologie des tortues marines



Résumé

L'identification des comportements des tortues marines est une condition préalable à la prédiction des activités et du budget-temps de ces animaux dans leur habitat naturel sur le long terme. Cependant, cette tâche est entravée par le manque de méthodes fiables permettant la détection et le suivi de certains comportements clé tels que l'alimentation. Cette étude propose une approche combinée qui identifie automatiquement les différents comportements des tortues marines en liberté grâce à l'utilisation d'enregistreurs multi-capteurs embarqués (accéléromètre, gyroscope et enregistreur temps-profondeur), validés par les données des enregistreurs vidéo embarqués. Nous montrons ici que la combinaison d'algorithmes d'apprentissage supervisé et d'outils d'analyse multi-signaux peut fournir des inférences précises des comportements exprimés, y compris les comportements d'alimentation et de grattage qui sont d'un intérêt écologique crucial pour les tortues de mer. Notre procédure utilise des enregistreurs multi-capteurs miniaturisés qui minimisent considérablement la gêne occasionnée aux animaux et qui peuvent ainsi être déployés sur des animaux en liberté. Elle fournit une approche facilement adaptable et reproductible pour l'identification automatique à long terme des différentes activités et la détermination des budgets-temps chez les tortues marines. Cette approche devrait également être applicable à un large éventail d'autres espèces et pourrait contribuer de manière significative à la conservation des espèces menacées en fournissant une connaissance détaillée des activités clé des animaux telles que l'alimentation, les déplacements et le repos.

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 Jeantet[1], Víctor Planas-Bielsa[2], Simon Benhamou[3], Sebastien Geiger[1], Jordan Martin[1], Flora Siegwalt[1], Pierre Lelong[1], Julie Gresser[4], Denis Etienne[4], Gaëlle Hiélard[5], Alexandre Arque[5], Sidney Regis[1], Nicolas Lecerf[1], Cédric Frouin[1], Abdelwahab Benhalilou[6], Céline Murgale[6], Thomas Maillet[6], Lucas Andreani[6], Guilhem Campistron[6], Hélène Delvaux[7], Christelle Guyon[7], Sandrine Richard[8], Fabien Lefebvre[1], Nathalie Aubert[1], Caroline Habold[1], Yvon le Maho[1,2] and Damien Chevallier[1]

[1]Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS–Unistra, 67087 Strasbourg, France
[2]Centre Scientifique de Monaco, Département de Biologie Polaire, 8 quai Antoine Ier, MC 98000 Monaco
[3]Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, Montpellier, France & Cogitamus Lab
[4]DEAL Martinique, Pointe de Jaham, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France
[5]Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique, France
[6]Association POEMM, 73 lot papayers, Anse a l'âne, 97229 Les Trois Ilets, Martinique
[7]DEAL Guyane, Rue Carlos Finley, CS 76003, 97306 Cayenne Cedex, France
[8]Centre National d'Etudes 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 ($23.3 \times 13.5 \times 4$ 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 *rblt* (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

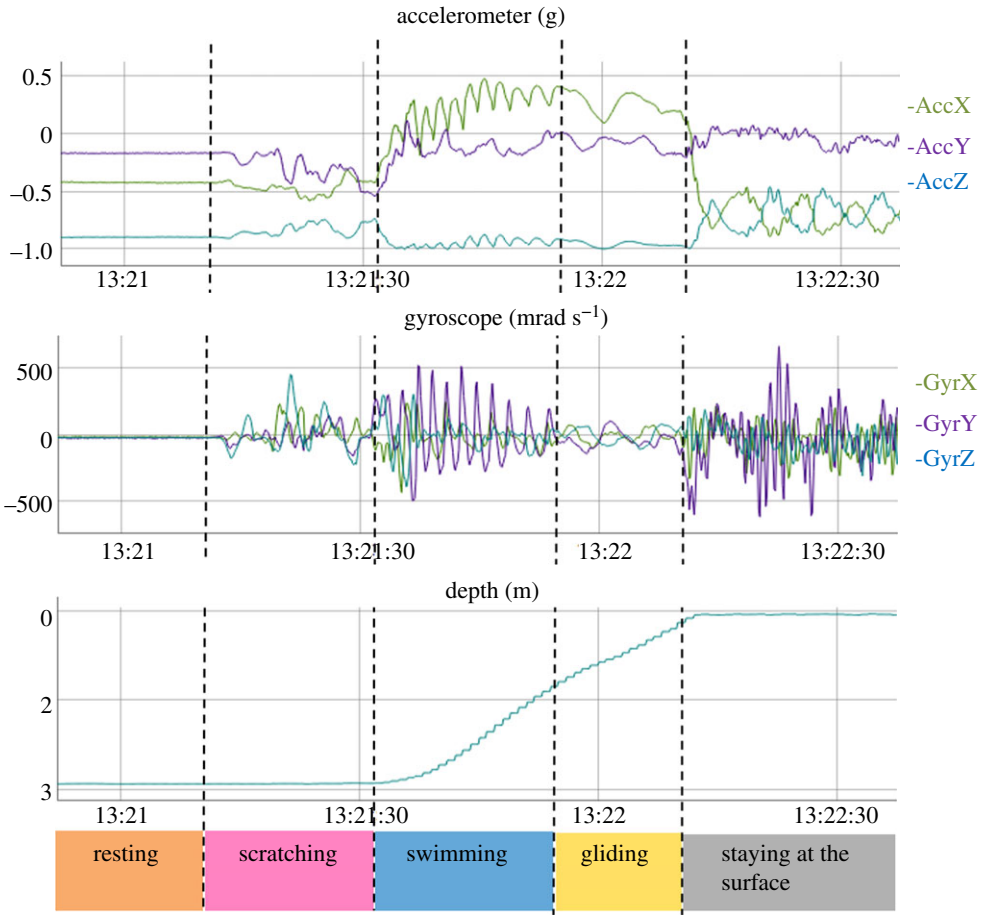


Figure 1. Raw acceleration, gyroscope and depth profiles for several behaviours expressed by turtle #12.

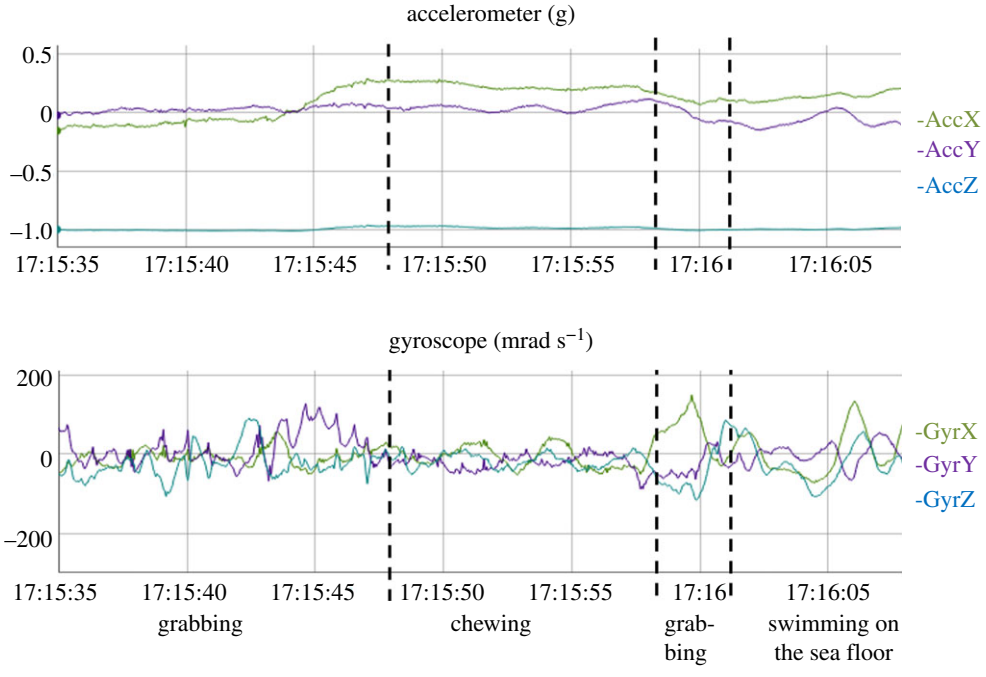


Figure 2. Raw acceleration and gyroscope signals obtained for the feeding behaviours expressed by turtle #6. The definitions of the behaviours are available in electronic supplementary material, table S2).

$1g$ (9.98 m s^{-2}) for almost all measures. The dynamic body acceleration was then computed as 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 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 (num_class = 7, eta = 0.3, 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

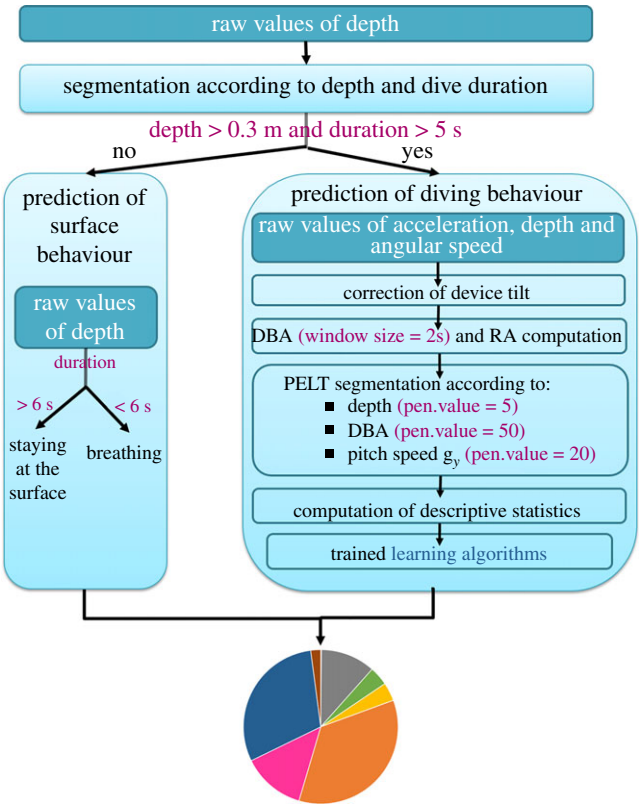


Figure 3. Workflow of automatic behavioural identification using acceleration, angular speed and depth data, as adapted to the green turtle. The hyper-parameters set-up specifically for green turtle data are highlighted in pink. The application of this workflow for other marine species would necessitate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

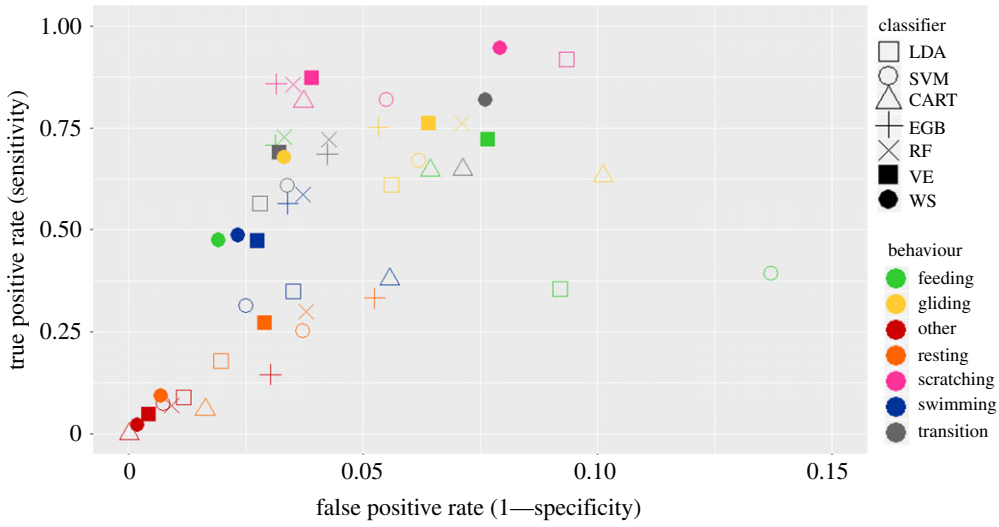


Figure 4. True positive rate versus the false positive rate obtained with the seven classifiers for the seven diving categories. The symbols show the mean values obtained from 371 combinations of splitting the sample of 13 individuals into two sub-groups (one of nine individuals for learning and one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

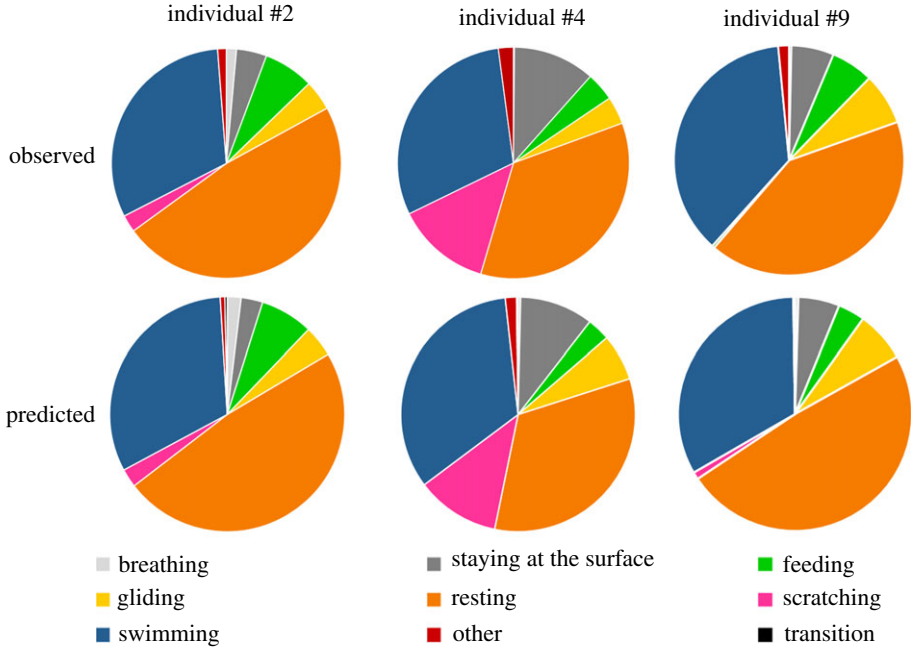


Figure 5. Pie chart of the actual (determined from the video) versus predicted mean durations of the various behaviours displayed by three free-ranging immature green turtles. The predicted durations of the diving behaviours were obtained using the WS classifier.

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

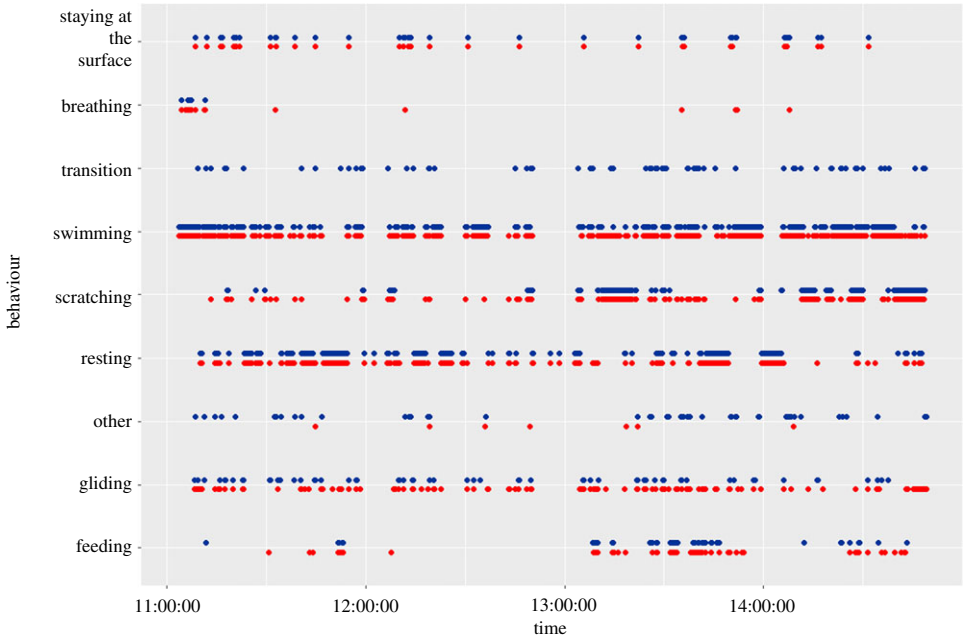


Figure 6. Comparison of the nine main inferred behavioural categories (in red) and of the actually observed ones (in blue) for a few hours for immature green turtle #1. The predicted occurrences of the diving behaviours were obtained using the WS classifier.

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]	—

[a]The lowest difference obtained among the nine behavioural categories.
[b]The 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 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-cnpn-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.hhmgqnkd9 [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

1. Stephens DW, Krebs JR. 1987 *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
2. Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC. 2007 *Foraging: behavior and ecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
3. Colman LP, Sampaio CLS, Weber MI, 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)
4. Arthur K, O'Neil J, Limpus CJ, Abernathy 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)
5. 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)
6. 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)
7. Hussey NE *et al*. 2015 Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. *Science* **348**, 1255642. (doi:10.1126/science.1255642)
8. Houghton JDR, Broderick AC, Godley BJ, Metcalfe JD, Hays GC. 2002 Diving behaviour during the internesting interval for loggerhead turtles *Caretta caretta* nesting in Cyprus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**, 63–70. (doi:10.3354/meps227063)
9. 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)
10. 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.pocean.2016.01.006)
11. 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)
12. 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)
13. 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)
14. 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)
15. Laich AGG, Wilson RP, Quintana F, Shepard ELC. 2010 Identification of imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* behaviour using accelerometers. *Endanger. Species Res.* **10**, 29–37. (doi:10.3354/esr00091)
16. 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)
17. 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)
18. Fossette S, Schofield 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)
19. 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)
20. 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-krill 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 internesting 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, Bjorndal 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. Therneau 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, Lanckriet 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 AcceleRater: 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**, jebl177378. (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.applanim.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.hhmgqnkd9)

10.3 Distribution de la prévalence de la fibropapillomatose et facteurs d'influence chez les Tortues vertes immatures de la Martinique



Cet article est en cours de rédaction. Des analyses supplémentaires sont en cours afin d'évaluer précisément la qualité de l'eau à plusieurs endroits autour de la Martinique.

Résumé

La fibropapillomatose (FP) menace la survie des populations de Tortues vertes (*Chelonia mydas*) à l'échelle mondiale, et les activités humaines sont régulièrement pointées du doigt comme causes de la forte prévalence de la FP. Cependant, l'association entre pollution, facteurs écologiques et prévalence de la FP n'a pas été clairement établie et nécessite des études supplémentaires sur cette maladie infectieuse, qui évolue dans un système côtier complexe. Nous fournissons ici le premier aperçu de la FP en Martinique, une zone de développement critique pour les Tortues vertes immatures, et soulignons que i) la FP a une prévalence et une évolution temporelle différentes entre des sites très proches, ce qui pourrait être expliqué par le rejet d'une station d'épuration sur l'un des sites étudiés, ii) les Tortues vertes sont plus fréquemment affectées par la FP sur les yeux et les nageoires antérieures et iii) de fortes densités d'individus sont observées sur des zones restreintes identifiées comme des habitats de recherche de nourriture, ce qui pourrait favoriser une transmission horizontale du pathogène. Cette étude préliminaire suggère donc que la FP pourrait représenter un risque pour la survie des Tortues vertes immatures dans les Antilles françaises. Un suivi scientifique continu est nécessaire pour comprendre les facteurs impliqués dans l'épizootiologie de la FP dans les populations de Tortues vertes et assurer la conservation de cette espèce à l'échelle internationale.

Fibropapillomatosis prevalence, distribution and etiology in immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles)

Thibaut Roost[1], Jo-Ann Schies[1], Marc Girondot[2], Pierre Lelong[1], Jordan Martin[1], Flora Siegwalt[1], Lorène Jeantet[1], Marc Bonola[1], Abdelwahab Benhalilou[3], Céline Murgale[3], Lucas Andreani[3], François Jacaria[3], Guilhem Campistron[3], Gaëlle Hielard[4], Alexandre Arqué[4], Sidney Régis[1], Nicolas Lecerf[1], Cédric Frouin[1], Fabien Lefebvre[5], Nathalie Aubert[5], Esteban Pimentel[l], Rachelle Lafolle[3], Florence Thobor[3], Mosiah Arthus[1], Denis Etienne[6], Myriam Bouaziz[1], Jean-Pierre Allenou[7], Florian Desigaux[1], Eugène Larcher[8], Christian Larcher[8], Alberto Lo Curto[9], Joanne Befort[9], Myriane Maceno-Panevel[10], Muriel Lepori[1], Tao Chevallier[1], Stéphane Meslier[1], Anthony Landreau[1], Caroline Habold[1], Jean-Patrice Robin[1], Yvon Le Maho[1,11], Damien Chevallier[1].

[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] Association POEMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Ilets, France
[4] Office de l'Eau Martinique, 7 avenue Condorcet, 97200 Fort-de-France, France
[5] Association ACWAA, rue grand fleur, quartier Epinay, 97228 Sainte-Luce, France
[6] DEAL Martinique, Pointe de Jaham, 97274 Schoelcher, France
[7] IFREMER Délégation de Martinique, 79 route de Pointe-Fort, 97231 Le Robert, France
[8] Mairie des Anses d'Arlet, Boulevard des Arlésiens, 97217 Les Anses-d'Arlet, France
[9] Laboratoire Territorial d'Analyses de Martinique, quartier la Favorite, 97232 Le Lamentin, France.

Abstract

Fibropapillomatosis (FP) threatens the survival of green turtle (*Chelonia mydas*) populations at a global scale and human activities are regularly pointed as causes of FP high prevalence. However, the association of pollution and ecological factors with FP prevalence has not been well established and requires further studies of this infectious disease, which evolves in a complex coastal system. We provide here the first insight of FP in Martinique, a critical development area for immature green turtles, and highlight that *i)* FP has different prevalence and temporal evolution between very close sites, which could be explained by the discharge of a wastewater treatment plant in one of the study sites, *ii)* green turtles are more frequently affected by FP on the eyes and fore fins and *iii)* high densities of individuals are observed on restricted areas identified as foraging habitats, which could promote an horizontal transmission of the pathogen. This preliminary study therefore suggests that FP could represent a risk for immature green turtles survival in the French West Indies. Continuing scientific monitoring is required to understand factors implicated in the epizootiology of FP in green turtle populations and ensure the conservation of this species at international scale.

Keywords: marine turtles, infectious disease, aetiology, epizootiology

11 Références bibliographiques

Abal, E.G., Dennison, W.C., 1996. Seagrass depth range and water quality in southern Moreton Bay, Queensland, Australia. Mar. Freshw. Res. 47, 763–771. https://doi.org/10.1071/MF9960763

Aebischer, N.J., Robertson, P.A., Kenward, R.E., 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. Ecology 74, 1313–1325.

Agrawal, A., Kaushik, N., Biswas, S., 2014. Derivatives and applications of lignin – An insight. SciTech J. 1, 30–36.

Aliaume, C., 1990. Ichtyofaune des herbiers à "*Thalassia*" du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe : organisation spatio-temporelle du recrutement - liaisons avec les variables de l'environnement.

Amorocho, D.F., Reina, R.D., 2007. Feeding ecology of the East Pacific green sea turtle *Chelonia mydas agassizii* at Gorgona National Parc, Colombia. Endanger. Species Res. 3, 43–51.

Anadón-Irizarry, V., Wege, D.C., Upgren, A., Young, R., Boom, B., León, Y.M., Arias, Y., Koenig, K., Morales, A.L., Burke, W., Pérez-Leroux, A., Levy, C., Koenig, S., Gape, L., Moore, P., 2012. Sites for priority biodiversity conservation in the Caribbean Islands Biodiversity Hotspot. J. Threat. Taxa 04, 2806–2844. https://doi.org/10.11609/jott.o2996.2806-44

Andelman, S.J., Fagan, W.F., 2000. Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 97, 5954–5959. https://doi.org/10.1073/pnas.100126797

Argos, 2021. FAQ localisation Argos [WWW Document]. URL https://www.argos-system.org/ (accessed 3.25.21).

Arias-Ortiz, A., Serrano, O., Masqué, P., Lavery, P.S., Mueller, U., Kendrick, G.A., Rozaimi, M., Esteban, A., Fourqurean, J.W., Marbà, N., Mateo, M.A., Murray, K., Rule, M.J., Duarte, C.M., 2018. A marine heatwave drives massive losses from the world's largest seagrass carbon stocks. Nat. Clim. Chang. 8, 338–344. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0096-y

Arnold, T.M., Tanner, C.E., Rothen, M., Bullington, J., 2008. Wound-induced accumulations of condensed tannins in turtlegrass, *Thalassia testudinum*. Aquat. Bot. 89, 27–33. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.02.001

Arnold, T.M., Targett, N.M., 2002. Marine tannins: the importance of a mechanistic framework for predicting ecological roles. J. Chem. Ecol. 28, 1919–1934. https://doi.org/10.1023/A:1020737609151

Arthur, K.E., Balazs, G.H., 2008. A comparison of immature green turtle (*Chelonia mydas*) diets among seven sites in the main Hawaiian islands. Pacific Sci. 62, 205–217.

Arthur, K.E., Boyle, M.C., Limpus, C.J., 2008. Ontogenetic changes in diet and habitat use in green sea turtle (*Chelonia mydas*) life history. Mar. Ecol. Prog. Ser. 362, 303–311. https://doi.org/10.3354/meps07440

Audesirk, T., Audesirk, G., 1996. Biology: life on earth. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

Aufrère, J., Baumont, R., Delaby, L., Peccatte, J.R., Andrieu, J., Andrieu, J.P., Dulphy, J.P., 2007. Prévision de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. Prod. Anim. Inst. Natl. la Rech. Agron. 20, 129–136. https://doi.org/10.20870/productions-animales.2007.20.2.3445

Azcárate-García, T., Beca-Carretero, P., Villamayor, B., Stengel, D.B., Winters, G., 2020. Responses of the seagrass *Halophila stipulacea* to depth and spatial gradients in its native region (Red Sea): Morphology, in situ growth and biomass production. Aquat. Bot. 165, 103252. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103252

Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca, E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M., Sims, P.L., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. J. Range Manag. 49, 386. https://doi.org/10.2307/4002919

Bakker, E.S., Wood, K.A., Pagès, J.F., Veen, G.F.C., Christianen, M.J.A., Santamaría, L., Nolet, B.A., Hilt, S., 2016. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: A review and perspective. Aquat. Bot. 135, 18–36. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.04.008

Balazs, G.H., 1979. Synopsis of biological data on the green turtle in the Hawaiian Islands., NOAA Technical Memorandum NMFS SWFC.

Balazs, G.H., Chaloupka, M., 2004. Spatial and temporal variability in somatic growth of green sea turtles (*Chelonia mydas*) resident in the Hawaiian Archipelago. Mar. Biol. 145, 1043–1059. https://doi.org/10.1007/s00227-004-1387-6

Ballorain, K., 2010. Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien. Université de la Réunion.

Ballorain, K., Bourjea, J., Ciccione, S., Kato, A., Hanuise, N., Enstipp, M., Fossette, S., Georges, J., 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

Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Grizel, H., Enstipp, M., Georges, J.-Y.Y., 2010. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. Mar. Biol. 157, 2581–2590. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1520-7

Barber, B.J., Behrens, P.J., 1985. Effects of elevated temperature on seasonal in situ leaf productivity of *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Syringodium filiforme* Kützing. Aquat. Bot. 22, 61–69. https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90029-4

Barlow, J., Oliver, C.W., Jackson, T.D., Taylor, B.L., 1988. Harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, abundance estimation for California, Oregon, and Washington: II. Aerial surveys. Fish. Bull. 86, 434–444.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471, 51–57. https://doi.org/10.1038/nature09678

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

Bay, M., Arthur, K.E., Neil, J.M.O., Limpus, C.J., 2008. Using animal-borne imaging to assess green turtle (*Chelonia mydas*) foraging ecology. Mar. Technol. Soc. J. 41, 9–13.

Beca-Carretero, P., Rotini, A., Mejia, A., Migliore, L., Vizzini, S., Winters, G., 2020. *Halophila stipulacea* descriptors in the native area (Red Sea): A baseline for future comparisons with native and non-native populations. Mar. Environ. Res. 153, 104828. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104828

Beck, C.A., Bowen, W.D., McMillan, J.I., Iverson, S.J., 2003. Sex differences in diving at multiple temporal scales in a size-dimorphic capital breeder. J. Anim. Ecol. 72, 979–993. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00761.x

Beck, M.W., Heck JR., K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. Bioscience 51, 633–641. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]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

Beer, S., Waisel, Y., 1982. Effects of light and pressure on photosynthesis in two seagrasses. Aquat. Bot. 13, 331–337. https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90068-7

Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. Ecology: from individuals to ecosystems., Fourth edi. ed. Blackwell Publishing.

Belovsky, G.E., 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. Am. Nat. 124, 97–115. https://doi.org/10.1086/284254

Benhamou, S., 1993. L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. Rev. d'Ecologie (La Terre la Vie) 48, 175–198.

Berryman, A.A., 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. Ecology 73, 1530–1535. https://doi.org/10.2307/1940005

Bhatla, S.C., Lal, M.A., 2018. Plant Physiology, Development and Metabolism. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1

Biggs, R., Peterson, G.D., Rocha, J.C., 2018. The regime shifts database: A framework for analyzing regime shifts in social-ecological systems. Ecol. Soc. 23(3). https://doi.org/10.5751/ES-10264-230309

BIOTOPE, 2016a. Evaluation du plan d'actions pour les tortues marines de la Martinique.

BIOTOPE, 2016b. Evaluation du plan de restauration pour les tortues marines de Guadeloupe.

BIOTOPE, 2016c. Evaluation du plan de restauration des tortues marines des Antilles françaises.

Bjorndal, K.A., 1999. Priorities for research in foraging habitats, in: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-Grobois, F.A., Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4, pp. 12–14.

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. 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

Bjorndal, K.A., 1979. Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtle *Chelonia mydas*. Comp. Biochem. Physiol. 63A, 127–133.

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 1988. Growth rates of immature green turtle, *Chelonia mydas*, on feeding grounds in the Southern Bahamas. Copeia 555–564. https://doi.org/10.2307/1445373

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M., 2019. Green turtle somatic growth dynamics: Distributional regression reveals effects of differential emigration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 616, 185–195. https://doi.org/10.3354/meps12946

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M., Saba, V.S., Bellini, C., Marcovaldi, M.A.G., Santos, A.J.B., Bortolon, L.F.W., Meylan, A.B., Meylan, P.A., Gray, J., Hardy, R., Brost, B., Bresette, M., Gorham, J.C., Connett, S., Crouchley, B.V.S., Dawson, M., Hayes, D., Diez, C.E., van Dam, R.P., Willis, S., Nava, M., Hart, K.M., Cherkiss, M.S., Crowder, A.G., Pollock, C., Hillis-Starr, Z., Muñoz Tenería, F.A., Herrera-Pavón, R., Labrada-Martagón, V., Lorences, A., Negrete-Philippe, A., Lamont, M.M., Foley, A.M., Bailey, R., Carthy, R.R., Scarpino, R., McMichael, E., Provancha, J.A., Brooks, A., Jardim, A., López-Mendilaharsu, M., González-Paredes, D., Estrades, A., Fallabrino, A., Martínez-Souza, G., Vélez-Rubio, G.M., Boulon, R.H., Collazo, J.A., Wershoven, R., Guzmán Hernández, V., Stringell, T.B., Sanghera, A., Richardson, P.B., Broderick, A.C., Phillips, Q., Calosso, M., Claydon, J.A.B., Metz, T.L., Gordon, A.L., Landry, A.M., Shaver, D.J., Blumenthal, J., Collyer, L., Godley, B.J., McGowan, A., Witt, M.J., Campbell, C.L., Lagueux, C.J., Bethel, T.L., Kenyon, L., 2017. Ecological regime shift drives declining growth rates of sea turtles throughout the West Atlantic. Glob. Chang. Biol. 23, 4556–4568. https://doi.org/10.1111/gcb.13712

Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., 2005. Evaluating trends in abundance of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the Greater Caribbean. Ecol. Appl. 15, 304–314. https://doi.org/10.1890/04-0059

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/10.1890/1051-0761(2000)010[0269:GTSGME]2.0.CO;2

Bjorndal, K.A., Jackson, J.B.C., 2003. Roles of sea turtles in marine ecosystems: reconstructing the past, in: Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. (Eds.), The Biology of Sea Turtles, Vol. II. CRC Press, pp. 256–273.

Bjorndal, K.A., Suganuma, H., Bolten, A., 1991. Digestive fermentation in green turtles, *Chelonia mydas*, feeding on algae. Bull. Mar. Sci. 48, 166–171. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087354

Blackman, A., Epanchin-Niell, R., Siikamäki, J., Velez-Lopez, D., 2014. Biodiversity conservation in Latin America and the Caribbean: Prioritizing policies, Biodiversity Conservation in Latin America and the Caribbean: Prioritizing Policies. RFF Press. https://doi.org/10.4324/9781315848433

Blandin, P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. Bull. d'écologie 17.

Bolten, A.B., 2003. 3. Life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages, in: Lutz, P.L., Musick, J.A., Wyneken, J. (Eds.), The Biology of Sea Turtles, Volume II. CRC Press, pp. 243–257.

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., Vedie, 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, bio048058, 1–10. 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, 2305–2313. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2305:STABTO]2.0.CO;2

Bouchon, C., Mellinger, J., Bouchon-Navaro, Y., 2015. *Halophila stipulacea* : une espèce invasive de phanérogame marine dans les Antilles. Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France.

Boudouresque, C.F., 2011. Fluctuations et perturbations, naturelles et anthropiques, des écosystèmes marins. 3. La théorie des perturbations. pp. 1–72.

Bourrié, B., 2007. La fluorescence chlorophyllienne comme outil de diagnostic, in: 8èmes Journées de La Fertilisation Raisonnée et de l'analyse de Terre GEMAS-COMIFER. Blois, France, pp. 1–11.

Bowen, B.W., Grant, W.S., Hillis-Starr, Z., Shaver, D.J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Bass, A.L., 2007. Mixed-stock analysis reveals the migrations of juvenile hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean Sea. Mol. Ecol. 16, 49–60. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03096.x

Bradshaw, P.J., Broderick, A.C., Carrerad, C., Inger, R., Fuller, W., Snape, R., Stokes, K.L., Godley, B.J., 2017. Satellite tracking and stable isotope analysis highlight differential recruitment among foraging areas in green turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 582, 201–214. https://doi.org/10.1097/01.hjh.0000467372.96193.86

Brand-Gardner, S.J., Lanyon, J.M., Limpus, C.J., 1999. Diet selection by immature green turtles, *Chelonia mydas*, in subtropical Moreton Bay, south-east Queensland. Aust. J. Zool. 47, 181–191. https://doi.org/10.1071/ZO98065

Broderick, A., Patricio, A., 2019. *Chelonia mydas* South Atlantic subpopulation., The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T142121866A142086337.

Broderick, A.C., Coyne, M.S., Fuller, W.J., Glen, F., Godley, B.J., 2007. Fidelity and over-wintering of sea turtles. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 274, 1533–1538. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0211

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85, 1771–1789.

Brown, M.E., 1961. Ultra-micro sugar determinations using 2,9-dimethyl-1,10-phenanthroline hydrochloride (neocuproine). Diabetes 10, 60–62.

Burke, L., Kura, Y., Kassem, K., Revenga, C., Spalding, M., McAllister, D., 2001. Pilot analysis of global ecosystems: Coastal ecosystems, Encyclopedia of Earth Sciences Series. World Resources Institute, Washington, D.C. https://doi.org/10.1007/978-0-387-36699-9_19

Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Thomson, J.A., Fourqurean, J.W., 2011. Diversity in trophic interactions of green sea turtles *Chelonia mydas* on a relatively pristine coastal foraging ground. Mar. Ecol. Prog. Ser. 439, 277–293. https://doi.org/10.3354/meps09313

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

Campos, P., Guivernau, M., Prenafeta-Boldú, F.X., Cardona, L., 2018. Fast acquisition of a polysaccharide fermenting gut microbiome by juvenile green turtles *Chelonia mydas* after settlement in coastal habitats. Microbiome 6, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40168-018-0454-z

Cardona, L., Aguilar, A., Pazos, L., 2009. Delayed ontogenic dietary shift and high levels of omnivory in green turtles (*Chelonia mydas*) from the NW coast of Africa. Mar. Biol. 156, 1487–1495. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1188-z

Cardona, L., Campos, P., Velásquez-Vacca, A., 2020. Contribution of green turtles *Chelonia mydas* to total herbivore biomass in shallow tropical reefs of oceanic islands. PLoS One 15, 10–12. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228548

Caria, A.G., Proix, N., Ciesielski, H., n.d. Dosage du carbone organique par combustion sèche après décarbonatation automatisée des sols. Institut National de la Recherche Agronomique – Laboratoire d'analyses des sols.

Caro, T.M., O'Doherty, G., 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. Conserv. Biol. 13, 805–814. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98338.x

Carturan, B., 2011. Impact de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* sur la biodiversité des herbiers de magnoliophytes marines en Martinique.

Casale, P., Ceriani, S.A., 2020. Sea turtle populations are overestimated worldwide from remigration intervals: Correction for bias. Endanger. Species Res. 41, 141–151. https://doi.org/10.3354/ESR01019

Casale, P., Mazaris, A.D., Freggi, D., Basso, R., Argano, R., 2007. Survival probabilities of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) estimated from capture-mark-recapture data in the Mediterranean Sea. Sci. Mar. 71, 365–372. https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n2365

Cayol, C., 2007. Plan d'action pour les tortues marines de la Martinique 2008-2012.

CDB, 1992. Convention sur la diversité biologique.

Chaloupka, M., Limpus, C., 2001. Trends in the abundance of sea turtles resident in southern Great Barrier Reef waters. Biol. Conserv. 102, 235–249.

Chambault, P., Dalleau, M., Nicet, J., Mouquet, P., Ballorain, K., Jean, C., 2020. Contrasted habitats and individual plasticity drive the fine scale movements of juvenile green turtles in coastal ecosystems. Mov. Ecol. 8, 1–15. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0184-2

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., 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

Chambault, P., De Thoisy, B., Kelle, L., Berzins, R., Bonola, M., Delvaux, H., H., Maho, Y.L., Chevallier, D., 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, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins, R., Bilo, K., Gaspar, P., De Thoisy, B., Le Maho, Y., 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

Chang, S.K.C., Zhang, Y., 2017. Food Analysis, Fifth Edit. ed. Springer, Purdue University, West Lafayette, IN, USA. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45776-5_18

Chapman, E.J., Byron, C.J., 2018. The flexible application of carrying capacity in ecology. Glob. Ecol. Conserv. 13, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.e00365

Chevalier, J., 2008. Plan de restauration des tortues marines des Antilles françaises - Plan d'Action Guadeloupe 2008-2011.

Chevalier, J., 2006. Plan de restauration des tortues marines des Antilles françaises. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Régionale Outre Mer. Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

Chevallier, D., Chambault, P., Martin, J., Bonola, M., Petit, O., Le Maho, Y., 2016. Ecologie trophique de la tortue verte dans les Antilles françaises : rôle de cette espèce sur la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea*, in: La Feuille Marine, Actualités 2013-2015 Des Herbiers d'outre Mer. pp. 8–10.

Choat, J.H., Clements, K.D., 1998. Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environements: A nutritional ecology perspective. Annu. Rev. Ecol. Syst. 29, 375–403. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.375

Christian, R.R., Luczkovich, J.J., 1999. Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. Ecol. Modell. 117, 99–124. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00022-8

Christianen, M.J.A., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., Lamers, L.P.M., Van Katwijk, M.M., Van Der Heide, T., Mumby, P.J., Silliman, B.R., Engelhard, S.L., Van De Kerk, M., Kiswara, W., Van De Koppel, J., 2014. Habitat collapse due to overgrazing threatens turtle conservation in marine protected areas. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2890

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, 1–13. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021

Christianen, M.J.A., van Katwijk, M.M., van Tussenbroek, B.I., Pagès, J.F., Ballorain, K., Kelkar, N., Arthur, R., Alcoverro, T., 2021. A dynamic view of seagrass meadows in the wake of successful green turtle conservation. Nat. Ecol. Evol. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01433-z

Christianen, M.J.A.A., Govers, L.L., Bouma, T.J., Kiswara, W., Roelofs, J.G.M.M., Lamers, L.P.M.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

Cohen, A.N., Carlton, J.T., 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. Science (80-.). 279, 555–558. https://doi.org/10.1126/science.279.5350.555

Collins, L., Bradstock, R.A., Clarke, H., Clarke, M.F., Nolan, R.H., Penman, T.D., 2021. The 2019/2020 mega-fires exposed Australian ecosystems to an unprecedented extent of high-severity fire. Environ. Res. Lett. 16. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abeb9e

Colman, L.P., Patrício, A.R.C., McGowan, A., Santos, A.J.B., Marcovaldi, M.Â., Bellini, C., Godley, B.J., 2015. Long-term growth and survival dynamics of green turtles (*Chelonia mydas*) at an isolated tropical archipelago in Brazil. Mar. Biol. 162, 111–122. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2585-5

Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.

Costello, M.J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P., 2010. A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. PLoS One 5, e12110. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012110

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.

Crillon, J., Cuzange, P.-A., 2017. Plan national d'actions en faveur des tortues marines des Antilles françaises 2020-2029.

Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos 97, 153–166. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x

Crouse, D.T., Crowder, L.B., Caswell, H., 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology 68, 1412–1423. 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

Dalleau, M., Benhamou, S., Sudre, J., Ciccione, S., Bourjea, J., 2014. The spatial ecology of juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the Indian Ocean sheds light on the "lost years" mystery. Mar. Biol. 161, 1835–1849. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2465-z

Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Oxford University Press.

Davenport, J., 1997. Temperature and the life-history strategies of sea turtles. J. Therm. Biol. 22, 479–488. https://doi.org/10.1016/S0306-4565(97)00066-1

Delnatte, C., Wynne, M.J., 2016. A revised checklist of marine algae and seagrasses of Martinique, French West Indies. Nov. Hedwigia 103, 415–440. https://doi.org/10.1127/nova

Den Hartog, C., 1970. The sea-grasses of the world. North-Holland, London.

Desrosiers, C., 2019. Suivi des herbiers de la Martinique : résultats et particularités, in: La Feuille Marine, Actualités 2016-2018 Des Herbiers d'outre-Mer. pp. 10–11.

Deutsch, C.J., Self-Sulivan, C., Mignucci-Giannoni, A., 2008. *Trichechus manatus*: West indian manatee. IUCN Red List Threat. Species e.T22103A9, 36. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T22103A9356917.en

Dewynter, M., Le Pape, T., Remérand, E., Frétey, T., 2019. L'identification des tortues terrestres, dulçaquicoles et marines de Guyane. Les Cah. la Fond. Biotope 26, 1–33.

Di Beneditto, A.P.M., Siciliano, S., Monteiro, L.R., 2017. Herbivory level and niche breadth of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in a tropical coastal area: insights from stable isotopes. Mar. Biol. 164. https://doi.org/10.1007/s00227-016-3044-2

Di Carlo, G., McKenzie, L., 2011. Seagrass training manual for resource managers. USA. https://doi.org/10.1002/iroh.19710560139

Di Liberto, T., 2020. July 2020: Another scorching month in a scorching year [WWW Document]. Climate.gov. URL https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/july-2020-another-scorching-month-scorching-year (accessed 8.19.20).

Di Martino, V., Blundo, M.C., Tita, G., 2006. The Mediterranean introduced seagrass *Halophila stipulacea* in eastern Sicily (Italy): temporal variations of the associated algal assemblage. Vie Milieu 56, 223–230.

Dirberg, G., 2015. Rapport bibliographique pour la mise en place d'un indicateur mangrove dans le cadre de la DCE Eaux Littorales dans les DOM.

Domning, D.P., 2001. Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 166, 27–50. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00200-5

Dossa, S.J., Mensah, G.A., Laleye, A.P., 2006. Etude et valorisation des potentialités endogènes des tortues marines dans le sud – ouest du Bénin. Bull. la Rech. Agron. du Bénin 36–44.

Dow, W., Eckert, K.L., Palmer, M., Kramer, P., 2007. An atlas of sea turtle nesting habitat for the Wider Caribbean region, WIDECAST Technical Report.

Drent, R.H., Daan, S., 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68, 225–252.

Dropsy, B., 1987. Tortues marines : étude préliminaire à la Martinique. National report for Martinique. Puerto Rico.

Dropsy, B., 1986. Tortues marines : étude préliminaire à la Martinique. Fort-de-France.

Du Tertre, J.-B., 1671. Histoire générale des Antilles habitées par les François, 1667-1671. Paris, France.

Duarte, C.M., 1991. Seagrass depth limits. Aquat. Bot. 40, 363–377. https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90081-F

Duarte, C.M., Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. Aquat. Bot. 65, 159–174. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8

Duarte, C.M., Dennison, W.C., Orth, R.J.W., Carruthers, T.J.B., 2008. The charisma of coastal ecosystems: Addressing the imbalance. Estuaries and Coasts 31, 233–238. https://doi.org/10.1007/s12237-008-9038-7

Duffy, J.E., Hay, M.E., 1990. Seaweed adaptations to herbivory. Bioscience 40, 368–375. https://doi.org/10.2307/1311214

Dyc, C., Covaci, A., Debier, C., Leroy, C., Delcroix, E., Thomé, J.P., Das, K., 2015. Pollutant exposure in green and hawksbill marine turtles from the Caribbean region. Reg. Stud. Mar. Sci. 2, 158–170. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2015.09.004

Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R., Mearns, L.O., 2000. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. Science (80-.). 289, 2068–2074. https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068

Eckert, K.L., Bjorndal, 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.

Eckert, K.L., Hemphill, A.H., 2005. Sea turtles as flagships for protection of the Wider Caribbean Region. Mast 3, 119–143.

Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Lightman, D., Ramankutty, N., 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. Glob. Ecol. Biogeogr. 19, 589–606. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00540.x

Ellis, E.C., Ramankutty, N., 2008. Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. Front. Ecol. Environ. 6, 439–447. https://doi.org/10.1890/070062

Emlen, J.M., 1966. The role of time and energy in food preference. Am. Nat. 100, 611–617. https://doi.org/10.1086/282455

Esteban, N., Mortimer, J.A., Stokes, H.J., Laloë, J.O., Unsworth, R.K.F., Hays, G.C., 2020. A global review of green turtle diet: sea surface temperature as a potential driver of omnivory levels. Mar. Biol. 167, 1–17. https://doi.org/10.1007/s00227-020-03786-8

Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F., 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. Science (80-.). 282, 473–476. https://doi.org/10.1126/science.282.5388.473

Failler, P., 2015. Value of seagrass at the French Island of Martinique in the Caribbean 1–2.

Failler, P., Pètre, É., Binet, T., Maréchal, J.P., 2015. Valuation of marine and coastal ecosystem services as a tool for conservation: the case of Martinique in the Caribbean. Ecosyst. Serv. 11, 67–75. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.10.011

FAO, n.d. Quelques problèmes auxquels sont confrontés les pêcheurs et les aquaculteurs [WWW Document]. URL http://www.fao.org/3/y5600f/y5600f06.htm (accessed 9.11.20).

Fenchel, T., 1977. Aspects of the decomposition of seagrasses, in: McRoy, C.P., Helfferich, C. (Eds.), Seagrass Ecosystems, A Scientific Perspective. Marcel Dekker, Inc., New York, U.S.A., pp. 123–145.

Ferry, R., Buske, Y., Poupin, J., Smith-Ravin, J., 2017. First record of the invasive swimming crab *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867)(Crustacea, Portunidae) off Martinique, French Lesser Antilles. BioInvasions Rec. 6, 239–247.

Fieberg, J., Kochanny, C.O., 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. J. Wildl. Manage. 69, 1346–1359. https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)69[1346:qhotio]2.0.co;2

Figgener, C., Bernardo, J., Plotkin, P.T., 2019. Beyond trophic morphology: stable isotopes reveal ubiquitous versatility in marine turtle trophic ecology. Biol. Rev. https://doi.org/10.1111/brv.12543

Filkov, A.I., Ngo, T., Matthews, S., Telfer, S., Penman, T.D., 2020. Impact of Australia's catastrophic 2019/20 bushfire season on communities and environment. Retrospective analysis and current trends. J. Saf. Sci. Resil. 1, 44–56. https://doi.org/10.1016/j.jnlssr.2020.06.009

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

Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, E.T., Kendrick, G.A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K.J., Serrano, O., 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. Nat. Geosci. 5, 505–509.

https://doi.org/10.1038/ngeo1477
Fourqurean, J.W., Manuel, S., Coates, K.A., Kenworthy, W.J., Smith, S.R., 2010. Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: Overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda. Mar. Ecol. Prog. Ser. 419, 223–232. https://doi.org/10.3354/meps08853
Fourqurean, J.W., Manuel, S.A., Coates, K.A., Massey, S.C., Kenworthy, W.J., 2019. Decadal monitoring in Bermuda shows a widespread loss of seagrasses attributable to overgrazing by the green sea turtle *Chelonia mydas*. Estuaries and Coasts 42, 1524–1540. https://doi.org/10.1007/s12237-019-00587-1
Frantellizzi, M., n.d. Extreme ecologies [WWW Document]. URL https://prattf10.wordpress.com/2010/09/27/pin-up_9-27-2010-michelle/ (accessed 9.11.20).
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.
Frazer, N.B., 1986. Survival from egg to adulthood in a declining population of loggerhead turtles, *Caretta caretta*. Herpetologica 42, 47–55.
Frei, M., 2013. Lignin: Characterization of a multifaceted crop component. Sci. World J. 2013, 25 pp. https://doi.org/10.1155/2013/436517
Friard, O., Gamba, M., 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. Methods Ecol. Evol. 7, 1325–1330. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584
Fry, B., 1983. Leaf growth in the seagrass *Syringodium filiforme* Kütz. Aquat. Bot. 16, 361–368.
Fry, B., Virnstein, R.W., 1988. Leaf production and export of the seagrass *Syringodium filiforme* Kütz. In Indian river Lagoon, Florida. Aquat. Bot. 30, 261–266. https://doi.org/10.1016/0304-3770(88)90057-5
Fuentes, M.M.P.B., Bell, I., Hagihara, R., Hamann, M., Hazel, J., Huth, A., Seminoff, J.A., Sobtzick, S., Marsh, H., 2015. Improving in-water estimates of marine turtle abundance by adjusting aerial survey counts for perception and availability biases. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 471, 77–83. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.05.003
Gallegos, M.E., Merino, M., Rodriguez, A., Marba, N., Duarte, C.M., 1994. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109, 99. https://doi.org/10.3354/meps109099
Gattuso, J.P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W.W.L., Howes, E.L., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S.R., Eakin, C.M., Hoegh-Guldberg, O., Kelly, R.P., Pörtner, H.O., Rogers, A.D., Baxter, J.M., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J., Sumaila, U.R., Treyer, S., Turley, C., 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO2 emissions scenarios. Science (80-.). 349, aac4722-1:10. https://doi.org/10.1126/science.aac4722
Gautier, F., 2015. Fonctionnement des réseaux trophiques des herbiers à *Thalassia testudinum* en Guadeloupe (Petites Antilles) : apports des isotopes stables et des acides gras. Université des Antilles et de la Guyane.
GBIF Secretariat, 2021. Halophila stipulacea (Forssk.) Asch. [WWW Document]. GBIF Backbone Taxon. URL https://doi.org/10.15468/39omei (accessed 5.21.21).
Georgiou, D., Alexandre, A., Luis, J., Santos, R., 2016. Temperature is not a limiting factor for the expansion of *Halophila stipulacea* throughout the Mediterranean Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 544, 159–167. https://doi.org/10.3354/meps11582
Germa, A., 2010. Evolution volcano-tectonique de l'île de la Martinique (arc insulaire des Petites Antilles): nouvelles contraintes géochronologiques et géomorphologiques. Paris XI Orsay.
GIEC, 2014. Changements climatiques 2014 : Rapport de synthèse, Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. Genève, Suisse.
Gillis, A.J., Wildermann, N.E., Ceriani, S.A., Seminoff, J.A., Fuentes, M.M.P.B., 2020. Evaluating different spatial scales of forage item availability to determine diet selection of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*). Mar. Biol. 167. https://doi.org/10.1007/s00227-020-03782-y
Godin, B., Agneessens, R., Goffot, S., Lamaudière, S., Sinnaeve, G., Gerin, P.A., Delcarte, J., 2011. Revue bibliographique sur les méthodes d'analyse des polysaccharides structuraux des biomasses lignocellulosiques. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 15, 165–182.
Goering, H.K., Van Soest, P.J., 1970. Forage fiber analysis. Agricultural handbook no. 379. US Department of Agriculture, Washington, DC.
González Carman, V., Falabella, V., Maxwell, S., Albareda, D., Campagna, C., Mianzan, H., 2012. Revisiting the ontogenetic shift paradigm: the case of juvenile green turtles in the SW Atlantic. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 429, 64–72. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.06.007
Govers, L.L., Lamers, L.P., Bouma, T.J., Eygensteyn, J., De Brouwer, J.H.F., Hendriks, J., Huijbers, C.M., Van Katwijk, M.M., 2014. Seagrasses as indicators for coastal trace metal pollution: A global meta-1 analysis serving as a benchmark, and a Caribbean case study. Environ. Pollut. 195, 210–217.
Graham, L.E., Wilcox, L.W., 2000. Algae. Prentice-Hall, Upper Saddle River.
Green, D., 1993. Growth rates of wild immature green turtles in the Galápagos Islands, Ecuador. J. Herpetol. 27, 338–341.
Guebert-Bartholo, F.M., Barletta, M., Costa, M.F., Monteiro-Filho, E.L.A., 2011. Using gut contents to assess foraging patterns of juvenile green turtles *Chelonia mydas* in the Paranaguá Estuary, Brazil. Endanger. Species Res. 13, 131–143. https://doi.org/10.3354/esr00320
Gutierrez, M.A., Cardona, A.A., Smee, D.L., 2010. Growth patterns of shoal grass *Halodule wrightii* and manatee grass *Syringodium filiforme* in the Western Gulf of Mexico. Gulf Caribb. Res. 22, 71–75. https://doi.org/10.18785/gcr.2201.09
Hamann, M., Fuentes, M.M.P.B., Ban, N.C., Mocellin, V.J.L., 2013. Climate Change and Marine Turtles, in: Wyneken, J., Lohmann, K.J., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles, Vol III. CRC Press, pp. 353–378.
Hanna, J.W., Kim, M., Ramsey, A.C., Omdal, D.W., Mulvey, R.L., Goodrich, B., Ferguson, B.A., Bronson, J.J., Goheen, E.M., Chadwick, K.L., Kearns, H.S.J., Lockman, I.B., LaBarge, A.K.B., Stewart, J.E., Maffei, H.M., Oblinger, B.W., Smith, A.L., Ross-Davis, A.L., Shaw, D.C., LeBoldus, J.M., Bennett, P.I., Alveshere, B.C., Ashiglar, S.M., McDonald, G.I., Pitman, E.W.I., Donley, J.B., Bright, B.C., Warwell, M. V., Klopfenstein, N.B., 2019. Maximum entropy-based bioclimatic models predict areas of current and future suitable habitat for Armillaria species in Western Oregon and Western, in: Proceedings of the 66th Western International Forest Disease Work Conference. Estes Park, Colorado, USA, pp.

161–170.
Harborne, A.R., Mumby, P.J., Micheli, F., Perry, C.T., Dahlgren, C.P., Holmes, K.E., Brumbaugh, D.R., 2006. The functional value of Caribbean coral reef, seagrass and mangrove habitats to ecosystem processes. Adv. Mar. Biol. 50, 57–189. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(05)50002-6
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., Huveneers, 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
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
Hay, M.E., Fenical, W., 1988. Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 19 19, 111–145. https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.000551
Hay, M.E., Paul, V.J., Lewis, S.M., Gustafson, K., Tucker, J., Trindell, R.N., 1988. Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night? Diel patterns of growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses. Oecologia 75, 233–245. https://doi.org/10.1007/BF00378604
Hayes, C.T., Baumbach, D.S., Juma, D., Dunbar, S.G., 2017. Impacts of recreational diving on hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) behaviour in a marine protected area. J. Sustain. Tour. 25, 79–95. https://doi.org/10.1080/09669582.2016.1174246
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
Hays, Graeme C, Adams, C.R., Broderick, A.C., Godley, B.J., Lucas, D.J., Metcalfe, J.D., Prior, A.A., 2000. The diving behaviour of green turtles at Ascension Island. Anim. Behav. 59, 577–586. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1326
Hays, G.C., Hawkes, L.A., 2018. Satellite tracking sea turtles: Opportunities and challenges to address key questions. Front. Mar. Sci. 5. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00432
Hays, G. C., Hochscheid, S., Broderick, A.C., Godley, B.J., Metcalfe, J.D., 2000. Diving behaviour of green turtles: Dive depth, dive duration and activity levels. Mar. Ecol. Prog. Ser. 208, 297–298. https://doi.org/10.3354/meps208297
Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Walne, A.W., 2004. The implications of lung-regulated buoyancy control for dive depth and duration. Ecology 85, 1137–1145.
Haywood, J.C., Fuller, W.J., Godley, B.J., Shutler, J.D., Widdicombe, S., Broderick, A.C., 2019. Global review and inventory: how stable isotopes are helping us understand ecology and inform conservation of marine turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 613, 217–245. https://doi.org/10.3354/meps12889
Hazel, J., 2009. Evaluation of fast-acquisition GPS in stationary tests and fine-scale tracking of green turtles. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 374, 58–68. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.04.009
Heck, K.L., Valentine, J.F., 2006. Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 330, 420–436. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.044
Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., Dill, L.M., Fourqurean, J.W., Burkholder, D., Thomson, J., Bejder, L., 2007. State-dependent risk-taking by green sea turtles mediates top-down effects of tiger shark intimidation in a marine ecosystem. J. Anim. Ecol. 76, 837–844. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01260.x
Heithaus, M.R., Wirsing, A.J., Dill, L.M., 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: A synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. Mar. Freshw. Res. 63, 1039–1050. https://doi.org/10.1071/MF12024
Heppell, S.S., Crowder, L.B., Crouse, D.T., 1996. Models to evaluate headstarting as a management tool for long-lived turtles. Ecol. Appl. 6, 556–565. https://doi.org/10.2307/2269391
Hernández-Delgado, E.A., Lucking, M.A., Márquez, J., García, K., Martinó, D., Lassus, J., López, C., Acosta, E., 2002. Status of the shallow-water seagrass communities and conch populations within the Luis Pena channel no-take natural reserve, Culebra Island, Puerto Rico.
Hernández, A.L.M., Van Tussenbroek, B.I., 2014. Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 517, 143–157. https://doi.org/10.3354/meps11068
Herrera-Silveira, J.A., Cebrian, J., Hauxwell, J., Ramirez-Ramirez, J., Ralph, P., 2010. Evidence of negative impacts of ecological tourism on turtlegrass (Thalassia testudinum) beds in a marine protected area of the Mexican Caribbean. Aquat. Ecol. 44, 23–31. https://doi.org/10.1007/s10452-009-9260-9
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. IFRECOR, Conservatoire du littoral.
Hochscheid, S., Bentivegna, F., Hays, G.C., 2005. First records of dive durations for a hibernating sea turtle. Biol. Lett 1, 82–86. https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0250
Hochscheid, S., Bentivegna, F., Speakman, J.R., 2004. Long-term cold acclimation leads to high Q10 effects on oxygen consumption of loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. Physiol. Biochem. Zool. 77, 209–222. https://doi.org/10.1086/381472
Hochscheid, S., McMahon, C.R., Bradshaw, C.J.A., Maffucci, F., Bentivegna, F., Hays, G.C., 2007. Allometric scaling of lung volume and its consequences for marine turtle diving performance. Comp. Biochem. Physiol. A, 360–367. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.010
Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Taylor, M., Bindi, M., Brown, S., Camilloni, I., Diedhiou, A., Djalante, R., Ebi, K.L., Engelbrecht, F., Guiot, J., Hijioka,

Y., Mehrotra, S., Payne, A., Seneviratne, S.I., Thomas, A., Warren, R., Zhou, G., 2018. Impacts of 1.5°C Global Warming on Natural and Human Systems., Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change,.

Hogarth, P., 2007. The biology of mangroves and seagrasses, Second Edition, Biology of. ed. Oxford University Press.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75, 3–35.

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.

Humphries, M.M., Thomas, D.W., Kramer, D.L., 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach. Physiol. Biochem. Zool. 76, 165–179. https://doi.org/10.1086/367950

Hungate, R., 1966. The rumen and its microbes. Academic Press, New York and London.

Hussey, N.E., Kessel, S.T., Aarestrup, K., Cooke, S.J., Cowley, P.D., Fisk, A.T., Harcourt, R.G., Holland, K.N., Iverson, S.J., Kocik, J.F., Mills Flemming, J.E., Whoriskey, F.G., 2015. Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. Science (80-.). 348, 1255642. 1–10. https://doi.org/10.1126/science.1255642

IPCC, 2014. Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

ISSG, 2020. Global invasive species database [WWW Document]. URL http://www.iucngisd.org/gisd/index.php

Jackson, J.B.C., 1997. Reefs since Columbus, Coral Reefs.

Jackson, J.B.C., Donovan, M.K., Cramer, K.L., Lam, V. V, 2014. Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970-2012, Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN. Available at. Gland, Switzerland.

Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science (80-.). 293, 629–638.

Jean, C., Ciccione, S., Ballorain, K., Georges, J.-Y., Bourjea, J., 2010a. Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. Oryx 44, 223–229.

Jean, C., Ciccione, S., Talma, E., Ballorain, K., Bourjea, J., 2010b. Photo-identification method for green and hawksbill turtles - First results from Reunion. Indian Ocean Turt. Newsl. 8–13.

Jeantet, L., Dell'Amico, F., Forin-Wiart, M.-A., Coutant, M., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Regis, S., Lecerf, N., Lefebre, 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.

Jeantet, L., Planas-Bielsa, V., Benhamou, S., Geiger, S., Martin, J., Siegwalt, F., Lelong, P., Gresser, J., Etienne, D., Hiélard, G., Arque, A., Regis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Delvaux, H., Guyon, C., Richard, S., Lefebvre, F., Aubert, N., Habold, 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.

Jeffkins, H., 2016. Curiosités animales. Incroyables coquilles et carapaces : tortues et autruches.

Jelinski, D.E., 1991. On the use of chi-square analyses in studies of resource utilization. Can. J. For. Res. 21, 58–65. https://doi.org/10.1139/x91-009

Jennings, S., Mélin, F., Blanchard, J.L., Forster, R.M., Dulvy, N.K., Wilson, R.W., 2008. Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 275, 1375–1383. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0192

Johan, C., Lartiges, A., 2001. Tortues marines des Antilles.

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78, 1946–1957. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1946:PANEOO]2.0.CO;2

Jones, K., Ariel, E., Burgess, G., Read, M., 2016. A review of fibropapillomatosis in green turtles (*Chelonia mydas*). Vet. J. 212, 48–57. https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2015.10.041

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.

Jordão, J.C., Bondioli, A.C.V., Guebert, F.M., de Thoisy, B., de Almeida Toledo, L.F., 2015. Green turtle (*Chelonia mydas*) genetic diversity at Paranaguá Estuarine complex feeding grounds in Brazil. Genet. Mol. Biol. 38, 346–352. https://doi.org/10.1590/S1415-475738320140353

Jørgensen, P.S., Folke, C., Carroll, S.P., 2019. Evolution in the Anthropocene: Informing governance and policy. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 50, 23.1-23.20. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024621

Kamil, A., Roitblat, H.L., 1985. The ecology of foraging behavior: implications for animal learning and memory. Annu. Rev. Psychol. 36, 141–169.

Kamil, A.C., Krebs, J.R., Pulliam, H.R. (Eds.), 1987. Foraging Behavior, Foraging Behavior. Plenium Press, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1839-2

Kelkar, N., Arthur, R., Marba, N., Alcoverro, T., 2013a. Green turtle herbivory dominates the fate of seagrass primary production in the

Lakshadweep islands (Indian Ocean). Mar. Ecol. Prog. Ser. 485, 235–243. https://doi.org/10.3354/meps10406
Kelkar, N., Arthur, R., Marbà, N., Alcoverro, T., 2013b. Greener pastures? High-density feeding aggregations of green turtles precipitate species shifts in seagrass meadows. J. Ecol. 101, 1158–1168. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12122
Kennish, R., Williams, G.A., 1997. Feeding preferences of the herbivorous crab Grapsus albolineatus: The differential influence of algal nutrient content and morphology. Mar. Ecol. Prog. Ser. 147, 87–95. https://doi.org/10.3354/meps147087
Kerninon, F., 2016. Tendances globales des herbiers, in: IFRECOR (Ed.), Etat Des Récifs Coralliens et Des Écosystèmes Associés Des Outre-Mer Français En 2015. pp. 50–53.
Kerninon, F., 2012. Premières actions de mise en place d'un réseau d'observation des herbiers de l'Outre-mer. Universite de Bretagne Occidentale, Brest.
Kilminster, K., Mcmahon, K., Waycott, M., Kendrick, G.A., Scanes, P., Mckenzie, L., O'brien, K.R., Lyons, M., Ferguson, A., Maxwell, P., Glasby, T., Udy, J., 2015. Unravelling complexity in seagrass systems for management: Australia as a microcosm. Sci. Total Environ. 534, 97–109. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.04.061
King, M.D., Howat, I.M., Candela, S.G., Noh, M.J., Jeong, S., Noël, B.P.Y., Broeke, M.R. Van Den, Wouters, B., Negrete, A., 2020. Dynamic ice loss from the Greenland Ice Sheet driven by sustained glacier retreat. Commun. Earth Environ. 1, 1–7. https://doi.org/10.1038/s43247-020-0001-2
Kittle, R.P., McDermid, K.J., Muehlstein, L., Balazs, G.H., 2018. Effects of glyphosate herbicide on the gastrointestinal microflora of Hawaiian green turtles (*Chelonia mydas*) Linnaeus. Mar. Pollut. Bull. 127, 170–174. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.11.030
Kruczynski, W.L., Fletcher, P.J., 2012. Tropical Connections South Florida's marine environment. IAN Press, University of Maryland Center for Environmental Science.
Labeeuw, L., Martone, P.T., Boucher, Y., Case, R.J., 2015. Ancient origin of the biosynthesis of lignin precursors. Biol. Direct 10, 1–21. https://doi.org/10.1186/s13062-015-0052-y
Lal, A., Arthur, R., Marbà, N., Lill, A.W.T., Alcoverro, T., 2010. Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (*Chelonia mydas*) densities substantially alters seagrass meadows. Biol. Conserv. 143, 2730–2738. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.020
Lamb, J.B., van de Water, J.A.J.M., Bourne, D.G., Altier, C., Hein, M.Y., Fiorenza, E.A., Abu, N., Jompa, J., Harvell, C.D., 2017. Seagrass ecosystems reduce exposure to bacterial pathogens of humans, fishes, and invertebrates. Science (80-.). 355, 731–733.
Landry, Melissa S, Christopher, A.E., Taggart, T., Landry, M S, Taggart, C.T., 2010. "'Turtle watching'" conservation guidelines: green turtle (*Chelonia mydas*) tourism in nearshore coastal environments. Biodivers. Conserv. 19, 305–312. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9707-2
Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M., 2006. Seagrasses : Biology, Ecology, and Conservation, Library.
Lechowicz, M.J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. Oecologia 52, 22–30. https://doi.org/10.1007/BF00349007
Lee, K.S., Dunton, K.H., 1997. Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex Konig. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 210, 53–73. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02720-7
Lee, K.S., Short, F.T., Burdick, D.M., 2004. Development of a nutrient pollution indicator using the seagrass, *Zostera marina*, along nutrient gradients in three New England estuaries. Aquat. Bot. 78, 197–216. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2003.09.010
Legrand, H., 2010. Cartographie des biocénoses benthiques du littoral martiniquais et eutrophisation en zone récifale en relation avec les sources de pression d'origine anthropique. EPHE.
Legrand, H., 2009. Base de données cartographique des fonds marins côtiers de la Martinique. Biocénoses benthiques. Fort de France.
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
Les, D.H., Cleland, M.A., Waycott, M., 1997. Phylogenetic studies in Alismatidae, II: Evolution of marine angiosperms (seagrasses) and hydrophily. Syst. Bot. 22, 443–463. https://doi.org/10.2307/2419820
Limpus, C., Chaloupka, M., 1997. Nonparametric regression modelling of green sea turtle growth rates (southern Great Barrier Reef). Mar. Ecol. Prog. Ser. 149, 23–34. https://doi.org/10.3354/meps149023
Lipkin, Y., 1979. Quantitative aspects of seagrass communities, particularly of those dominated by *Halophila stipulacea*, in Sinai (northern Red Sea). Aquat. Bot. 7, 119:128.
Lipkin, Y., 1975a. *Halophila stipulacea*, a review of a successful immigration. Aquat. Bot. 1, 203–215. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90023-6
Lipkin, Y., 1975b. *Halophila stipulacea* in Cyprus and Rhodes, 1967-1970. Aquat. Bot. 1, 309–320. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90029-7
Lipkin, Y., Beer, S., Zakai, D., 2003. The seagrasses of the eastern Mediterranean and the Red Sea, in: Green, E.., Short, F.T. (Eds.), World Atlas of Seagrasses. University of California Press, Berkeley, USA, pp. 65–73.
Littler, M.M., Littler, D.S., 2011. Algae, Turf, in: Hopley, D. (Ed.), Encyclopedia of Modern Coral Reefs. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_174
Lobel, P.S., Ogden, J.C., 1981. Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. Mar. Biol. 64, 173–183. https://doi.org/10.1007/BF00397106
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
Lopez, R., Malardé, J.P., Royer, F., Gaspar, P., 2014. Improving argos doppler location using multiple-model kalman filtering. IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 52, 4744–4755. https://doi.org/10.1109/TGRS.2013.2284293
Louis-Jean, L., 2019. Étude de la pêche artisanale côtière aux filets de fond aux Antilles françaises afin de réduire les captures accidentelles de

tortues marines et obtenir une activité plus durable. EPHE Paris.
Louis-Jean, L., Lenfant, P., Galzin, R., Marechal, J., 2008. Crossing fishery statistics with marine turtle bycatch data and habitat mapping in Martinique, FWI, in: Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Gosier, Guadeloupe, French West Indies, pp. 375–379.
Low-Décarie, E., Chivers, C., Granados, M., 2014. Rapidly spreading seagrass invades the Caribbean with unknown ecological consequences. Front. Ecol. Environ. 12, 545–546. https://doi.org/10.1890/14.WB.015
Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. Am. Nat. 112, 23–39.
Lutcavage, M.E., Plotkin, P., Witherington, B., Lutz, P.L., 1997. Human impacts on sea turtle survival, in: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles, Volume I. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 387–409.
MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100, 603–609.
MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography: monographs in population biology. Princeton University Press.
Majdi, N., Hette-Tronquart, N., Auclair, E., Bec, A., Chouvelon, T., Cognie, B., Danger, M., Decottignies, P., Dessier, A., Desvilettes, C., Dubois, S., Dupuy, C., Fritsch, C., Gaucherel, C., Hedde, M., Jabot, F., Lefebvre, S., Marzloff, M.P., Pey, B., Peyrard, N., Powolny, T., Sabbadin, R., Thébault, E., Perga, M.E., 2018. There's no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. Food Webs 17, e00100. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100
Makowski, C., Seminoff, J.A., Salmon, M., Seminoff, Æ.J.A., Seminoff, J.A., Salmon, M., 2006. Home range and habitat use of juvenile Atlantic green turtles (*Chelonia mydas* L.) on shallow reef habitats in Palm Beach, Florida, USA. Mar. Biol. 148, 1167–1179. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0150-y
Manh Nguyen, H., Savva, I., Kleitou, P., Kletou, D., Lima, F.P., Sapir, Y., Winters, G., 2020. Seasonal dynamics of native and invasive *Halophila stipulacea* populations—A case study from the northern Gulf of Aqaba and the eastern Mediterranean Sea. Aquat. Bot. 162, 103205. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103205
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.
Marbà, N., Duarte, C.M., 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 174, 269–280. https://doi.org/10.3354/meps174269
Marcovaldi, M.A.G., Thomé, J.C.A., 1999. Reducing threats to turtles, in: Eckert, K.L., Bjorndal, K.A., Abreu-grobois, F.A., Donnelly, M. (Eds.), Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. IUCN / SSC Marine Turtle Specialist Group, pp. 165–168.
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
Marsh, H., Saalfeld, W.K., 1989. Aerial surveys of sea turtles in the northern Great Barrier Reef Marine Park. Wildl. Res. 16, 239–249. https://doi.org/10.1071/WR9890239
Marsh, H., Sinclair, D.F., 1989. Correcting for visibility bias in strip transect aerial surveys of aquatic fauna. J. Wildl. Manage. 53, 1017–1024. https://doi.org/10.2307/3809604
Martínez, M.L., Intralawan, A., Vázquez, G., Pérez-Maqueo, O., Sutton, P., Landgrave, R., 2007. The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. Ecol. Econ. 63, 254–272. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.10.022
Martone, P.T., Estevez, J.M., Lu, F., Ruel, K., Denny, M.W., Somerville, C., Ralph, J., 2009. Discovery of lignin in seaweed reveals convergent evolution of cell-wall architecture. Curr. Biol. 19, 169–175. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.12.031
Mazor, T., Beger, M., Mcgowan, J., Possingham, H.P., Kark, S., 2016. The value of migration information for conservation prioritization of sea turtles in the Mediterranean. Glob. Ecol. Biogeogr. 25, 540–552. https://doi.org/10.1111/geb.12434
Mcclintock, B.T., London, J.M., Cameron, M.F., Boveng, P.L., 2015. Modelling animal movement using the Argos satellite telemetry location error ellipse. Methods Ecol. Evol. 6, 266–277. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12311
McCormick, P. V., Cairns, J.J., 1997. Algal indicators of aquatic ecosystem condition and change, in: Wang, W., Gorsuch, J.W., Hughes, J. (Eds.), Plants for Environmental Studies. CRC Press, pp. 177–207. https://doi.org/10.5860/choice.35-2694
Mcdermid, K.J., Stuercke, B., Balazs, G.H., 2007. Nutritional composition of marine plants in the diet of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in the Hawaiian Islands. Bull. Mar. Sci. 81, 55–71.
McKenzie, L.J., Nordlund, L.M., Jones, B.L., Cullen-Unsworth, L.C., Roelfsema, C., Unsworth, R.K.F., 2020. The global distribution of seagrass meadows. Environ. Res. Lett. 15. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab7d06
Méndez-Fernandez, P., Kiszka, J.J., Heithaus, M.R., Beal, A., Vandersarren, G., Caurant, F., Spitz, J., Taniguchi, S., Montone, R.C., 2018. From banana fields to the deep blue: Assessment of chlordecone contamination of oceanic cetaceans in the eastern Caribbean. Mar. Pollut. Bull. 137, 56–60. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.10.012
Mendonça, M.T., 1983. Movements and feeding ecology of immature green turtles (*Chelonia mydas*) in a Florida lagoon. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. 4, 1013–1023. https://doi.org/10.2307/1445104
Messerli, B., Grosjean, M., Hofer, T., Nu, L., Christian, P., 2000. From nature-dominated to human-dominated environmental changes. Quat. Sci. Rev. 19, 459–479.
Météo France, n.d. Aperçu climatologique [WWW Document]. URL http://pluiesextremes.meteo.fr/antilles/spip.php?rubrique3 (accessed 9.14.20).
Meylan, A., 1983. Marine turtles of the Leeward Islands, Lesser Antilles. Atoll Res. Bull. 278, 1–24. https://doi.org/10.5479/si.00775630.278.1
Meylan, A.B., 1999. International movements of immature and adult hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean Region. Chelonian Conserv. Biol. 3, 189–194.
Michener, R., Lajtha, K., 2008. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Second Edition, Stable Isotopes in Ecology and

Environmental Science: Second Edition. https://doi.org/10.1002/9780470691854
Millenium Ecosystem Assessment, 2005a. Ecosystems and human well-being: wetlands and water. World Resources Institute, Washington, D.C.
Millenium Ecosystem Assessment, 2005b. Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, D.C.
Miloslavich, P., Díaz, J.M., Klein, E., Alvarado, J.J., Díaz, C., Gobin, J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J.J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A.C., Robertson, R., Zapata, F., Martín, A., Castillo, J., Kazandjian, A., Ortiz, M., 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. PLoS One 5, e11916. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011916
Miloslavich, P., Klein, E., 2005. Linking marine biodiversity research and conservation in the Caribbean, in: Caribbean Marine Biodiversity. DEStech Publications, inc., Pennsylvania, USA, pp. 3–18.
Milot, E., Béchet, A., Maris, V., 2020. The dimensions of evolutionary potential in biological conservation, Evolutionary Applications. https://doi.org/10.1111/eva.12995
Minamikawa, S., Naito, Y., Sato, K., Matsuzawa, Y., Bando, T., Sakamoto, W., 2000. Maintenance of neutral buoyancy by depth selection in the loggerhead turtle *Caretta caretta*. J. Exp. Biol. 203, 2967–2975.
Moisan, E., 2014. Première étude de l'herbier *Halophila stipulacea* dans les eaux de Saint-Martin (FWI). Università Di Corsica - Pasquale Paoli.
Moncada, F., Abreu-Grobois, F.A., Muhlia-Melo, A., Bell, C., Tröeng, S., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Meylan, A.B., Zurita, J., Espinosa, G., Nodarse, G., Márquez-millán, R., Foley, A., Ehrhart, L., 2006. Movement patterns of green turtles (*Chelonia mydas*) in Cuba and adjacent Caribbean waters inferred from flipper tag recaptures. J. Herpetol. 40, 22–34. https://doi.org/10.1670/39-05A.1
Moore, C.J., 2008. Synthetic polymers in the marine environment: A rapidly increasing, long-term threat. Environ. Res. 108, 131–139. https://doi.org/10.1016/j.envres.2008.07.025
Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., De Suiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. Ecol. Lett. 7, 584–600. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x
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
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.
Mortimer, J.A., 1981. The feeding ecology of the West Caribbean green turtle (*Chelonia mydas*) in Nicaragua. Ecology 13, 49–58. https://doi.org/10.2307/2387870
Mtwana Nordlund, L., Koch, E.W., Barbier, E.B., Creed, J.C., 2016. Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. PLoS One 11, 1–23. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163091
Murphy, W.K., Masters, K.R., 1978. Gross heat of combustion of northern red oak (*Quercus rubra*) chemical components. Wood Sci. 10, 139–141.
Musick, J.A., Limpus, C.J., 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles, in: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles. CRC Press, pp. 137–163.
Muthukrishnan, R., Chiquillo, K.L., Cross, C., Fong, P., Kelley, T., Toline, C.A., Zweng, R., Willette, D.A., 2020. Little giants: a rapidly invading seagrass alters ecosystem functioning relative to native foundation species. Mar. Biol. 167, 1–15. https://doi.org/10.1007/s00227-020-03689-8
Myers, N., Mittermeierf, R.A., Mittermeierf, C.G., Da Fonsecat, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, 853–858.
Nagelkerken, I., Blaber, S.J.M., Bouillon, S., Green, P., Haywood, M., Kirton, L.G., Meynecke, J.O., Pawlik, J., Penrose, H.M., Sasekumar, A., Somerfield, P.J., 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. Aquat. Bot. 89, 155–185. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.007
Naro-Maciel, E., Arengo, F., Galante, P., Vintinner, E., Holmes, K.E., Balazs, G., Sterling, E.J., 2018. Marine protected areas and migratory species: Residency of green turtles at Palmyra Atoll, Central Pacific. Endanger. Species Res. 37, 165–182. https://doi.org/10.3354/esr00922
Neu, C.W., Byers, C.R., Peek, J.M., 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. J. Wildl. Manage. 38, 541–545. https://doi.org/10.2307/3800887
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., Maillet, 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
O'brien, K.R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G.A., Udy, J.W., Ferguson, A.J.P., Kilminster, K., Scanes, P., Mckenzie, L.J., Mcmahon, K., Adams, M.P., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P.J., Radke, L., Christianen, J.A., Dennison, W.C., 2018. Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. Mar. Pollut. Bull. 134, 166–176. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.006
Océan et climat, 2015. Océan et climat - Fiches scientifiques.
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.I.M., Daganhardt, H., Cebula, R., 1983. Diel foraging patterns in juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in St. Croix United States Virgin Islands. J. Exp. Biol. 66, 199–205. https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90160-0
Okuyama, J., Nakajima, K., Noda, T., Kimura, S., Kamihata, H., 2013. Ethogram of immature green turtles : behavioral strategies for somatic growth in large marine herbivores. PLoS One 8. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065783
Olsen, J., Rouzé, P., Verhelst, B., Lin, Y., Nature, T.B.-, 2016, U., 2016. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation

to the sea. Nature 530, 331–335.
Olson, D.M., Dinerstein, E., 2002. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. Ann. Missouri Bot. Gard. 89, 199–224. https://doi.org/10.4135/9781412939591.n329
Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. Bioscience 51, 933–938. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2
OMI, 2020. Application de la Convention sur la gestion des eaux de ballast [WWW Document]. URL https://www.imo.org/fr/MediaCentre/HotTopics/Pages/Implementing-the-BWM-Convention.aspx (accessed 5.21.21).
Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck JR., K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. Bioscience 56, 987–996. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:agcfse]2.0.co;2
Ortolé, C., 2012. Dynamique de population de l'espèce invasive *Halophila stipulacea* en Martinique.
Patin, R., Etienne, M.P., Lebarbier, E., Chamaillé-Jammes, S., Benhamou, S., 2020. Identifying stationary phases in multivariate time series for highlighting behavioural modes and home range settlements. J. Anim. Ecol. 89, 44–56. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13105
Patrício, R., Diez, C.E., Dam, R.P. Van, van Dam, R.P., 2014. Spatial and temporal variability of immature green turtle abundance and somatic growth in Puerto Rico. Endanger. Species Res. 23, 51–62. https://doi.org/10.3354/esr00554
Pérez, D., Guevara, M., Bone, D., 2006. Temporal variation of biomass and productivity of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in Venezuela, Southern Caribbean. Rev. Biol. Trop. 54, 329–339. https://doi.org/10.15517/rbt.v54i2.13873
Perga, M.É., Danger, M., Dubois, S., Fritch, C., Gaucherel, C., Hubas, C., Jabot, F., Lacroix, G., Lefebvre, S., Marmonier, P., Bec, A., 2018. Strengths, weaknesses, and opportunities of French research in trophic ecology. Comptes Rendus - Biol. 341, 301–314. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.05.001
Pergent, G., Bazairi, H., Bianchi, C.N., Boudouresque, C.F., Buia, M.C., Clabaut, P., Harmelin-Vivien, M., Mateo, M.A., Montefalcone, M., Morri, C., Orfanidis, S., Pergent-Martini, C., Semroud, R., Serrano, O., Verlaque, M., 2012. Les herbiers de Magnoliophytes marines de Méditerranée : résilience et contribution à l'atténuation des changements climatiques. Glad, Suisse et Malaga, Espagne.
Peterson, B.J., Rose, C.D., Rutten, L.M., Fourqurean, J.W., 2002. Disturbance and recovery following catastrophic grazing: studies of a successional chronosequence in a seagrass bed. Oikos 97, 361–370. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970306.x
Pikesley, S.K., Agamboue, P.D., Bayet, J.P., Bibang, J.N., Bonguno, E.A., Boussamba, F., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Du Plessis, P., Faure, F.E., Fay, J.M., Formia, A., Godley, B.J., Kema, J.R.K., Mabert, B.D.K., Manfoumbi, J.C., Asseko, G.M., Metcalfe, K., Minton, G., Nelms, S., Ngouessono, S., Nzegoue, J., Ogandanga, C., Oliwina, C.K.K., Otsagha, F., Parnell, R.J., Gnandji, M.S., Sounguet, G.P., Wada, M., White, L., Witt, M.J., 2018. A novel approach to estimate the distribution, density and at-sea risks of a centrally-placed mobile marine vertebrate. Biol. Conserv. 221, 246–256. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.011
Pilcher, N., 2010. Population structure and growth of immature green turtles at Mantanani, Sabah, Malaysia. J. Herpetol. 44, 168–171. https://doi.org/10.1670/08-115.1
Pinchon, R., 1967. Quelques aspects de la nature aux Antilles.
Piovano, S., Lemons, G.E., Ciriyawa, A., Ciriyawa, A., Batibasaga, A., Seminoff, J.A., 2020. Diet and recruitment of green turtles in Fiji, South Pacific, inferred from in-water capture and stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 640, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps13287
Plot, V., Jenkins, T., Robin, J.-P., Fossette, S., Georges, J.-Y., 2013. Leatherback turtles are capital breeders: morphometric and physiological evidence from longitudinal monitoring. Physiol. Biochem. Zool. 86, 385–397. https://doi.org/10.1086/671127
Plotkin, P.T., 1994. Migratory and reproductive behavior of the olive ridley turtle, *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829), in the eastern Pacific Ocean. Texas A&M University.
PNUE-CAR/UCR, 2019. Annexes I, II, III du protocole SPAW.
PNUE-CAR/UCR, 1990. SPAW - Protocole relatif aux zones et à la vie sauvage spécialement protégées à la convention pour la protection et la mise en valeur du milieu marin dans la région des Caraïbes. Kingston, Jamaïque.
PNUE-CAR/UCR, 1983. Note explicative - La Convention de Cartagena. Kingston, Jamaïque.
PNUE, 2021. Programme pour l'environnement des Caraïbes et secrétariat de la Convention de Carthagène [WWW Document]. URL https://www.unep.org/cep/fr (accessed 4.15.21).
Polis, G.A., Strong, D.R., 1996. Food web complexity and community dynamics.pdf. Am. Nat. 147, 813–846.
Preen, A., 1995. Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. Mar. Ecol. Prog. Ser. 124, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps124201
Price, J.T., Paladino, F. V., Lamont, M.M., Witherington, B.E., Bates, S.T., Soule, T., 2017. Characterization of the juvenile green turtle (*Chelonia mydas*) microbiome throughout an ontogenetic shift from pelagic to neritic habitats. PLoS One 12, 1–13. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177642
Pritchard, P.C.H., 1997. Evolution, phylogeny and current status, in: Lutz, P.L., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles. CRC Press, pp. 1–28.
Putman, N.F., Verley, P., Shay, T.J., Lohmann, K.J., 2012. Simulating transoceanic migrations of young loggerhead sea turtles: merging magnetic navigation behavior with an ocean circulation model. J. Exp. Biol. 215, 1863–1870. https://doi.org/10.1242/jeb.067587
Pyke, G.H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15, 523–575. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523
Quiñones, J., García-Godos, I., Llapapasca, M., Van Ordt, F., Paredes, E., 2015. The black sea turtle (*Chelonia mydas agassizii*) at Lobos de Tierra

Island, Northern Peru: High densities in small areas. South Am. J. Herpetol. 10, 178–186. https://doi.org/10.2994/SAJH
Reed, M.L., 2016. Towards adaptive management of mooring systems to reduce the threats of yachting tourism in marine protected areas. Dalhousie University Halifax, Nova Scotia.
Reich, Kimberly J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2007. The "lost years" of green turtles: using stable isotopes to study cryptic lifestages. Biol. Lett. 3, 712–714. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0394
Reich, K. J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2007. The "lost years" of green turtles: using stable isotopes to study cryptic lifestages. Biol. Lett. 3, 712–714. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0394
Riaux-Gobin, C., Andrzej, W., Kociolek, P., Ector, L., Chevallier, D., Compère, P., 2017a. New epizoic diatom (Bacillariophyceae) species from sea turtles in the Eastern Caribbean and South Pacific. Diatom Res. 32, 109–125. https://doi.org/10.1080/0269249X.2017.1299042
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. 1–14. https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1843077
Riaux-Gobin, C., Riaux-Gobin, C., Witkowski, A., Kociolek, J.P., Chevallier, D., 2020. *Navicula dermochelycola* sp. nov., presumably an exclusively epizoic diatom on sea turtles *Dermochelys coriacea* and *Lepidochelys olivacea* from French Guiana. Oceanol. Hydrobiol. Stud. 49, 132–139. https://doi.org/10.1515/ohs-2020-0012
Riaux-Gobin, C., Witkowski, A., Chevallier, D., 2017b. Two new *Tursiocola* species (Bacillariophyta) epizoic on green turtles (<i>Chelonia mydas<§i>) in French Guiana and Eastern Caribbean. Fottea 17, 150–163. https://doi.org/10.5507/fot.2017.007
Rice, M.R., Balazs, G.H., Hallacher, L., Dudley, W., Watson, G., Krusell, K., Larson, B., 2000. Diving, basking, and foraging patterns of a sub-adult green turtle at Punalu'u, Hawaii. Proc. 18th Int. Symp. Sea Turt. Biol. Conserv. 229–231.
Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Biodivers. Res. 6, 93–107.
Richardson, M.F., Sherman, C.D., Lee, R.S., Bott, N.J., Hirst, A.J., 2016. Multiple dispersal vectors drive range expansion in an invasive marine species. Mol. Ecol. 25, 5001–5014. https://doi.org/10.1111/mec.13817
Rivera-Milán, F.F., Nava, M., Schut, K., Simal, F., 2019. Green and hawksbill turtle abundance and population dynamics at foraging grounds in Bonaire, Caribbean Netherlands. Endanger. Species Res. 40, 243–256. https://doi.org/10.3354/ESR00996
Roberts, C.M., McClean, C.J., Veron, J.E.N., Hawkins, J.P., Allen, G.R., McAllister, D.E., Mittermeier, C.G., Schueler, F.W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C., Werner, T.B., 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. Science (80-.). 295, 1280–1284. https://doi.org/10.1126/science.1067728
Rodriguez, A., Heck Jr, K., 2020. Green turtle herbivory and its effects on the warm, temperate seagrass meadows of St. Joseph Bay, Florida (USA). Mar. Ecol. Prog. Ser. 639, 37–51. https://doi.org/10.3354/meps13285
Rodriguez, A.R., Heck, K.L., 2021. Approaching a tipping point? Herbivore carrying capacity estimates in a rapidly changing, seagrass-dominated Florida Bay. Estuaries and Coasts 44, 522–534. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00866-2
Roos, D., Pelletier, D., Ciccione, S., Taquet, M., Hughes, G., 2005. Aerial and snorkelling census techniques for estimating green turtle abundance on foraging areas: A pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). Aquat. Living Resour. 18, 193–198. https://doi.org/10.1051/alr:2005021
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 Kane'ohe Bay Region of the Hawaiian islands: a 28-year study. Pacific Sci. 63, 181–192. https://doi.org/10.2984/049.063.0202
Sabatier, P., Mottes, C., Cottin, N., Evrard, O., Comte, I., Piot, C., Gay, B., Arnaud, F., Lefevre, I., Develle, A.L., Deffontaines, L., Plet, J., Lesueur-Jannoyer, M., Me Poulenard, J., 2021. Evidence of chlordecone resurrection by glyphosate in french west indies. Environ. Sci. Technol. 55, 2296–2306. https://doi.org/10.1021/acs.est.0c05207
Safi, M., Remacle, M., Gouazé, M., Levasseur, O., Rivolet, M., de Montgolfier, B., 2018. Evaluation de l'impact touristique sur le comportement des tortues vertes (*Chelonia mydas*) sur leurs sites d'alimentation en Martinique.
Sarrazin, F., Lecomte, J., 2016. Evolution in the Anthropocene. Science (80-.). 351, 922–923. https://doi.org/10.1126/science.aad6756
Scheibling, R.E., Patriquin, D.G., Filbee-Dexter, K., 2018. Distribution and abundance of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* and associated benthic macrofauna in Carriacou, Grenadines, Eastern Caribbean. Aquat. Bot. 144, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.10.003
Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2, 369–404. https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101
Schofield, G., Bishop, C.M., Katselidis, K.A., Dimopoulos, P., Pantis, J.D., Hays, G.C., 2009. Microhabitat selection by sea turtles in a dynamic thermal marine environment. J. Anim. Ecol. 78, 14–21. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.0
Schofield, G., Hays, G.C., Almpanidou, V., Mazaris, A.D., Gkazinou, C., 2017. Global sea turtle conservation successes. Sci. Adv. 3, e1600730. https://doi.org/10.1126/sciadv.1600730
Schofield, G., Hobson, V.J., Fossette, S., Lilley, M.K.S., Katselidis, K.A., Hays, G.C., 2010. Fidelity to foraging sites, consistency of migration routes and habitat modulation of home range by sea turtles. Divers. Distrib. 16, 840–853. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00694.x
Schwarz, A.M., Hellblom, F., 2002. The photosynthetic light response of *Halophila stipulacea* growing along a depth gradient in the Gulf of Aqaba, the Red Sea. Aquat. Bot. 74, 263–272. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00080-3

Schwarzschild, A.C., Kenworthy, W.J., Zieman, J.C., 2008. Leaf growth of the seagrass *Syringodium filiforme* in outer Florida Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. 83, 571–585.

Scott, A.L., York, P.H., Duncan, C., Macreadie, P.I., Connolly, R.M., Ellis, M.T., Jarvis, J.C., Jinks, K.I., Marsh, H., Rasheed, M.A., 2018. The role of herbivory in structuring tropical seagrass ecosystem service delivery. Front. Plant Sci. 9, 1–10. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00127

Scott, A.L., York, P.H., Rasheed, M.A., 2020a. Green turtle (*Chelonia mydas*) grazing plot formation creates structural changes in a multi-species Great Barrier Reef seagrass meadow. Mar. Environ. Res. 162, 105183. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105183

Scott, A.L., York, P.H., Rasheed, M.A., 2020b. Herbivory has a major influence on structure and condition of a great barrier reef subtropical seagrass meadow. Estuaries and Coasts 44, 506–521. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00868-0

Seminoff, J. a., Jones, T.T., Resendiz, A., Nichols, W.J., Chaloupka, M.Y., 2003. Monitoring green turtles (*Chelonia mydas*) at a coastal foraging area in Baja California, Mexico: multiple indices to describe population status. J. Mar. Biol. Assoc. UK 83, 1355–1362. https://doi.org/10.1017/S0025315403008816

Seminoff, J.A., 2004. *Chelonia mydas*, The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468.

Seminoff, J.A., Allen, C.D., Balazs, G.H., Dutton, P.H., Eguchi, T., Haas, H.L., Hargrove, S.A., Jensen, M., Klemm, D.L., Lauritsen, A.M., MacPherson, S.L., Opay, P., Possardt, E.E., Pultz, S., Seney, E., Van Houtan, K.S., Waples, R.S., 2015. Status review of the green turtle *(Chelonia mydas)* under the U.S. Endangered Species Act, NOAA Technical Memorandum, NOAA-NMFS-SWFSC-539. 571pp.

Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J., 2006. Diet of East Pacific green turtles (*Chelonia mydas*) in the Central Gulf of California, México. J. Herpetol. 36, 447. https://doi.org/10.2307/1566189

Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J., 2002. Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 242, 253–265. https://doi.org/10.3354/meps242253

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

Seminoff, J.A., Zárate, P., Coyne, M., Foley, D.G., Parker, D., Lyon, B.N., Dutton, P.H., 2008. Post-nesting migrations of Galápagos green turtles *Chelonia mydas* in relation to oceanographic conditions: Integrating satellite telemetry with remotely sensed ocean data. Endanger. Species Res. 4, 57–72. https://doi.org/10.3354/esr00066

Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., Swift, D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Bioscience 37, 789–795.

Sermage, C., 2006. Suivi écologique des herbiers de la côte Sud Caraïbe de la Martinique et impact des ancres des bateaux de plaisance.

Shimada, T., Limpus, C.J., Hamann, M., Bell, I., Esteban, N., Groom, R., Hays, G.C., 2020. Fidelity to foraging sites after long migrations. J. Anim. Ecol. 89, 1008–1016. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13157

Short, F., Carruthers, T., Dennison, W., Waycott, M., 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 350, 3–20. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012

Short, F.T., Kosten, S., Morgan, P.A., Malone, S., Moore, G.E., 2016. Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants. Aquat. Bot. 135, 3–17. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.06.006

Short, F.T., Neckles, H.A., 1999. The effects of global climate change on seagrasses. Aquat. Bot. 63, 169–196. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00117-X

Short, F.T., Polidoro, B., Livingstone, S.R., Carpenter, K.E., Bandeira, S., Bujang, J.S., Calumpong, H.P., Carruthers, T.J.B., Coles, R.G., Dennison, W.C., Erftemeijer, P.L.A., Fortes, M.D., Freeman, A.S., Jagtap, T.G., Kamal, A.H.M., Kendrick, G.A., Judson Kenworthy, W., La Nafie, Y.A., Nasution, I.M., Orth, R.J., Prathep, A., Sanciangco, J.C., Tussenbroek, B. van, Vergara, S.G., Waycott, M., Zieman, J.C., 2011. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. Biol. Conserv. 144, 1961–1971. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010

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., 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. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108742

Silvestri, S., Bagstad, K. (Eds.), 2010. Framing the flow: Innovative approaches to understand, protect and value ecosystem services across linked habitats.

Smith, K.A., Tabatabai, M.A., 2003. Automated instruments for the determination of total Carbon, Hydrogen, Nitrogen, Sulfur, and Oxygen, in: Smith, K.A., Cresser, M.S. (Eds.), Soil and Environmental Analysis: Modern Instrumental Techniques, Third Edition. CRC Press, p. 700.

Smulders, F.O., O'Shea, O.R., Christianen, M.J., 2021. Animal-borne video reveals atypical behaviour in provisioned green turtles: A global perspective of a widespread tourist activity. Glob. Ecol. Conserv. 25, e01417. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01417

Smulders, F.O.H., Vonk, J.A., Engel, M.S., Christianen, M.J.A., 2017. Expansion and fragment settlement of the non-native seagrass *Halophila stipulacea* in a Caribbean bay. Mar. Biol. Res. 13, 967–974.

Snape, R.T.E., Bradshaw, P.J., Broderick, A.C., Fuller, W.J., Stokes, K.L., Godley, B.J., 2018. Off-the-shelf GPS technology to inform marine protected areas for marine turtles. Biol. Conserv. 227, 301–309. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.029

Snape, R.T.E., Broderick, A.C., Çiçek, B.A., Fuller, W.J., Glen, F., Stokes, K., Godley, B.J., 2016. Shelf life: Neritic habitat use of a turtle population highly threatened by fisheries. Divers. Distrib. 22, 797–807. https://doi.org/10.1111/ddi.12440

Southwood Williard, A., 2013. Physiology as integrated systems, in: Wyneken, J., Lohmann, K.J., Musick, J.A. (Eds.), The Biology of Sea Turtles, Volume III. CRC Press, pp. 1–30.

Spalding, M.D., Agostini, V.N., Rice, J., Grant, S.M., 2012. Pelagic provinces of the world: a biogeographic classification of the world's surface pelagic waters. Ocean Coast. Manag. 60, 19–30. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.12.016

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. Bioscience 57, 573–583. https://doi.org/10.1641/B570707

Spicer, R.A., 2017. Tibet, the Himalaya, Asian monsoons and biodiversity – In what ways are they related? Plant Divers. 39, 233–244. https://doi.org/10.1016/j.pld.2017.09.001

Steele, L., Valentine, J.F., 2015. Seagrass deterrence to mesograzer herbivory: evidence from mesocosm experiments and feeding preference trials. Mar. Ecol. Prog. Ser. 524, 83–94. https://doi.org/10.3354/meps11127

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.

Steneck, R.S., Bellwood, D.R., Hay, M.E., 2017. Herbivory in the marine realm. Curr. Biol. 27, R484–R489. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.021

Stewart, K., Norton, T., Mohammed, H., Browne, D., Clements, K., Thomas, K., Yaw, T., Horrocks, J., 2016. Effects of "swim with the turtles" tourist attractions on green sea turtle (*Chelonia mydas*) health in Barbados, West Indies. J. Wildl. Dis. 52, S104–S117. https://doi.org/10.7589/52.2S.S104

Stewart, K.R., James, M.C., Roden, S., Dutton, P.H., 2013. Assignment tests, telemetry and tag-recapture data converge to identify natal origins of leatherback turtles foraging in Atlantic Canadian waters. J. Anim. Ecol. 82, 791–803. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12056

Stoner, A., 1980. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrasses. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3, 105–111. https://doi.org/10.3354/meps003105

Stoner, A.W., 2003. What constitutes essential nursery habitat for a marine species? A case study of habitat form and function for queen conch. Mar. Ecol. Prog. Ser. 257, 275–289.

Strindberg, S., Coleman, R.A., Perez, V.R.B., Campbell, C.L., Majil, I., Gibson, J., 2016. In-water assessments of sea turtles at Glover's Reef Atoll, Belize. Endanger. Species Res. 31, 211–225. https://doi.org/10.3354/esr00765

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.

Sykora-Bodie, S.T., Bezy, V., Johnston, D.W., Newton, E., Lohmann, K.J., 2017. Quantifying nearshore sea turtle densities: applications of unmanned aerial systems for population assessments. Sci. Rep. 7, 1–7. https://doi.org/10.1038/s41598-017-17719-x

Terrados, J., Ramírez-García, P., Hernández-Martínez, Ó., Pedraza, K., Quiroz, A., 2008. State of *Thalassia testudinum* Banks ex König meadows in the Veracruz Reef System, Veracruz, México. Aquat. Bot. 88, 17–26. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.08.003

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. https://doi.org/10.2307/1351619

Thomson, J.A., Cooper, A.B., Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Dill, L.M., 2013. Correcting for heterogeneous availability bias in surveys of long-diving marine turtles. Biol. Conserv. 165, 154–161. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.06.005

Thomson, J.A., Cooper, A.B., Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Dill, L.M., 2012. Heterogeneous patterns of availability for detection during visual surveys: Spatiotemporal variation in sea turtle dive-surfacing behaviour on a feeding ground. Methods Ecol. Evol. 3, 378–387. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00163.x

Thomson, J.A., Gulick, A., Heithaus, M.R., 2015. Intraspecific behavioral dynamics in a green turtle *Chelonia mydas* foraging aggregation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 532, 243–256. https://doi.org/10.3354/meps11346

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

Thomson, J.A., Whitman, E.R., Garcia-Rojas, M.I., Bellgrove, A., Ekins, M., Hays, G.C., Heithaus, M.R., 2018. 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

Tomasko, D.A., Corbett, C.A., Greening, H.S., Raulerson, G.E., 2005. Spatial and temporal variation in seagrass coverage in Southwest Florida: Assessing the relative effects of anthropogenic nutrient load reductions and rainfall in four contiguous estuaries. Mar. Pollut. Bull. 50, 797–805. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.02.010

Triplet, P., 2021. Dictionnaire de la diversité biologique et de la conservation de la nature - Septième édition.

Triplet, P., 2020. Dictionnaire de la diversité biologique et de la conservation de la nature - Sixième édition.

Troeng, S., Evans, D.R., Harrison, E., Lagueux, C.J., 2005. Migration of green turtles *Chelonia mydas* from Tortuguero, Costa Rica. Mar. Biol. 148, 435–447. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0076-4

Tussenbroek, B.I.V., Vonk, J.A., Stapel, J., Erftemeijer, P.L.A., Middelburg, J.J., Zieman, J.C., 2006. The biology of *Thalassia*: paradigms and recent advances in research, in: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, Dordre, pp. 409–439. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_18

Ugarelli, K., Chakrabarti, S., Laas, P., Stingl, U., 2017. The seagrass holobiont and its microbiome. Microorganisms 5, 81. https://doi.org/10.3390/microorganisms5040081

UICN Comité français, OFB, MNHN, 2020. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitres Faune de Martinique. Paris, France.

UNCTAD, 2000a. Review of maritime transport, in: United Nations Conference on Trade and Development. Geneva, p. 20.

UNCTAD, 2000b. Handbook of Statistics, in: United Nations Conference on Trade and Development. Geneva.

Unsworth, R.K.F., Collier, C.J., Waycott, M., Mckenzie, L.J., Cullen-Unsworth, L.C., 2015. A framework for the resilience of seagrass ecosystems. Mar. Pollut. Bull. 100, 34–46. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.08.016

Unsworth, R.K.F., Cullen-Unsworth, L.C., 2014. Biodiversity, ecosystem services, and the conservation of seagrass meadows, in: Maslo, B., Lockwood, J.L. (Eds.), Coastal Conservation. Cambridge University Press, pp. 95–130. https://doi.org/10.1017/cbo9781139137089.005

Valentine, J.F., Heck, K.L., 2021. Herbivory in seagrass meadows: an evolving paradigm. Estuaries and Coasts 44, 491–505. https://doi.org/10.1007/s12237-020-00849-3

Valentine, J.F., Heck, K.L., 1991. The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 154, 215–230. https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90165-S

Valentine, J.F., Heck, K.L., Busby, J., Webb, D., 1997. Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. Oecologia 112, 193–200. https://doi.org/10.1007/s004420050300

Valle, M., Chust, G., del Campo, A., Wisz, M.S., Olsen, S.M., Garmendia, J.M., Borja, Á., 2014. Projecting future distribution of the seagrass *Zostera noltii* under global warming and sea level rise. Biol. Conserv. 170, 74–85. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.017

van der Zee, E.M., Angelini, C., Govers, L.L., Christianen, M.J.A., Altieri, A.H., van der Reijden, K.J., Silliman, B.R., van de Koppel, J., van der Geest, M., van Gils, J.A., van der Veer, H.W., Piersma, T., de Ruiter, P.C., Olff, H., van der Heide, T., 2016. How habitat-modifying organisms structure the food web of two coastal ecosystems. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 283. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2326

van der Zee, J.P., Christianen, M.J.A., Nava, M., Velez-Zuazo, X., Hao, W., Bérubé, M., van Lavieren, H., Hiwat, M., Berzins, R., Chevalier, J., Chevallier, D., Lankester, M.C., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Becking, L.E., Palsbøll, P.J., 2019. Population recovery changes population composition at a major southern Caribbean juvenile developmental habitat for the green turtle, *Chelonia mydas*. Sci. Rep. 9, 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-019-50753-5

van Houtan, K.S., Hargrove, S.K., Balazs, G.H., 2010. Land use, macroalgae, and a tumor-forming disease in marine turtles. PLoS One 5. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012900

van Tussenbroek, B.I., van Katwijk, M.M., Bouma, T.J., van der Heide, T., Govers, L.L., Leuven, R.S.E.W., 2016. Non-native seagrass *Halophila stipulacea* forms dense mats under eutrophic conditions in the Caribbean. J. Sea Res. 115, 1–5. https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.05.005

Vander Zanden, H.B., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2013. Temporal consistency and individual specialization in resource use by green turtles in successive life stages. Oecologia 173, 767–777. https://doi.org/10.1007/s00442-013-2655-2

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.

Viana, I.G., Siriwardane-de Zoysa, R., Willette, D.A., Gillis, L.G., 2019. Exploring how non-native seagrass species could provide essential ecosystems services: a perspective on the highly invasive seagrass Halophila stipulacea in the Caribbean Sea. Biol. Invasions 21, 1461–1472. https://doi.org/10.1007/s10530-019-01924-y

Wabnitz, C.C.C., Balazs, G., Beavers, S., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Christensen, V., Hargrove, S., Pauly, D., 2010. Ecosystem structure and processes at Kaloko Honoko-hau, focusing on the role of herbivores, including the green sea turtle *Chelonia mydas*, in reef resilience. Mar. Ecol. Prog. Ser. 420, 27–44. https://doi.org/10.3354/meps08846

Walker, P., Wood, E., 2005. The Coral Reef, Life in th. ed. Facts on file, Inc.

Wallace, B.P., Dimatteo, A.D., Hurley, B.J., Finkbeiner, E.M., Alan, B., Chaloupka, M.Y., Hutchinson, B.J., Abreu-grobois, F.A., Marcovaldi, M.A., Mortimer, J.A., Musick, J.A., Pilcher, N.J., Seminoff, J.A., Troe, S., 2010. Regional Management Units for marine turtles: a novel framework for prioritizing conservation and research across multiple scales. PLoS One 5, e15465, 1–11. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015465

Waycott, M., Collier, C., Mcmahon, K., Ralph, P., Mckenzie, L., Udy, J., Grech, A., 2007. Vulnerability of seagrasses in the Great Barrier Reef to climate change., in: Johnson, J.., Marshal, P.. (Eds.), Climate Change and the Great Barrier Reef: A Vulnerability Assessment. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Australia, pp. 193–235.

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. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106

Welker, C.M., Balasubramanian, V.K., Petti, C., Rai, K.M., De Bolt, S., Mendu, V., 2015. Engineering plant biomass lignin content and composition for biofuels and bioproducts. Energies 8, 7654–7676. https://doi.org/10.3390/en8087654

Whaling, M.L., 2017. How tos for turtle tourism: a review of sea turtle tourism, its impacts, and guidelines to inform stakeholders in Martinique. Duke University.

Whiting, S., Macrae, I., Thorn, R., Murray, W., Whiting, A., 2014. Sea turtles of the Cocos (Keeling) Islands, Indian Ocean. Raffles Bull. Zool. Supplement, 168–183.

Whitman, E., Heithaus, M., García 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

WIDECAST, 2021. The WIDECAST Network [WWW Document]. URL http://www.widecast.org/who-we-are/widecast-ccs

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., Dolfi Debrot, A.O., 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, J.L., Pierce, S.J., Fuentes, M.M.P.B., Hamann, M., 2015. Effectiveness of recreational divers for monitoring sea turtle populations. Endanger. Species Res. 26, 209–219. https://doi.org/10.3354/esr00647
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., 1988. *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. Mar. Biol. 98, 447–455. https://doi.org/10.1007/BF00391121
Williams, S.L., 1987. Competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35, 91–98. https://doi.org/10.3354/meps035091
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., 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
Witherington, B., Hirama, S., Hardy, R., 2012. Young sea turtles of the pelagic *Sargassum*-dominated drift community: Habitat use, population density, and threats. Mar. Ecol. Prog. Ser. 463, 1–22. https://doi.org/10.3354/meps09970
Wood, J.R., Wood, F.E., 1981. Growth and digestibility for the green turtle (*Chelonia mydas*) fed diets containing varying protein levels. Aquaculture 25, 269–274. https://doi.org/10.1016/0044-8486(81)90188-5
Wood, J.R.J., 1974. Amino-acids essential for the growth of young green sea turtles (*Chelonia mydas*). J. World Aquac. Soc. 5, 233–248. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1974.tb00193.x
Worton, B.J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70, 164–168.
Ydenberg, R.C., Brown, J.S., Stephens, D.W., 2007. 1.Foraging: an overview, in: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (Eds.), Foraging. Behaviour and Ecology. The University of Chicago Press, London, pp. 1–28.
Zhang, Y.-H., 2008. Reviving the carbohydrate economy via multi-product lignocellulose biorefineries. J. Ind. Microbiol. Biotechnol. 35, 367–375.
Zidorn, C., 2016. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. Phytochemistry 124, 5–28. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.02.004
Zieman, J., Iverson, R., Ogden, J., 1984. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15, 151–158. https://doi.org/10.3354/meps015151
Zieman, J.C., 1974. Methods for the study of the growth and production turtle grass,. Aquaculture 4, 139–143.

Université de Strasbourg

Flora SIEGWALT--BAUDIN

École Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé STRASBOURG

Ecologie trophique de la Tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins des Antilles françaises

Rôles et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation par *Halophila stipulacea*

Résumé

Ma thèse examine l'écologie trophique de la Tortue verte *Chelonia mydas* (seul mégaherbivore des Antilles françaises) en lien avec l'expansion de la phanérogame *Halophila stipulacea* dans les Caraïbes, à l'aide de diverses méthodes (CMR, télémétrie satellitaire, densité de population, suivis du comportement et de la végétation). Nous démontrons la fidélité des tortues immatures aux sites de fourragement des Anses d'Arlet (Martinique), et en particulier, aux zones à herbiers indigènes. L'étude du régime alimentaire révèle une plasticité comportementale et physiologique au niveau populationnel, indiquant une aptitude à s'adapter à la disponibilité des ressources. Cependant, les avantages nutritionnels d'*H. stipulacea* pour les herbivores sont incertains, et les conséquences sur le comportement, la croissance, et la santé des tortues vertes, restent à évaluer. La poursuite du suivi scientifique est primordiale pour évaluer l'évolution des populations de tortues et d'herbiers, et pour suggérer des mesures de conservation favorables à la durabilité d'un système plantes-herbivores équilibré.

Mots-clés : interactions plantes-herbivores / tortues marines immatures / comportement spatial et alimentaire / densité de population / capacité de charge des herbiers / Caraïbe

Abstract

My thesis investigates the trophic ecology of the green turtle *Chelonia mydas* (the only megaherbivore in the French West Indies) in relation to the expansion of the phanerogam *Halophila stipulacea* in the Caribbean, using various methods (CMR, satellite telemetry, population density, behavioural and vegetation monitoring). We demonstrate the fidelity of immature turtles to the foraging sites of Les Anses d'Arlet (Martinique), and in particular, to areas with native seagrass. Diet studies reveal behavioural and physiological plasticity at the population level, indicating an ability to adapt to resource availability. However, the nutritional benefits of *H. stipulacea* for herbivores are uncertain, and the consequences on the behaviour, growth, and health of green turtles remain to be assessed. Continued scientific monitoring is essential to assess the evolution of turtle and seagrass populations, and to propose conservation measures to ensure the sustainability of a balanced plant-herbivore system.

Keywords: plant-herbivore interactions / immature sea turtles / spatial and feeding behaviour / population density / carrying capacity of seagrass beds / Caribbean