



**HAL**  
open science

# Écologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien

Katia Ballorain

► **To cite this version:**

Katia Ballorain. Écologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien. Sciences agricoles. Université de la Réunion, 2010. Français. NNT : 2010LARE0004 . tel-00576264

**HAL Id: tel-00576264**

**<https://theses.hal.science/tel-00576264>**

Submitted on 14 Mar 2011

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

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

UNIVERSITE DE LA REUNION  
ECOLE DOCTORALE INTERDISCIPLINAIRE

**Thèse de Doctorat**  
présentée pour obtenir le grade de Docteur

Discipline : Biologie  
Spécialité : Biologie de l'Environnement et des Populations, Ecologie

par **Katia BALLORAIN**

**Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas*  
dans les herbiers marins et algueraies  
du sud-ouest de l'océan Indien**

Soutenue publiquement le 12 Février 2010 devant la commission d'examen constituée de :

<b>Jean-Yves GEORGES</b> Chargé de recherche, CNRS IPHC, Strasbourg	Co-directeur de thèse
<b>Henri GRIZEL</b> Directeur de recherche, IFREMER, La Réunion	Co-directeur de thèse
<b>Hervé FRITZ</b> Directeur de recherche, CNRS LBBE, Lyon	Rapporteur
<b>Charles François BOUDOURESQUE</b> Professeur, Centre d'Océanologie, Marseille	Rapporteur
<b>Henrich BRUGGEMANN</b> Professeur, ECOMAR, Université de La Réunion	Examineur
<b>Georges HUGHES</b> Directeur du KwaZulu-Natal Wildlife, Afrique du Sud	Examineur
<b>Simon BENHAMOU</b> Directeur de recherche, CNRS CEFE, Montpellier	Examineur
<b>Stéphane CICCIONE</b> Directeur de Kélonia l'observatoire des tortues marines, La Réunion	Membre invité



## Résumé

Les relations interspécifiques sont un indicateur naturel de l'état de santé d'un écosystème et de son éventuelle évolution. Dans le contexte actuel de changement climatique et d'intensification des activités humaines, nous décrivons, par une approche intégrée, les interactions existant entre les tortues vertes et leurs ressources trophiques, afin de comprendre une partie de la dynamique de la biodiversité marine. La tortue verte est la seule tortue marine herbivore aux stades sub-adultes et adultes. Elle se nourrit principalement sur des herbiers et des algueraies en milieu côtier relativement peu profonds et constitue ainsi un modèle privilégié pour étudier l'écologie trophique et fonctionnelle des tortues marines en conditions naturelles.

Le travail présenté dans ce manuscrit étudie deux populations de tortues vertes : la première s'alimentant de phanérogames marines sur le site de N'Gouja à Mayotte et la seconde d'algues benthiques sur la côte ouest de l'île de La Réunion. A ce stade de l'étude, le système tortues vertes-herbier est le mieux connu. Nous pouvons proposer une synthèse des relations existant entre le comportement de plongée et d'alimentation d'individus sexuellement immatures et matures avec la disponibilité trophique au sein d'un herbier marin plurispécifique. Par ailleurs, notre étude nous a permis d'engager le monitoring du système tortues vertes – herbier marin de N'Gouja et d'en décrire les premières tendances. Il découle également de notre étude des indicateurs du stade phytodynamique d'un herbier plurispécifique et de la pression d'herbivorie exercée par les tortues vertes qui nous permettent d'envisager les réponses écosystémiques d'un système tel que celui de N'Gouja sous différents scénarii environnementaux. Enfin, dans un cadre plus large, nous posons la question de savoir si l'évolution statutaire de Mayotte peut contribuer à approfondir et pérenniser la protection des tortues marines qui se trouvent sur son territoire. Nous décrivons la départementalisation comme un moyen d'accentuer le processus de clarification du droit applicable à Mayotte et d'assurer des moyens humains, matériels, et financiers nécessaires à la protection de l'environnement.

Des recensements aériens réalisés au dessus de la côte ouest de l'île de La Réunion révèlent la présence d'individus sexuellement matures et immatures, dont le nombre augmente depuis 1996. Cette approche nous aura permis d'identifier une fréquentation préférentielle des habitats coralliens et de décrire, à partir d'observations sous-marines parallèles, la côte ouest de l'île comme un site d'alimentation d'individus matures et d'individus en phase de croissance.

Ce travail renforce les bases scientifiques nécessaires à la mise en place de stratégies de conservation des tortues marines et de leurs habitats.

**Mots clefs** : tortue verte *Chelonia mydas*, herbier marin, phanérogame, algueraie, Mayotte, Réunion, Sud-ouest de l'Océan Indien, écologie trophique

## **Abstract**

Sea turtles are long-distance migratory species with a worldwide distribution. Their reproduction primarily relies on body reserves stored during the time spent on foraging grounds prior to the nesting season. Accordingly, the investigation of foraging behaviour of sea turtles is critical for better assessing their biology but also for conservation issues of these endangered species. Green turtles predominantly forage in shallow coastal waters, which are fairly accessible marine ecosystems, providing a unique opportunity to investigate sea turtle ecology.

The study was conducted in two foraging sites of green turtles located in the southwestern Indian Ocean: Mayotte (seagrass meadow) and Reunion Island (algae spots). Thanks to fine-scale sampling of feeding activities, we addressed the lack of research investigating the food requirements and the trophic role of green turtles. To day, feeding activities of green turtles are better known on seagrass. We described the habitat use, the food intake, and the herbivory pressure of green turtles exploiting a multi-sepcies seagrass meadow of Mayotte Island.

Such results are paramount for the management and conservation of seagrass meadows and endangered sea turtles.

**Key-words:** green turtles *Chelonia mydas*, seagrass, algae, Mayotte, Reunion Island, Southwestern Indian Ocean, foraging ecology

### Laboratoires et organismes d'accueil :

- ❖ Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67 087 Strasbourg, France
- ❖ Kelonia, l'Observatoire des tortues marines de La Réunion, 46 rue du Général de Gaulle, 97 436 Saint Leu, La Réunion, France
- ❖ Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France
- ❖ Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9

### Financements et soutiens logistiques



Sigles utilisés :

CCL : (pour Curved Carapace Length) : longueur courbe de carapace

CDM : Collectivité Départementale de Mayotte

CEDTM : Centre d'Etude et de Découvertes des Tortues Marines

CMR : Capture-Marquage-Recapture

CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique

DAF : Direction de l'Agriculture et de la Forêt

ICE : Indicateur de Changement Ecologique

IFREMER : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

IPHC : Institut Pluridisciplinaire Hubert-Curien

SCL : (pour Straight Carapace Length) : longueur droite de carapace

SOOI : su-ouest de l'Océan Indien

# Table des Matières

<b>Table des Matières</b> .....	<b>7</b>
<b>1 Introduction générale</b> .....	<b>11</b>
1.1 CONTEXTE ECOSYSTEMIQUE .....	12
1.1.1 Services et processus .....	12
1.1.2 Fonctionnement des écosystèmes .....	13
1.1.2.1 L'acquisition des ressources trophiques .....	13
1.1.2.2 Le rôle fonctionnel des espèces .....	15
1.1.2.3 Les indicateurs écologiques .....	15
1.1.2.4 Les relations plantes-herbivores .....	16
1.2 ECOSYSTEMES MARINS LITTORAUX .....	17
1.2.1 Des écosystèmes végétaux .....	18
1.2.1.1 Les herbiers marins .....	19
1.2.1.2 Les algueraies .....	23
1.2.2 Des herbivores .....	24
1.3 TORTUES MARINES .....	27
1.3.1 Leurs statuts .....	27
1.3.1.1 Le contexte général .....	27
1.3.1.2 Des modèles d'études .....	28
1.3.2 La tortue verte .....	29
1.3.2.1 Les phases de vie .....	30
1.3.2.2 Un modèle d'étude pertinent .....	31
1.4 PROBLEMATIQUE & OBJECTIFS DE L'ETUDE .....	32
<b>2 Contexte régional &amp; Caractéristiques stationnelles</b> .....	<b>35</b>
2.1 LE SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN .....	37
2.1.1 Le contexte régional .....	37
2.1.1.1 Les tortues marines .....	37
2.1.1.2 La végétation marine .....	38
2.2 LES STATIONS D'ETUDE .....	39
2.2.1 Mayotte .....	39
2.2.2 La Réunion .....	42
<b>3 Size-related habitat use of green turtles foraging on a multispecific seagrass bed</b> .....	<b>47</b>
<b>4 Early assessment of trends in a multispecific seagrass meadow exploited by green turtles at Mayotte Island</b> .....	<b>71</b>
<b>5 Seasonal diving behaviour and feeding rhythm of green turtles at Mayotte Island</b> .....	<b>97</b>
<b>6 Daily food intake of green turtles foraging in an intertidal seagrass meadow</b> .....	<b>129</b>
<b>7 How green turtles contribute to the maintenance of coastal biodiversity</b> .....	<b>147</b>
<b>8 L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux environnementaux : l'exemple de la protection des tortues marines</b> .....	<b>173</b>
<b>9 Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island</b> .....	<b>217</b>
<b>10 Discussion générale &amp; Perspectives</b> .....	<b>233</b>
10.1 SYNTHÈSE .....	235
10.1.1 Système tortues vertes-herbier marin .....	235
10.1.1.1 Utilisation de l'habitat et stratégies alimentaires des tortues vertes .....	235
10.1.1.2 Dynamique du système .....	238



10.1.1.3 <i>Bilan</i> .....	238
10.1.2 Système tortues vertes-algueraie.....	239
10.1.2.1 <i>Répartition spatio-temporelle des tortues vertes</i> .....	239
10.1.2.2 <i>Structure de la population de tortues vertes</i> .....	240
10.1.2.3 <i>Comportement alimentaire des tortues vertes</i> .....	242
10.1.2.4 <i>Les phanérogames marines</i> .....	243
10.2 ACQUISITION DES RESSOURCES TROPHIQUES .....	244
10.2.1 La tortue verte : un herbivore.....	245
10.2.1.1 <i>La valeur nutritionnelle des ressources trophiques</i> .....	245
10.2.1.2 <i>Variation spatiale et temporelle des ressources trophiques</i> .....	247
10.2.2 La tortue verte : une tortue marine .....	249
10.2.2.1 <i>La phase post-émergence</i> .....	250
10.2.2.2 <i>La phase de développement</i> .....	251
10.2.2.3 <i>La phase adulte</i> .....	253
10.3 ALLOCATION DES RESSOURCES TROPHIQUES .....	256
10.3.1 La balance énergétique.....	256
10.3.2 Les contraintes de reproduction.....	258
10.3.2.1 <i>La qualité de la phase d'alimentation</i> .....	259
10.3.2.2 <i>L'identification des trajets migratoires</i> .....	260
10.4 APPLICATION A LA CONSERVATION .....	262
10.4.1 Le contexte des changements globaux.....	262
10.4.1.1 <i>Les tortues marines</i> .....	262
10.4.1.2 <i>Les phanérogames marines</i> .....	263
10.4.1.3 <i>Les activités anthropiques</i> .....	264
10.4.2 Préservation et restauration.....	264
10.4.2.1 <i>Les herbiers marins de Mayotte</i> .....	264
10.4.2.2 <i>Les outils</i> .....	266
10.4.2.3 <i>Le site de N'Gouja</i> .....	267
<b>Références bibliographiques</b> .....	<b>269</b>
<b>Annexes</b> .....	<b>289</b>
ANNEXE 1.....	290
ANNEXE 2.....	291
ANNEXE 3.....	293
ANNEXE 4.....	294
<b>Remerciements</b> .....	<b>295</b>

#### Articles présentés dans la thèse

- **Ballorain K**, Ciccione S, Bourjea J, Grizel H, Enstipp M, Georges J-Y, Size-related habitat use of green turtles foraging on a multispecific seagrass bed. *Submitted*
- **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Grizel H, Enstipp M, Georges J-Y. Early assessment of trends in a multispecific seagrass meadow exploited by green turtles at Mayotte Island. *In preparation*
- **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Kato A, Hanuise N, Grizel H, Enstipp M, Fossette S, Georges J-Y. Seasonal diving behaviour and feeding rhythm of green turtles at Mayotte Island. *Submission process*
- **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Grizel H, Robin JP, Enstipp M, Georges J-Y. Daily food intake of green turtles foraging in an intertidal seagrass meadow. *In preparation*
- **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Grizel H, Enstipp M, Georges J-Y. How green turtles contribute to the maintenance of coastal biodiversity. *Submission process*
- **Ballorain K**, Nivert N (2009) L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux environnementaux : l'exemple de la protection des tortues marines. *Revue Juridique de l'Océan Indien* 9:107-135
- Jean C, Ciccione S, **Ballorain K**, Georges JY, Bourjea J (2009) Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. *Oryx*, *in press*

#### Articles non présentés dans la thèse

- Jean C, Ciccione S, Talma E, **Ballorain K**, Bourjea J (2009) Photo-identification method for green and hawksbill turtles and first results from Reunion. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, *in press*
- Chevallier D, **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Grizel H, Hanuise N, Fossette S, Georges J-Y. Home range size and habitat fidelity of green turtles at Mayotte Island. *In preparation*

#### Communications orales

- Quillard et al. (2010) Bilan des actions menées à Mayotte. Colloque Tortues Marines, Société Herpétologique de France (SHF) et Muséum national d'Histoire naturelle, Janvier, Paris
- **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Enstipp M, Grizel H, Georges J-Y (2009) Green turtles herbivory effect on the seagrass ecosystem functioning at Mayotte Island,

Southwestern Indian Ocean. 6th Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA) Scientific Symposium, August, St Denis, La Reunion

- **Ballorain K**, Ciccione S, Bourjea J, Grizel H, Georges J-Y (2009) Habitat use and food intake of green turtles (*Chelonia mydas*) foraging on a multispecific seagrass bed at Mayotte Island. 29th Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, February, Brisbane, Australia
- **Ballorain K**, Ciccione S, Bourjea J, Enstipp M, Grizel H, Georges J-Y (2008) Utilisation de l'habitat et prise alimentaire d'une population de tortues vertes *Chelonia mydas* sur un herbier marin plurispécifique à Mayotte, Sud-ouest de l'Océan Indien. Congrès Annuel de la Société Herpéthologique de France (SHF), Octobre, La Rochelle, France
- **Ballorain K**, Ciccione S, Bourjea J, Grizel H, Georges J-Y (2007) Tortues vertes et herbiers marins de Mayotte. Les conférences de Kelonia, Novembre, St Leu, La Réunion

#### Communications affichées

- **Ballorain K**, Bourjea J, Ciccione S, Grizel H, Enstipp M, Georges J-Y (2010) Green turtles as multispecific seagrass meadow's engineers. Colloque Tortues Marines, Société Herpétologique de France (SHF) et Muséum National d'Histoire Naturelle, Janvier, Paris
- Jean C, Ciccione S, **Ballorain K**, Bourjea J (2009) Photo-identification of marine turtles: an alternative method to mark-recapture studies. 6th Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA) Scientific Symposium, August, St Denis, La Reunion
- Jean C, Ciccione S, **Ballorain K**, Bourjea J (2009) Photo-identification of marine turtles: an alternative method to mark-recapture studies. 29th Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, February 2009, Brisbane, Australia
- Jean C, Ciccione S, **Ballorain K**, Georges JY, Bourjea J (2009) Aerial surveys of marine turtles in the west coast of Reunion Island. 29th Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, February, Brisbane, Australia

CHAPITRE

1

## 1 Introduction générale

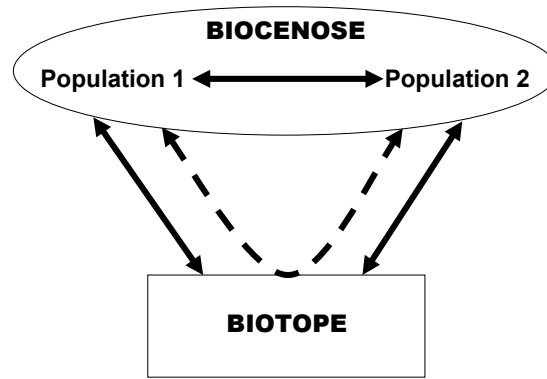


Dans le contexte actuel des changements globaux, qu'ils soient d'origine climatique et/ou anthropique, le fonctionnement des écosystèmes est menacé par l'appauvrissement de la diversité biologique (perte de 40-50% de la biodiversité mondiale estimée d'ici 2050, Loreau et al. 2002, Thomas et al. 2004, Worm et al. 2006). Or la sauvegarde de la biodiversité dépend de notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes au sein desquels les interactions entre espèces sont complexes (Cardinale et al. 2000). De nombreuses études, encore insuffisantes aujourd'hui, s'attachent à comprendre le fonctionnement de ces interactions et à prédire leur dynamique au cours de différents scénarii de changements environnementaux (McKee et al. 2003, Neilson et al. 2005, Botkin et al. 2007). Bien que les océans recouvrent 71 % de la surface du globe et possèdent un rôle majeur dans l'économie mondiale (Peterson & Lubchenco 1997, Costanza et al. 1997, Beaumont et al. 2007) et dans la régulation du climat (Ramanathan & Collins 1991, Hartmann & Michelsen 1993), la majorité des recherches concernent les écosystèmes terrestres (Kinzig et al. 2001, Loreau et al. 2002). Aussi, **un des objectifs du présent travail est de contribuer au développement d'une approche fonctionnelle des espèces marines afin de mieux comprendre leur rôle au sein de leurs écosystèmes. L'objectif ultime est d'aboutir à une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents de l'écologie des populations animales et du fonctionnement de leurs écosystèmes pour contribuer à la mise en place ou à l'amélioration de plans de gestion des espaces et des espèces.**

## 1.1 CONTEXTE ECOSYSTEMIQUE

### 1.1.1 Services et processus

Un écosystème est défini comme un milieu au sein duquel des organismes vivants regroupés en communautés (la biocénose) interagissent avec l'environnement physico-chimique (le biotope) dans une relation d'étroite interdépendance pour former une unité écologique fonctionnelle (Tansley 1935). Le maintien de cette unité résulte ainsi des interactions liant les facteurs biotiques et abiotiques qui constituent cette unité (**Fig. 1**).



**Fig. 1** Représentation schématique d'un écosystème.  
Flèches en trait plein : interactions directes ; Flèches en trait discontinu : interactions indirectes.

La biodiversité, définie comme la variété et la variabilité des organismes vivants, constitue une des principales sources des services rendus par les écosystèmes. Ces services résultent des relations entretenues par les êtres vivants avec leur milieu et s'expriment notamment par le traitement des ressources naturelles (biotiques et abiotiques) par les organismes vivants. Au sein des réseaux trophiques, les ressources naturelles d'un écosystème sont engagées dans des processus cycliques qui décrivent des flux énergétiques (Polis & Strong 1996). Les niveaux trophiques sont des étapes stratifiées dans le temps et dans l'espace, par lesquelles les ressources naturelles intègrent ces processus cycliques. Chaque niveau trophique se caractérise par des processus plus ou moins exclusifs qui lui sont associés et qui constituent le régime alimentaire. L'étude du fonctionnement d'un écosystème permet alors de rendre compte du flux énergétique, ascendant ou descendant, d'un niveau trophique à un autre.

## 1.1.2 Fonctionnement des écosystèmes

### 1.1.2.1 L'acquisition des ressources trophiques

Au cours de l'évolution, le processus de sélection naturelle, auquel sont soumis les organismes vivants, favorise les individus présentant la meilleure aptitude biologique à contribuer aux générations futures (« fitness », Stearns 1992). Face aux contraintes environnementales (disponibilité alimentaire, prédateurs...), les individus doivent faire face

à des compromis entre leur survie, leur croissance et leur reproduction. C'est à travers l'existence de règles de décisions basées sur le principe d'optimisation, dites stratégies, qu'ils supportent ces compromis et maximisent leur valeur sélective (Stephen & Krebs 1986). L'écologie comportementale est la discipline qui étudie le comportement animal lié à ces compromis en milieu naturel (Krebs & Davies 1997). Elle accorde un intérêt particulier à l'étude des stratégies d'acquisition des ressources alimentaires. Selon la théorie de l'approvisionnement alimentaire optimal (*Optimal Foraging Theory*, MacArthur & Pianka 1966, Pyke et al 1977, Pyke 1984) les animaux visent à optimiser le temps et l'énergie alloués aux activités alimentaires, de manière à maximiser le gain net d'énergie (Schoener 1971, Cezilly & Benhamou 1996). Les modèles d'optimisation ont dans un premier temps ciblé les relations proies-prédateurs (MacArthur & Pianka 1966), puis ont été adaptés aux herbivores (Freeland & Janzen 1974, Westoby 1974, Belovsky 1978). Tandis que les carnivores se nourrissent de proies de valeur nutritive élevée, les herbivores exploitent des ressources de valeur nutritive souvent faible qui en nécessite de grandes quantités. Chez ces derniers, l'allocation du temps consacré à l'alimentation devient une contrainte importante, puisque ce temps est borné par celui nécessaire aux autres activités, telles que le repos, la surveillance des prédateurs, les interactions sociales et la reproduction. En accord avec les prédictions d'optimisation, les herbivores sélectionnent généralement les sites d'alimentation qui leur permettent le plus fort taux d'ingestion (Black & Kenney 1984, Illius et al. 1992). Le taux d'ingestion dépend de la quantité de ressources disponibles sur le site exploité, mais également de sa facilité de récolte, laquelle est étroitement liée à la structure du couvert végétal. Le modèle classique d'approvisionnement optimal est le Théorème de la Valeur Marginale (*Marginal Value Theorem*, Charnov 1976) qui prédit que l'approvisionnement alimentaire d'un individu sera maximisé tant que sa vitesse d'ingestion instantanée sur le site sélectionné est équivalente ou supérieure à la valeur moyenne pour l'habitat. Dans le cas contraire, la théorie prédit que l'individu quittera le site exploité au profit d'un autre qui lui assurera un meilleur approvisionnement. Toutefois, l'efficacité de l'approvisionnement alimentaire d'un individu peut être à la fois fonction de la vitesse d'ingestion et d'apports nutritifs spécifiques. Aussi, l'optimisation du temps consacré à l'alimentation d'un individu pourrait se traduire par la prospection régulière ou occasionnelle de différents sites d'alimentation afin de satisfaire des besoins nutritionnels spécifiques (Pulliam 1975, Pyke 1984).

### *1.1.2.2 Le rôle fonctionnel des espèces*

**C'est à travers les adaptations comportementales, démographiques, morphologiques ou encore physiologiques à la disponibilité, à l'accessibilité et à la qualité de leurs ressources alimentaires que les consommateurs expriment notamment leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes.** Le rôle fonctionnel des espèces peut être ainsi déterminé par les relations liant leurs traits biologiques (morphologie, régime alimentaire, besoins énergétiques, habitats) au fonctionnement de leur écosystème.

La classification des espèces d'un écosystème a longtemps été basée sur des critères taxonomiques qui révèlent une description statique de la biodiversité locale, sans réellement documenter la dynamique écologique du système (Candolle 1813). A l'inverse, une classification plus récente, qualifiée de « fonctionnelle », est basée sur la compréhension du rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes (Grime et al. 1988, Solbrig 1993, Lavorel et al. 1997). L'intérêt d'une approche fonctionnelle dans l'analyse d'un écosystème est de pouvoir décrire **les mécanismes de coexistence des espèces au sein d'un même habitat et d'identifier les espèces essentielles au fonctionnement de cet écosystème.**

### *1.1.2.3 Les indicateurs écologiques*

**En raison de leurs spécificités écologiques, et de leur rôle fonctionnel dans l'écosystème, les espèces peuvent constituer des indicateurs précoces de modifications biologiques d'origine anthropique, biotique ou abiotique, de l'environnement.** On les qualifie alors de bio-indicateurs de l'environnement, dont la notion peut se distinguer entre les bio-marqueurs et les éco-indicateurs (ou indicateurs écologiques). Les bio-marqueurs sont des états ou des modifications révélés à l'échelle moléculaire, cellulaire, physiologique ou comportementale, qui indiquent ou non l'exposition de l'organisme à une substance chimique polluante (Rainbow 1995, Lagadic et al. 1997). Un indicateur écologique est un taxon ou un ensemble de taxons qui, par ses caractéristiques qualitatives et/ou quantitatives, témoigne de l'état d'un système écologique et qui, par les variations de ses caractéristiques, permet de détecter d'éventuelles modifications environnementales (Pérez et al. 2000). Les indicateurs écologiques sont ainsi des outils privilégiés dans le cadre des suivis et diagnostics de l'état des ressources d'un



système et permettent d'identifier le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement d'un écosystème (Leroux 1989, Pergent 1991, 1995, Bost & Le Maho 1993). Selon leur niveau trophique, les espèces renseigneront différemment sur l'état de leur écosystème. Les espèces appartenant à des niveaux trophiques basaux par exemple, tel que le plancton, peuvent indiquer le niveau d'acidification des océans (Hays et al. 2005), tandis que des niveaux supérieurs, tels que les grands prédateurs marins, peuvent permettre de surveiller les effets de la pêche sur les niveaux trophiques inférieurs (Rochet & Trenkel 2003).

Les espèces pour lesquelles la disparition ou la diminution des effectifs entraîne de profondes modifications des processus écologiques au sein de l'habitat qu'elles occupent possèdent un rôle clef dans le fonctionnement de leur écosystème (Power et al. 1996). Face aux difficultés liées au recensement exhaustif des populations naturelles sauvages, des alternatives ont été proposées afin de suivre l'évolution de leur effectif. La notion d'indicateur de changement écologique (ICE), qui caractérise la relation population-environnement, découle du concept de densité-dépendance. La densité-dépendance est définie comme une relation fonctionnelle entre un ou plusieurs paramètres démographiques et des changements d'effectif de population. Cette relation est couramment observée dans les populations de grands herbivores terrestres (Bonenfant et al. 2009). Ainsi, tout paramètre sensible aux changements d'effectif d'une population pour une qualité d'habitat donnée peut être considéré comme un potentiel ICE. Cette approche est basée sur l'hypothèse que la tendance temporelle observée chez les ICE reflète la trajectoire démographique de la population suivie. Par exemple, trois principales catégories d'ICE ont été développées et validées par le Groupe Chevreuil français. Celles-ci se basent sur la variation 1) de l'abondance d'individus observés, telle que la densité d'individus mesurée au cours d'un transect (Vincent et al. 1995), 2) de la qualité et de la performance des individus de la population, tels que le succès reproducteur (Vincent et al. 1995) et l'évaluation de paramètres morphologiques des jeunes (Toïgo et al. 2006, Zannèse et al. 2006), et 3) de l'impact de la population sur l'habitat, telle que la pression d'herbivorie (Morellet et al. 2003).

#### *1.1.2.4 Les relations plantes-herbivores*

L'influence des régimes de perturbation comme l'herbivorie sur les communautés végétales est abordée par une approche fonctionnelle, à travers les traits biologiques et les

stratégies adaptatives des espèces (Mc Intyre et al. 1995, de Mazancourt et al. 1998, Moran & Bjorndal 2007).

La croissance, et par conséquent la survie, des plantes sont essentiellement déterminées par la disponibilité en nutriments du sol, l'accessibilité à la lumière et les possibles compétitions interspécifiques, auxquelles s'ajoute la pression d'herbivorie (Crawley 1997). De nombreuses études montrent que les herbivores expriment des préférences entre les différentes ressources (espèces végétales, organes végétaux) et font des compromis entre la quantité et la qualité de celles-ci (Westoby 1978, Vourc'h et al. 2002, Bergvall & Lemar 2005). Face à la pression sélective qu'exercent les herbivores sur les plantes, celles-ci ont développé des adaptations structurales et métaboliques remarquables de façon à pouvoir lutter (via le développement d'organes ou de substances de défense, Tollrian & Harvell 1999) et survivre (via des taux de croissance élevés compensatoires au taux de broutage, une activité photosynthétique accrue, ou encore l'utilisation de produits de réserves, Duffy & Hay 2001, McNaughton 1983, Lindroth 1989, Davidson 1993, Tiffin 2000). Les relations plantes-herbivores résultent ainsi de séries d'adaptations spécialisées, décrites sous le terme de coévolution (Ehrlich & Raven 1964). Parmi les études portant sur les processus mis en jeu par les espèces végétales en réponse à l'herbivorie, certaines s'attachent à démontrer la notion d'optimisation de la végétation par les herbivores, suggérée par McNaughton (1979). Une pression d'herbivorie équilibrée (par opposition à une surexploitation des ressources) favoriserait la production primaire, la diversité spécifique, le recyclage des nutriments limitants et la teneur en nutriments tel que l'azote (de Mazancourt et al. 1998, Olf & Ritchie 1998, Olofsson et al. 2004, Moran & Bjorndal 2007). Enfin, par cette sélectivité alimentaire, les herbivores modulent la composition et les processus écologiques des écosystèmes végétaux tels que les patrons de successions des espèces. Ces phénomènes ont largement été démontrés en milieu terrestre chez les ongulés (Marquis 1992, Hobbs 1996, Olf & Ritchie 1998, Hester et al. 2000, Horsley et al. 2003, Tremblay 2005) et dans une moindre mesure en milieu marin (Lubchenco & Gaines 1981, Andrew 1991, Hay & Steinberg 1992).

## **1.2 ECOSYSTEMES MARINS LITTORAUX**

A l'interface entre le milieu terrestre et océanique, les écosystèmes marins littoraux constituent des **écotones diversifiés et un capital écologique fragile sur lequel**

**reposent le maintien et la survie d'une large part de la biodiversité mondiale et des services associés** (Angel 1993, Gray 1997). Cette grande biodiversité est responsable de la forte productivité des écosystèmes littoraux, au sein d'un milieu océanique tropical pauvre en nutriments (Hutchings et al. 1994). Parmi les écosystèmes tropicaux, on recense classiquement cinq types principaux d'habitats marins littoraux : les substrats nus (meubles ou rocheux), les herbiers de phanérogames marines, les algueraies, les communautés coralliennes (bioconstructrices et non bioconstructrices) et les mangroves. La plupart des espèces marines dépendent du fonctionnement de ces écosystèmes littoraux, notamment via des interactions trophiques.

### 1.2.1 Des écosystèmes végétaux

La **végétation marine benthique** se présente sous deux formes : les algues et les phanérogames marines qui possèdent un rôle écologique primordial en termes de production primaire (Charpy-Roubaud & Sournia 1990). Les algues pluricellulaires (ou macro-algues) vivent généralement fixées au substrat et constituent la majorité des algues benthiques, que l'on oppose aux formes unicellulaires libres du plancton. Contrairement aux phanérogames marines qui présentent une structure vascularisée et des tissus nettement individualisés, les macro-algues sont des végétaux thallophytes, avasculaires, sans fleur ni fruit et ne présentent pas de différenciation tissulaire marquée (bien qu'il existe une spécialisation fonctionnelle des différentes parties du plant, tels que le crampon de fixation et les lames foliacées).

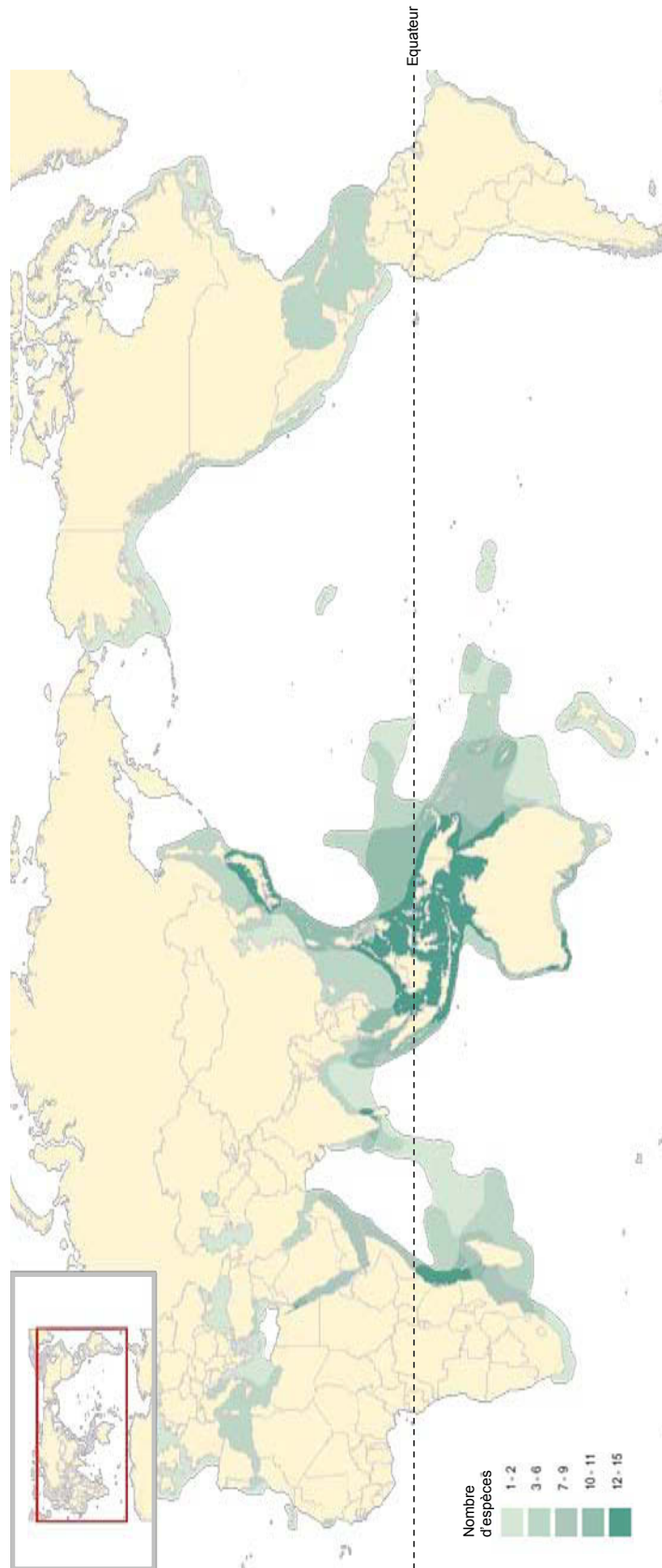
Des adaptations morpho-physiologiques permettent aux espèces de coloniser des aires favorables à leurs fonctions métaboliques et écologiques. En zone intertidale, le rythme des marées entraîne des conditions de vie extrêmement variables qu'accentue la variation de facteurs physiques (substrat, température, lumière), chimiques (salinité, pH, oxygène, sels nutritifs) et biotiques (compétition, synergie, épiphytie, prédation). Cet équilibre entre l'optimum écologique et la concurrence entre espèces entraîne, de l'étage supra littoral à l'étage infra littoral, une zonation des espèces particulièrement visible chez les organismes fixés comme les algues benthiques ou les phanérogames marines. Par ailleurs, par leur position basale au sein des réseaux trophiques, mais également par leur statut d'organismes autotrophes fixés, les végétaux marins benthiques **fournissent des**

**informations uniques sur le fonctionnement des écosystèmes, en comparaison à la majorité des espèces animales.**

#### *1.2.1.1 Les herbiers marins*

##### ○ *Leur distribution*

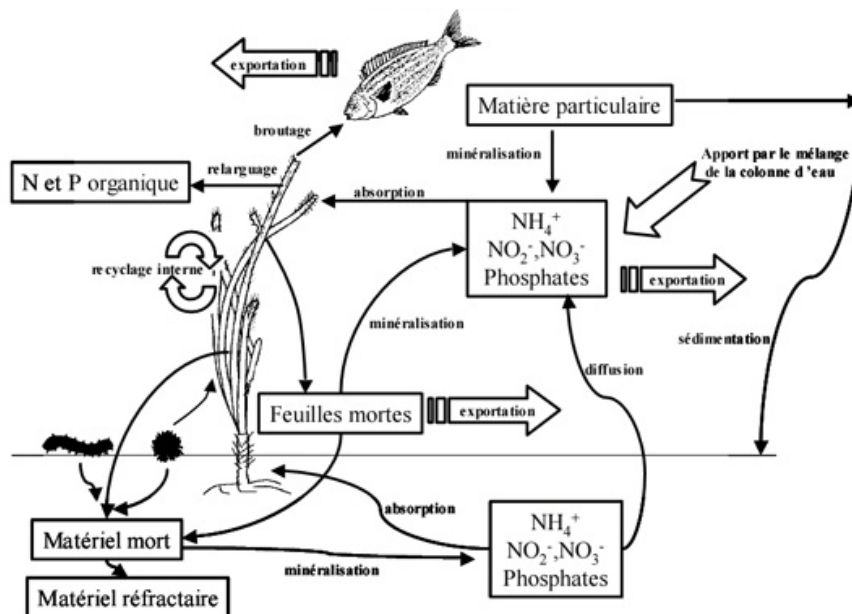
Les phanérogames marines sont des plantes angiospermes monocotylédones formant des prairies sous-marines appelées herbiers marins. Elles regroupent moins de 60 espèces appartenant à 12 genres et figurent parmi les taxa marins les plus pauvres en nombre d'espèces (Duarte 2000, Kuo & Hartog 2001) ; pour comparaison, on dénombre près de 30 000 espèces d'algues et 234 000 espèces d'angiospermes, Lecomte & Le Guyader 2001). Cette faible diversité spécifique explique que près de la moitié des herbiers marins décrits dans la littérature soient monospécifiques (Duarte 2000). La majorité des herbiers plurispécifiques ne sont composés que de 2 ou 3 espèces et l'herbier marin le plus riche recensé à ce jour regroupe 14 espèces (Philippines, Green & Short 2003) (**Fig. 2**). Toutefois, les herbiers marins se distribuent des eaux tempérées aux eaux équatoriales et sont parmi les écosystèmes côtiers les plus répandus au monde (recouvrement de 0.1 à 0.2% du fond des océans, Duarte 2002). A l'échelle des écosystèmes côtiers, bien que la composition et le développement des communautés de phanérogames marines soient influencés par l'ensemble des facteurs physico-chimiques du milieu, la lumière reste le facteur le plus limitant de la distribution verticale des prairies sous-marines (Duarte 1991, Dennison et al. 1993, Albal & Dennison 1996). L'accessibilité à la lumière est alors régulée par la profondeur, la charge en particules de la colonne d'eau et le taux d'épiphytie foliaire. La profondeur peut être soumise au régime des marées et la charge en particules (turbidité) et en épiphytes est, quant à elle, fonction de l'hydrodynamisme et du niveau d'apports extérieurs en substances nutritives. La majorité des herbiers recensés se développe en zones intertidales et infralittorales inférieures à 30 m, bien que des profondeurs de près de 90 m aient été rapportées (Duarte 1991).



**Fig. 2** Distribution mondiale de la diversité spécifique des phanérogames marines. (World Atlas of seagrass, United Nations Environment Programme World Conservation Monitoring Centre (UNEP-WCMC), 2007)

○ Leur rôle

A l'échelle mondiale, les herbiers marins figurent parmi les systèmes biologiques les plus productifs (1% de la production primaire nette océanique et 500 à 1000 gC m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, Duarte & Cebrián 1996, Duarte & Chiscano 1999) et sont les seuls à posséder la particularité de juxtaposer une production primaire issue des phanérogames marines et une production primaire issue de leurs épiphytes (Boudouresque 1996). Leur contribution significative dans les flux d'énergie à l'échelle des océans explique l'importante diversité biologique et la complexité du réseau trophique qui leur sont associées (Hemminga & Duarte 2000, Beck et al. 2001). Leur biomasse représente un habitat refuge et une source d'alimentation directe pour de nombreuses espèces animales (dont certaines possèdent une valeur commerciale directe, Duarte et al. 2000) et leur système racinaire dense stabilise les sédiments (Gacia et al. 2003, Green & Short 2003, Larkum et al. 2006). A l'interface entre la colonne d'eau et le sédiment, les phanérogames marines permettent également un recyclage efficace des nutriments (**Fig. 3**, exemple de l'azote et du phosphore, Gobert 2002). En milieu tropical, de fortes interactions relient les herbiers marins aux récifs coralliens et aux mangroves : chacun des systèmes fournit aux autres un support physique (p. ex. retenue de sédiments) et biologique (p. ex. nurserie, habitats nourriciers, refuges, Green & Short 2003, Gillander 2006).



**Fig. 3** Dynamique de l'azote et du phosphore au sein d'un herbier à *Posidonia oceanica* (Godert 2002)

○ *Leur qualité de bio-indicateur*

Les herbiers marins jouent **un rôle fondamental dans l'équilibre écologique des zones côtières et sont particulièrement sensibles aux variations environnementales**. Ils constituent par conséquent des témoins potentiels des effets des changements affectant leur environnement (Hemminga & Duarte 2000, Fourqurean et al. 2002). Les phénomènes d'eutrophisation par exemple, induisent de nombreuses modifications physiologiques (teneur des tissus en nutriments, composition en acides aminés, diminution des réserves en carbone) et morphologiques (diminution de la longueur de feuille, augmentation de l'épiphytie (Short et al. 1995, Tomasko et al. 1996, Frankovich & Fourqurean 1997, van Katwijk et al. 1997, Udy & Dennison 1997, Wear et al. 1999, Invers et al. 2004). Les ratios des isotopes stables carbone, azote et soufre au niveau des tissus de phanérogames marines sont également des outils efficaces pour évaluer des changements d'intensité lumineuse (Grice et al. 1996), des modifications d'apport en produits azotés (Udy & Dennison 1997, Yamamuro et al. 2003), ou encore le degré d'anoxie du milieu (Chambers et al. 2001, Oakes & Conolly 2004). Particulièrement, certaines espèces sont décrites comme des outils pertinents d'évaluation du statut écosystémique telle l'espèce *Posidonia oceanica*, endémique du Bassin Méditerranéen (Delgado et al. 1999, Ruiz et al. 2001, Ruiz & Romero 2003, den Hartog & Kuo 2006). Toutefois, des variations de structure des communautés de phanérogames marines, tels que la densité et le recouvrement végétal, ne fournissent pas d'indication spécifique sur l'origine des perturbations environnementales, qui peuvent être simultanément ou séparément mécaniques, biologiques, et/ou chimiques (Pergent et al. 1995, Ruiz et al. 2001, Ruiz & Romero 2003, mais voir Leriche 2004). Aujourd'hui, les herbiers marins sont soumis à de fortes pressions d'origines climatique et anthropique et sont **menacés de disparition à l'échelle mondiale** (Short & Wyllie-Echeverria 1996, Orth et al. 2006). Ils sont notamment soumis aux effets destructeurs des cyclones et de l'aménagement du littoral, et aux pollutions liées au développement des activités humaines (Short & Neckles 1999, Duarte 2002). Liée à la perte de biens et de services écologiques procurés par les herbiers marins, la destruction de ces écosystèmes provoque également des impacts économiques et sociaux importants (Costanza et al. 1997, Duarte et al. 2000).

### 1.2.1.2 Les algueraies

#### ○ Leur distribution

Les algueraies, ou communautés de macro-algues marines, possèdent une large distribution (~30 000 espèces, des pôles à l'équateur), toutefois la répartition bathymétrique des espèces reste limitée par leur équipement pigmentaire qui détermine leur capacité photosynthétique. Le spectre d'absorption de la lumière des pigments photosynthétiques contenus dans les cellules végétales est à la base de la classification des algues et permet de différencier les algues vertes (*Chlorophyceae*) contenant uniquement de la chlorophylle A, des algues rouges (*Rhodophyceae*) contenant de la chlorophylle A et des phycoérythrine, des algues brunes (*Phaeophyceae*) contenant de la chlorophylle A et des fucoxanthine. Dans les zones tropicales, certaines algues rouges, de la famille des *Corallinaceae*, ont été récoltées jusqu'à 268 mètres de profondeur (Bahamas) ; toutefois, les plus grandes abondances et diversités algales se trouvent dans les profondeurs inférieures à 30 mètres. La nature du substrat, définie par sa structure et sa texture, intervient également dans la répartition des espèces. On distingue ainsi des espèces de substrats durs, c'est-à-dire se fixant sur les roches compactes, et des algues de substrats meubles ou colonisant les accumulations sédimentaires. De plus, le degré de cohésion du substrat joue un rôle fondamental dans la durée de la fixation des algues (Heijs 1985) et explique pourquoi la flore algale reste relativement pauvre et peu diversifiée en zones frangeantes peu profondes de substrats meubles soumis à un fort hydrodynamisme.

#### ○ Leur rôle

Outre leur contribution directe à la production primaire, au recyclage des nutriments et aux réseaux trophiques, certaines formes calcifiées confèrent aux algues un rôle clef dans la calcification des récifs. La bioconstruction est essentiellement le fait des algues rouges *Corallinaceae*, tandis que la formation des sables revient principalement aux *Halimeda* (algues vertes). De plus, à l'échelle des populations humaines, les algues représentent une valeur économique importante, puisque près de 221 espèces d'algues sont consommées directement ou utilisées comme gélifiants ou émulsifiants alimentaires (par exemple, les codes E 401 à E 407 apposés sur les étiquettes de produits alimentaires commercialisés correspondent à des extraits d'algues) (Zemke-White & Ohno 1999).



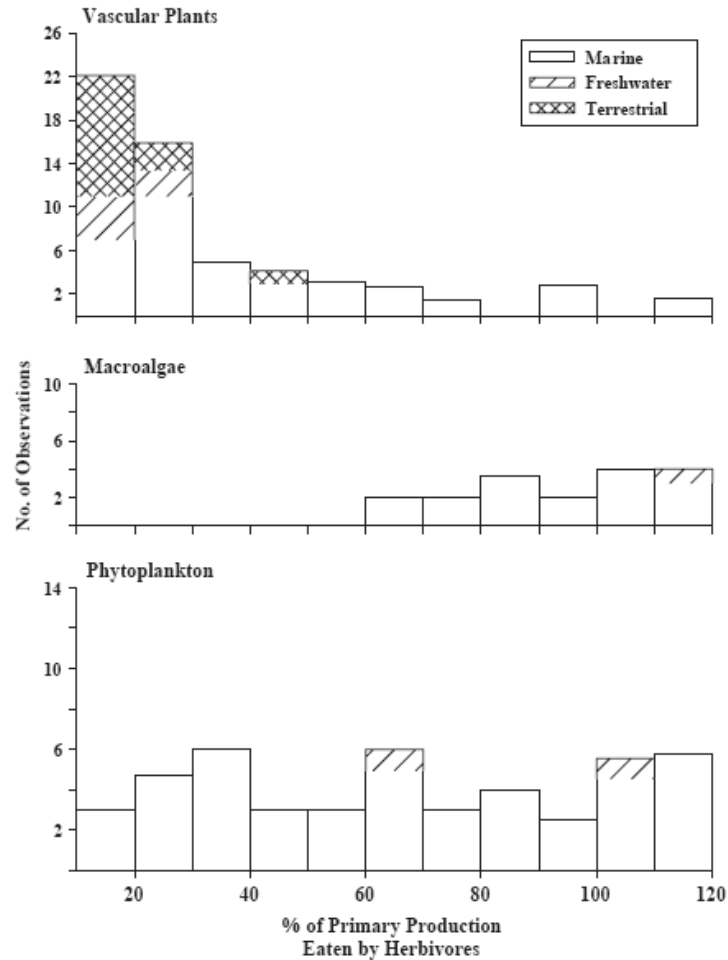
○ *Leur qualité de bio-indicateur*

A l'image des herbiers marins, les algueraies sont soumises à de nouvelles contraintes majeures, climatiques (El Niño, cyclones) et anthropiques (aménagement des zones côtières, exploitation de la ressource) pouvant affecter leur survie, leur distribution et la biodiversité des communautés associées (North & al. 1990, Dayton et al. 1992, Tegner & Dayton 2000). Les mesures de croissance, productivité, biomasse et de reproduction ou de valeur d'adaptation sont particulièrement utilisées comme bio-indicateurs du niveau de pollution (Levine 1984). Les algues accumulent directement les composés présents dans la mer à des concentrations dépassant de plusieurs ordres de grandeur celles de l'eau de mer ambiante (Levine 1984). Ainsi en agissent comme **bio-accumulateurs de micropolluants**, l'analyse du tissu algal fournit un indicateur fiable de la qualité de l'eau (Levine 1984, Pavoni et al. 2003). Notons que contrairement aux phanérogames marines, les algues tendent à **proliférer lors d'évènements d'eutrophisation** du milieu (Schramm & Nienhuis 1996, Lyngby et al. 1999, Fabriciusa et al. 2005).

### 1.2.2 Des herbivores

Parmi les consommateurs de macro-algues et ceux de phanérogames marines, les premiers ont davantage été étudiés (Strong 1992) car considérés comme plus nombreux et dont le rôle écologique était le plus important (notamment au regard du recyclage des nutriments, Cebrian 2002). Ces conclusions se sont longtemps basées sur les grandes abondances observées de phanérogames marines en décomposition (Fenchel 1970), suggérant leur faible consommation. D'autres études montreront par la suite la grande variabilité spatio-temporelle de consommation de phanérogames marines (Valiela 1995, **Fig. 4**). Les propriétés non-appétantes (taux de lignine et phénols, Cebrian 1999) des phanérogames marines expliquent la faible diversité d'espèces qui en consomment les tissus vivants (par opposition aux détritivores, Thayer et al. 1984, Mazzella et al. 1992) : les oursins (Klumpp et al. 1993, Heck & Valentine 1995), les poissons (Phillips & McRoy 1980, Kirsch et al. 2002), les oiseaux d'eau (Baldwin & Loworn 1994, Michot & Chadwick 1994, Bortulus et al. 1998), les tortues vertes (Bjorndal 1997) et les siréniens (Packard 1984, Preen 1995) sont considérés comme les principaux consommateurs et peuvent présenter

une importante pression d'herbivorie (**Fig. 5**). Cependant, la faible abondance d'herbivores au sein des herbiers marins peut être le fait de leur prélèvement excessif (Dayton et al. 1995, Madsen 1998, Jackson et al. 2001).



**Fig. 4** Fréquence de distribution de la proportion de production végétale nette consommée par les herbivores : chez les plantes vasculaires, les macro-algues et le phytoplancton (Valiela 1995)

A ce jour, une disparité importante apparaît dans le nombre d'études consacrées aux différents brouteurs de phanérogames marines (**Fig. 6**) ou d'algues benthiques : les poissons (principalement représentés par les *Acanthuridae* et les *Scaridae*) présentent une importante diversité spécifique et ont fait l'objet principal des études portant sur l'herbivorie marine (Lubchenco & Gaines 1981, Bruggemann 1995). **Les tortues marines, espèces menacées à l'échelle mondiale, comptent parmi les taxa les moins représentés.**



a) Surexploitation d'un herbier à *Syringodium filiforme* par une population d'oursins variables *Lyttechinus variegatus*, Floride, USA (B. Sharp, Florida Department of Natural Resources, dans Heck & Valentine 2006)



b) Exploitation répétée d'un herbier à *Thalassia testudinum* par des tortues vertes *Chelonia mydas*, Côte de Quintana Roo, Mexico (S. I. Aptekar, dans Moran & Bjorndal 2005)

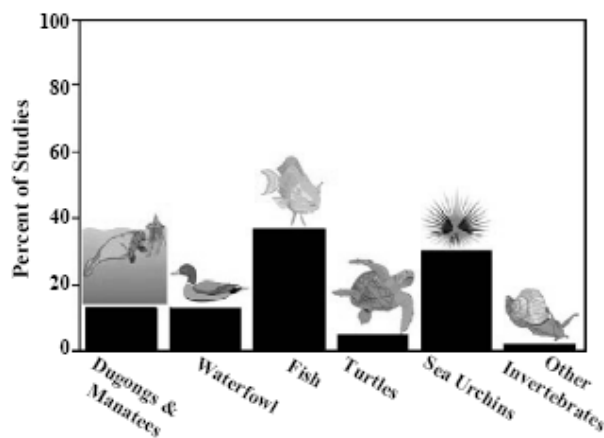


c) Sillon de broutage d'un dugong *Dugong dugon* dans un herbier à *Halophila ovalis*, Moreton Bay, Queensland, Australie (Preen 1995)



d) Surexploitation d'un herbier à *Halophila ovalis* par une population de dugongs *Dugong dugon*, Moreton Bay, Queensland, Australie (Preen 1995)

**Fig. 5** Illustration de pressions d'herbivorie sur phanérogames marines



**Fig. 6** Fréquence de distribution des études portant sur l'herbivore de phanérogames marines, au regard des différents consommateurs (Heck & Valentine 2006, suite à Valiela 1995)

## 1.3 TORTUES MARINES

### 1.3.1 Leurs statuts

#### 1.3.1.1 Le contexte général

Présentes dans tous les océans, à l'exception des eaux polaires, les tortues marines comptent sept espèces appartenant à la super-famille des *Chelonioidea* : la tortue luth (*Dermochelys coriacea*), la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*), la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*), la tortue de Kemp (*Lepidochelys kempii*), la tortue caouanne (*Caretta caretta*), la tortue verte (*Chelonia mydas*) et la tortue à dos plat (*Natator depressus*). Les constats alarmistes de diminution des populations de tortues marines à l'échelle mondiale ont poussé les instances internationales à les considérer en danger d'extinction. **Classées en Annexe 1 de la Convention de Washington et sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature** (UICN 2009, Red list of threatened species, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org), Seminoff & Shanker 2008), les tortues marines font l'objet de mesures de conservation internationales. Le développement des activités humaines est la principale cause du déclin important des populations de tortues marines. Croissance démographique, pêche et pollution contribuent directement ou indirectement, par l'altération des habitats naturels, à la réduction et parfois à la disparition de certaines populations (Hughes 1974a,b, Bjorndal 1995, Lutz et al. 2003). Le braconnage sévit également encore dans de nombreux pays et touche principalement les femelles venant pondre sur les plages, provoquant ainsi un impact aigu sur la dynamique des populations. Toutefois, les programmes de conservation se sont multipliés au cours des dernières décennies et certaines populations tendent à croître à nouveau (Hays 2004, Broderick et al. 2006). Par ailleurs, en raison de leur statut d'ectotherme (dont le métabolisme est directement dépendant de la température ambiante), les tortues marines, comme la majorité des animaux marins, sont **directement exposées aux effets des variations de températures atmosphériques et océaniques** (Mrosovsky 1980, Spotila et al. 1997, Seebacher & Franklin 2005). Dans le contexte du réchauffement global, différentes études rapportent un impact du réchauffement climatique sur la biologie et la dynamique des populations de tortues marines (tels que la sex-ratio en faveur des femelles ou la modification du pattern de reproduction, Davenport 1997, Hays et al. 2003, Weishampel & Dean 2004, Hawkes et al. 2007, Chaloupka et al. 2008). De plus, si les dépenses énergétiques, et par corollaire leurs besoins alimentaires, augmentent avec la

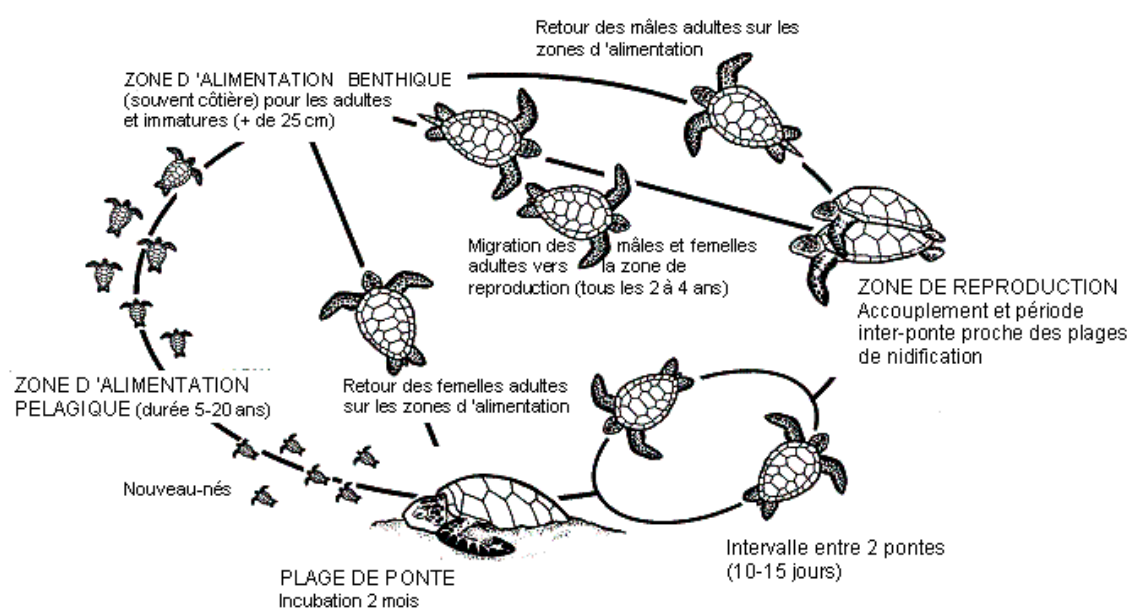
température, les tortues marines devraient à l'avenir exploiter des quantités croissantes de ressources sous l'influence des conditions climatiques.

#### 1.3.1.2 Des modèles d'études

Les tortues marines sont des espèces migratrices qui acquièrent leurs réserves corporelles au cours de migrations pluriannuelles avant de les allouer à la reproduction (**Fig. 7**, Miller 1997). Ainsi, le statut d'animaux ectothermes, plongeurs (à respiration pulmonée) et migrants procure aux tortues marines d'importantes contraintes physiologiques et écologiques, qui leur imposent une ségrégation spatiotemporelle des épisodes alimentaires à différentes échelles : à l'échelle de la plongée, de la journée et du cycle de vie. Les tortues marines représentent alors des **modèles d'étude pertinents pour identifier les stratégies comportementales mises en place par les individus pour répondre à leurs besoins énergétiques**. Par ailleurs, par leur position au sein de différents réseaux trophiques, chaque espèce de tortue marine occupe une niche écologique particulière (Bjorndal 1997) et est ainsi susceptible de **fournir des informations spécifiques sur le milieu marin** : les tortues luths sont planctonophages (plancton gélatineux), les tortues caouannes, olivâtres, et de Kemp sont carnivores (poissons, crustacés, invertébrés), les tortues imbriquées sont omnivores (algues, éponges, coraux mous) et les tortues vertes sont essentiellement herbivores. Outre leur contribution de consommateurs dans le fonctionnement des écosystèmes, les tortues marines assurent le transport de nutriments et d'énergie au sein de leurs habitats à travers leur statut de proies et leur production de matière organique (Bouchard & Bjorndal 2000, Heithaus et al. 2007).

Les tortues marines présentent, comme les oiseaux de mer et certains mammifères marins (Le Bœuf & Laws 1994, Descamps et al. 2002), la particularité de dépendre à la fois du milieu terrestre, où elles se reproduisent en pondant sur des plages de sable, et du milieu marin, où elles s'alimentent (**Fig. 7**). Cette particularité constitue une contrainte évolutive majeure pour ces espèces, mais représente également un avantage pour les scientifiques : il est en effet possible de profiter de leurs brèves incursions à terre pour étudier ces animaux avec des contraintes logistiques minimales comparées à des études en mer. Par conséquent, les phases de reproduction à terre sont davantage renseignées chez les tortues marines que la phase d'alimentation en mer. Pourtant, la phase d'alimentation constitue une étape déterminante à la fois pour la survie et pour le succès de la reproduction des individus. A ce jour, **la compréhension de l'écologie trophique des tortues marines reste très**

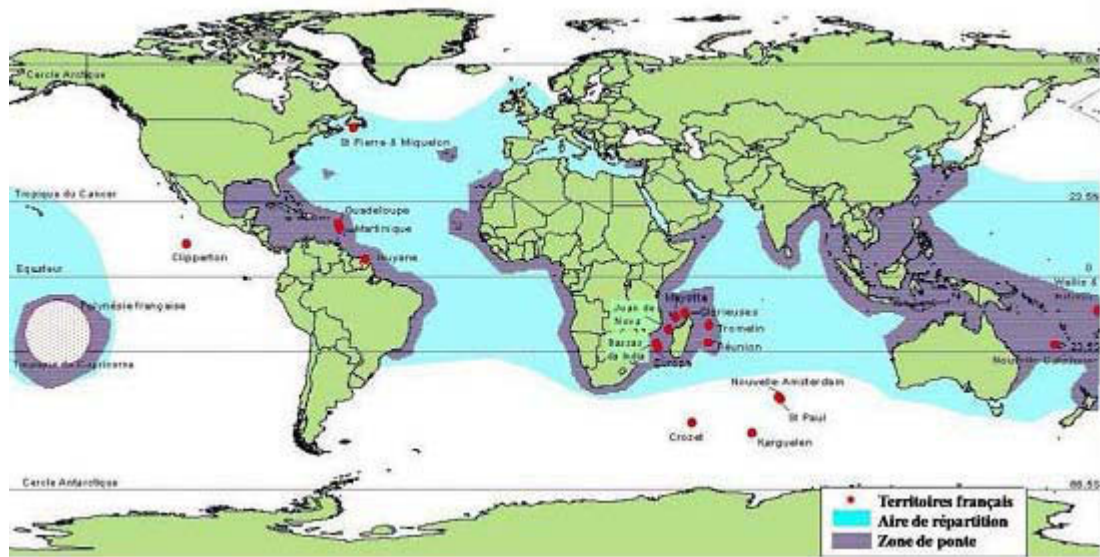
**incomplète** du fait de la difficulté d'étudier des animaux marins. Grâce aux progrès de la micro-électronique, des systèmes miniaturisés, automatisés et programmables (télémétrie et bio-logging) permettent d'étudier l'écologie trophique des tortues marines dans des milieux difficilement accessibles par l'homme (exemples chez la tortue imbriquée : van Dam & Diez 1997 ; la tortue caouanne : Houghton et al. 2000, Okuyama in press ; la tortue olivâtre : McMahon et al. 2007 ; la tortue luth : Jonsen et al. 2007, Fossette 2008 ; et la tortue verte : Makowski et al. 2006, Seminoff et al. 2006, Hazel et al. 2009).



**Fig. 7** Cycle de vie généralisé des tortues marines (d'après Miller 1997)

### 1.3.2 La tortue verte

Espèce classée « en danger » par l'UICN, la tortue verte *Chelonia mydas* possède une large répartition spatiale (telles que les tortues luth, imbriquées, caouannes et olivâtres, **Fig. 8**) et se différencie des autres espèces de tortues marines par son régime alimentaire majoritairement herbivore aux âges sub-adultes et adultes.



**Fig. 8** Aire de répartition des tortues vertes *Chelonia mydas* (d'après RITMO, Réseau d'Information des Tortues Marines d'Outremer)

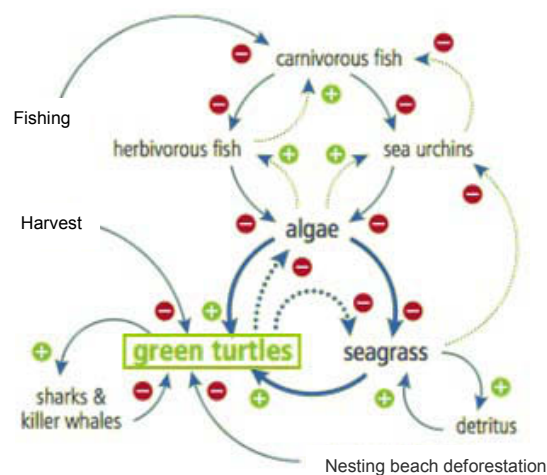
### 1.3.2.1 Les phases de vie

A l'image des autres espèces (à l'exception peut-être de la tortue à dos plat, Walker & Parmenter 1990), la tortue verte occupe différents habitats, hauturiers et néritiques, au cours de sa vie (Bolten 2003, **Fig. 7**). Après avoir quitté leur plage de naissance et durant les premières années, les jeunes tortues vertes ont une vie épi-océanique et se nourrissent principalement d'organismes planctoniques et d'invertébrés (Hughes 1974a,b, Frick 1976, Carr 1987, Bolten & Bjorndal 1992, Walker 1994). Toutefois, cette phase, qualifiée de « lost years » (Witham 1980), reste méconnue. Les tortues vertes ne se rapprocheront des côtes qu'après avoir atteint une taille leur assurant une vulnérabilité moindre face aux prédateurs (Limpus & al. 1994). A titre d'exemples, les premières longueurs courbes (CCL pour curved carapace length) ou droites (SCL pour straight carapace length) de carapace mesurées près des côtes sont : 35 cm CCL à Hawaï (Balazs 1980), 35 cm CCL dans le Queensland (Limpus et al. 1994), 39 cm CCL à Mayotte (Ballorain et al. données non publiées) et 39 cm CCL à Europa (Bourjea et al. 2006b), 20 cm SCL aux Bahamas (Bjorndal & Bolten 1988), 26 cm SCL en Mauritanie (Cardona et al. 2009) et 35 cm SCL en Basse Californie (Brooks 2005). Les jeunes tortues vertes achèvent alors leur croissance au sein d'écosystèmes néritiques tels que les récifs coralliens, les herbiers marins ou les mangroves, et adoptent progressivement un régime majoritairement herbivore (Mortimer 1981, 1982a, Bjorndal 1985, 1997, Limpus & Limpus 2000). Aux âges sub-adultes et adultes, la base de leur alimentation est faite d'algues et de phanérogames marines dont

elles digèrent la cellulose par l'action de bactéries intestinales symbiotiques (Bjorndal 1979, Fenichel 1979) ; bien que différentes études rapportent un régime alimentaire parfois opportuniste composé de matière animale (Bjorndal 1990, Hatase et al. 2006, Seminoff et al. 2006, 2008).

### 1.3.2.2 Un modèle d'étude pertinent

Les sites d'alimentation sont majoritairement localisés près des côtes, dans des milieux peu profonds où la lumière garantit la production primaire benthique. Ils constituent par conséquent des écosystèmes marins relativement accessibles et confèrent aux systèmes « tortues vertes-herbiers/algues » un rôle privilégié dans 1) l'étude qualitative et quantitative directe du comportement alimentaire chez les tortues marines et 2) dans l'élaboration de modèles trophiques de terrain centrés sur les tortues marines, outil indispensable à la gestion et à la conservation de ces espèces et des écosystèmes qu'elles exploitent. Par ailleurs, en consommant d'importantes quantités de phanérogames marines et de macro-algues benthiques (Bjorndal 1997), la variation des effectifs des populations de tortues vertes peut représenter un **bon indicateur des changements de qualité et de quantité des ressources marines** (Fig. 9). En effet, quelques études rapportent le rôle clef des tortues vertes au sein des herbiers marins comme des agents favorisant leur production primaire et leur valeur nutritive, telle que la teneur en azote (Thayer et al. 1982, Aragones et al. 2006, Kuiper-Linley 2007, Moran & Bjorndal 2007, Fig. 10).



**Fig. 9** Diagramme conceptuel d'une population de tortues vertes dans son écosystème (d'après M. Chaloupka dans Mast et al. 2007)



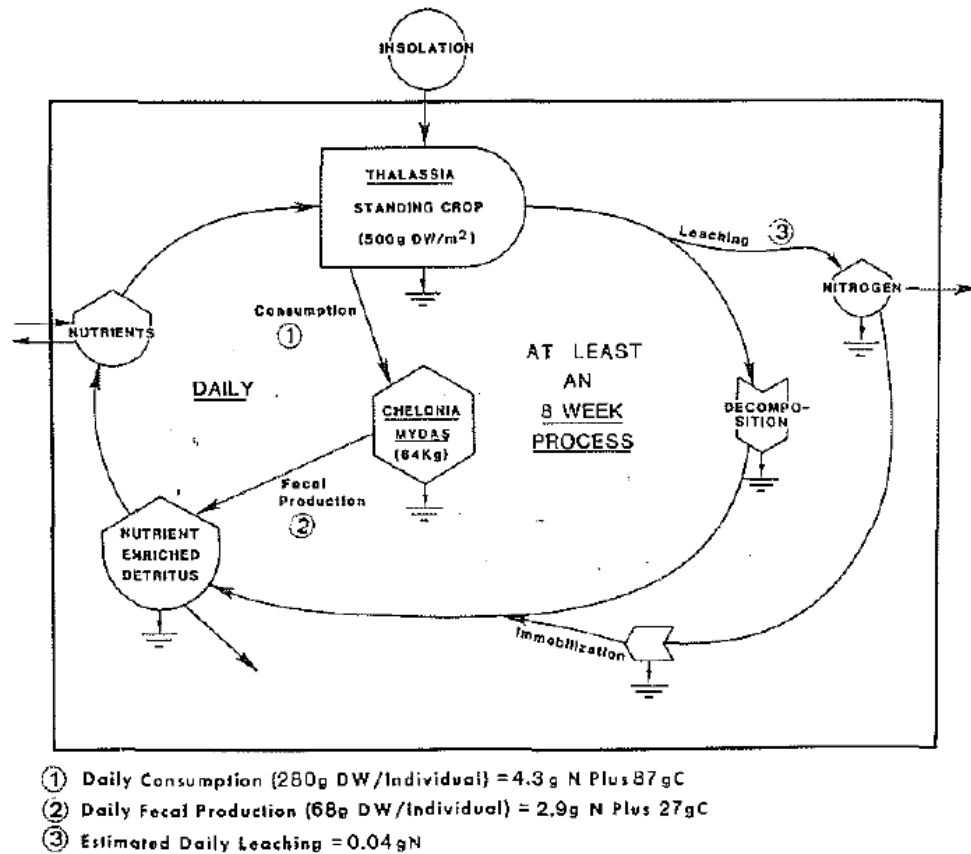


Fig. 10 Diagramme illustrant le cycle de décomposition de feuilles de *Thalassia testudinum* et le rôle potentiel des tortues vertes dans le détournement de ce cycle (Thayer et al. 1982)

#### 1.4 PROBLEMATIQUE & OBJECTIFS DE L'ETUDE

Les interactions interspécifiques sont un indicateur naturel de l'état de santé d'un écosystème et de ses éventuelles évolutions. Aussi, dans le contexte actuel de changement climatique et d'intensification des activités humaines, nous proposons de **décrire, par une approche intégrée, les interactions existant entre les tortues vertes et leurs habitats trophiques**, afin de comprendre une partie de la dynamique de la biodiversité marine. Il s'agit, au terme de l'étude, de renforcer les bases scientifiques nécessaires à la mise en place de stratégies de conservation de ces écosystèmes.

La compréhension de l'écologie trophique des tortues vertes, espèce au niveau de conservation mondial, dans le fonctionnement des écosystèmes littoraux, habitats à forte productivité et diversité biologiques, nécessite deux échelles : 1) celle de l'individu et de ses

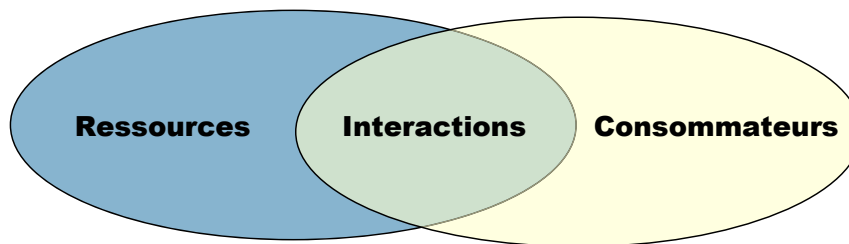
réponses comportementales face aux conditions environnementales et trophiques et 2) celle de la population et de son intégration sur l'ensemble de l'habitat. Plusieurs interrogations ont ainsi motivé la tenue de la présente étude :

- Quels sont les mécanismes écologiques qui alimentent la dynamique des ressources alimentaires des tortues vertes ?
- Comment les tortues vertes ajustent-elles leur comportement alimentaire en fonction des conditions environnementales et de leurs besoins spécifiques ?
- Quel est le rôle fonctionnel des tortues vertes au sein de leur habitat trophique ?

Afin d'y répondre, une approche fonctionnelle de l'écologie trophique des tortues vertes a été développée au cours des **CHAPITRES 3 à 9 (Fig. 11)** de ce manuscrit et deux sites d'étude possédant des conditions environnementales contrastées ont été sélectionnés :

- un herbier marin plurispécifique situé sur le récif frangeant de Mayotte
- des algueraias plurispécifiques situées sur le récif frangeant de l'Île de La Réunion

Dans l'optique d'établir le schéma le plus complet des relations liant les tortues vertes à leurs ressources alimentaires, le système herbier marin – tortues vertes a été privilégié au cours de l'étude pour des raisons logistiques.



**Fig. 11** Illustration schématique des 3 compartiments abordés dans ce manuscrit

Suite à la présentation du contexte régional et des caractéristiques stationnelles des sites d'étude (**CHAPITRE 2**), 8 articles scientifiques constituent la base de ce manuscrit et s'articulent autour des trois compartiments illustrés par la **Fig. 11** :

**CHAPITRE 3** : Size-related habitat use of green turtles foraging on a multispecific seagrass bed

**CHAPITRE 4** : Early assessment of trends in a multispecific seagrass meadow exploited by green turtles at Mayotte Island

**CHAPITRE 5** : Seasonal diving behaviour and feeding rhythm of green turtles at Mayotte Island

**CHAPITRE 6** : Daily food intake of green turtles foraging in an intertidal seagrass meadow

**CHAPITRE 7 :** How green turtles contribute to the maintenance of coastal biodiversity

**CHAPITRE 8 :** L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux environnementaux :  
l'exemple de la protection des tortues marines

**CHAPITRE 9 :** Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the  
west coast of Reunion Island

CHAPITRE

2

**2 Contexte régional  
&  
Caractéristiques stationnelles**



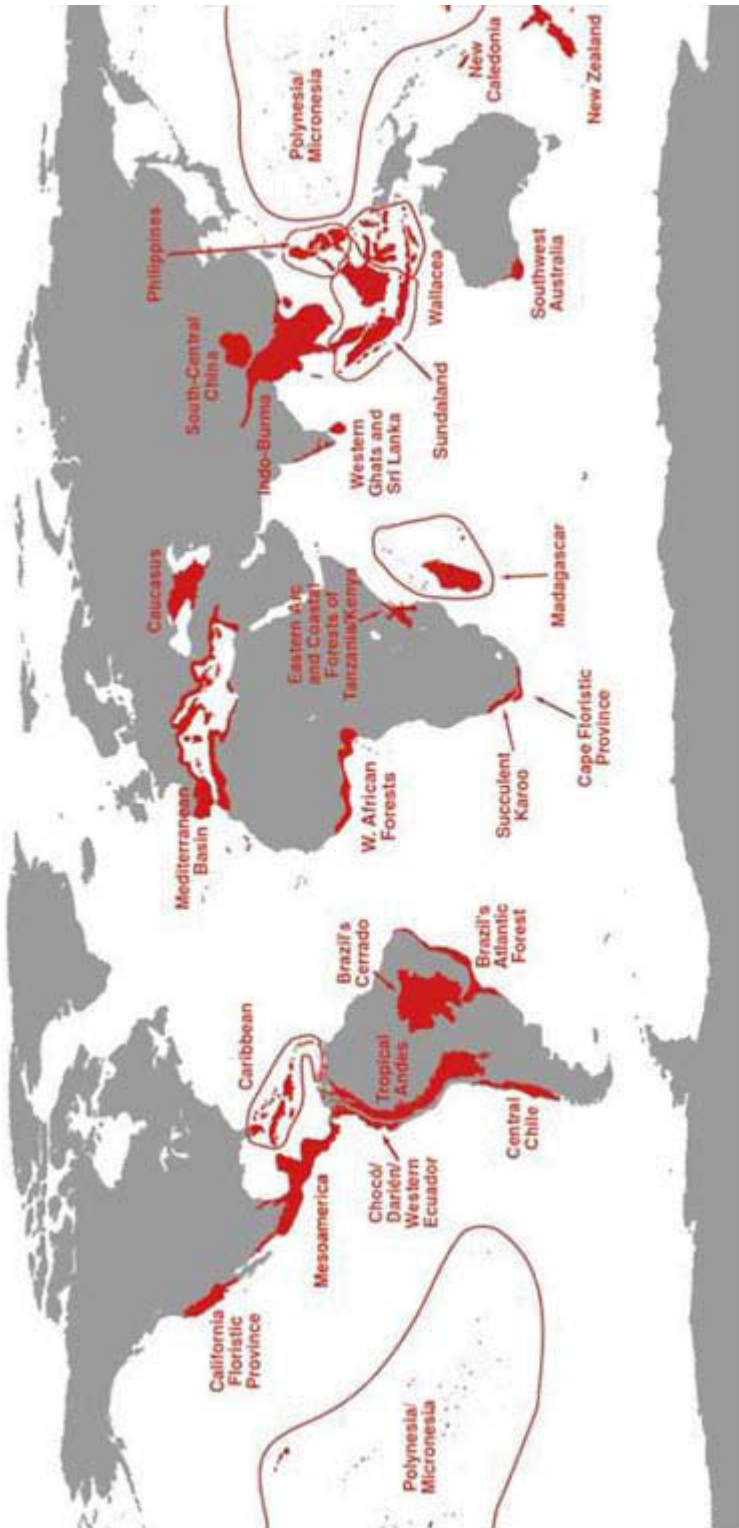


Fig. 12 Hotspots mondiaux de la biodiversité (Myers et al. 2000)

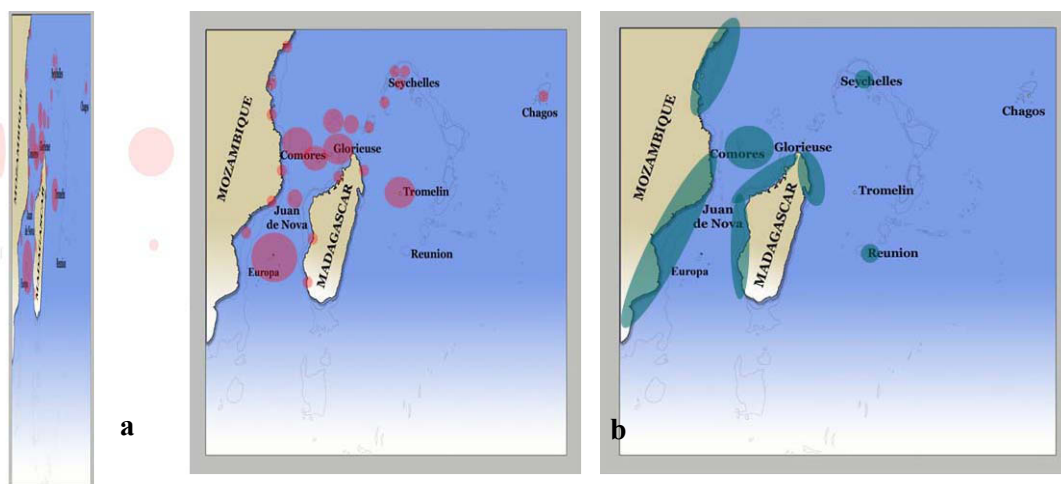
## 2.1 LE SUD-OUEST DE L'OCEAN INDIEN

### 2.1.1 Le contexte régional

Classées parmi les hotspots mondiaux de la biodiversité (**Fig. 12**, Myers 2000, Cleveland 2008), les îles du sud-ouest de l'Océan Indien (SOOI) représentent un laboratoire et un observatoire idéal de la diversité biologique. L'influence du Courant Sud Equatorial sur les caractéristiques hydrologiques, l'isolement géographique et la morphologie des îles coralliennes et granitiques ont favorisé l'émergence d'une forte diversité de milieux côtiers et marins, et un taux d'endémicité élevé. Seulement cette biodiversité remarquable et les écosystèmes qui lui sont associés sont, comme à l'échelle de la planète, de plus en plus soumis à l'impact des changements climatiques et de l'intensification des activités humaines.

#### 2.1.1.1 Les tortues marines

Cette région océanique accueille cinq des sept espèces de tortues marines : la tortue luth, la tortue olivâtre, la tortue caouanne, la tortue imbriquée et la tortue verte ; la tortue verte étant la plus commune, notamment sur les îles de Tromelin, Glorieuses, Mayotte et Mohéli (Archipel des Comores), Juan de Nova et Europa (**Fig. 13**).



**Fig. 13** Sites de ponte (a) et d'alimentation (b) de la tortue verte *Chelonia mydas* dans la région du Sud-ouest de l'Océan Indien (d'après Bourjea 2009)

Les populations de tortues marines du SOOI (essentiellement représentées par les tortues vertes, imbriquées et caouannes) ont fait l'objet de nombreuses études qui portent sur la

biologie de reproduction (Frazier 1971, 1975, Hughes 1974b, Servan 1976, Mortimer 1982b, Le Gall et al. 1984, 1985a,b, 1988, Mortimer 1985, 1988, Bosc & Le Gall 1986, Le Gall 1988, Bourjea et al. 2006a, Ciccione & Bourjea 2006, Bourjea et al. 2007a, Lauret-Stepler et al. 2007), les comportements migratoires (Le Gall & Hughes 1987, Girard et al. 2006, Luschi et al. 2007), la génétique des populations (Mortimer & Broderick 1999, Bourjea et al. 2007b, Taquet 2007), le statut de conservation et la distribution spatiale (Hughes 1973, 1974a, Frazier 1980, Mortimer 1984, Rakotonirina & Cooke 1994, Fretey & Fourmy 1996, Mohadji et al. 1996, René & Roos 1996, Costa et al. 2007, Metcalf et al. 2007) et enfin la croissance et l'écologie trophique (Rakotonirina 1987, Mortimer 2002, Ballorain 2003, 2005, 2006, Roos et al. 2005, Fontaine & Sinapayel 2006, Taquet et al. 2006, Jean et al. 2009a). Toutefois, l'écologie trophique des tortues marines sur site d'alimentation (dont les sites de développement) reste très peu renseignée à ce jour du fait de la difficulté de capture et d'observation des tortues marines en mer.

**Ainsi, contrairement aux sites de ponte, les sites d'alimentation des tortues vertes, sont encore très faiblement étudiés (Fig. 13).** Il s'agit de récifs frangeants ou barrières sur lesquels se développent des herbiers marins et algueraies (comme à Mohéli, Mayotte, Madagascar ou La Réunion) ou de mangroves (comme à Europa). La plupart de ces sites sont connus pour accueillir des populations mixtes d'individus sexuellement matures et des individus immatures. La mangrove d'Europa, par contre, constitue principalement un habitat de développement pour les stades juvéniles de tortues vertes (CCL variant de 39 à 68 cm, Bourjea & Ciccione 2009).

#### 2.1.1.2 La végétation marine

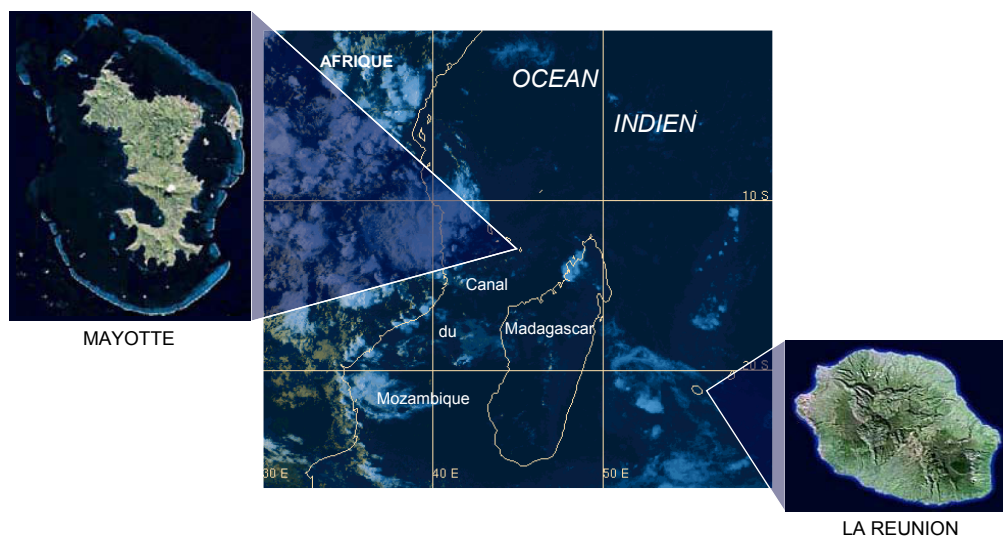
**La région du SOOI supporte une grande diversité de phanérogames marines, d'importance mondiale (Fig. 2, Annexe 1).** Les herbiers représentent des ressources importantes pour la pêche de subsistance (poissons et invertébrés) qui contribue aux apports alimentaires quotidiens des populations locales, mais aussi pour les pêches d'exportation à l'échelle régionale (de la Torre Castro & Rönnbäck 2004). Il s'agit essentiellement d'herbiers plurispécifiques dont les principaux brouteurs sont les oursins (tel que *Triplaneustes gratilla*), les poissons (tel que *Leptoscarus vaigiensis*), les tortues vertes (*Chelonia mydas*) et les dugongs (*Dugong dugon*) (de Troch et al. 1996, Wamukoya et al. 1997, Alcoverro & Mariani 2002, Muir et al. 2003, Eklöf et al. 2005, 2008, Roos et al. 2005, Metcalf et al. 2007, Mamboya et al. 2009). En contraste avec les pays d'Afrique de l'est, les

herbiers marins des îles du SOOI sont très faiblement représentés dans la littérature publiée (Aleem 1984, Kalugina-Gutnik et al. 1992, Ingram & Dawson 2001, Gullstrom 2002) et concernent souvent des rapports de mission (Gravier 1970, Bigot 1991, Guerniou & Nicet 2001, Ballorain 2005, Beudard 2005, Ciccione et al. 2005, Loricourt 2005).

Quant à la flore algale benthique, celle-ci présente une grande diversité à l'échelle de la région du SOOI et de nombreuses espèces présentent un intérêt économique potentiel ou avéré (Delepine *date inconnue*, Bolton et al. 2004). Les études portant sur l'herbivorie des algues benthiques concernent à ce jour principalement les poissons (Chabanet 1994, McClanahan et al. 2002, Ledlie et al. 2007).

## 2.2 LES STATIONS D'ETUDE

Les deux stations sélectionnées pour notre étude sont les îles de Mayotte et de La Réunion (**Fig. 14**) : Mayotte étant connue pour accueillir une importante population de tortues vertes s'alimentant de phanérogames marines et La Réunion étant connue pour accueillir une population croissante de tortues vertes s'alimentant d'algues benthiques.



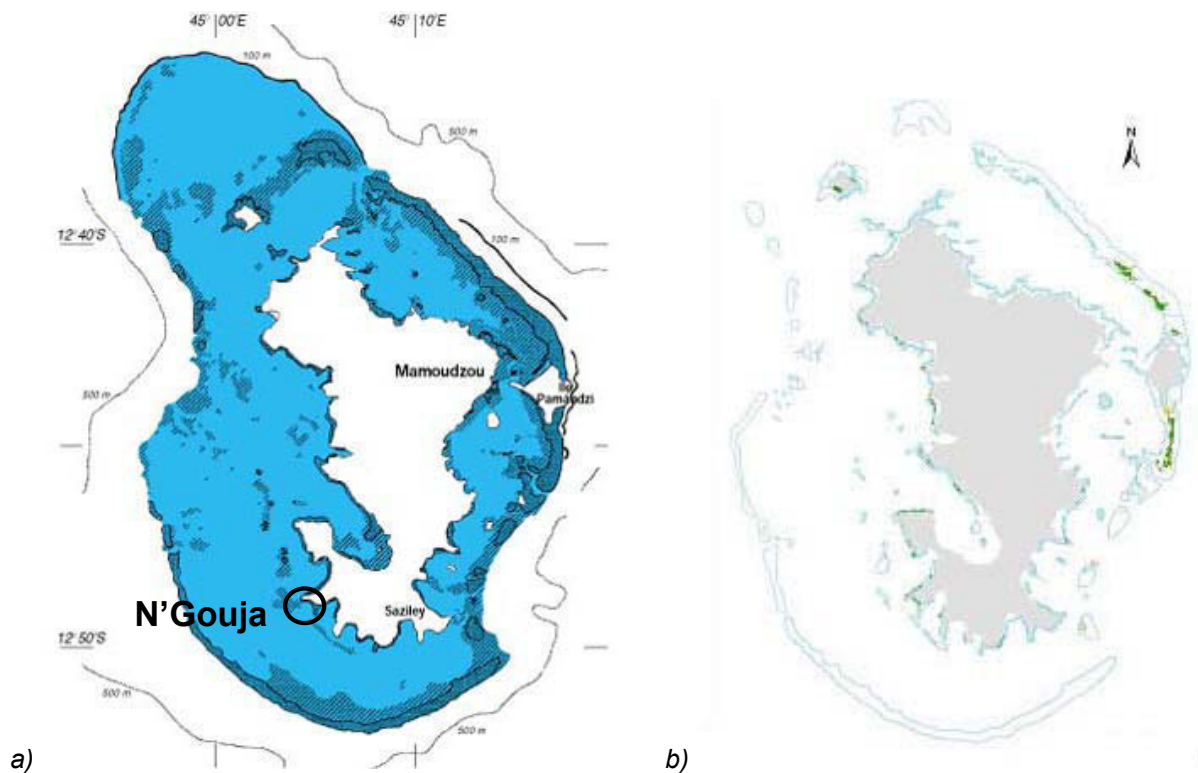
**Fig. 14** Localisation géographique des sites d'étude Mayotte et La Réunion à l'échelle du Sud-ouest de l'Océan Indien.

### 2.2.1 Mayotte

L'île de Mayotte, composante principale par ses dimensions de l'Archipel géographique des Comores, est située à l'entrée Nord du canal du Mozambique, à mi-



distance entre Madagascar et la côte est africaine (**Fig. 14**). D'origine volcanique, Mayotte comprend deux îles principales, la Grande Terre (364 km<sup>2</sup>) et la Petite Terre (10 km<sup>2</sup>), ainsi qu'une vingtaine d'îlots répartis dans un lagon de 1 100 km<sup>2</sup> (**Fig. 15**).



**Fig. 15** a) Complexe récifo-lagonaire de Mayotte (en bleu : zones récifo-lagonaires, Thomassin 1996) ; b) Localisation des herbiers de Mayotte (en vert : zones d'herbier, Loricourt 2005)

○ *Contexte local*

Le climat mahorais est de type tropical humide avec des températures moyennes annuelles comprises entre 21°C et 28°C et une pluviométrie moyenne de 1 500 à 1 700 mm par an, dont plus de 60% est effective de décembre à mars. La température moyenne varie de 24°C en hiver à 28°C en été. Le climat est régi par la Zone de Convergence Inter-Tropicale. Bien que Mayotte soit située sur une branche du Courant Sud Equatorial, l'hydrodynamisme du lagon ne serait pas influencé par les circulations d'eaux océaniques, mais par les vents, la marée et les différences de pression barométrique, principalement en périodes dépressionnaires voire cycloniques (Gourbesville & Thomassin 2000, Porcher et al. 2002, Idier et al. 2008). La dynamique du vent dépend essentiellement du régime

saisonnier alterné alizé-mousson (Raunet 1992). Lors de la saison des pluies, ou mousson, de septembre à mars, les vents (le « Kaskasi » et le « Miombeni ») qui soufflent du nord-nord-ouest induisent de très fortes houles lagunaires sur la partie Nord de l'île. Au cours de la saison sèche ou alizé de mars à septembre, les vents (le « Koussi » et le « Matoulai ») provoquent une houle lagunaire sur le secteur sud de l'île. Les courants de dérive liés aux vents affectent la couche d'eau supérieure du lagon et sont fonction de la vitesse du vent et de l'importance du fetch (Porcher et al. 2002). Le régime des marées est principalement semi-diurne, avec un marnage de 4 m en marée de vives-eaux.

**La Collectivité Départementale de Mayotte a connu ces dernières années des évolutions majeures qui interrogent très fortement sa dynamique de développement.** Une forte croissance démographique et l'introduction d'un modèle économique et social français, due à l'ancrage de Mayotte à la France et l'Europe, bouleversent la vie traditionnelle mahoraise. Face à cette situation, les risques environnementaux sont devenus énormes, particulièrement pour le lagon. Véritable réservoir de biodiversité (283 espèces végétales marines et 1 775 espèces animales marines, Rolland & Boulet 2005), le lagon de l'île est alors soumis à une dégradation progressive, causée principalement par les activités humaines (apports terrigènes liés à la destruction du couvert végétal côtier, pêche destructrice, pollution par les déchets ménagers...) et par les phénomènes climatiques épisodiques de blanchiment des coraux (1983 et 1998).

○ *Un observatoire privilégié*

Comptant 170 plages (dont ~80 plages de pontes de tortues marines), 1 500 km<sup>2</sup> de complexe récifo-lagunaire, 760 hectares d'herbiers marins (**Fig. 15**), Mayotte représente **un site important de reproduction et d'alimentation pour les tortues vertes à l'échelle du SOOI** (Ciccione et al. 2003, 2004, Roos et al. 2005, Bourjea et al. 2007a), et représente un site privilégié pour leur étude sur site d'alimentation (Ciccione et al. 2005, Ballorain 2003, 2005, 2006, Roos et al. 2005, Taquet et al. 2006). Des tortues imbriquées sont également régulièrement observées en ponte sur les plages et en phase d'alimentation sur les récifs coralliens. Parmi les grands vertébrés marins peuplant le lagon, les tortues vertes représentent les principaux consommateurs de phanérogames marines (seuls quelques dugongs sont recensés, Kiszka et al. 2003).

Récemment identifié comme étant un site majeur d'alimentation pour les tortues vertes à l'échelle de l'île (Roos et al. 2005), l'herbier marin du site de **N'Gouja** situé au sud-ouest de l'île (**Fig. 15**), est un lieu privilégié pour l'observation de cette espèce (Ballorain 2003, 2005, 2006, Taquet et al. 2006). La baie de N'Gouja, classée comme Zone de Protection par l'Arrête Préfectoral N°42/DAF-2001 (**Annexe 2**), accueille une importante population mixte de tortues vertes et une population réduite de tortues imbriquées. Depuis près de 30 ans, plusieurs témoignages rapportent la présence de nombreuses tortues vertes s'alimentant sur l'herbier de N'Gouja. Cependant, les études n'ont débuté qu'en 1998, date à laquelle la Cellule de Gestion des Terrains du Conservatoire du Littoral (ex-Brigade Tortue) de la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (DAF) de Mayotte (mais aujourd'hui rattachée à la Collectivité Départementale de Mayotte, CDM) a débuté un programme de suivi individuel des tortues de N'Gouja à l'aide de bagues Monel placées sur les nageoires antérieures. Cette méthode de capture-marquage-recapture a permis d'identifier et de suivre de nombreux individus depuis 2003, année à partir de laquelle le suivi de la population est devenu plus régulier grâce aux missions menées par Kelonia, IFREMER-Réunion, CNRS-IPHC, en collaboration avec la DAF et la CDM de Mayotte. Une partie de la logistique de ces missions était assurée par l'Hôtel Le Jardin Maoré, situé en arrière plage du site de N'Gouja.

### 2.2.2 La Réunion

Composante de l'Archipel des Mascareignes, l'île de La Réunion s'étend sur une superficie de 2 512 km<sup>2</sup> (**Fig. 14**). L'île, volcanique et montagneuse, est bordée d'un littoral de 207 km sur lequel seulement 40 km de plage alternent avec les falaises basaltiques.

#### ○ *Contexte local*

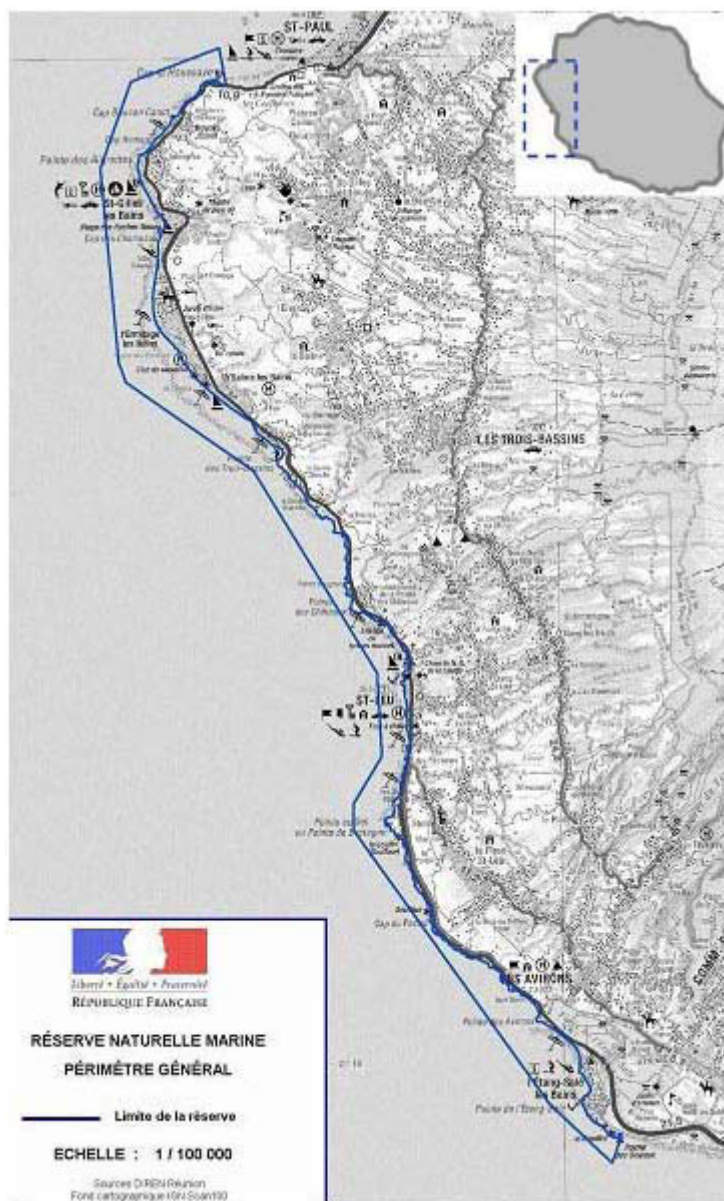
Le climat de l'île est de type tropical. Il est régi par la Zone de Convergence Inter-Tropicale et est conditionné par le régime des vents (principalement d'est-sud-est). Sur la côte, les températures s'échelonnent de 18°C à 31°C et la pluviométrie annuelle varie de 900 mm à l'ouest à pratiquement 2 mètres à l'est. De mai à octobre, l'hiver austral se caractérise par de rares pluies et des températures moins élevées. De novembre à avril, l'été

austral se caractérise par des pluies torrentielles de courte durée et des températures plus élevées (période cyclonique de décembre à mars). La température moyenne de l'eau varie de 26°C de novembre à avril à près de 23°C de mai à octobre.

La diversité des habitats marins côtiers (récifs frangeants, tombants basaltiques, grottes sous-marines) est à l'origine d'une importante diversité biologique (>3 500 espèces). Bien que les surfaces récifales réunionnaises soient très réduites (12 km<sup>2</sup> environ), la biodiversité qu'elles hébergent n'en constitue pas moins un **patrimoine naturel exceptionnel** puisque les eaux réunionnaises renferment presque autant d'espèces de coraux que l'ensemble de la Polynésie Française dont les surfaces récifo-lagonaires sont 1000 fois plus importantes. Cependant, la pression d'une urbanisation croissante en zone littorale (82% de la population résidente) engendre notamment l'**appauvrissement de la diversité spécifique des platiers récifaux** (DIREN Réunion 2006). Très fréquentés pour des activités de loisir dont les impacts cumulés peuvent être importants, soumis à un effort de pêche excessif, supportant des flux de pollution importants du fait des nombreuses activités et infrastructures implantées sur les bassins versants, ces récifs sont aujourd'hui considérés à 30% dégradés et à 50% menacés (DIREN Réunion 2006). Les phénomènes d'eutrophisation réduisent notamment l'abondance des surfaces coralliennes et favorisent le développement algal (Cuet et al. 1988, Naim 1993). Afin de concilier les activités humaines et la préservation des récifs, de nouvelles règles d'usage ont été édictées par le décret de création d'une réserve naturelle et par divers arrêtés préfectoraux. Créée en 2007, la Réserve Naturelle Marine de La Réunion s'étend sur 40 km de côtes du Cap La Houssaye à Saint-Paul, à la Roche aux oiseaux à l'Etang Salé (**Fig. 16**).

○ *Un nouvel observatoire*

L'île de La Réunion était, avant l'arrivée de l'homme, un site de ponte important pour les tortues marines comme en témoignaient les premiers navigateurs qui débarquèrent sur ses plages (Lougnon 1992). Depuis, la capture intensive, l'introduction de prédateurs des œufs et juvéniles et l'urbanisation du littoral ont entraîné la quasi-disparition des tortues marines sur les côtes réunionnaises. Suite à ce bilan, un programme de dénombrement aérien OTOMAR (Observatoire des Tortues MARines de la Réunion) a débuté en 1996. Son objectif est de recenser les habitats favorables (plages et récifs) à la présence des



**Fig. 16** Périmètre général de la Réserve Naturelle Marine (RNM) de l’île de La Réunion (Décret ministériel n° 2007-236 du 21 février 2007, Direction Régionale de l’Environnement DIREN-Réunion). D’une superficie de 35 km<sup>2</sup>, la réserve s’articule autour de trois types de zones : un périmètre général, des zones de protection renforcée (45%) et des zones de protection intégrale (5%). La réserve se situe sur le Domaine Public Maritime, à partir du rivage, sur une largeur moyenne de 1 000 m (de 300 à 1 600 m) et une profondeur de 15 m à 100 m. Ce territoire comporte des côtes rocheuses basaltiques et l’ensemble des récifs coralliens de la côte ouest de l’île (20 km de récif frangeants et embryonnaires).

tortues marines sur la côte ouest de l'île et d'intégrer ces résultats dans les politiques de gestion et d'aménagement du littoral (Ciccione et al. 1999). Suite à une politique de préservation des ressources marines de l'île, la côte ouest du littoral réunionnais représente désormais un site d'alimentation et de développement pour une population croissante de tortues vertes (survolés aériens 1996-2006, Michalowski 2007). Par ailleurs, suite à un programme de réhabilitation de certaines plages de ponte menée par Kelonia/Région Réunion/Mairie de St Leu/Office National des Forêts, 13 pontes de tortues vertes ont eu lieu depuis 2004 (Ciccione & Bourjea 2006, 2009) alors que l'activité était relictuelle (3 traces de montées au cours de la seconde moitié du 20<sup>ième</sup> siècle). Plusieurs individus immatures de tortues imbriquées sont régulièrement observés s'alimentant sur le récif frangeant mais aucune ponte n'a encore été recensée.



CHAPITRE

3

### **3 Size-related habitat use of green turtles foraging on a multispecific seagrass bed**

Katia Ballorain

Stéphane Ciccione

Jérôme Bourjea

Manfred Enstipp

Henri Grizel

Jean-Yves Georges

*(Submitted)*



**Size-related habitat use of green turtles foraging on a multispecific seagrass bed**

Katia Ballorain<sup>1,2</sup>, Stéphane Ciccione<sup>3</sup>, Jérôme Bourjea<sup>4</sup>, Manfred Enstipp<sup>1</sup>, Henri Grizel<sup>4</sup>, Jean-Yves Georges<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 7178 CNRS-Université de Strasbourg, 23 rue Becquerel, 67 087 Strasbourg, France.

<sup>2</sup> Ecole Doctorale Interdisciplinaire, Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9.

<sup>3</sup> KELONIA, l'Observatoire des tortues marines de La Réunion, 48 Rue du Général de Gaulle, 97 898 Saint Leu Cedex, La Réunion, France.

<sup>4</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France.

\* Corresponding author: Katia Ballorain  
Email: [katia.ballorain@c-strasbourg.fr](mailto:katia.ballorain@c-strasbourg.fr)

## **Abstract**

Green turtles predominantly forage in shallow coastal waters, which are fairly accessible marine ecosystems, providing a unique opportunity to investigate sea turtle ecology. To shed further light into the foraging ecology of green turtles, we investigated habitat use of a size-structured population of green turtles exploiting a multispecific seagrass bed off Mayotte Island in the Southwestern Indian Ocean. A phyto-ecological approach of the study site reports that eight seagrass species occurred within four distinct seagrass communities and were distributed along the depth gradient. Direct underwater censuses report that immature and mature green turtles mainly frequented the most seaward, biomass-rich community, presumably compensating for their intrinsically nutrient-poor herbivorous diet. Additionally, we show a size-ordered distribution of immature and mature green turtles through seagrass communities that would reflect size-related in food requirements and physiology. Such observations are paramount for the management and conservation of seagrass meadows and endangered sea turtles.

**Key words:** green turtle, habitat use, seagrass bed, Southwestern Indian Ocean

## **Introduction**

Living organisms are thought to behave optimally while facing trade-offs between the energetic costs and benefits of survival, growth, and reproduction (Stephens and Krebs 1986; Krebs and Davies 1997). The rules governing foraging strategies are commonly predicted by Optimal Foraging Theory (MacArthur and Pianka 1966), which assumes that organisms optimize their feeding activities by maximizing energy intake, while limiting foraging costs. This process is mainly expressed by the way organisms exploit their feeding habitat in space and time, while coping with abiotic and biotic constraints (Cézilly and Benhamou 1996). For example, mammals, birds, and reptiles have been shown to adjust their foraging behaviour and time-budget in relation to ambient temperature, prey availability, predation, and intra-specific competition (e.g. Georges et al. 2000; León and Bjorndal 2002; Pinaud et al. 2005; Fossette et al. 2008; Blanchard et al. 2008).

Foraging strategies are also driven by individual metabolic requirements which depend on age, size, physiological and reproductive status. In vertebrates, young individuals of a given species have been shown to compensate for the greater physiological demands

associated with growth by selecting different habitats and diets than adults (Benavides et al. 1994; Mobley and Fleeger 1999 for fish; Durtsche 2004; Bouchard and Bjorndal 2006 for reptiles; Herpol 1967 for birds; Pellew 1984 for mammals). Similarly, reproductive costs may differ between males and females and cause inter-sexual segregation in terms of habitat use, foraging behaviour, and diet (see Mobley and Fleeger 1999 for fish; Barclay 1991; Ruckstuhl 1998; Le Boeuf et al. 2000; Wolf et al. 2005 for mammals).

Among consumers, herbivores and carnivores differ in that they consume food that varies greatly in nutritional and energetic values. Herbivores commonly compensate for the low nutritional and energetic quality of their food by increasing foraging time and selecting a particular diet (Krebs and Davies 1997). To date, most studies concerning herbivores have focused on terrestrial ecosystems and show that plant-herbivore interactions mainly depend on the spatio-temporal heterogeneity of plant distribution, availability, and quality (Wallis de Vries 1996; Drescher et al. 2006). In most terrestrial systems this leads to extended migrations of herbivores (Frank et al. 1998) and to food selection according to plant energy and nutrient content (van Wieren 1996; Krebs and Davies 1997), palatability (including chemical and physical properties; Baumont 1996; Vourc'h et al. 2002), and toxicity (Bergvall and Lemar 2005).

Herbivory has been less extensively investigated in aquatic ecosystems and this is particularly true for low latitudes. In marine ecosystems, plants are mainly represented by plankton, algae, and, to a lesser extent, by a limited number of seagrass species. Yet, seagrass beds significantly contribute to marine primary production and biomass (Duarte and Chiscano 1999). Seagrass beds also play a key role in marine ecosystems by serving as refuges for juvenile stages of many animal species and by representing a foraging habitat for numerous invertebrate and vertebrate species (Nagelkerken et al. 2000). In addition, seagrass meadows occur in shallow coastal areas and are therefore relatively easy to access and monitor, when compared with most other marine ecosystems. Their distribution and dynamics are predominantly affected by light levels (Peralta et al. 2002), temperature (McMillan 1984), water turbidity (Newell and Koch 2004), nutrient levels (Short 1987), substrate (Bandeira 2002a), and grazing pressure from herbivores (Jupp et al. 1996). Among herbivores, large species such as manatees *Trichechus sp.*, dugongs *Dugong sp.*, and green turtles *Chelonia mydas* contribute significantly to the consuming biomass of tropical seagrass beds (Aragones 1996). The green turtle is the only sea turtle species that feeds on

seagrass and algae (Bjørndal 1997) and it is of great importance to investigate the trophic ecology of this species, whose conservation status in its natural environment is of concern.

To date, most studies investigating the feeding ecology of green turtles have focused on immature individuals feeding on monospecific seagrass meadows and algae patches. These studies report that green turtles use various foraging strategies, depending on trophic conditions and inter-specific interactions. On monospecific seagrass meadows of *Thalassia testudinum*, green turtles have been reported to continuously re-crop the same seagrass plots. Such re-cropping results in persistent patches of young, epiphytic algae free, nitrogen rich, and highly digestible leaves that can be exploited continuously over up to 16 months (Zieman et al. 1984; Moran and Bjørndal 2007). In multispecific algae assemblages, green turtles reportedly either fed in proportion to the relative abundance of algae species (e.g. López-Mendilaharsu et al. 2008) or selected only targeted species (e.g. Coyne 1994; Forbes 1996). Finally, in areas where seagrass and algae co-exist, immature green turtles have been reported to select the most digestible, yet least abundant species (Brand-Gardner et al. 1999). In addition to trophic considerations, it has been suggested that green turtles should adjust their habitat use and food selection in relation to water temperature, interspecific competition with other large herbivores and predation. Green turtles have been reported to avoid waters where temperature potentially becomes too warm ( $>36^{\circ}\text{C}$ ), to prevent over fermentation of ingested food (Hasbun et al. 2000). Considering inter-specific interactions with other large herbivores, such as dugongs that exclusively feed on seagrass, green turtles have been shown to select a mixed diet of algae and seagrass (André et al. 2005). Green turtles can also modify their spatiotemporal pattern of grazing to avoid predators such as sharks and make a trade-off between nutritious profitability and predation risk (Heithaus et al. 2007).

To date, few studies have investigated the feeding strategies of green turtles within multispecific seagrass meadows. Furthermore, they have rarely focused on mature individuals and did not consider the determinants of the food selection observed (Coyne 1994). Hence, there are still gaps in our understanding of the foraging ecology of green turtles. In the present study, we investigated habitat use and foraging behaviour of a mixed population of green turtles on a multispecific seagrass meadow, located off Mayotte Island in the Southwestern Indian Ocean (SWIO). The SWIO hosts some highly productive, biodiversity rich, multispecific seagrass meadows (Wakibya 1995; Bandeira 2002b; Gullström 2002). At Mayotte, seagrass beds are exploited year-round by size-structured

green turtle populations (Roos et al. 2005; Taquet et al. 2006), while inter-specific competition and predation are limited. In this study, we tested the hypothesis that green turtles of different size adjust their habitat use according to food availability. In a first step, we investigated the structure of the seagrass bed in terms of species composition and distribution. In a second step, we assessed the structure and distribution of the local green turtle population and studied their habitat use and food selection. Our study is novel in that we link the phyto-ecology of a multispecific seagrass bed with the distribution of green turtles foraging in their natural environment.

## **Materials and methods**

The study was conducted between October 2004 and July 2005 in the bay of N'Gouja, located at the southern coast of Mayotte Island (12°58' S, 45°05' E), Comoros Archipelago, Mozambique Channel, SWIO (**Fig. 1**). This bay hosts a multispecific seagrass bed and is an important feeding ground for green turtles in the area (Roos et al. 2005). At N'Gouja, the seagrass bottom slopes progressively from shore but depth never exceeds 4 m, even at the highest tides. Within a 24 h period, the seagrass bed is often partially or completely emerged, but is always accessible for direct observations.

### **Seagrass monitoring**

To measure seagrass biomass and density we selected 24 quadrats (20 × 20 cm each) randomly distributed throughout the study area (**Fig. 1**). The position of each quadrat was recorded using a hand-held global positioning system (GPS GeoXT™ handheld Trimble GeoExplorer, ED Electronique, Sainte Savine, France; resolution ± 2 m). Substrate and associated vegetation were collected by hand using a spade. For each quadrat we identified the dominant substrate type (mud, sand, and detrimental matter) using a manual granulometry assessment (McKenzie et al. 2007). Seagrass collected from a quadrat was washed under clear water to remove sediment remains, before being separated according to species (based on McMillan 1983; Waycott et al. 2004; Jacobs et al. 2006). Leaf-blades sampled were dried between two sheets of linen before the fresh biomass was weighed (fresh weight, FW) with an electronic spring scale (DL-501 Denver Instruments, Colorado, USA; resolution ± 0.1 g). In addition, we estimated leaf density for 10 of the 24 quadrats by counting leaves on underwater still-pictures. Leaf biomass was expressed both

in fresh weight and in dry weight (DW) using the following conversion equation established after freeze-drying 50.4 gFW and 63.9 gFW of the two most abundant species, *Halodule uninervis* and *Syringodium isoetifolium*, respectively:

$$DW = 13.3 (\pm 5.6)\% \text{ FW (Eqn 1).}$$

Seagrass distribution was assessed using the phyto-ecological method developed by Braun-Blanquet (1964). A series of four snorkel transects (4 m wide each) was conducted along the depth gradient, i.e. perpendicular to shore (**Fig. 1**). Along each transect, the vegetation was continuously scanned to identify different transition areas, hereafter referred as *transect stations*. Transect stations were classified on the basis of observed changes in at least one of the following parameters: species composition (based on McMillan 1983; Waycott et al. 2004; Jacobs et al. 2006), relative cover abundance of each seagrass species (based on Braun-Blanquet 1964), seagrass coverage, and nature of substrate. Seagrass coverage was visually defined as the proportion of substrate covered by vegetation. Relative cover abundance of each seagrass species and seagrass coverage were estimated by the same observer using a visual index, Ia (abundance index) and Ic (coverage index), respectively. Indices Ia and Ic were scaled from 1 to 5, corresponding to abundance/coverage classes of [0%; 5%], [5%; 25%], [25%; 50%], [50%; 75%], [75%; 100%]. In total 23 transect stations were identified. For each transect station a substrate sample was analysed by manual granulometry assessment (McKenzie et al. 2007). Data from all transect stations were pooled to identify seagrass communities, i.e. areas with a similar composition and abundance of species. Position of these communities was recorded by GPS and spatial analyses were performed using MapInfo Professional 8.0 (MapInfo Corporation, USA, 2005).

### **Green turtle monitoring**

The seagrass bed of N’Gouja is frequented by a population of green turtles during daytime and sometimes during full moon nights (Taquet et al. 2006). Many turtles of this population have been individually measured and tagged with numbered Monel metal tags on the front flippers (National Band and Tag Company, Newport, Kentucky, USA) as part of a monitoring program, initiated in 1994 (Department of Agriculture and Forestry of Mayotte and General Council of Mayotte). The curve carapace length (CCL, from the nuchal scute to the caudal scute, on the midline of the shell) was measured using a flexible

measuring tape ( $\pm 0.5$  cm), with CCL measurements ranging from 39 to 109 cm. Importantly, the bay of N’Gouja is also frequented by swimming and snorkelling tourists to whom turtles appear to be accustomed. Even if turtle-human interactions occur, preliminary studies indicate that despite these interactions, turtles do not show any apparent changes in their behaviour when feeding on the seagrass bed.

From March to June 2005, 28 snorkelling censuses were conducted to monitor the green turtle population of the study site. During each census, a snorkeler followed a standardised route across the seagrass bed (**Fig. 1**). Every time a turtle was encountered, its identity (when tagged), reproductive status (immature, mature), and sex (for mature individuals) were recorded. Immatures were visually distinguished from matures by considering shell size estimation and secondary sexual characteristics such as the length of the tail and claws enlarged in mature males. Shell size threshold (CCL 80 cm), over which mature individuals were differentiated from immatures, was defined from the shortest measured CCL among mature males of the green turtle population foraging at N’Gouja. Green turtles for which the reproductive status was uncertain were not integrated in the analyses. At the beginning and end of each 1-hr census, water depth was assessed using a tape measure. To establish turtle encounter rate during a census (number of turtles encountered per m<sup>2</sup> and hour), the total area scanned for a given census, which was dependant of the water visibility, was estimated at the beginning and end of each census using a horizontal tape measure, held perpendicular to the route taken over the seagrass bed. The size of the total population was estimated using classical capture-mark-recapture methods (CMR, Seber 1982) based on the assumption of a high individual fidelity to the foraging site (Taquet et al. 2006). For this we assumed the proportion of tagged ( $P_t$ ) and untagged ( $P_u$ ) turtles in the subpopulation of  $N_s$  individuals observed during censuses to be identical to that within the total population of the study area. Accordingly, the size of the total population ( $N_{tot}$ ) was calculated using the following equation:

$$N_{tot} = N_s \times (P_u / P_t) \quad \text{where } (N_s = P_u + P_t) \quad (\text{Eqn 2})$$

To investigate the spatial distribution of green turtles according to reproductive status and sex classes and to link it to food distribution, we recorded the GPS position of each turtle encountered during the five previously described censuses.

## Statistical analysis

Statistical analysis was conducted using Systat 9.0 (SPSS Inc., USA, 1998). Values are expressed as mean  $\pm$  standard deviation ( $\pm$  SD). Before conducting parametric analysis, all data were tested for normality and homogeneity of variances.

The most frequent seagrass associations within the seagrass bed were assessed using Factorial Correspondence Analysis (FCA) ordination technique using transect stations data.

A General Linear Model (GLM) was used to test for the association between turtle distribution, time of the day and tidal state. We took turtle encounter rate as the dependent variable, while time of the day (06:00 – 18:00) and tide (mean depth: 0.7 – 3.3 m) were taken as independent variables. Chi-Square  $\chi^2$  test and Neu *post-hoc* test (Neu et al. 1974) were performed to test for habitat preferences of green turtles in relation to age and sex.

## Results

### Seagrass distribution

The study site consisted of a 133 500 m<sup>2</sup> meadow area (**Fig. 1**). We found four major substrate types that occurred along the depth gradient seawards, from (1) muddy to (2) sandy-muddy, to (3) sandy, and to (4) sandy-detrimental matter. The site was dominated by sandy sediment, which was present in 46% of the 24 random quadrats ( $\chi^2_3 = 45.8$ ,  $p < 0.001$ ) and in 74% of the four transects ( $\chi^2_3 = 76.2$ ,  $p < 0.001$ ) (**Appendices 1 and 2**).

During our study we recorded eight seagrass species: *Halophila ovalis* (R.Br.) Hook. f., *Halodule uninervis* (Forsk.) Aschers., *Zostera muelleri* subsp. *capricorni* (Aschers.) Jacobs (basonym: *Zostera capricorni* Aschers.), *Syringodium isoetifolium* (Aschers.) Dandy, *Cymodocea serrulata* (R. Brown) Aschers. and Magnus, *Cymodocea rotundata* (Hemprich and Ehrenb.) Aschers. and Schweinf, *Thalassia hemprichii* (Ehrenberg) Aschers., and *Thalassodendron ciliatum* (Forsk.) den Hartog (**Appendix 1**). Of these eight species, however, two were rarely observed: *Thalassodendron ciliatum* was recorded neither in the random quadrats nor during transects and *Zostera capricorni* was only recorded in one single quadrat (# 8) and not during transects. *Halodule uninervis* is a polymorphic-leaved species with an environmentally modifiable leaf width and leaf tip ranging from bicuspidate to tridentate (McMillan 1983). These two morphs were observed in N'Gouja and are referred to hereafter as *H. uninervis*



*Type 1 (T1)* and *H. uninervis Type 2 (T2)*, respectively. These two morphs *T1* and *T2* were considered separately in the analysis since their respective distribution differed (see also Lanyon and Sanson 2006).

Using the 23 transect stations, *H. uninervis* and *S. isoetifolium* were the most frequently (co-) dominant species with an occurrence of 51.5% and 33.3%, respectively ( $\chi^2_5 = 139.6$ ,  $p < 0.001$ , **Appendix 2**). In the 24 random quadrats, 55% of the total seagrass biomass was consistently composed of the same two species *H. uninervis* and *S. isoetifolium*, with *H. uninervis T2* being most abundant (28%,  $\chi^2_7 = 57.59$ ,  $p < 0.001$ , **Appendix 1**). Overall seagrass leaf density was  $5781 \pm 1691$  leaves  $m^{-2}$ , which corresponds to an above ground seagrass biomass of  $145.4 \pm 108.0$  gFW  $m^{-2}$ , resulting in an average of 19.4 tons FW for the entire 133500  $m^2$  meadow.

Transect surveys showed that the six major seagrass species were distributed along a depth gradient perpendicular to shore (**Appendix 2**). We investigated the potential species association within the meadow by performing a FCA using transect stations ( $n = 23$ ) and seagrass species/morphs ( $n = 7$ ) as continuous variables (**Appendix 1** and **Fig. 2**). The first two axes of the FCA extracted 92.5% of the total inertia of the dataset. Variables appear with a parabolic projection, generated by a quadratic correlation between the first two axes, illustrative of a Guttman-effect. This shows a structure of unidimensional ordinal data along the first axis, while the second axis opposes intermediates and extreme variables (Benzecri 1973). A clear gradient is drawn along the first axis: from left to right, the variables are arranged from the closest to the furthest point from shore. Accordingly, the FCA identified four seagrass communities that differed by their respective distance from shore (**Figs 2** and **3**, **Appendix 2**). Moving from shore seaward towards greater depths, we identified four successive communities (C1 to C4, successively). These communities were typically dominated by one or two species/morphs and were named accordingly (**Appendix 2**): *H. uninervis T1* (C1), *H. uninervis T2* (C2), *H. uninervis T2* and *S. isoetifolium* (C3), and *S. isoetifolium* (C4). Overall, the meadow was dominated by C3, which accounted for 44% of the total surface area ( $\chi^2_3 = 36.4$ ,  $p < 0.001$ ). Seagrass coverage increased with distance from shore (mean Ic: 2 to 3 for C1; 3 to 4 for C2; 4 to 5 for C3 and C4). Each seagrass community was also associated with a specific type of substrate: muddy-sandy (C1,  $\chi^2_2 = 53.1$ ,  $p < 0.001$ ), sandy (C2,  $\chi^2_2 = 89.2$ ,  $p < 0.001$ ), sandy (C3,  $\chi^2_2 = 200$ ,  $p < 0.001$ ), and sandy/sandy-detrimental substrate (C4,  $\chi^2_2 = 50.2$ ,  $p < 0.001$ ).

## Green turtle distribution

During the study period, a total of 55 turtles were flipper tagged on the study site. During 28 snorkelling censuses, 700 encounters with green turtles occurred, with  $21.6 \pm 9.24$  % of these encounters concerning tagged animals. Using Eqn 2, we estimated a total of 248 green turtles populating the study area. We encountered significantly more mature turtles (67.1%) than immatures (32.9%,  $\chi^2_1 = 11.7$ ,  $p < 0.001$ ), while there was no difference between sexes for mature turtles (mature males 59.3%, mature females 40.7%,  $\chi^2_1 = 3.66$ ,  $p = 0.063$ ).

During censuses on average  $11242 \pm 4362$  m<sup>2</sup> were covered within  $55.8 \pm 1.0$  min ( $n = 28$  censuses). The mean turtle encounter rate on the seagrass bed was  $22.5 \times 10^{-4}$  ( $\pm 10^{-4}$ ) turtles m<sup>2</sup>. Encounter rate did not differ neither according to time of day nor water depth during daytime ( $F_5 = 0.853$ ,  $p = 0.619$ , **Table 1**). Turtle distribution, however, was not random in the study area and differed between size-classes ( $\chi^2_3 = 20.19$ ,  $p < 0.001$ ). Mature turtles foraged mainly in community C4 and not at all in C1 ( $\chi^2_3 = 44.77$ ,  $p < 0.001$ ), while immature turtles were found equally in all four seagrass communities ( $\chi^2_3 = 4.46$ ,  $p = 0.215$ ). Taking into account the relative surface area of each seagrass community within our study site, mature turtles preferentially foraged in C4 ( $\chi^2_3 = 92.75$ ,  $p < 0.001$ ), with no differences between mature males and mature females ( $\chi^2_3 = 2.86$ ,  $p = 0.239$ ), while immatures preferentially foraged in C1 and C4 ( $\chi^2_3 = 38.21$ ,  $p < 0.001$ ) (**Fig. 3**).

Feeding dive behaviour and food intake of green turtles have been investigated during underwater focal sampling (B.K., C.S., B.J., E.M., G.H., G.J-Y. unpublished data). Whatever the seagrass community, green turtles were observed to crop dominant local seagrass species.

## Discussion

The present study was conducted in the bay of N’Gouja, Mayotte, known to host a significant population of green turtles feeding year-round on seagrass. At N’Gouja, we found eight out of the eleven seagrass species that occur around the entire island of Mayotte (B.K., C.S., B.J., E.M., G.H., G.J-Y. unpublished data), indicative of the great diversity of this seagrass bed. Moreover, we established the presence of *Zostera capricorni*, a species that has never been reported before in Mayotte. This indicates that with respect to seagrass species, N’Gouja is representative of Mayotte’s marine biodiversity, which may

explain the permanent presence of green turtles feeding there. Despite the great diversity, we found that two seagrass species dominated the study site, namely *Halodule uninervis* and *Syringodium isoetifolium*.

At N'Gouja, the seagrass species are distributed along the depth gradient, corresponding to the seaward distance from shore. Such distribution is consistent with the classical distribution pattern of aquatic plants where light, temperature, turbulence, and immersion regime determine vertical distribution and occurrence of seagrass (Koch and Beer 1996, Bandeira 2002b). Importantly, the observed seagrass distribution results in four major seagrass communities which occur in successive strips parallel to the shore (**Fig. 3**). These four seagrass communities can be identified by the presence or absence of differential seagrass species. Close to shore, C1 community was characterised by the presence of pioneer seagrass species that occurred in low density and which are tolerant with respect to abiotic conditions, such as *H. uninervis* and *H. ovalis* (den Hartog 1970; Kuo et al. 2001). The low seagrass density observed in this first community may result from the combined effects of high turbidity due to sand movement, elevated temperature and salinity due to the long emersion times (Abal et al. 1994; Grice et al. 1996), and disturbance by swimmers. Of the two morphs of *H. uninervis* found in this study, *T1* (narrow leaves with bicuspidate leaf tips) dominated in areas that are regularly emerged, which is consistent with the finding that this morph has a greater resistance to high temperature exposure than the wider-leafed *T2* morph (Phillipps and Lewis 1983; McMillan 1984). Seagrass diversity and density increased seawards with increasing depth and water transparency, which indicates that conditions were more stable at the communities further from shore. Consistent with this, C4 community, situated close to the slope, was characterised by *S. isoetifolium*, an eurythermic species (Phillips 1960), previously reported to preferentially occur in relatively clear waters (Terrados et al. 1998). All other seagrass species were less abundant than the former two species, with *Thalassia hemprichii*, *Cymodocea rotundata*, and *Cymodocea serrulata* occurring in a scattered way throughout the seagrass bed. The N'Gouja seagrass bed is a very attractive feeding ground for herbivores. Seagrass bed consists of a 13 ha shallow area representing about 19 tonsFW of seagrass. This seagrass biomass is six-fold greater than biomass reported for tropical seagrass beds cropped by green turtles (Williams 1988). Seagrass biomass of the study site also corresponds to a ten times lesser biomass than what is found in tropical seagrass beds not cropped by green turtles (Duarte and Chiscano 1999). The seagrass abundance of the seagrass bed of

N'Gouja may explain the year-round presence of a relatively large population of green turtles. This study shows that at N'Gouja the green turtle population represents 248 individuals of different sizes with both immature and mature individuals. We also found that green turtles exploit the seagrass bed throughout the day, whenever the tidal cycle gives them access to the meadow. Green turtles were found throughout the meadow, suggesting that they exploit the area intensively. Taking into account the relative surface area of the four seagrass communities, green turtles preferentially frequented the most seaward community, C4. This preference may result from the overall great seagrass coverage at this community and the main presence of *S. isoetifolium*. This species is particularly rich in nitrogen when compared with other tropical seagrass species (Aragones 1996). Nitrogen is essential for protein synthesis and is reported as a limiting nutrient that frequently influences food choice in herbivores (Fenchel and Jorgensen 1977; Mattson 1980; White 1985). Additionally *S. isoetifolium* has cylindrical, very brittle leaves (Aioi and Pollard 1993), which make digestion easier by the relatively great surface leaves area produced after bolus process (Bjorndal et al. 1990). By preferentially exploiting seagrass species that occur in great density, that are rich in nitrogen, and that are easy to digest, green turtles may compensate for their intrinsically nutrient-poor herbivorous diet.

Habitat use differed between immature and mature turtles. Fifty five percent of immature turtles preferentially exploited the seaward C4 community (29%) and the nearest to shore C1 community (16%). The same proportion of mature turtles also preferentially exploited the C4 community (45%) but did not frequent the C1 community at all. Such size-related habitat use may result from several factors. Firstly, the two communities significantly differed in their species composition. While C1 was dominated by *H. uninervis* T1 and *H. ovalis*, C4 was dominated by *S. isoetifolium*. These three species reportedly are of great nutritional value and are highly digestible when compared with most other tropical seagrass species. *H. uninervis* and *H. ovalis* also have a relatively strong regenerative potential (Aragones 1996; Sheppard et al. 2007; de Iongh et al. 2007). Accordingly, *H. uninervis* and *H. ovalis* were reported to be frequently exploited by large grazers such as green turtles (Bjorndal 1997; Hasbun et al. 2000) and dugongs (de Iongh et al. 2007). Furthermore, C1 and C4 represent similar micro-habitats in terms of seagrass cover and surface area, yet are relatively small compared with the other two communities. Accordingly, one may expect that both immature and mature turtles would use the C1 and C4 community to a similar degree. The fact that we never observed any mature turtle within the C1 community

suggests, however, that at N'Gouja, seagrass composition and abundance are not the only factors driving size-related habitat use in green turtles. This is supported by the observation that both immature and mature turtles exploit the two other communities to a similar extent, yet less than one would expect given their relative surface area within the bay. The second suggestion, that green turtles performed a size-related habitat use, is supported by the difference in relative distance from shore, and therefore relative depth, of seagrass C1 and C4 communities. C1 was the community closest to shore, while C4 was situated furthest from shore. In sea, thermal radiation is absorbed near the surface and heat exchange is primarily by conduction and convection. Accordingly, thermal conditions differed in both communities because of steady depth gradient and tide-driven emersion regime. Temperature plays a major role in ectotherms such as sea turtles, since it drives physiological processes (Mrosovsky 1980; Spotila et al. 1997; Seebacher and Franklin 2005), including digestion with high temperature increasing digestion rate (Parmenter 1980; Wikelski and Hau 1995). Behavioural thermoregulation is reported in many reptiles (Brattstrom 1965) and several studies demonstrated the role of thermal environment in habitat use by reptiles. For example, lizards adjust their body temperature through altitudinal location or shuttling between sun and shade (Adolph 1990; Belliure and Carrascal 1996) and marine iguanas thermoregulate using wind protected sites (Buttemer and Dawson 1993). In sea turtles, loggerhead and green turtles bask on land and at the sea surface to increase their body temperature (Sapsford and Van der Riet 1979; Whittow and Balazs 1982). In sea turtles, digestion capacities are greater in matures than younger individuals due to the incomplete intestinal flora of the latter (Bjorndal 1997). Accordingly, we suggest that immature turtles increase their digestion rate by spending a significant amount of their time in relatively shallower and warmer waters close to shore. This spatial distribution may lead to a greater daily food intake in immature turtles and compensate for their relatively high energy requirements associated with growth (Bouchard and Bjorndal 2006). Size-ordered difference in behavioural exploitation of the thermal environment has been previously reported in ectotherms as such western toads, insular lizard and marine iguana (Lillywhite et al. 1973; Castilla and Bauwens 1991; Buttemer and Dawson 1993). Size-related habitat use by green turtles could thus be determined by temperature-driven physiological processes. However, additional data and specific experiments are required to investigate the thermal pattern of green turtles habitat use and to assess the size difference in behavioural exploitation of the thermal environment. Finally, the last suggestion, that

green turtles performed a size-related habitat use, is also supported by the difference in relative depth of C1 and C4 seagrass communities and a size-related depth preference of green turtles. Previous studies suggest that air breathing diver animals use the lung-regulated buoyancy control through adjustments of the air volume inspired before diving to the depth where they intend to reach (Hays et al. 2004). Due to gas compression with depth according to Boyle's law, mature turtles, with a higher lung capacity than immatures, are susceptible of do not reach a neutral buoyancy on shallow seabed with a high air store. For energetically reasons, sea turtles are reported to increase their air store before a given dive to prolong dive duration (Hochscheid et al. 2003), suggesting mature green turtles select deepest seagrass community to optimize their dive duration.

In conclusion, our study investigated the habitat use of a size-structured population of green turtles foraging on a multispecific seagrass bed. This study demonstrates that direct observations, and therefore a non-invasive method, can provide useful information for the relationships between food resources and sea turtle foraging ecology. We show that green turtles exploit the entire seagrass bed, yet with a size-related distribution that would be related to meadow structure and seagrass nutritional quality. Additionally, we suggest that thermal conditions that drive food intake and digestion rate, and buoyancy control that drive dive depth and duration could also explain size-related habitat use in green turtles. In sea turtles, sexual maturity require a minimum breeding size of male and female individuals, suggesting that immatures would adopt foraging strategies to compensate for the relatively high energy requirements associated with growth and enhance their future reproductive value. Additionally, the spatial distribution pattern observed in this study show the pivotal ecological role of shallow and nearshore habitats for growing green turtles. Understanding the factors that influence spatial distribution of green turtles and identifying which habitat are used by green turtles is critical to the management and conservation of seagrass meadows and endangered green turtles in the global change context.

**Acknowledgements.** We are grateful to the Department of Agriculture and Forestry of Mayotte (DAF), the General Council of Mayotte (CDM) and the Jardin Maoré Hotel for their financial and technical support. We especially thank D. Chanfi, K. Ahamed, M. Quillard and A. Mari (CDM), R. Rolland, J-P. Arnaud, A. Jamon (DAF), P. Stefanica, F. Bourgeois and B. Fichou (Jardin Maoré), J. Turquet (ARVAM), J.-P. Robin (CNRS IPHC,

Strasbourg), the Oulanga na Nyamba Association and many volunteers for technical and field assistance. Funding was also provided by the Regional Council of Reunion Island, the European Social Fund (ESF), the French National Agency of Research (ANR) and Kelonia. Finally, we would like to thank Simon Benhamou (CNRS CEFÉ, Montpellier) and the anonymous reviewers for their helpful comments on this manuscript.

## References

- Abal EG, Loneragan NR, Bowen P, Perry CJ, Udy JW, Dennison WC (1994) Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni* Aschers to light intensity. *J Exp Mar Biol Ecol* 178:1123-1129
- Adolph SC (1990) Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71:315-327
- Aioi K, Pollard PC (1993) Biomass, leaf growth and loss rate of the seagrass *Syringodium isoetifolium* on Dravuni Island, Fiji. *Aquat Bot* 46:283-292
- André J, Gyuris E, Lawler IR (2005) Comparison of the diets of sympatric dugongs and green turtles on the Orman Reefs, Torres Strait, Australia. *Wildlife Res* 32:53-62
- Aragones LV (1996) Dugongs and Green Turtles: Grazers in the tropical seagrass system. PhD dissertation, James Cook University of North Queensland, Australia
- Bandeira SO (2002a) Leaf production rates of *Thalassodendron ciliatum* from rocky and sandy habitats. *Aquat Bot* 72:13-24
- Bandeira SO (2002b) Diversity and distribution of seagrasses around Inhaca Island, southern Mozambique. *S Afr J Bot* 68:191-198
- Barclay RMR (1991) Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. *J Anim Ecol* 60:165-178
- Baumont R (1996) Palatability and feeding behaviour in ruminants. *INRA Productions Animales* 9:349-358
- Belliure J, Diaz JA, Carrascal LM (1996) Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecology* 77:1163-1173
- Benavides AG, Cancino JM, Ojeda FP (1994) Ontogenetic change in the diet of *Aplodactylus punctatus* (Pisces: *Aplodactylidae*): an ecophysiological explanation. *Mar Biol* 118:1-5.
- Benzecri JP (1973) L'analyse des données. Tome II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris
- Bergvall UA, Lemar O (2005) Plant secondary compounds and the frequency of food types affect food choice by mammalian herbivores. *Ecology* 86:2450-2460
- Bjorndal KA, Bolten AB, Moore JE (1990) Digestive Fermentation in Herbivores: Effect of Food Particle Size. *Physiol Zool* 63:710-721
- Bjorndal KA (1997) Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: Lutz PL, Musick JA (eds) *The biology of sea turtles*. CRC Press, Boca Raton, pp 199-231
- Blanchard P, Sabatier R, Fritz H (2008) Within-group spatial position and vigilance: a role also for competition? The case of impalas (*Aepyceros melampus*) with a controlled food supply. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1863-1868
- Bouchard SS, Bjorndal KA (2006) Ontogenetic Diet Shifts and Digestive Constraints in the Omnivorous Freshwater Turtle *Trachemys scripta*. *Physiol Biochem Zool* 79:150-158.
- Brand-Gardner SJ, Lanyon JM, Limpus CJ (1999) Diet selection by immature green turtles, *Chelonia mydas*, in subtropical Moreton Bay, South-east Queensland. *Aust J Zool* 47:181-191
- Brattstrom BH (1965) Body temperatures of reptiles. *Am Midl Nat* 73:376-422
- Braun-Blanquet J (1964) *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. Aufl. Springer, Wien-New York
- Buttemer WA, Dawson WR (1993) Temporal pattern of foraging and microhabitat use by Galapagos iguanas, *Amblyrhynchus cristatus*. *Oecologia* 96:56-64

- Castilla AM, Bauwens D (1991.) Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the insular lizard *Podarvis hispanica atrata*. *Oecologia* 85:366-374
- Cézilly F, Benhamou S (1996) Les stratégies optimales d'approvisionnement (Optimal foraging strategies a review). *Rev Ecol – Terre Vie* 51:43-86
- Coyne MS (1994) Feeding ecology of subadult green sea turtles in South Texas waters. PhD dissertation, Texas A&M University, USA
- de Jongh HH, Kiswara W, Kustiawan W, Loth PE (2007) A review of research on the interactions between dugongs (*Dugong dugong* Müller 1776) and intertidal seagrass beds in Indonesia. *Hydrobiologia* 591:73-83
- den Hartog C (1970) *The Seagrasses of the World*. North Holland Publication, Amsterdam, London
- Drescher M, Heitkönig MAI, Van den Brink PJ, Prins HHT (2006) Effects of sward structure on herbivore foraging behaviour in a South African savanna: An investigation of the forage maturation hypothesis. *Austral Ecol* 31:76-87
- Duarte CM, Chiscano CL (1999) Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat Bot* 65:159-174
- Durtsche RD (2004) Ontogenetic variation in digestion by the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. *Physiol Biochem Zool* 77:459-470
- Fenchel TM, Jorgensen BB (1977) Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria. *Adv Microb Ecol* 1:1-58
- Forbes GA (1996) The diet and feeding ecology of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in algal-based coral reef community. PhD dissertation, James Cook University, Australia
- Fossette S, Gaspar P, Handrich Y, Le Maho Y, Georges J-Y (2008) Dive and beak movement patterns in leatherback turtles *Dermochelys coriacea* during interesting intervals in French Guiana. *J Anim Ecol* 77:236-246
- Frank DA, McNaughton SJ, Tracy BF (1998) The Ecology of the Earth's Grazing Ecosystems. *BioScience* 48:513-521
- Georges J-Y, Tremblay Y, Guinet C (2000) Seasonal diving behaviour in lactating subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *Polar Biol* 23:59-69
- Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC (1996) Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *J Exp Mar Biol Ecol* 195:91-110
- Gullström M, de la Torre Castro M, Bandeira SO, Björk M, Dahlberg M, Kautsky N, Rönnbäck P, Öhman MC (2002) Seagrass Ecosystems in the Western Indian Ocean. *Ambio* 31:588-596
- Hasbun CR, Lawrence AJ, Samour JH, Al-Ghais SM (2000) Preliminary observations on the biology of green turtles, *Chelonia mydas*, from the United Arab Emirates. *Aquat Conserv* 10:311-322
- Hays GC, Metcalfe JD, Walne AW (2004) The implications of lung-regulated buoyancy control for dive depth and duration. *Ecology* 85:1137-1145
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Fourqurean JW, Burkholder D, Thomson J, Befder 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
- Herpol C (1967) Study on the proteolytic activity of the digestive tract of different species of birds in relation to their feeding habits. *J Comp Physiol* 57:209-217
- Hochscheid S, Bentivegna F, Speakman JR (2003) The dual function of the lung in chelonian sea turtles: buoyancy control and oxygen storage. *J Exp Mar Biol Ecol* 297:123-140
- Jacobs SWL, Les DH, Moody ML (2006) New combinations in Australasian *Zostera* (*Zosteraceae*). *Telopea* 11:127-128
- Jupp BP, Durako MJ, Kenworthy WJ, Thayer GW, Schillak L (1996) Distribution, abundance, and species composition of seagrasses at several sites in Oman. *Aquat Bot* 53:199-213
- Koch EW, Beer S (1996) Tides, light and the distribution of *Zostera marina* in Long Island Sound, USA. *Aquat Bot* 53:97-107
- Krebs JR, Davies NB (1997) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 4rd edn. Editions Blackwell Science Ltd., Oxford

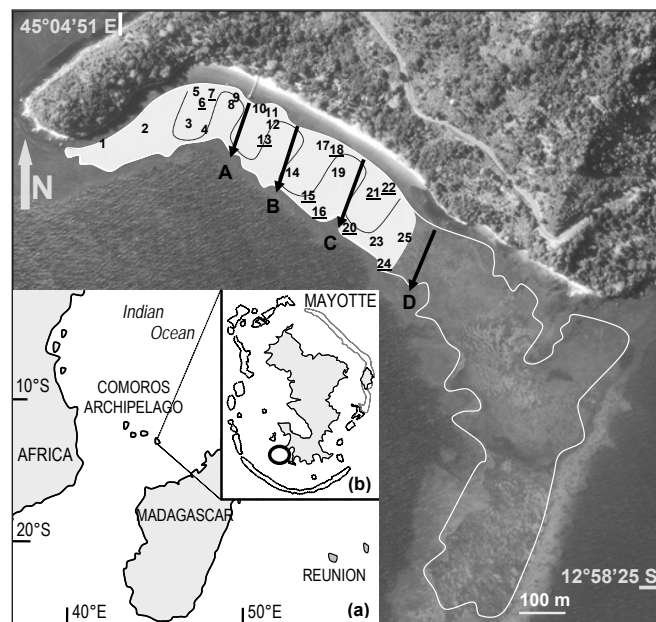


- Kuo J, Shibuno T, Kanamoto Z, Noro T (2001) *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. f. from a submarine hot spring in southern Japan. *Aquat Bot* 70:329-335
- Le Boeuf BJ, Crocker DE, Costa DP, Blackwell SB, Webb PM, Houser DS (2000) Foraging Ecology of Northern Elephant Seals. *Ecol Monogr* 70:353-382
- León YM, Bjorndal KA (2002) Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 245:249-258
- Lillywhite HB, Licht P, Chelgren P (1973) The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology* 54:375-383
- López-Mendilaharsu M, Gardner SC, Riosmena-Rodriguez R, Seminoff JA (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 UK* 88:641-647
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On the optimal use of a patchy environment. *Am Nat* 100:603-609
- McKenzie LJ, Campbell SJ, Vidler KE, Mellors JE (2007) Seagrass-Watch: Manual for Mapping & Monitoring Seagrass Resources. Seagrass-Watch HQ, Cairns
- McMillan C (1983) Morphological diversity under controlled conditions for the *Halophila ovalis*-*H. minor* complex and the *Halodule uninervis* complex, from Shark Bay, Western Australia. *Aquat Bot* 17:29-42
- McMillan C (1984) The distribution of tropical seagrasses with relation to their tolerance of high temperatures. *Aquat Bot* 19:369-379
- Mobley KB, Fleeger W (1999) Diet of *Scartella cristata*: An artificial habitat-associated blenny (Pisces: *Blenniidae*). *Vie Milieu* 49:221-228
- Moran KL, Bjorndal KA (2007) Simulated green turtle grazing affects nutrient composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar Biol* 150:1083-1092
- Mrosovsky N (1980) Thermal biology of sea turtles. *Am Zool* 20:531-547
- Nagelkerken I, Dorenbosch M, Verberk WCEP, Cocheret de la Morinière E, van der Velde G (2000) Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Mar Ecol Prog Ser* 202:175-192
- Neu CW, Byers CR., Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *J Wildlife Manage* 38:541-545
- Newell RE, Koch EW (2004) Modeling Seagrass Density and Distribution in Response to Changes in Turbidity Stemming from Bivalve Filtration and Seagrass Sediment Stabilization. *Estuaries* 27:793-806
- Parmenter RR (1980) Effects of Food Availability and Water Temperature on the Feeding Ecology of Pond Sliders (*Chrysemys s. scripta*). *Copeia* 3:503-514
- Pellew RA (1984) The feeding ecology of a selective browser, the giraffe (*Giraffa camelopardalis tippelskirchii*). *J Zool* 202:57-81
- Peralta G, Pérez-Lloréns JL, Hernández I, Vergara JJ (2002) Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *J Exp Mar Biol Ecol* 269:9-26
- Phillips RC (1960) Observations on the ecology and distribution of the Florida seagrasses. Florida State Board of Conservation, Marine Laboratory. Professional Papers Series No. 2. St. Petersburg, Florida.
- Phillips RC, Lewis RL (1983) Influence of environmental gradients on variations in leaf widths and transplant success in North American seagrasses [*Zostera marina*, eelgrass, *Thalassia testudinum*, turtlegrass, habitats]. *Aquat ecol* 17:59-68.
- Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H (2005) Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Mar Ecol Prog Ser* 298:295-304
- Preen AR (1993) Interactions between dugongs and seagrasses in a subtropical environment. PhD dissertation, James Cook University of North Queensland, Australia

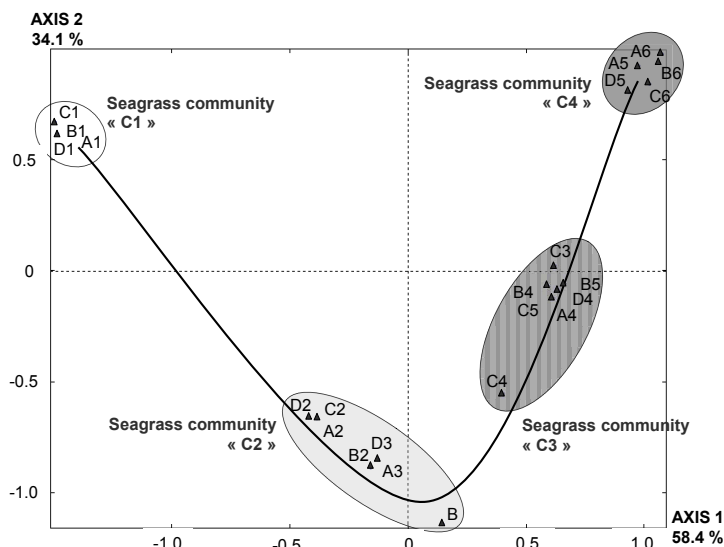
- Roos D, Pelletier D, Ciccione S, Taquet M, Hughes G (2005) Aerial and snorkelling Census Techniques (observations) for estimating green turtle abundance on foraging areas: a pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). *Aquat Living Resour* 18:193-198
- Ruckstuhl KE (1998) Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim Behav* 56:99-106
- Seber GAF (1982) The estimation of animal abundance and related parameters, 2nd edn. Macmillan, New York
- Seebacher F, Franklin CE (2005) Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J Comp Physiol B* 175:533-541
- Sheppard JK, Lawler IR, Marsh H (2007) Seagrass as pasture for seacows: Landscape-level dugong habitat evaluation. *Estuar Coast Shelf S* 71:117-132
- Short FT (1987) Effects of sediment nutrients on seagrasses: Literature review and mesocosm experiment. *Aquat Bot* 27:41-57
- Sapsford CW, Van der Riet M (1979) Uptake of solar radiation by the sea turtle, *Caretta caretta*, during voluntary basking. *Comp Biochem Physiol A* 63:471-474
- Spotila JR, O'Connor MP, Paladino FV (1997) Thermal Biology. In: Lutz PL, Musick JA (eds.) *The Biology and of Sea Turtles*. CRC Press, Boca Raton, pp 297-314
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*, Princeton University Press, New Jersey
- Taquet C, Taquet M, Dempster T, Soria M, Ciccione S, Roos D, Dagorn L (2006) Foraging rhythms of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. *Mar Ecol Prog Ser* 306:295-302.
- Terrados J, Duarte CM, Fortes MD, Borum J, Agawin NSR, Bach S, Thampanya U, Kamp-Nielsen L, Kenworthy WJ, Geertz-Hansen O, Vermaat J (1998) Changes in Community Structure and Biomass of Seagrass Communities along Gradients of Siltation in SE Asia. *Estuar Coast Shelf S* 46:757-768
- van Wieren SE (1996) Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake rate? *Forest Ecol Manag* 88:149-156
- Vourc'h G, De Garine-Wichatitsky M, Labbé A, Rosolowski D, Martin JL, Fritz H (2002) Monoterpene effect on feeding choice by deer. *J Chem Ecol* 28:2411-2427
- Wakibya JG (1995) The potential human-induced impacts on the Kenya seagrasses. *UNESCO Reports in Marine Science* 66:176-187
- Waldschmidt SR, Jones SM, Porter WP (1986) The effect of body temperature and feeding regime on activity passage time and digestive coefficient in the lizard *UTA stanshuriana*. *Physiol Zool* 59:376-383
- Wallis de Vries MF (1996) Effects of resource distribution patterns on ungulate foraging behaviour: a modelling approach. *Forest Ecol Manag* 88:167-177
- Waycott M, McMahon K, Mellors J, Calladine A, Kleine D (2004) *A guide to tropical seagrasses of the Indo-West Pacific*, James Cook University, Townsville
- Whittow GC, Balazs GH (1982) Basking behaviour of the Hawaiian green turtle (*Chelonia mydas*). *Pac Sci* 36:129-139
- Wikelski M, Hau M (1995) Is there an endogenous tidal foraging rhythm in marine iguanas? *J Biol Rhythm* 10:345-360
- Williams SL (1988) *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Mar Biol* 98:447-455
- Wolf JBW, Kauermann G, Trillmich F (2005) Males in the shade: habitat use and sexual segregation in the Galapagos sea lion (*Zalophus californianus wollebaeki*). *Behav Ecol Sociobiol* 59:293-302
- Zieman JC, Iverson RL, Ogden JC (1984) Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. *Mar Ecol Prog Ser* 15:151-158

**Table 1** Results for the General Linear Model relating green turtle encounters during 28 snorkelling censuses with time of day and depth ( $n = 700$  encountered turtles).

	Green turtle population			Males			Females			Immatuers		
	df	<i>F</i>	<i>p</i>	df	<i>F</i>	<i>p</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>p</i>
<b>Time</b>	5	1.359	0.275	5	0.943	0.474	5	1.502	0.232	5	0.669	0.651
<b>Depth</b>	3	0.560	0.646	3	0.608	0.617	3	1.503	0.243	3	0.346	0.792
<b>Time x Depth</b>	5	0.853	0.619	5	1.117	0.421	5	1.177	0.383	5	0.347	0.975

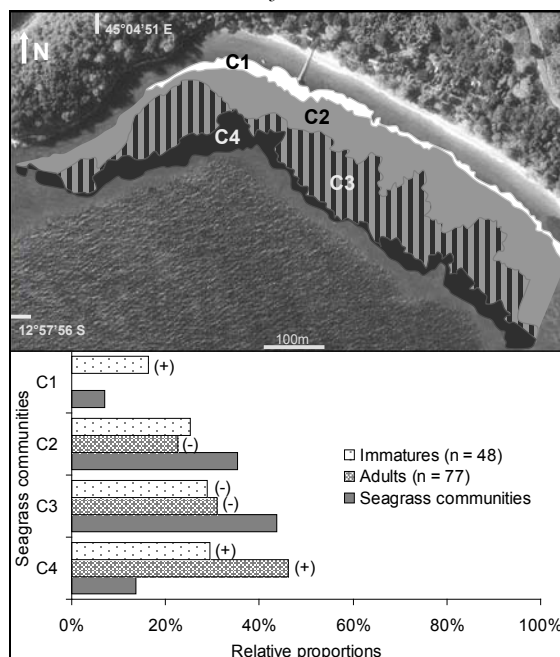


**Fig. 1** Map of the study site at N'Gouja, Mayotte, Southwestern Indian Ocean. The shallow water area that contains the seagrass meadow is indicated by the white line, outlining a total area of ~400 000 m<sup>2</sup>. The solid black arrows show the four transects (A, B, C, D) used for the phytosociological surveys (the 23 transect stations along these transects are not indicated). Numbers indicate the locations of the 24 random quadrats, which were sampled to investigate substrate and seagrass distribution. Underlined numbers indicate the 10 quadrats that were photographed. Green turtles were monitored within the white shaded area (133 500 m<sup>2</sup>). The dotted black line indicates the path followed during turtle snorkelling censuses. Insert: (a) Geographic position of Mayotte in the SWIO; (b) Geographic position of N'Gouja in the south of Mayotte as indicated by the circle.



**Fig. 2** Graphic representation of the Factorial Correspondence Analysis (FCA) conducted for 23 transect stations (filled triangles; Appendix 2) and 7 seagrass species/morphs\* at N'Gouja, Mayotte, 2005. FCA reveals a Guttman effect (parabolic curve), indicating that most of the data inertia is associated with the first axis, which itself is associated with distance to shore. FCA reveals the existence of four groups (big circles), named seagrass communities, C1, C2, C3, and C4, respectively; which are distributed along a depth gradient and which are each characterised by one or two seagrass species/morphs, as illustrated in Fig. 3.

\* *H. ovalis*, *H. uninervis* T1, *H. uninervis* T2, *S. isoetifolium*, *C. rotundata*, *C. serrulata*, *T. hemprichii*



**Fig. 3** Distribution of seagrass communities and green turtles at N'Gouja Bay, Mayotte Island, in 2005. Seagrass communities (C1, C2, C3, and C4, see **Fig. 2**) were distributed along a depth gradient with C1 being closest to shore and C4 being most seaward. Each community was dominated by one or two seagrass species/morphs, namely *Halodule uninervis* T1 (C1), *Halodule uninervis* T2 (C2), *Halodule uninervis* T2 and *Syringodium isoetifolium* (C3), and *Syringodium isoetifolium* (C4). The percentage of mature and immature green turtles encountered in each seagrass community during five censuses shown takes into account the surface area of each seagrass community surveyed during a census. Signs (-) and (+) indicate if green turtles significantly avoided or preferentially exploited particular seagrass communities, respectively, according to the Neu test.

## Appendices:

**Appendix 1** Substrate type, leaf density, and leaf biomass for 24 randomly selected quadrats of 20 x 20 cm (see Fig. 1) of the seagrass meadow at N’Gouja, Mayotte, 2005.

<sup>a</sup> Underlined quadrat numbers correspond to the 10 quadrats that were photographed.

<sup>b</sup> Substrate was defined by the relative occurrence of mud (M), sand (S), and detrimental matter (D).

<sup>c</sup> Scattered plants of *Thalassodendron ciliatum* were not considered, as they were rare.

**Appendix 2** Phytoecological table of the seagrass meadow at N’Gouja (Mayotte, 2005) based on four transects and 23 transect stations (see Fig. 1).

<sup>a</sup> Distance of each transect station from shore is expressed as percentage (0% = shore; 100% = end of seagrass bed).

<sup>b</sup> Substrate was defined by the relative proportion of mud (M), sand (S), and detrimental matter (D).

<sup>c</sup> Relative abundance of species and seagrass coverage, referred to as Ia and Ic, respectively, were scaled from 1 to 5. This corresponded to an abundance/coverage of [0%; 5%], [5%; 25%], [25%; 50%], [50%; 75%], [75%; 100%], respectively.

<sup>d</sup> *H. univervis* occurred in two different morphs (*T1* and *T2*) defined according to leaf morphology (see Results section). *Z. capricorni* and *T. ciliatum* were not found along transects.

<sup>e</sup> For each transect, seagrass communities C1, C2, C3, and C4 were defined on the basis of Fig. 2. Each seagrass community was characterized by one or two seagrass species/morphs (bold Ia value).

Appendix 1

Quadrat number <sup>a</sup>	Substrate type <sup>b</sup>	Leaf number	Leaf biomass of seagrass species/morphs (g/m <sup>2</sup> FW) <sup>c</sup>								Total
			<i>H. uninervis T1</i>	<i>H. uninervis T2</i>	<i>H. ovalis</i>	<i>Z. capricorni</i>	<i>C. serrulata</i>	<i>C. rotundata</i>	<i>T. hemprichii</i>	<i>S. isoetifolium</i>	
1	SM		2.5	15	0	0	0	0	0	5	22.5
2	S		0	37.5	0	0	0	15	0	70	122.5
3	S		0	7.5	0	0	0	0	32.5	17.5	57.5
4	SM		0	30	0	0	62.5	0	47.5	252.5	392.5
5	M		45	0	0	0	0	0	0	0	45
6	S	240	0	85	45	0	0	0	0	0	130
7	M	105	5	0	0	0	0	0	0	0	5
8	SM		42.5	5	0	7.5	0	0	0	0	55
9	SM		45	0	0	0	0	0	0	0	45
10	S		0	82.5	10	0	0	0	0	0	92.5
11	S		0	55	0	0	0	0	70	0	125
12	SM		0	72.5	15	0	0	0	0	0	87.5
13	S	323	0	40	0	0	17.5	0	0	67.5	220
14	SM		0	40	0	0	17.5	0	0	67.5	125
15	SM	261	0	47.5	0	0	0	10	55	35	147.5
16	S	237	0	57.5	0	0	0	0	0	117.5	175
17	SM		0	105	2.5	0	50	0	0	0	157.5
18	S	160	0	90	0	0	25	112.5	100	0	327.5
19	S		35	0	0	0	0	0	0	0	35
20	SD	173	0	35	0	0	52.5	387.5	27.5	0	502.5
21	S	256	0	62.5	0	0	0	45	0	7.5	115
22	S	246	0	57.5	0	0	0	0	35	0	92.5
23	SD		0	12.5	0	0	22.5	120	102.5	0	257.5
24	SM	312	0	40	12.5	0	62.5	0	0	40	155
<b>Mean ± SD</b>		<b>231.3 ± 67.6</b>	<b>7.3 ± 15.9</b>	<b>40.7 ± 31.8</b>	<b>3.5 ± 9.8</b>	<b>0.3 ± 1.5</b>	<b>12.2 ± 21.8</b>	<b>28.8 ± 83.3</b>	<b>19.9 ± 32.5</b>	<b>32.7 ± 64.0</b>	<b>145.4 ± 108.0</b>

## Appendix 2

Transect name	A						B						C						D					
Transect station (N = 23)	A1	A2	A3	A4	A5	A6	B1	B2	B3	B4	B5	B6	C1	C2	C3	C4	C5	C6	D1	D2	D3	D4	D5	
Distance from shore (%) <sup>a</sup>	0	15	34	54	73	81	0	11	28	53	75	94	0	3	11	20	57	80	0	16	22	28	66	
Substrate (M, S, D) <sup>b</sup>	MS	MS	S	S	S	SD	MS	MS	S	S	S	SD	S	S	S	S	S	SD	S	S	S	S	S	
Seagrass cover I <sup>c</sup>	2	4	4	5	5	3	2	2	3	5	5	5	4	4	4	4	5	4	2	2	3	4	5	
Seagrass abundance I <sup>a</sup> <sup>d</sup>																								
<i>Halodule uninervis</i> T1	4						4						4	1					4					
<i>Halophila ovalis</i>	4	3	2		1		4	2	1				3	3	1	1	1		4	3	2		1	
<i>Halodule uninervis</i> T2		3	5	3				5	5	3	3			4	3	5	3	1		3	5	3	1	
<i>Cymodocea rotundata</i>		1	1	1									1	1	1					1	1	1		
<i>Cymodocea serrulata</i>			1	1						1	1	1			1			1			1	1	1	
<i>Thalassia hemprichii</i>					1	1				1	1						1	1				1	1	
<i>Syringodium isoetifolium</i>				3	5	5				3	3	5			4	2	3	5				3	5	
Seagrass community <sup>e</sup>	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4	C1	C2	C3	C4

**4 Early assessment of trends in a multispecific seagrass meadow exploited by green turtles at Mayotte Island**

Katia Ballorain

Jérôme Bourjea

Stéphane Ciccione

Henri Grizel

Manfred Enstipp

Jean-Yves Georges

*(In preparation)*





**Early assessment of trends in a multispecific seagrass meadow exploited by green turtles at Mayotte Island**

Katia Ballorain<sup>1,2</sup>, Jérôme Bourjea<sup>3</sup>, Stéphane Ciccione<sup>4</sup>, Henri Grizel<sup>3</sup>, Manfred Enstipp<sup>1</sup>, Jean-Yves Georges<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9

<sup>3</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France

<sup>4</sup> Kelonia, l'Observatoire des tortues marines de La Réunion, 46 rue du Général de Gaulle, 97436 Saint Leu, La Réunion, France

\* Corresponding author: Katia Ballorain  
Email: [katia.ballorain@c-strasbourg.fr](mailto:katia.ballorain@c-strasbourg.fr)

## **Abstract**

Seagrass play key roles in biogeochemical and ecological processes. In the present context of the worldwide decline in biomass and species richness of seagrasses, seagrass monitoring, protection and restoration projects increase throughout the world. The south-western Indian Ocean is among most seagrass species-rich areas on the worldwide scale, with islands being designated as major biodiversity hotspots for conservation priorities. The region is also an important world area for the breeding and seagrass-eating green turtles. In many of the islands in the region, contrary to the foraging activity, the nesting activity of green turtles is well monitored. Accordingly, we started a monitoring of a major seagrass habitat for green turtles at Mayotte Island, in order to investigate concurrent changes in the structure of a seagrass meadow, and the structure and cropping pressure of a green turtle population. Our study was conducted on the bay of N'Gouja, at the southern coast of the Island, where lies a 13 ha-multispecific seagrass meadow which is an important feeding area for a mixed green turtle population, counting both immature, adult male and adult female individuals feeding year-round. Between 2005 and 2009, we report a drop in seagrass species richness, in seagrass density, in seagrass biomass, in primary production, and in green turtle population size. Over four years, the seagrass meadow progressively shifted from mid-successional stage to an early successional stage.

**Key words:** ecosystem change, green turtle, seagrass, herbivory pressure, South West Indian Ocean

## **Introduction**

Oceans play essential ecological and economic roles through ecosystem services provided, such as global biological production and climate regulation (Mann & Lazier 1991, Costanza 1999, Zemke-White and Ohno 1999, Crowley 2000). In the present context of global change, related to climatic events (e.g. temperature increase, cyclones) and human activities (mechanical damage, pollution, eutrophication), marine biodiversity is predicted to dramatically decline, and coastal areas are particularly facing growing human impact (Walther et al. 2002, Halpern et al. 2008). Among other effects, global changes result in a worldwide decline in biomass and species richness of seagrasses (e.g. Short and Wyllie-Echeverria 1996, Short and Neckles 1999, Duarte 2002, Harley et al. 2006). Seagrass is an

unique group of submerged angiosperms (flowering plants) species and include a low taxonomic diversity with 60 worldwide species compared to global angiosperms groups, with > 200 000 species (Green and Short 2003). Seagrass meadows occur in coastal and shallow areas (< 30 m, Duarte 1991) and are among the most widespread and productive marine ecosystems. Because seagrass affect nutrients cycling, food webs structure, stabilisation of sediments, water flow, and provide refuge and trophic habitats for many invertebrate and vertebrate species, they play key roles in biogeochemical and ecological processes (Duarte 2000, Hemminga and Duarte 2000, Nagelkerken et al. 2000, Heck et al. 2003). To preserve these fundamental ecosystemic services, seagrass monitoring, protection and restoration projects increase throughout the world (Duarte 2002, Orth et al. 2006).

Because of the loss of seagrass habitats, associated food resources vary in terms of efficiency of resource use and resource abundance for species relying on them. Accordingly, present populations of seagrass herbivores could probably not be supported in the future. In seagrass-herbivores systems, estimate of herbivory pressure, defined as the proportion of biomass production consumed by herbivores (Cebrian and Duarte 1994), is thus relevant for predicting potential changes in seagrass system and for improving the management of associated natural resources. Seagrass herbivores usually consumed < 30 % of seagrass leaf production (Thayer et al. 1984, Preen 1993, Klumpp et al. 1993, Cebrian and Duarte 1994), although higher grazing intensities, 70-100 %, have been recently reported for sea urchins (Heck and Valentine 2006) and fishes (Kirsch et al. 2002, Tomas et al. 2005). Among seagrass herbivores, large vertebrates (e.g. sirenians, sea turtles) constitute a significant part of the consuming seagrass biomass (e.g. Bjorndal 1980, Packard 1981, Preen 1995). It is thus of great importance to investigate the ecology of these species, whose conservation status is critical worldwide (IUCN 2008). Yet, seagrass herbivory by green turtles *Chelonia mydas* has been less extensively investigated than other seagrass herbivores, as fish or sea urchins (see Heck and Valentine 2006). To date, no estimate of the herbivory pressure of green turtles is documented, while estimates of carrying capacity of *Thalassia testudinum* pastures provided the maximum population level that pastures can support in the Caribbean Sea (Moran and Bjorndal 2005).

The south-western Indian Ocean (SWIO) is among most seagrass species-rich areas on the worldwide scale (Bandeira 2002, Gllstrm 2002, Ochieng and Erftemeijer 2003, Short et al. 2007), with Madagascar and nearby islands (Mascarene Island, Seychelles

Archipelago, Eparses Islands, and Comoros Archipelago) being designated as major biodiversity hotspots for conservation priorities (Myers et al. 2000). The SWIO is also an important world area for the breeding and foraging green turtles (Hughes 1973, Frazier 1975, 1985, Mortimer 1984, 1988, Le Gall et al. 1985, 1988, Muir 2005, Roos et al. 2005, Bourjea et al. 2007, Lauret-Stepler et al. 2007). In many of the islands in the region, the nesting activity is well monitored (Mortimer 1988, Bourjea et al. 2006, Bourjea et al. 2007, Lauret-Stepler et al. 2007), while monitoring of the foraging activity is no studied.

In the perspective of predicted trends associated with current global change, we started a monitoring of a major seagrass habitat for green turtles at Mayotte Island, in order to investigate concurrent changes in the structure of a multispecific seagrass meadow, and the structure and cropping pressure of a resident, mixed, population of green turtles. We present here the first results of a 4 yr-study.

## **Material and methods**

The study was conducted from austral summer 2005 to austral winter 2009 at Mayotte Island (12°58'S, 45°05'E, Comoros Archipelago, South Western Indian Ocean) where occur 760 ha-multispecific seagrass meadows exploited by important populations of green turtles (Roos et al. 2005). We focused on the bay of N'Gouja, at the southern coast of the Island, where lies a 13 ha-multispecific seagrass meadow which is an important feeding area for a mixed green turtle population (estimated to 248 individuals in 2005 on the base of a capture–mark–recapture procedure), counting both immature, adult male and adult female individuals feeding year-round (Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). This feeding area is 4 m deep at high tides, emerged at low tides, so easy to study and to monitor.

### **Seagrass monitoring**

#### *Seagrass distribution*

A former description of the study site of N'Gouja performed by the authors showed that the seagrass meadow is composed of eight seagrass species out of eleven listed around the island (Ballorain et al. **CHAPITRES 3, 7**). From the shore to the reef slope, seagrass distribution corresponded successively from the most pioneering (*Halodule uninervis* and *Halophila ovalis*) to the later successional (*Syringodium isoetifolium*, *Cymodocea rotundata*,

*Cymodocea serrulata*) and climax (*Thalassia hemprichii*) seagrass species. Mid-successional *Zostera capricorni* and climax *Thalassodendron ciliatum* were scattered. Seagrass species were structured in four distinct seagrass communities (en premier), hereafter referred as C1, C2, C3, and C4, distributed along the depth gradient, from the seashore to the reef slope (Ballorain et al. **CHAPITRE 3; Fig. 1**). Seagrass communities were typically characterized by the presence of one or two species/morphs (hereafter called “differential species/morphs”) and were named accordingly: C1 (*H. uninervis* T1), C2 (*H. uninervis* T2), C3 (*H. uninervis* T2 and *S. isoetifolium*), and C4 (*S. isoetifolium*). To assess seasonal and annual changes in seagrass distribution, we monitored the spatial distribution of the four seagrass communities over four years and two main tropical seasons, summer (April, air temperature  $28.1 \pm 0.1$  °C, n = 4 years, Météo France) and winter (August, air temperature  $24.9 \pm 0.3$  °C, n = 4 years, Météo France). The method consisted in delimiting extend of the three differential seagrass species/morphs *H. uninervis* (T1), *H. uninervis* (T2), and *S. isoetifolium* in April 2006, 2007 and 2008 and in August 2007 and 2008 by using a hand-held global positioning system (GPS, GeoXT™ handheld Trimble GeoExplorer, ED Electronique, Sainte Savine, France; resolution  $\pm 2$  m). Surface area of each seagrass community was calculated using MapInfo Professional (Version 8.0, MapInfo Corporation, 2005). In 2005, *H. ovalis* occurred through the whole seagrass meadow, but was more extended and more abundant close to the shore (**Fig. 1**). During the study period, we detected by visual observations that *H. ovalis* tended to extend through the meadow in delimited patches. In order to confirm this extension, the surface area of *H. ovalis* patches, where *H. ovalis* was (co-) dominant seagrass species, was delimited using the GPS.

#### *Seagrass meadow structure*

The assessment of seagrass density and fresh biomass of the study area of was performed in April 2005 and in April 2009 using 24 quadrats (20 x 20 cm) randomly distributed over the meadow. Quadrats were settled at the same place in both years for assessing potential changes through time. For each quadrat, seagrass density was assessed by counting leaves on underwater images in 2005 and by retrieving of all specimens by hand in 2009. For both years, fresh biomass was estimated by collecting all specimens within the quadrats: samples were then washed under clear fresh water to remove sediment remains, before being separated according to species (based on McMillan 1983, Kuo and

den Hartog 2001, Waycott et al. 2004). For each specimen of each species, leaf-blades (hereafter referred to as *above-ground* part) were separated from leaf-stems, leaf-sheaths, rhizomes and roots (hereafter referred to as *below-ground* part). Above- and below-ground parts were individually dried between two sheets of linen before being weighed (in fresh weight, FW) with an electronic spring scale (DL-501 Denver Instruments, Colorado, USA; resolution  $\pm 0.1$  g).

### *Seagrass production*

Since the leaf marking-technique used to assess the leaf production (Short & Duarte 2001) was not suitable for thin and brittle species occurring in our study site. Accordingly, we developed a new approach using specific purposed green turtle exclosures randomly distributed in the two major seagrass communities (C2 and C3) for 10 successive days in August 2007 ( $n = 15$  units) and in April 2008 ( $n = 10$  units). These exclosures consisted in 5-cm wide mesh wire cages (25 x 25 x 25 cm) and prevented green turtles intrusion and very rare surgeonfish and parrotfish, while resisting to strong currents without altering neither light nor water flow conditions. In each exclosure, the daily production of fresh above-ground biomass was estimated as follows: at the beginning of the experiment ( $t_0$ ), seagrass species composition was recorded (based on McMillan 1983, Kuo and den Hartog 2001, Waycott et al. 2004). For each seagrass species, leaf-blades were individually measured using a ruler ( $\pm 0.1$  cm, for leaf length ranged from 0.5 to 11.9 cm) and the cumulative leaf-blades length was converted in fresh leaf biomass using specific relationship (see details in **Appendix 1**). For each exclosure, specific and total fresh above-ground biomasses ( $B_{sp,t_0}$  and  $B_{t_0}$ , respectively, in FW) were then estimated at  $t_0$ . Ten days later ( $t_{10}$ ), all leaves were collected and washed under clear water to remove sediment remains. For each seagrass species of each exclosure, leaf-blades were dried between two sheets of linen before the specific and total fresh above-ground biomasses ( $B_{sp,t_{10}}$  and  $B_{t_{10}}$ , respectively, in FW) were weighed with the electronic spring scale ( $\pm 0.1$  g). Finally, the daily productions of the specific ( $P_{sp}$ ) and total ( $P$ ) fresh above-ground biomasses in each exclosures were calculated as:

$$P_{sp} = (B_{sp,t_{10}} - B_{sp,t_0}) / 10 \text{ gFW d}^{-1} \quad \text{(Eqn1)}$$

$$P = (B_{t_{10}} - B_{t_0}) / 10 \text{ gFW d}^{-1} \quad \text{(Eqn2)}$$

## Sea turtles monitoring

### *Aerial censuses*

Aerial census is the most appropriate technique to obtain a direct estimation of sea turtle numbers in clear and shallow waters such as on the Mayotte's fringing reef (Roos et al. 2005, Jean et al. 2009). An aerial census of sea turtles was performed in April 2009 over the study area (**Fig. 1**) at medium tide ( $1 < \text{tide level} < 2$  m depth) using a bi-place microlight helicopter (Mayotte ULM, Pamandzi, Mayotte - France) flying at 30 km/h and altitude 100 m. The crew consisted in one pilot and one experienced observer, who counted all sea turtles sighted at the sea surface and on the seagrass bed. The census was repeated twice during the same flight.

### *Snorkelling censuses*

To monitor the structure of the local green turtle population, 28 and 17 snorkelling censuses were conducted through the study area from March to July in 2005 and 2009, respectively. During each census, a snorkeler followed a standardised route across the seagrass bed (see Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). Every time a green turtle was encountered, its reproductive status (immature, mature), and sex (male and female for mature individuals) were recorded. Immatures were visually distinguished from matures using a shell size threshold of 80 cm, corresponding to the shortest adult male encountered on the study site. Mature ( $> 80$  cm long) males were identified using secondary sexual characteristics such as long tail and enlarged claws.

## Data analyses

From 2005 to 2008, changes of meteorological factors (annual mean atmospheric temperature, rainfall, sunny period, solar radiation, and wind speed) occurring at Mayotte were investigated. Values of meteorological factors were provided by Météo-France (Pamandzi, Mayotte).

Statistical analyses were conducted using SYSTAT (Version 9.0, © SPSS Inc. 1998) and significance was set for  $P < 0.05$ . Before conducting parametric analyses, all data were

tested for normality and heteroscedasticity and appropriate parametrical or non-parametrical testing was used accordingly. Significance was accepted when  $P$ -value  $< 0.05$ .

## Results

### Seagrass distribution

From April 2005 to August 2008, the total seagrass meadow surface significantly decreased from 133500 m<sup>2</sup> to 122800 m<sup>2</sup> (i.e. by 8.8%;  $r = -0.87$ ,  $P = 0.026$ ,  $n = 6$  surface measurements in 4 years). Similarly, C4 community surface area significantly decreased (Pearson correlation  $r = -0.95$ ,  $P = 0.004$ ,  $n = 6$  surface measurements in 4 years) up to a stage where it disappeared in August 2008 (**Figs. 1 and 2**). Inversely, from April 2005 to August 2008, C2 community surface area significantly increased ( $r = 0.84$ ,  $P = 0.035$ ,  $n = 6$  surface measurements in 4 years), whereas C1 and C3 community surface areas did not change significantly ( $r = -0.06$ ,  $P = 0.910$  and  $r = -0.78$ ,  $P = 0.068$ , respectively,  $n = 6$  surface measurements in 4 years). In April 2005, C3 was the most extended seagrass community corresponding to 43.8 % of the total meadow surface area (Chi square test,  $\chi^2_3 = 36.4$ ,  $p < 0.001$ ), whereas in August 2008 C2 was the most extended seagrass community with 66.4 % of the total meadow surface area ( $\chi^2_3 = 105.1$ ,  $P < 0.001$ ; **Fig. 2**). The relative surface area of the four seagrass communities was measured in both summer (April) and winter (August) only in 2007 and 2008: no significant seasonal change occurred (2007:  $\chi^2_9 = 4.42$ ,  $P = 0.219$ ; 2008:  $\chi^2_9 = 7.30$ ,  $P = 0.063$ ). Additionally, *H. ovalis* surface area significantly increased from April 2005 to August 2008 ( $r = 0.98$ ,  $P = 0.018$ ,  $n = 6$  surface measurements in 4 years; **Fig. 1**).

### Seagrass meadow structure

Based on the 24 quadrats deployed in April 2005 and April 2009, both seagrass species richness, density, and biomass (both above and under-ground parts) decreased significantly within the 4 years (**Table 1**). Significant changes in seagrass biomass (including above- and below-ground parts) particularly concerned *H. uninervis* T2 (-71.3%, Mann & Whitney test,  $U_{46} = 744.0$ ,  $P = 0.001$ ) and *T. hemprichii* (-62.5%,  $U_{46} = 665.5$ ,  $P = 0.027$ ; **Fig. 3**). However, *H. uninervis* T2 was the most abundant seagrass species in April 2005 (40.2% of the total fresh seagrass biomass,  $\chi^2_7 = 93.0$ ,  $P < 0.001$ ) and in April 2009 (38.7%



of the total fresh seagrass biomass,  $\chi^2_4 = 36.7$ ,  $P < 0.001$ ). *Z. capricorni*, *C. serrulata* and *C. rotundata* were not collected in 24 quadrats in April 2009, and *T. ciliatum* was not collected neither in 2005 or 2009. Additionally, our results show a positive relationship between total seagrass biomass (including above- and below-ground biomasses) and seagrass species number ( $r = 0.81$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 48$  quadrats; **Fig. 4**).

### Primary production

Among the 50 enclosures, all but two (on C3 in summer 2008) were successfully recovered at the end of the 10 day-experiment. Within the 48 enclosures, the initial seagrass biomass and the daily seagrass production were lower in C2 community than in C3 community ( $U_{46} = 364.0$ ,  $P < 0.001$ ;  $U_{46} = 465.0$ ,  $P < 0.001$ ) and contribution to the seagrass production were different among seagrass species ( $\chi^2_3 = 78.0$ ,  $P < 0.001$ ). Indeed, 90.8% of the above-ground seagrass biomass produced after ten days in 48 enclosures was mostly associated to *H. uninervis* (33.3%) and *S. isoetifolium* (57.4%). Between summer and winter, there was no significant difference in initial seagrass biomass and in above-ground seagrass biomass production neither within 25 enclosures in C2 and nor within 23 enclosures in C3 (**Table 2**). Among seagrass species, differences in biomass production between seasons occurred only for *T. hemprichii*, for which initial biomass was higher in winter than summer (**Table 2**).

Overall, there was a positive relationship between the initial seagrass above-ground biomass and the seagrass above-ground biomass production (linear regression,  $R^2 = 26.7\%$ ,  $F_{1,48} = 17.46$ ,  $P < 0.001$ ):

$$P_{t10} = 0.231 + 0.0773 B_{t0} \quad (\text{Eqn3})$$

Using **Eqn3**, we estimate the seagrass above-ground biomass production of the seagrass meadow in the 24 quadrats (20 x 20 cm) deployed in 2005 and duplicated in 2009:

$$P_{2005} = 0.231 + (0.0773 \times 145.4 \pm 24.7) = 11.5 \pm 1.9 \text{ g FW m}^{-2}$$

$$P_{2009} = 0.231 + (0.0773 \times 33.2 \pm 5.6) = 2.8 \pm 0.4 \text{ g FW m}^{-2}$$

### Green turtle population structure

According to snorkelling censuses, there were significantly more mature green turtles (67.3 %) than immature green turtles (32.7 %) in 2005 ( $\chi^2_1 = 11.97$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 28$  snorkelling censuses), whereas there was no difference in proportion between matures

(55.1%) and immatures (44.9 %) in 2009 ( $\chi^2_1 = 1.04$ ,  $P = 0.31$ ,  $n = 17$  snorkelling censuses). As for sexes, in 2005, there was no difference in proportion between mature males (57.5%) and mature females (42.5 %) ( $\chi^2_1 = 2.256$ ,  $P = 0.13$ ,  $n = 28$  snorkelling censuses), whereas there was significantly more mature males (65.3 %) than mature females (34.7 %) in 2009 ( $\chi^2_1 = 9.36$ ,  $P = 0.002$ ).

In April 2009, we observed 121 and 117 sea turtles during one aerial census. During snorkelling censuses, most (>99 %) encountered turtles were green turtles with few (<1 %) hawksbills sighted.

### **Meteorological conditions**

During the study period, there was no significant change in annual atmospheric temperature, sunny period, solar radiation, rainfall, and wind speed at Mayotte from 2005 to 2008 on the island scale (**Appendix 2**).

### **Discussion**

Between 2005 and 2009, we report, at the meadow scale, a drop in seagrass species richness, in seagrass density, in seagrass biomass, in primary production, and in green turtle population size. Over four years, the seagrass meadow progressively shifted from mid-successional stage to an early successional stage. This shift was illustrated by the significant decline in biomass of slow growing species *C. serrulata* and *T. hemprichii* and the vanishment of C4.

Light deprivation, directly or indirectly related to environmental changes, is often considered as the proximate factor of seagrass decline (e.g. Walker and McComb 1992, Longstaff and Dennison 1999, Short and Neckles 1999, Madsen et al. 2001, Waycott et al. 2005, Freeman et al. 2008). Indeed, light is required to ensure respiration and photosynthesis and is, as such, a prime environmental factor affecting seagrass growth, density, and biomass (Duarte 1991, Dennison et al. 1993). Light can be reduced by increase in water movements, rainfalls, and eutrophication. Fast currents, wave action and wind increase fine sediment resuspension in shallow waters, which further limit light penetration and reduces light available for the seagrass growth. Increased waves action can also physically affect the ability of seagrass to colonize or survive in breaking zone. Sand

movement resulting from wind-induced drift current could also partially bury seagrass and prevent development of slow-growing species (Duarte et al. 1997). Obvious shifts in sand distribution on the beach were systematically observed with wind direction changes and were consistent with wind-induced drift currents. Through pulsed turbidity events from terrigenous runoffs, increase in rainfalls can also reduce light availability in the water column. In our study, although changes in wind power and rainfall are not significant over the study period at the island scale, we have specifically no information about meteorological conditions of the Bay of N’Gouja. Indeed, microclimates occurring in different bays of Mayotte are a result of coastal location with alternating seasonal winds. Moreover, the activity of the hostel located on the beach of N’Gouja increased over the study period and probably resulted in concurrently increased wastewaters runoffs in the seagrass meadow. Such nutrient enrichments facilitate growth of phytoplankton in the water column and epiphytes development on leaves, causing subsequent turbidity and shading, respectively (Cardoso et al. 2004, Short et al. 2006).

In addition to light reduction, increasingly frequency and strength of mechanical disturbance such as extreme weather events (cyclones and storms) may cause seagrass collapse (e.g. Birch and Birch 1984, Short and Wyllie-Echeverria 1996, Short and Neckles 1999). Mechanical damage can also result from human activity. During the study period, tourist number tended to increase at Mayotte (from 38 763 tourists in 2005 to 40 672 tourists in 2008, INSEE, Mayotte Department) and the bay of N’Gouja is a major visited site (Ballorain and Nivert 2009). Swimmers may overwalk on the seagrass, and probably uproot plants, but also caused disturbances by resuspension of fine sediments. One impact of swimmers is illustrated by the appearance of a bare corridor where swimmers are concentrated (**Fig. 1**). Indeed, decline in seagrass biomass under human trampling have been experimentally showed (Eckrich and Holmquist 2000). Swimmers might also contribute to water contamination with personal care and cosmetic sun products. Because sunscreens have been recently reported to negatively impact marine bacterioplankton and coral reefs (Danovaro and Corinaldesi 2003, Danovaro et al. 2008), we can speculate that personal care and cosmetic sun products could damage seagrass. This increasingly pollution impact is related to rapid expansion of tourism in marine coastal areas (Wilkinson 2004), as this is the case in Mayotte. This impact on seagrass therefore requires being experimentally test.

Although the green turtle number 2.1 fold-decreased during the study period, the cropping pressure of green turtles doubled, since green turtles were estimated to remove from 34.0 % to 63.3 % of the above-ground seagrass biomass production of the seagrass meadow of N’Gouja from 2005 to 2009 (**Table 3**). However, we assume this result from the hypothesis of a similar seagrass intake rate regardless of the local seagrass production. Additional studies are thus required to investigate whether green turtles adjust their food intake rate to the food availability. In tropical seagrass meadows, various authors show that herbivory can control seagrass production and distribution (Heck and Valentine 2006) and suggest that overgrazing causes seagrass biomass decline by gradually exhausting carbohydrate reserves (e.g. Cebrian et al. 1998, Eklöf et al. 2008). Competitive abilities of slower-growing species decline thus under a high grazing regime, whereas pioneer and fast-growing species *H. ovalis* and *H. uninervis* are more adapted to high rates of grazing (Preen 1995, Walker et al. 1999, Aragonés and Marsh 2000, Kuiper-Linley et al. 2007). Overgrazing of green turtles could therefore result from the decline of the seagrass biomass and accelerate it. Moreover, negative feedback loop also develops with decreasing seagrass biomass: decrease in below-ground biomass reduces sediment stabilization, which increases turbidity in the water column, and decreases therefore the light availability for seagrass leaves (Peterson et al. 2002, de Boer 2007). Slow-growing species have been shown to increase sediment accretion and facilitate the development of mix-seagrass associations (Birch and Birch 1984, Bouchon et al. 1991, Terrados et al. 1998, Duarte 2000), suggesting also that their decline negatively affect the seagrass community functioning. Seagrasses are considered as indicators of marine habitat changes, since their distribution or their abundance are sensitive to environmental variations (Orth et al. 2006, Martínez-Crego et al. 2008), but, the lack of data on environmental factors limits our understanding of the seagrass pattern observed at N’Gouja. Moreover, seagrass meadows are open intertidal coastal areas subjected to co-occurring disturbances of natural as well as anthropogenic origin, with additive or synergistic effects on seagrass–herbivores interactions.

Although our study shows important changes of the seagrass meadow and of the green turtles population, this preliminary 4 yr-monitoring could be too short to identify ecological trends. Bjorndal et al. (2005) emphasize the importance of long-term studies in assessing trends in sea turtle abundance and show that immature green turtles abundance can regularly vary in foraging ground over 24-yr study period. Moreover, over four years,

the spatial ecology of mature green turtle which result from alternation of a breeding migration and a foraging phase (Miller 1997, Broderick et al. 2007), could explain the observed decrease in number of mature turtles between 2005 and 2009 on our study site. A density-dependence process could be also drive changes of the turtle population size. Indeed, the number of green turtles was lower, while the seagrass biomass was dropped. In addition, the proportion of immatures increase in 2009 compared to 2005. Such change could reduce the herbivory pressure on seagrass as immatures has a lower daily food intake than matures (**Table 3**). Further investigations are thus required to establish a long-term monitoring of the system and identify if seagrass availability regulates the size and structure of the green turtles population. The density-dependent regulation in animal populations is a widely accepted concept to explain the long-term population persistence, and hence the stability of ecosystems (Murdoch 1994). Herbivores density is reported to be adjusted to the plant availability and regulated by the plant primary production (McNaughton 1985, Fritz and Duncan 1994). In green turtles, density-dependent effect have been already reported for a population of immatures for which the density decreased apparently in response to lower food resources, as a result of overgrazing (Bjorndal et al. 2000, 2005). Although plants exhibit evolutionary strategies of herbivory tolerance (Strauss and Agrawal 1999), the duration over which a tropical multispecific seagrass meadow can be maintained under a high cropping activity by green turtles is not known. Moran and Bjorndal (2005) have experimentally shown that simulated re-cropping monospecific *Thalassia testudinum* plots were sustainable for long periods, at least 16 months.

Mayotte is considered as a large feeding ground for large populations of green turtles (Roos et al. 2005), and for rare dugongs *Dugong dugon* (Kiszka et al. 2007) that both feed seagrasses. In the present context of global change where extreme and short weather events such as cyclones, and human expansion are predicted to increase (Webster et al. 2005), this preliminary monitoring of the seagrass system of N’Gouja needs to be prolonged and extended to the island scale. Although decline in green turtles number is assumed altering the functioning of seagrass ecosystems (Aragones et al. 2006, Ballorain et al. **CHAPITRE 7**), over-cropping pressure would lead similar responses (Thayer et al. 1984, Zieman et al. 1984, Moran and Bjorndal 2005, 2007). As in terrestrial systems, one ecological issue in plant-herbivore systems is to develop efficient conservation strategies which maintain a balanced herbivory pressure on plant communities (Sternberg et al. 2000).

Beforehand, future studies will have to focus on the responsible environmental factors of such seagrass ecosystem changes.

### Acknowledgements

We are grateful to the Agriculture and Forestry Administration of Mayotte Island (DAF), the General Council of Mayotte Island (CDM) and the Jardin Maoré Hotel for their financial and technical support. We especially thank M. Quillard (CDM), Christophe Ducordeau (Kelonía), Maël Imirizaldu (Kelonía) and the Oulanga na Nyamba Association for the field assistance. Funding was provided by Regional Council of Reunion Island and the French National Agency of Research (ANR). Finally, we would like to thank Météo France for helpful information.

### References

- Aragones L, Marsh H (2000) Impact of dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. *Pac Conserv Biol* 5:277–288
- Aragones, L.V., Lawler, I.R., Foley, W.J. & Marsh, H. (2006) Dugong grazing and turtle cropping: grazing optimization in tropical seagrass systems? *Oecologia*, 149, 635–647.
- Ballorain K, Nivert N (2009) L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux environnementaux : l'exemple de la protection des tortues marines. *RJOI* 9:107-135
- Bandeira S.O. 2002. Diversity and distribution of seagrasses around Inhaca Island, southern Mozambique. *South African Journal of Botany* 68: 191–198.
- Birch, W. R. and Birch, M. 1984. Succession and pattern of tropical intertidal seagrasses in Cockle Bay, Queensland, Australia: A decade of observations. *Aquatic Botany*. Vol. 19, no. 3-4, pp. 343-368.
- Bjorndal, K. A. 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*. *Marine Biology* 56:147-154.
- Bjorndal, K. A. AB Bolten, MY Chaloupka 2000. Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. *Ecological Applications* 10(1), 2000, pp. 269–282.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B. & Chaloupka, M. (2005) Evaluating trends in abundance of immature green turtles, *Chelonia mydas*, in the greater Caribbean. *Ecological Applications* 15,304–314
- Bouchon, C, Bouchon-Navaro, Y, Imbert, D, Louis, M (1991) The effect of Hurricane Hugo on the coastal environment of Guadeloupe Island (FWI). *Ann Inst Océanogr Paris*, 67:5-33.
- Bourjea J, Ciccione S, Rantsimbazafy R (2006) Marine turtle survey in Nosy Iranja Kely, North-Western Madagascar. *West Indian Ocean J Mar Sci* 5:209–212
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, Ciccione S, Roos D, Hughes G, Grizel H (2007) Mayotte Island: Another important green turtle nesting site in the South West Indian Ocean. *Endangered Species Research* 3: 273-282.
- Broderick AC, Coyne MS, Fuller WJ, Glen F, Godley BJ (2007) Fidelity and overwintering of sea turtles. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:1533–1538
- Cebrian J, Duarte CM 1994 The dependence of herbivory on growth rate in natural plant communities. *Funct. Ecol.* 8: 5 18-525.
- Cebrian, J., Duarte, C. M., Agawin, N. S. R. and Merino, M. 1998. Leaf growth response to simulated herbivory: a comparison among seagrass species. – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 220: 67–81.

- Costanza R R 1999 The ecological, economic, and social importance of the oceans. *Ecological Economics* 31:199–213
- Crowley, T. J. (2000) Causes of climate change over the past 1000 years. *Science* 289, 270–277.
- Danovaro R, Bongiorno L, Corinaldesi C, Giovannelli D, Damiani E, Astolfi P, Greci L, Pusceddu A 2008 Sunscreens Cause Coral Bleaching by Promoting Viral Infections. *Environ Health Perspect.* 116:441–447.
- Danovaro R. and C. Corinaldesi, 2003 Sunscreen products increase virus production through prophage induction in marine bacterioplankton, *Microb. Ecol.*, 45, 109–118.
- de Boer, W.F. 2007: Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia* 591: 5–24.
- Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, Bergstrom PW, Batiuk RA. 1993. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience* 43: 86–94.
- Duarte CM (1991). Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40:363-377.
- Duarte, C.M. (2000). Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 250, 117–131.
- Duarte C. M. 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation* 29:2:192-206.
- Duarte, C.M., Terrados, J., Agawin, N.S.W., Fortes, M.D., Bach, S., Kenworthy, W.J., 1997. Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 147, 285–294.
- Eckrich CE, Holmquist JG (2000) Trampling in a seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. *Mar Ecol Prog Ser* 201:199–209
- Eklöf JS, de la Torre-Castro M, Gullström M, Uku J, Muthiga N, Lyimo T, Bandeira SO (2008) Sea urchin overgrazing of seagrasses: a review of current knowledge on causes, consequences, and management. *Estuar Coast Shelf Sci* 79: 569–580
- Frazier J (1975) Marine turtles of the Western Indian Ocean. *Oryx* 13:164–175
- Frazier J (1985) Marine turtles in the Comoro Archipelago. North-Holland Publishing Company, Amsterdam
- Freeman A.S., F.T. Short, I. Isnain, F.A. Razak, R.G. Coles 2008 Seagrass on the edge: Land-use practices threaten coastal seagrass communities in Sabah, Malaysia. *Biological Conservation* 141:2993–3005
- Green EP, Short FT, eds. 2003. *World Atlas of Seagrasses*. Berkeley: University of California Press.
- Gullström M, de la Torre Castro M, Bandeira SO, Björk M, Dahlberg M, Kautsky N, Rönnbäck P, Öhman MC (2002). Seagrass Ecosystems in the Western Indian. *Ocean. Ambio* 31: 588-596.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319, 948–952.
- Harley C. D. G., A. Randall Hughes, Kristin M. Hultgren, Benjamin G. Miner, Cascade J. B. Sorte, C. S. Thornber, Laura F. Rodriguez, Lars Tomanek and S.L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine Systems. *Ecology Letters*, 9: 228–241.
- Heck Jr., K.L., Hays, C.G., Orth, R.J., 2003. Critical evaluation of the nursery hypothesis for seagrass meadows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 253, 123–136.
- Heck KL Jr, Valentine JF (2006). Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:420-436.
- Hemminga M, Duarte CM. 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge (United Kingdom): Cambridge University Press.
- Hughes GR (1973) The sea turtles of south east Africa. Doctoral thesis. University of Natal, Durban
- Kirsch, K.D., Valentine, J.F., Heck Jr., K.L., 2002. Parrotfish grazing on turtlegrass (*Thalassia testudinum*): evidence for the importance of seagrass consumption in food web dynamics of the Florida Keys National Marine Sanctuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 227, 71–85.
- Kiszka, J. 2007. Atypical associations between dugongs (*Dugong dugon*) and dolphins in a tropical lagoon. *Journal of the Marine Biological Association, UK*, 87: 101-104.

- Klumpp, D.W., Salita-Espinosa, J.T., Fortes, M.D., 1993. Feeding ecology and trophic role of sea urchins in a tropical seagrass community. *Aquat. Bot.* 45, 205–229.
- Kuiper-Linley M., C. R. Johnson and J. M. Lanyon. 2007 Effects of simulated green turtle regrazing on seagrass abundance, growth and nutritional status in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 58, 492-503.
- Kuo J and den Hartog C (2001) Seagrass taxonomy and identification key. In: Short FT and Coles RG (eds) *Global Seagrass Research Methods*, pp 31–58. Elsevier, Amsterdam
- Lauret-Stepler M, Bourjea J, Roos D, Pelletier D, Ryan PG, Ciccione S, Grizel, H (2007). Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: a 20 yr study based on track counts. *Endangered Species Research* 3: 217-227.
- Le Gall JY, Lebeau A, Kopp J (1985) Estimation of green turtle *Chelonia mydas* hatchling on breeding places of Europa and Tromelin (Indian Ocean). *Océanogr Trop* 20:117–133
- Le Gall JY (1988) Biologie et évaluation des populations de tortues vertes *Chelonia mydas* des atolls Tromelin et Europa (Océan Indien S.O.). *Mésogée* 48:33–42
- Longstaff, B. J. and W. C. Dennison. 1999. Seagrass survival during pulsed turbidity events: The effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquat. Bot.* 1999: 65: 105–121.
- Madsen, J., Chambers, P., James, W., Koch, E., Westlake, D., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444, 71-84
- Mann, K. H., and J. K.N. Lazier 1991. *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell Scientific Publications, Boston. Massachusetts, USA.
- McMillan C (1983) Morphological diversity under controlled conditions for the *Halophila ovalis-H. minor* complex and the *Halodule uninervis* complex, from Shark Bay, Western Australia. *Aquat Bot* 17:29-42
- McNaughton, S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259-294.
- Miller JD 1997. Reproduction in sea turtles. In P. L. Lutz and J. A. Musick (eds.). *The biology of sea turtles*, 51–80. Boca Raton, Fla.: CRC Press.
- Moran KL, Bjorndal KA (2005) Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Mar Ecol Prog Ser* 305:235–247
- Moran, K. & Bjorndal, K. (2007) Simulated green turtle grazing affects nutrient composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 150, 1083–1092.
- Mortimer JA (1984) *Marine turtles in the Republic of Seychelles: status and Management*. Publication of the IUCN Conservation Library, Gland, Switzerland.
- Mortimer JA (1988) Green turtle nesting at Aldabra atoll - Population estimates and trends. *Biological society of Washington*, 8, 116-128.
- Muir C (2005) The Status of Marine Turtles in Tanzania. In: *Marine Turtle Update – Recent news from the WWF Africa & Madagascar Marine Turtle Programme* (ed. Humphret S, 699 Wilson A), 2, pp 14-15. WWF press, Gland, Swisterland
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. and Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosch, W. C. E. P. Verberk, E. Cocheret de la Morinière and G. van der Velde. 2000. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Marine Ecology Progress Series* 202: 175-192.
- Ochieng, C.A., Erfteimeijer, P.L.A., 2003. The seagrasses of Kenya and Tanzania. In: Green, E.P., Short, F.T. (Eds.), *World Atlas of Seagrasses*. University of California.
- Orth, R. J., T. J. B. Carruthers, W. C. Dennison, C. M. Duarte, J. W. Fourqurean, K. L. Heck, Jr., A. R. Hughes, G. A. Kendrick, W. J. Kenworthy, S. Olyarnik, F. T. Short, M. Waycott, and S. L. Williams. 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience* 56:987-996.
- Packard, J. M. (1981). Abundance, distribution, and feeding habits of manatees (*Trichechus manatus*) wintering between St. Lucie and Palm Beach inlets, Florida. U.S. Fish and Wild. Serv. Biol. Rep. No. 14-16-0004-80-105.



- 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.
- Preen, A.R., 1993. Interactions between dugongs and seagrasses in a subtropical environment. PhD thesis, James Cook University, Townsville, Queensland.
- Preen A. 1995: Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. *Marine Ecology Progress Series* 124: 201-213.
- Roos D, Pelletier D, Ciccione S, Taquet M, Hughes G (2005). Aerial and snorkelling Census Techniques (observations) for estimating green turtle abundance on foraging areas: a pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). *Aquatic living resources* 18:193–198
- Short FT, Neckles H. 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany* 63: 169–196.
- Short, FT and Wyllie-Echeverria, S 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses *Environmental Conservation* Vol. 23, no. 1, pp. 17-27.
- Sternberg M., Gutman M., Perevolotsky A., Ungar E. D. and Kigel J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37:224-237.
- Terrados, Duarte, J.C.M., Fortesb, M.D., Borum, J., Agawin, N.S.R., Bach, S., Thampanya, U., Kamp-Nielsen, L., Kenworthy, W.J., Geertz-Hansen, O. & Vermaat, J. (1998) Changes in Community Structure and Biomass of Seagrass Communities along Gradients of Siltation in SE Asia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46, 757-768.
- Thayer GW, Bjorndal KA, Ogden JC, Williams SL, Zieman JC (1984) Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries* 7:351–376
- Tomas, F., Turon, X., Romero, J., 2005. Seasonal and small-scale variability of herbivory pressure on the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201, 95–107.
- Walker, D. I., W. C. Dennison and G. Edgar. 1999. Status of Australian seagrass research and knowledge. Pages 1–18 in A. Butler and P. Jernakoff, eds. *Seagrass in Australia*. CSIRO Australia, Collingwood.
- Walker, D. I., and A. J. McComb. 1992. Seagrass degradation in Australian coastal waters. *Mar. Poll. Bull.* 25: 191–195.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menze, 1, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Waycott, M.K., Mcmahoh, K., Mellor, J., Calladine, A., and Kleine, D. (2004). A guide to Tropical Seagrasses of the Indo-West Pacific. James Cook University, Townsville. 72.
- Waycott, M., B. J. Longstaff & J. Mellors, 2005. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: A review and future research directions. *Marine Pollution Bulletin* 51: 343–350.
- Wilkinson C. 2004 Status of Coral Reefs of the World: 2004. Townsville, Australia: Australian Institute for Marine Science
- Williams, S. L. 1988. *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Marine Biology* 98:447-455.
- Zemke-White W.L. and Ohno M. 1999. World seaweed utilisation: An end-of-century summary. *J. appl. Phycol.* 11: 369–376.
- Zieman, J. C., R. L. Iverson, and J. C. Ogden. 1984. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. *Marine Ecology Progress Series* 15:151– 158.

**Table 1** Structure of the N’Gouja seagrass meadow in April 2005 and in April 2009. Measures were performed within 24 quadrats (20 × 20 cm) deployed at the same location in two years, over the seagrass communities illustrated in **Fig. 1**. <sup>a</sup> Student-t test and Mann & Whitney test.

	Total species number	Mean species number per quadrat	Leaf density (leaves m <sup>-2</sup> )	Above-ground biomass (gFW m <sup>-2</sup> )	Below-ground biomass (gFW m <sup>-2</sup> )
April 2005	7	2.2 ± 0.1	5782.5 ± 345.2	145.4 ± 24.7	309.6 ± 39.1
April 2009	4	2.0 ± 0.2	3729.2 ± 497.7	33.2 ± 5.6	102.6 ± 14.2
Percentage change between two years	-42.9 %	-9.1 %	-35.5 %	-77.2 %	-66.9 %
Statistical change between two years <sup>a</sup>	$t_{46} = 5.24, P < 0.001$	$t_{46} = 2.63, P = 0.015$	$U_{32} = 183.5, P = 0.016$	$U_{46} = 508.0, P < 0.001$	$t_{46} = 5.82, P < 0.001$

**Table 2** Statistical comparisons of above-ground seagrass biomass in 48 exclosures (25 x 25 cm) in major seagrass communities (C2 and C3) on the meadow of N’Gouja, Mayotte. Exclosures were deployed in winter 2007 (n = 15 in C2, n = 15 in C3) and summer 2008 (n = 10 in C2, n = 8 in C3) during 10 days-experiment. Values are expressed as mean  $\pm$  se and bold values are significant.

	Initial above-ground biomass ( $t_0$ )						Daily above-ground biomass production					
	gFW m <sup>-2</sup> $\pm$ se			Seasonal statistics			gFW m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> $\pm$ se			Seasonal statistics		
	Overall	Summer	Winter	<i>U</i>	<i>df.</i>	<i>P</i>	Overall	Summer	Winter	<i>U</i>	<i>df.</i>	<i>P</i>
C2	7.1 $\pm$ 1.2	5.4 $\pm$ 1.5	8.2 $\pm$ 1.7	216.0	23	0.255	0.5 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.2	177.0	23	0.331
<i>Halophila ovalis</i>	1.3 $\pm$ 0.5	0.8 $\pm$ 0.8	1.9 $\pm$ 0.6	92.2	23	<b>0.040</b>	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.1	145.5	23	0.360
<i>Halodule uninervis</i>	5.5 $\pm$ 0.9	4.6 $\pm$ 1.5	6.1 $\pm$ 1.5	113.0	23	0.360	0.4 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.2	152.0	23	0.233
<i>Syringodium isoetifolium</i>	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0		23		0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0			
<i>Cymodocea serrulata</i>	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0		23		0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0			
<i>Thalassia hemprichii</i>	0.1 $\pm$ 0.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.2		23		0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0			
C3	25.8 $\pm$ 2.8	30.5 $\pm$ 5.5	23.0 $\pm$ 3.1	163.3	21	0.287	2.6 $\pm$ 0.5	1.9 $\pm$ 0.8	3.0 $\pm$ 0.7	196.0	21	0.723
<i>Halophila ovalis</i>	1.6 $\pm$ 1.2	2.8 $\pm$ 0.7	0.3 $\pm$ 0.1	14.5	21	<b>0.003</b>	-0.1 $\pm$ 0.0	-0.2 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	59.0	21	0.018
<i>Halodule uninervis</i>	8.4 $\pm$ 3.9	12.3 $\pm$ 1.9	4.4 $\pm$ 0.5	149.0	21	<b>&lt;0.001</b>	0.6 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.2	0.6 $\pm$ 0.2	99.0	21	0.872
<i>Syringodium isoetifolium</i>	15.4 $\pm$ 0.4	15.0 $\pm$ 6.2	15.8 $\pm$ 2.6	80.0	21	0.317	1.7 $\pm$ 0.1	1.5 $\pm$ 0.8	1.9 $\pm$ 0.5	90.0	21	0.723
<i>Cymodocea serrulata</i>	0.4 $\pm$ 0.4	0.2 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.3	78.5	21	0.178	0.1 $\pm$ 0.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1	84.5	21	0.420
<i>Thalassia hemprichii</i>	1.0 $\pm$ 0.3	0.2 $\pm$ 0.2	1.8 $\pm$ 0.4	51.0	21	<b>0.003</b>	0.1 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1	57.0	21	<b>0.010</b>

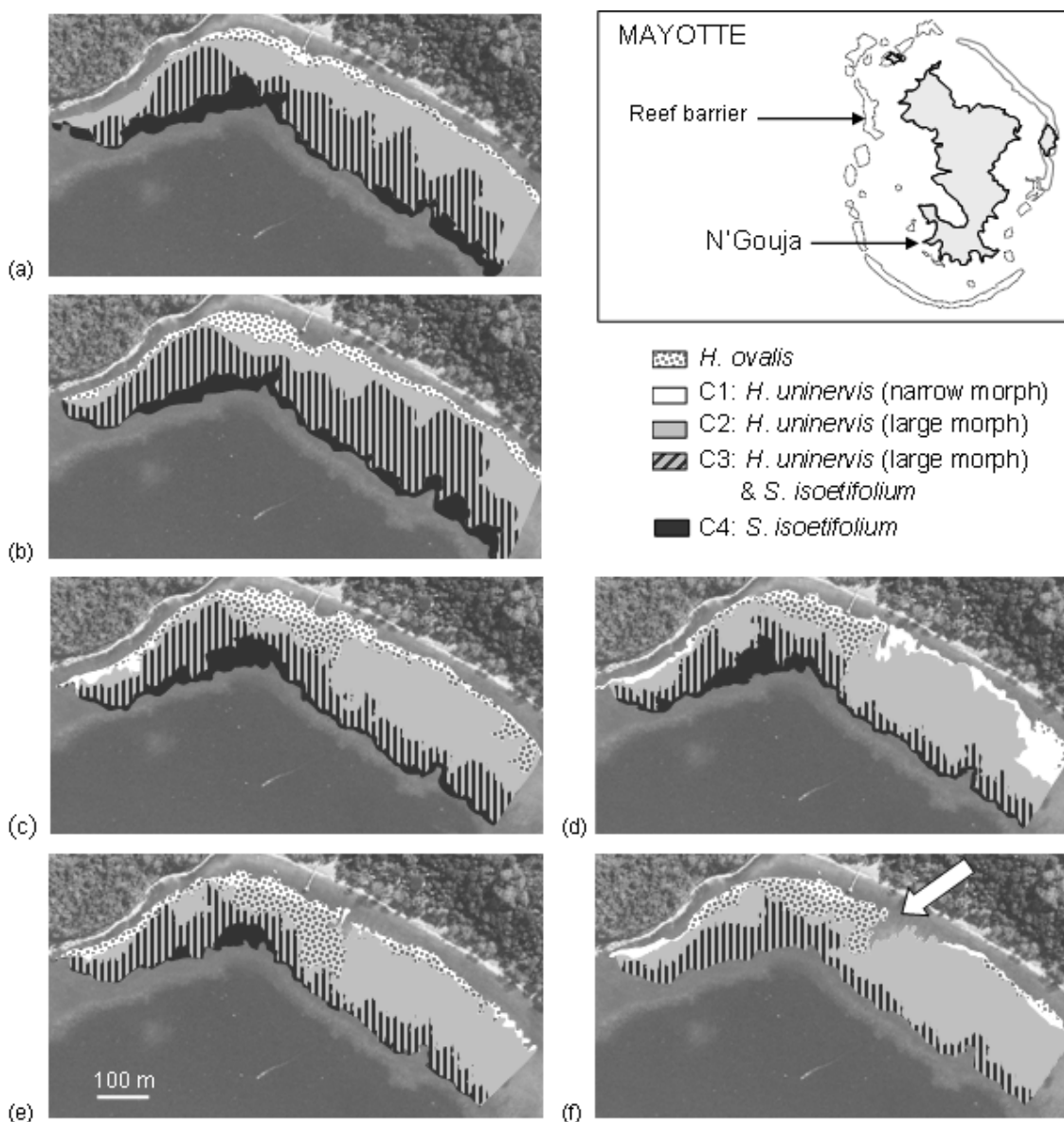
**Table 3** Estimation of the cropping pressure by green turtles on the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte, etc.

<sup>a</sup> value estimated from most recent data of August 2008.

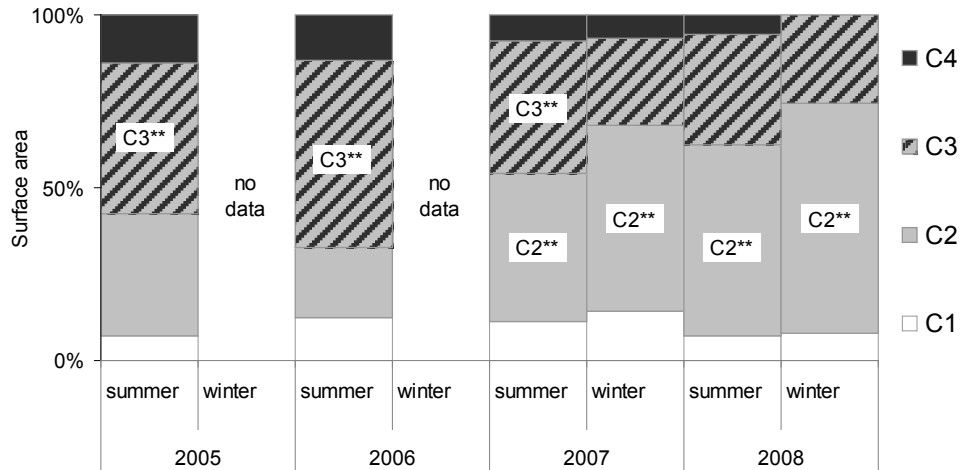
<sup>b</sup> proportion of immatures and matures estimated from snorkelling censuses.

<sup>c</sup> values estimated from food intake rate in immature and mature green turtles and mean feeding duration of mature green turtle foraging at N’Gouja (Ballorain et al. **CHAPITRE 6**).

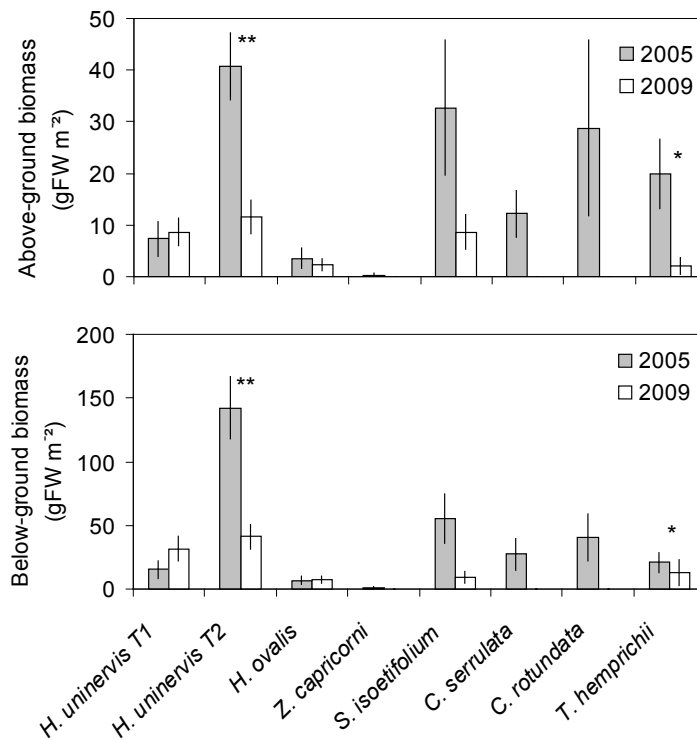
	2005	2009
<b>Seagrass meadow</b>		
Surface area(m <sup>2</sup> )	133500	122800 <sup>a</sup>
Daily above-ground seagrass biomass production (kgFW meadow <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	1531.2	343.8
<b>Green turtles</b>		
<b>Immatures</b>		
population size <sup>b</sup>	81	53
Daily seagrass intake <sup>c</sup> (gFW turtle <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	570.8	570.8
<b>Matures</b>		
population size <sup>b</sup>	167	66
Daily seagrass intake <sup>c</sup> (gFW turtle <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	2836.8	2836.8
<b>Pooled</b>		
Population Size	248	119
Daily seagrass intake (kgFW pop <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	520.0	217.5
<b>Cropping pressure</b> (% of the seagrass biomass cropped by turtles)	34.0	63.3



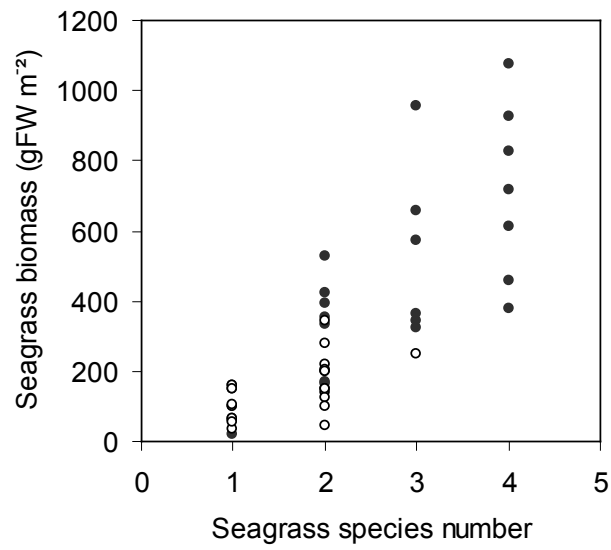
**Fig. 1** Seagrass community distribution over the study area in the bay of N'Gouja, Mayotte, in summer 2005 (a), summer 2006 (b), summer 2007 (c), winter 2007 (d), summer 2008 (e), and winter 2008 (f). Each seagrass community was dominated by one or two seagrass species/morphs, as referred in legend. We can note that a bare corridor appear in front of the hotel (illustrated by the white arrow).



**Fig. 2** Relative surface areas of C1, C2, C3, C4 seagrass communities of the meadow of N’Gouja, Mayotte, from 2005 to 2008. Asterisked illustrate the most extended seagrass community for each year ( $\chi^2$ -test and Neu *post-hoc* test,  $P < 0.001$ ).

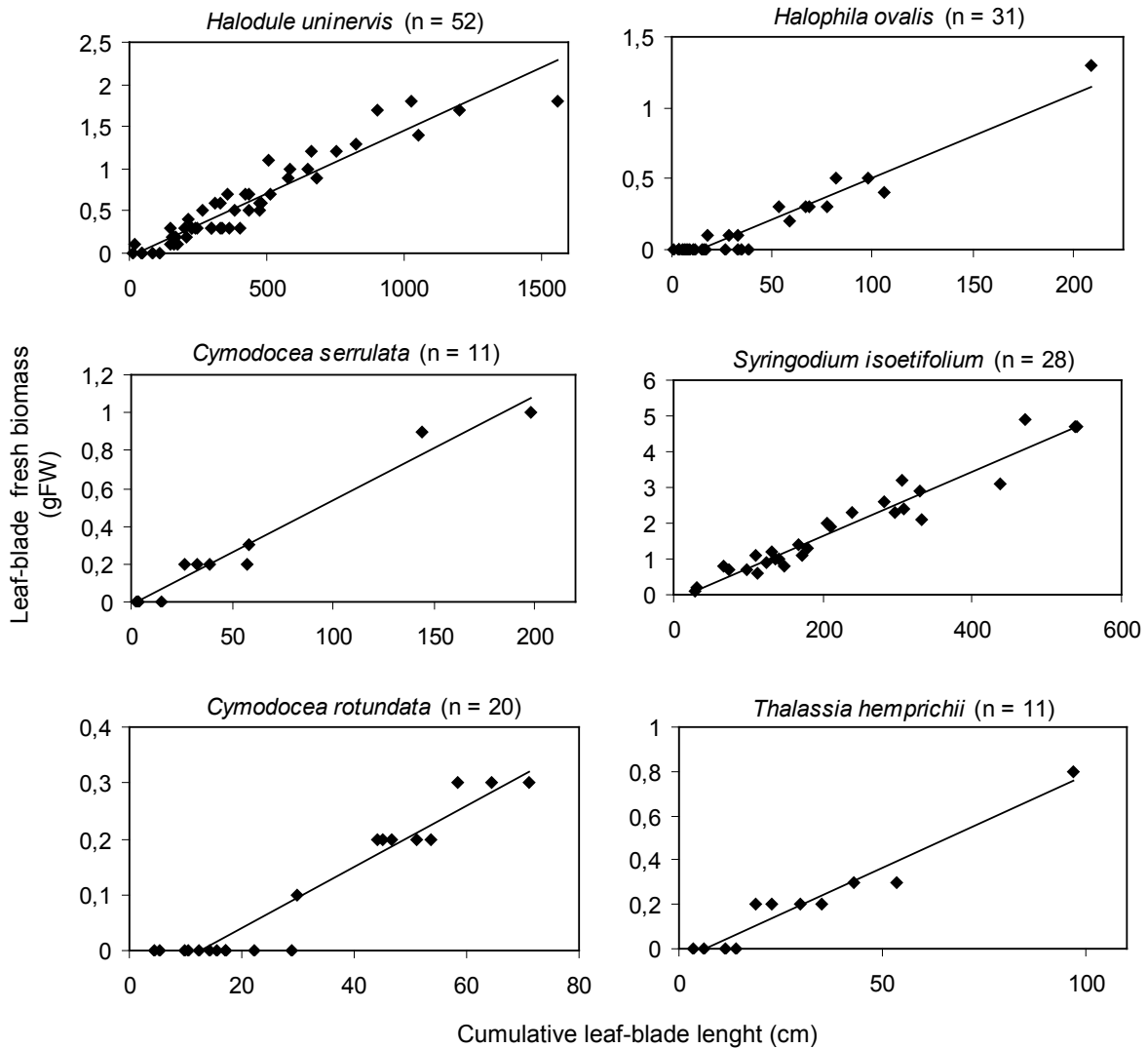


**Fig 3** Above-ground (top) and below-ground (bottom) species seagrass biomass measured in 24 quadrats (20 x 20 cm) in 2005 and 2009 in the N’Gouja seagrass meadow, Mayotte. *C. rotundata* and *C. serrulata* were not collected in 2009. Error bars are se and asterisks (\*, \*\*) show significant differences in seagrass biomass between 2005 and 2009 ( $P < 0.05$ , 0.001, respectively).



**Fig. 4** Relationship between seagrass species richness and associated seagrass biomass (including below- and above-ground biomasses) in 46 quadrats (20 x 20 cm), with seagrass, deployed in the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte in 2005 and 2009. Open and full circles correspond to values in 2005, and 2009, respectively.

## APPENDICES



**Appendix 1** Linear relationship between cumulative leaf-blade length of a given seagrass species sample and the associated leaf-blade fresh biomass: *Halodule uninervis* ( $R^2 = 90\%$ ,  $F_{1,50} = 461.72$ ,  $P < 0.001$ ; 1 linear cm = 1.40 mgFW), *Halophila ovalis* ( $R^2 = 92.6\%$ ,  $F_{1,29} = 374.2$ ,  $P < 0.001$ ; 1 linear cm = 3.81 mgFW), *Cymodocea serrulata* ( $R^2 = 96.4\%$ ,  $F_{1,9} = 265.2$ ,  $P < 0.001$ ; 1 linear cm = 5.17 mgFW), *Syringodium isoetifolium* ( $R^2 = 93.5\%$ ,  $F_{1,26} = 388.5$ ,  $P < 0.001$ ; 1 linear cm = 8.36 mgFW), *Cymodocea rotundata* ( $R^2 = 91.9\%$ ,  $F_{1,18} = 216.9$ ,  $P < 0.001$ ; 1 linear cm = 3.21 mgFW), and *Thalassia hemprichii* ( $R^2 = 93.5\%$ ,  $F_{1,9} = 144.2$ ,  $P < 0.001$ ; 1 linear cm = 6.56 mgFW). For each sample of each species, leaves were collected on the seagrass meadow of N'Gouja and washed under clear water to remove sediment remains, and then leaf-blades were individually measured using a ruler ( $\pm 1$  mm). Leaf-blades were dried between two sheets of linen before the fresh above-ground biomass was weighed with the electronic spring scale ( $\pm 0.1$  g).



**Appendix 2** Change in meteorological factors over the study period (2005-2008) (Météo-France, Pamandzi, Mayotte). Reference values were recorded over the 1971-2000 period.

	Jan.	Febr.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Year (mean ± se)	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
<b>Mean atmospheric temperature (°C)</b>																	
2005	28.3	28.7	28.7	28.2	27.8	25.9	25.4	24.5	25.2	26.4	27.3	28.0	27.0 ± 0.4	0.11	1,3	0.77	5.1%
2006	28.0	28.3	28.2	28.0	27.3	26.2	24.7	24.8	25.3	26.7	28.0	27.8	26.9 ± 0.4				
2007	28.4	28.2	28.5	28.4	27.7	26.5	25.2	25.2	25.5	26.5	27.9	28.3	27.2 ± 0.4				
2008	28.0	27.7	27.8	27.8	26.8	25.7	24.5	24.6	26.0	26.9	27.8	28.0	26.8 ± 0.4				
<i>Reference</i>	27.3	27.5	27.5	27.5	26.8	25.5	24.6	24.1	24.6	25.8	26.8	27.3	26.3 ± 0.4				
<b>Cumulative rainfall (mm)</b>																	
2005	206.0	238.6	95.0	189.4	10.2	15.8	4.6	17.6	8.2	32.2	66.0	152.0	86.3 ± 25.2	1.03	1,3	0.42	34.1%
2006	279.2	156.8	304.2	92.2	149.6	45.4	5.0	8.6	13.0	15.2	86.6	210.0	113.8 ± 30.7				
2007	145.2	271.4	60.0	121.4	21.2	5.8	4.8	2.8	51.6	43.4	39.0	157.6	77.9 ± 23.3				
2008	451.0	203.6	185.6	24.2	20.0	0.8	18.4	22.0	10.0	148.2	178.0	443.8	142.1 ± 46.8				
<i>Reference</i>	266.9	254.8	216.6	99.9	35.2	21.0	15.3	14.9	24.5	66.9	83.8	159.6	105.0 ± 27.6				
<b>Cumulative sunny period (h)</b>																	
2005	234.2	186.6	244.0	210.6	207.0	253.9	264.6	244.9	249.1	229.7	225.0	201.8	229.3 ± 6.8	0.05	1,3	0.84	2.6%
2006	125.0	141.3	182.2	195.3	192.2	185.1	119.8	203.9	242.0	280.5	206.0	171.8	187.1 ± 13.3				
2007	179.9	135.0	209.3	239.2	264.2	259.8	260.1	278.7	246.6	268.2	237.8	181.8	230.1 ± 12.8				
2008	162.8	141.7	217.4	237.9	264.9	237.6	248.7	252.0	262.0	240.4	209.5	207.3	223.5 ± 11.1				
<i>Reference</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<b>Cumulative solar radiation (kJ/cm<sup>2</sup>)</b>																	
2005	66.5	54.8	63.9	54.5	52.6	56.2	59.1	61.9	65.1	67.0	67.7	63.8	61.1 ± 1.6	0.03	1,3	0.88	1.4%
2006	58.9	54.9	57.7	55.3	55.0	53.3	56.4	61.6	67.7	77.4	62.1	59.3	60.0 ± 2.0				
2007	63.8	49.4	63.6	60.7	58.9	53.5	56.7	65.3	66.7	74.5	69.1	58.5	61.7 ± 2.0				
2008	54.6	50.2	62.2	60.6	60.5	53.5	57.6	62.6	69.1	68.3	63.1	60.7	60.3 ± 1.6				
<i>Reference</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<b>Mean wind speed (km/h)</b>																	
2005	14.0	13.3	11.2	11.2	18.4	12.6	20.5	11.5	11.9	10.4	12.2	11.5	13.2 ± 0.9	2.66	1,3	0.24	56.8%
2006	11.9	10.1	10.4	9.4	15.5	19.1	14.4	12.6	15.1	10.8	13.0	12.2	12.9 ± 0.8				
2007	12.2	19.8	10.4	12.2	14.4	19.1	17.6	14.0	11.5	10.8	11.9	12.6	13.9 ± 0.9				
2008	16.6	18.0	10.8	12.2	13.3	20.5	16.9	14.4	11.9	11.2	10.8	9.0	13.8 ± 1.0				
<i>Reference</i>	10.1	11.2	8.3	9.4	12.2	14.8	14.8	11.5	8.6	8.6	9.4	8.6	10.6 ± 0.7				

CHAPITRE

5

## 5 Seasonal diving behaviour and feeding rhythm of green turtles at Mayotte Island

Katia Ballorain

Jérôme Bourjea, Stéphane Ciccione

Akiko Kato, Nicolas Hanuise

Henri Grizel, Manfred Enstipp

Sabrina Fossette, Jean-Yves Georges

*(Submission process)*



## **Seasonal dive behaviour and feeding rhythm of green turtles at Mayotte Island**

Katia Ballorain<sup>1,2</sup>, Jérôme Bourjea<sup>3</sup>, Stéphane Ciccione<sup>4</sup>, Akiko Kato<sup>1</sup>, Nicolas Hanuise<sup>1,5</sup>, Henri Grizel<sup>3</sup>, Manfred Enstipp<sup>1</sup>, Sabrina Fossette<sup>6</sup>, Jean-Yves Georges<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9

<sup>3</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France

<sup>4</sup> Kelonia, l'Observatoire des tortues marines de La Réunion, 46 rue du Général de Gaulle, 97436 Saint Leu, La Réunion, France

<sup>5</sup> Centre d'Études Biologiques de Chizé, CEBC - CNRS UPR 1934, F-79360, Villiers en Bois, France.

<sup>6</sup> Institute of Environmental Sustainability, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

\* Corresponding author: Katia Ballorain

Email: [katia.ballorain@c-strasbourg.fr](mailto:katia.ballorain@c-strasbourg.fr)

## Abstract

Sea turtles are long-distance migratory species for which foraging phases have important consequences on individual life history. Despite this, studies that link their observed dive patterns with their actual feeding behaviour are still rare. In this study, we investigated the daily and seasonal feeding rhythm of green turtles *Chelonia mydas* foraging on a coastal seagrass meadow at Mayotte, in the South Western Indian Ocean. Between 2005 and 2008 the behaviour of nineteen mature green turtles was directly recorded by electronic time-temperature-depth recorders from 3 to 24 days and concurrently documented by direct in-water observations. Additionally, fast-acquisition global positioning systems were deployed on three of these turtles. Green turtles showed a high fidelity to the foraging site and conducted predominately U-shaped dives, in accordance with both local bathymetry and tidal regime. On a fine-scale analyse based on behavioural tracking and dive patterns, two main dive categories were identified: short-shallow foraging dives ( $6.0 \pm 0.0$  min for  $2.0 \pm 0.0$  m) occurred during daytime on the seagrass meadow, and long-deep resting dives ( $50.9 \pm 19.0$  min for  $10.3 \pm 1.4$  m) occurred at night on coral and rocky areas. On a seasonal basis, mean dive duration was negatively related with water temperature (ranged from  $25.7^{\circ}\text{C}$  in winter to  $29.3^{\circ}\text{C}$  in summer). However, the daily foraging duration ( $\sim 11$  h) did not vary significantly with season, suggesting a similar food intake although the year. The investigation of the foraging pattern of green turtles provides a better understanding of their contribution to coastal ecosystem functioning.

**Key words:** sea turtles, foraging behaviour, diving behaviour, diel pattern, seasonal pattern

## Introduction

The understanding of ecosystem functioning requires the assessment of the trophic ecology of animal populations in their natural environment. One key step of this consists in gathering fundamental knowledge of individual physiology, behaviour, and ecology for estimating time/energy budgets that have to be further integrated at the population level. Time budgets can be derived from estimated feeding rhythms (Stephen & Krebs 1986). The feeding rhythm primarily depends on physiological needs and constraints but also on environmental and trophic conditions faced by individuals (Wikelski 1995, Heilmann & Spieler 1999, Nielson 1999, Klein et al. 2006). In air-breathing divers, feeding pattern is

intrinsically linked to the diving pattern. With technological advances in recent years (e.g. telemetry, biologging), diving patterns of marine animals have been investigated extensively (Ropert-Coudert & Wilson 2005, Hooker et al. 2007). Diving data are often used to infer physiological, behavioural, and/or ecological functions of dives according to classification analyses (Lesage et al. 1999, Thums et al. 2008). However, studies that assess animal behaviour concurrently with dive records are still rare (Davis et al. 2003, Seminoff et al. 2006, Schofield et al. 2006). Hence, most of our knowledge of the biology of diving species remains parcelled, leading to a biased understanding of their ecology and contribution to ecosystem functioning.

Sea turtles are long-distance migratory species with a worldwide distribution. Their reproduction primarily relies on body reserves stored during the time spent on foraging grounds prior to the nesting season, during which they are commonly considered as not feeding (Miller 1997, but see Myers & Hays 2006, Fossette et al. 2008, 2009). Accordingly, the investigation of foraging behaviour of sea turtles is critical for better assessing their biology but also for conservation issues of these endangered species. Yet, given the migratory behaviour of sea turtles, the assessment of their diving behaviour often relies on satellite-relayed data (Godley et al. 2007), not allowing concurrent detailed investigation of the actual feeding activity because of the remoteness and poor accessibility of feeding sites. Thus, to date, most studies specifically investigating the fine-scale diving patterns of sea turtles have focused on the nesting season, when breeding females are easier to capture and to monitor using electronic recording devices (TDR for Time-Depth-Recorder) (e.g. Eckert et al. 1986, Hochscheid et al. 1999). Our understanding of the diving and foraging behaviour and ecology of sea turtles in the foraging areas remains therefore limited.

In foraging areas, the foraging behaviour of TDR-instrumented sea turtles has been investigated in hawksbill (van Dam & Diez 1997), loggerhead (Houghton et al. 2000, Okuyama in press), olive ridley (McMahon et al. 2007), and green turtles (Makowski et al. 2006, Seminoff et al. 2006, Hazel et al. 2009). The green turtle is the only sea turtle that feeds primarily on shallow coastal seagrass and algae meadows (Bjorndal 1997), a habit that makes them relatively accessible compared with other sea turtle species. As such, the green turtle is a relevant model to investigate the foraging behaviour of sea turtles. To date, however, only few studies have investigated the feeding behaviour of green turtles in greater detail. These studies used additional tools in parallel with conventional TDRs. For example, acoustic tracking of TDR-equipped green turtles feeding on algae revealed a diel

pattern in terms of diving and foraging activity that was associated with a differential habitat use between day and night (Rice et al. 2000, Makowski et al. 2006). A study in which video cameras were deployed on TDR-instrumented green turtles showed that a given dive shape can be associated with different behaviours and cautioned against the use of dive shapes as an index of feeding activity (Seminoff et al. 2006). The assessment of the actual behaviour associated with a given dive shape is however crucial as green turtles have been reported to show seasonal changes in their diving behaviour, mainly discussed in relation to their ectothermic physiology (Spotila et al. 1997, Seebacher & Franklin 2005). For example, immature and mature green turtles in Western Australia and mature green turtles in the Mediterranean Sea have been reported perform longer dives in winter than in summer (e.g. Southwood et al. 2003, Broderick et al. 2007, Hazel et al. 2009). Apart from documented cases of green turtles not feeding during their over-wintering period (Godley et al. 2002, Hochscheid et al. 2007a, Broderick et al. 2007), it is not known, whether seasonal thermal variations induce changes in the feeding rhythm of green turtles while on the foraging grounds. This confirms the need of an integrated approach to assess the function of recorded dives in relation to environmental conditions, if one is interested in establishing year-round feeding time budgets.

Here we monitored the fine-scale diving behaviour and associated feeding activity of mature green turtles exploiting a seagrass meadow in Mayotte Island (South Western Indian Ocean – SWIO). We combined conventional time depth recorders and GPS tracking with direct focal observations to investigate their daily and seasonal feeding rhythms from dive profiles in relation to their habitat use.

## **Materials and methods**

Fieldwork was conducted between 2005 and 2008 in the Bay of N'Gouja, located on the southern coast of Mayotte Island (12°58'S, 45°05'E), Comoros Archipelago, SWIO. Mayotte hosts both important nesting and feeding areas for genetically distinct populations of green turtles (Roos et al. 2005, Taquet et al. 2006, Bourjea et al. 2007a, 2007b). Given the effort of local conservation programs (from the Department of Mayotte) and significant touristic activities in the Bay of N'Gouja (Ballorain & Nivert 2009), most green turtles that feed in the bay have been individually tagged and are accustomed to divers. This

provides unusual good conditions to directly observe and manipulate feeding green turtles while minimizing disturbance.

N'Gouja hosts a multispecific seagrass meadow in the inner fringing reef flat of the bay, where eight out of the eleven seagrass species inventoried around Mayotte occur (Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). The seagrass bottom slopes progressively from the shore, never exceeding 4 m depth even at the highest tide level, until a coral reef on the inner reef slope. In accordance with the tides, the seagrass meadow becomes fully or partially emerged within a 24 h period (**Fig. 1**).

### **Dive recorder deployments**

Between 2005 and 2008 a total of 19 mature green turtles (11 males and 8 females) were instrumented with different electronic time-temperature-depth recorders, hereafter referred to as TTDR (**Appendix 1**). All TTDRs included depth and water temperature sensors recording dive depth (0.05 to 0.10 m resolution) and water temperature ( $\pm 0.018$  to  $0.050^\circ\text{C}$  resolution) every 1, 2 or 4 seconds, corresponding to a deployment duration ranging from 3 to 24 days before memory was full. Three types of TTDRs were used: 1) PTD (Earth&Ocean Technologies, Germany, size:  $75 \times 35$  mm, mass in air: 23 g); 2) W190L-PD2GT (Little Leonardo, Japan, size:  $114 \times 21$  mm, mass in air: 70 g); and 3) M190L-D2GT (Little Leonardo, Japan, size:  $53 \times 15$  mm, mass in air: 18 g). TTDR-instrumented green turtles were selected using three main criteria: 1) easily identifiable thanks to their individual flipper tag, 2) regularly encountered during snorkelling surveys in the study area, and 3) accustomed to the proximity of snorkelers. Selected individuals were captured by hand under water and carried to the beach. Turtles were then placed in a wooden enclosure located under a tree to provide shade before further manipulation. We measured the standard curved carapace length (SCCL, along the midline of the shell, from the nuchal scute of the carapace to the end of one caudal scute) using a flexible measuring tape ( $\pm 0.5$  cm). Body mass was obtained using an electronic spring balance ( $600 \pm 0.2$  kg, Kern Ltd, Germany). TTDRs were fixed on the carapace using two different attachment techniques: 1) in 2005 and 2006, the TTDRs were fixed to the underside of the rear post-marginal scales of the carapace. We used two nylon ties that passed through four 0.5 cm

diameter holes, drilled by hand, to fix the instrument in place. 2) in 2007 and 2008, the TTDRs were fixed to the second vertebral scute of the carapace. Two nylon ties passing through a metal mesh set on the carapace with fast setting epoxy (Pure-2K, Powers Fasteners, Netherlands) were used to anchor the instrument. This second attachment technique permitted to easily detach/re-attach a TTDR underwater without having to capture the turtle, which enabled successive deployments of instruments with the same individual (**Appendix 1**). Instrumented green turtles were searched daily throughout the study site (including seagrass bed and adjacent rocky area and coral reef) during 2-to-6 h snorkelling patrols. Once an instrumented turtle was encountered, its behaviour was monitored through direct underwater observation (see below).

### **Dive data analyses**

Among the 13 green turtles equipped using the second TTDR-attachment technique, three individuals were equipped for two successive periods. For the analyses, we considered successive deployments as a single TTDR-deployment (**Appendix 1**). Two individuals were equipped in two different years and the recordings were included in the analysis as independent TTDR-deployments (**Appendix 1**). In total we analysed 21 TTDR-deployments for 19 green turtles. Data were analysed using IGOR Pro (Wavemetrics Inc., USA, 2000, Version 5.0). Given the resolution of the TTDR deployed, all dives shallower than 0.8 m were excluded from the analysis. For each dive deeper than 0.8 m, we recorded the following parameters: start and end time of the dive; maximum depth reached; descent, bottom and ascent duration; descent and ascent rate; post-dive surface interval duration. For each bottom phase, the depth amplitude and the number of depth fluctuations (hereafter referred as ‘wiggles’, see Fossette et al. 2007) were also noted. As the deployment duration, and, hence, the total number of dives, varied between individuals, we calculated mean values for all dive parameters (grand means were calculated from the means of individuals). Standard statistical analyses were conducted using Systat 9.0 (SPSS Inc., USA, 1998) and generalized linear mixed models (GLMMs) were conducted with JMP 8.0.1 (SAS Institute Inc., USA, 2009). Values were expressed as means  $\pm$  standard error (SE). Significance was accepted when p-value < 0.05.

Potential effects of sampling interval (1, 2, 4 seconds), year (from 2005 to 2008), season (summer, winter), diel rhythm (day, night), sex (male, female), and turtle SCCL on



dive depth and dive duration were investigated using GLMMs. Sampling interval, year, season, diel rhythm, sex, and SCCL were considered as fixed variables and TTDR-deployment was considered as a random variable to account for repeated sampling. To investigate diurnal dive rhythm, sunrise and sunset hours were set to 06:00 and 18:00, respectively (based on values published by the United States Naval Observatory, Astronomical Department, Washington, USA), which was consistent with field observations. GLMM selection followed a stepwise backward elimination procedure, where non-significant variables were successively removed to produce the most parsimonious model. Diving effort was studied using three parameters: (1) dive rate, as the mean number of dives per hour, (2) dive time, as the total of time spent underwater per hour, and (3) vertical diving distance, as the sum of maximum depths reached per hour multiplied by 2. Finally, in order to identify dive types, a Principal Component Analysis (PCA) and a hierarchical cluster analysis (HCA) were successively performed on all dives using SPAD 3.01 (CISIA, France, 1996). The ten following dive parameters were subjected to the PCA using the Copri procedure: dive depth, dive duration, ascent duration, bottom duration, descent duration, depth at the beginning and at the end of the bottom phase, number of wiggles and depth amplitude at the bottom phase, post-dive surface interval duration. Hereafter, we applied the HCA using the Parti-decla procedure to determine the appropriate number of dive types and their characteristics.

### **Focal observations and tracking**

Survey patrols were regularly conducted throughout the study site (seagrass bed and adjacent rocky area and coral reef) to investigate behaviour of green turtles. During the day, these patrols were conducted by snorkelling (on a daily basis), while during full moon nights snorkelling or scuba diving surveys were conducted (albeit less frequently). During these patrols, TTDR-instrumented green turtles were opportunistically observed to assess the behavioural functions of dive types identified through PCA and HCA analysis. Every time an instrumented turtle was encountered, time, behaviour (feeding, travelling or resting), and dive patterns (start/end time) were recorded. In winter 2007, 3 TTDR-instrumented turtles (CM11, CM13, and CM14) were concurrently equipped with a fast-acquisition GPS (Fastloc-GPS, FGPS, Sirtrack, Havelock North, New Zealand) (**Appendix 1**). FGPS were fixed to the carapace using the metal mesh technique described above.

FGPS were automatically turned on by a saltwater switch when emerged and attempted to acquire positioning data from a satellite when at the sea surface every 5 min during a tracking session. To increase location accuracy, data processing was conducted only on locations resulting from  $\geq 6$  satellites ( $30 \pm 30$  m linear error, Hazel 2009). In addition, one TTDR-instrumented turtle (CM5) was tracked by snorkelling during 7.5 hours using a hand-held global positioning system (GPS GeoXTM handheld Trimble GeoExplorer, ED Electronique, Sainte Savine, France; resolution  $\pm 2$  m).

## Results

### General dive pattern

Size of the 11 male and 8 female turtles included in our study ranged from 85 to 104 cm (SCCL), while body mass ranged from 86.8 to 134.0 kg, with no differences between sexes ( $t_{17} = 0.000$ ,  $p < 0.001$  for SCCL,  $t_{11} = 2.077$ ,  $p = 0.062$  for body mass; **Appendix 1**). Deployment duration lasted from 3 to 24 days, during which a total of 28002 dives ( $>0.8$  m) were recorded (**Table 1, Appendix 2**).

#### *Dive depth*

For the 21 TTDR-deployments, mean maximum dive depth was  $3.3 \pm 0.1$  m. The deepest recorded dive, conducted during daytime in the austral winter, was to 67.5 m and lasted for 24.1 min. Mean vertical diving distance was  $32.5 \pm 2.2$  m  $h^{-1}$  (**Table 1**). Dives of less than 4 m (maximum depth of the seagrass meadow) accounted for 82.6 % of all recorded dives (i.e. 46.7 % of the deployment duration was spent shallower than 4 m; **Fig. 2**). Stepwise backward GLMM analysis indicated that maximum dive depth changed significantly only with diel rhythm ( $F_{1,29} = 65.67$ ,  $p < 0.001$ ), with dives conducted during the daytime being significantly shallower ( $2.5 \pm 0.1$  m,  $n = 21$  deployments) than those conducted at night ( $6.4 \pm 0.5$  m,  $n = 21$  deployments).

#### *Dive duration*

For the 21 TTDR-deployments, mean dive duration was  $12.6 \pm 3.1$  min, with a mean post-dive surface interval of  $0.5 \pm 0.0$  min. The longest recorded dive, conducted at night in the austral winter, lasted 118.1 min for a maximum depth of 10.5 m. Dives lasting

less than 6 min and 28.8 min represented 50 % and 90 % of all recorded dives, respectively. Turtles spent however 51.6 % and 89.1 % of the deployment duration in dives <25 min and <70 min, respectively (**Fig. 2**). Among the 28002 recorded dives,  $95.9 \pm 0.5$  % included a bottom phase that corresponded to  $83.5 \pm 1.0$  % of the dive duration and were characterised by steady descent ( $0.16 \pm 0.01$  m s<sup>-1</sup>) and ascent rates ( $0.16 \pm 0.01$  m s<sup>-1</sup>). Mean hourly dive rate was  $4.9 \pm 0.3$  dives h<sup>-1</sup> and mean hourly dive time was  $53.2 \pm 0.7$  min h<sup>-1</sup>. Stepwise backward GLMM indicated that dive duration significantly increased with maximum dive depth (except for rare dives deeper than 20 m; **Fig. 3**) and with SCCL, and also changed significantly with diel rhythm and season (**Table 2**). Dives during summer were significantly shorter ( $9.5 \pm 0.5$  min, n = 13 deployments) than dives in winter ( $15.7 \pm 1.1$  min, n = 8 deployments; **Table 1**). From winter to summer, mean water temperature during TTDR-deployments ranged from  $25.7 \pm 0.2^\circ\text{C}$  (n = 13 deployments) to  $29.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$  (n = 8 deployments; **Table 1**), and dive duration increased with decreasing temperature ( $r = -0.78$ ,  $p < 0.001$ , n = 21 deployments; **Fig. 4**).

Pre- and post-dive surface interval duration increased with dive duration ( $r_s = 0.38$ ,  $p < 0.001$ , n = 25989 dives;  $r_s = 0.47$ ,  $p < 0.001$ , n = 28002 dives, respectively) and maximum dive depth ( $r_s = 0.37$ ,  $p < 0.001$ , n = 25989 dives;  $r_s = 0.38$ ,  $p < 0.001$ , n = 28002 dives, respectively). Since dive duration and dive depth were correlated, we used a second GLMM to identify the effect of dive duration and dive depth on dive anticipation (i.e. pre-dive surface interval duration). The GLMM included the pre-dive surface interval duration as dependant variable and dive duration, as well as the residual values from a linear regression between dive duration and dive depth, as independent variables (TTDR-deployment being considered as a random variable to account for repeated sampling). Results show that pre-dive surface interval duration was positively correlated with dive duration and dive depth separately ( $F_{1,25963} = 33867.4$ ,  $p < 0.001$ ).

### Dive types

The PCA performed on 28002 dives, using the dive parameters described above, identified two factors that explained 65.6 % (Factor 1) and 15.4 % (Factor 2) of the observed variance. Factor 1 was predominantly associated with both dive depth and dive duration, while factor 2 was mainly associated with the number of wiggles during the bottom phase. The HCA distinguished between four different types of dives (**Fig. 5**,

**Table 3):** type 1 dives (85.9 % of recorded dives) represented the shallowest and shortest dives, while type 3 (2.4 %) and type 4 (11.0 %) dives represented the deepest and the longest dives. Erratic deep and long dives were classified as type 2 dives, representing 0.8 % of all recorded dives. Contribution of time spent in different dive types significantly varied for all TTDR-deployments ( $\chi^2_3 = 43.7$ ,  $p < 0.001$ ), turtles spending  $48.4 \pm 1.6$  %,  $1.7 \pm 0.4$  %,  $23.8 \pm 4.7$  %, and  $26.2 \pm 4.2$  % of their time in dives of types 1, 2, 3, and 4, respectively.

There was a clear diel pattern in the proportion of time spent per dive type ( $\chi^2_3 = 104.4$ ,  $p > 0.001$ ; **Fig. 6**): turtles predominantly spent time in short shallow type 1 dives during the day time ( $85.3 \pm 2.1$  % of day time,  $\chi^2_3 = 190.3$ ,  $p > 0.001$ ), while they predominantly spent time in long deep type 3 and 4 dives during the night ( $84.1 \pm 3.3$  % of night time,  $\chi^2_3 = 51.1$ ,  $p > 0.001$ ). The distribution of the four dive types also varied significantly between seasons ( $\chi^2_3 = 45.42$ ,  $p > 0.001$ ): in summer, turtles spent more time in type 1 dives ( $49.4 \pm 2.4$  % of summer time) and type 4 dives ( $38.5 \pm 4.1$  % of summer time), while in winter, they spent more time in type 1 ( $45.9 \pm 1.8$  % of winter time) and type 3 dives ( $46.2 \pm 2.5$  % of winter time). For each season, there was also a diel pattern in the proportion of time spent per dive type (summer:  $\chi^2_3 = 96.3$ ,  $p > 0.001$ ; winter:  $\chi^2_3 = 128.7$ ,  $p > 0.001$ ). During daytime, turtles predominantly spent time in short shallow type 1 dives in summer ( $84.8 \pm 2.4$  % of daytime,  $\chi^2_3 = 192.9$ ,  $p > 0.001$ ) and in winter ( $84.1 \pm 4.0$  % of daytime,  $\chi^2_3 = 187.2$ ,  $p > 0.001$ ). At night, turtles predominantly spent time in long deep type 4 dives in summer ( $62.1 \pm 7.6$  % of night time,  $\chi^2_3 = 82.1$ ,  $p > 0.001$ ) and in long deep type 3 dives in winter ( $84.3 \pm 4.3$  % of night time,  $\chi^2_3 = 189.2$ ,  $p > 0.001$ ).

### **Focal observations and tracking**

Daytime snorkelling observations mostly concerned green turtles feeding on the seagrass bed and, to a lesser extent, turtles resting at the adjacent rocky area and on the coral reef. At night, snorkelling observations mostly concerned turtles resting at the adjacent rocky area and on the coral reef and, to a lesser extent, turtles feeding on the seagrass bed during full moon nights. During snorkelling patrols, in addition to unequipped turtles, all TTDR-instrumented turtles were observed at least once. For eight of our study turtles, the fine-scale behaviour (feeding, travelling, and resting) was recorded by visual observations and attributed to each individual dive recorded by the TTDR and then

classified by the HCA (see above). Feeding dives on the seagrass meadow, observed directly during the daytime, lasted on average  $7.8 \pm 0.4$  min ( $n = 89$ ), and  $12.0 \pm 0.9$  min ( $n = 38$ ) in summer and in winter, respectively. All of these dives were classified as type 1 dives. Resting dives observed during daytime on the adjacent coral reef lasted on average  $27.3 \pm 4.0$  min ( $n = 8$ , in summer) and were all classified as type 4 dives. Travelling dives observed during the day lasted on average  $3.1 \pm 1.0$  min ( $n = 19$ ) and were classified as both type 1 ( $n = 17$ ) and type 4 dives ( $n = 2$ ). Travelling dives consisted however mostly of a transition between feeding areas (seagrass meadow) and resting areas (adjacent coral reef). In addition, dive depth of observed green turtles was closely linked to tide level on the seagrass meadow (see the general dive pattern illustrated in **Fig. 1**).

Positional fixes of green turtles concurrently instrumented with a FGPS and a TTDR were all located in the Bay of N'Gouja (**Appendix 1, Fig. 7**). Locations were obtained during the surface interval between two successive dives, chronologically called pre-dive and post-dive locations (i.e. the interval that is post-dive for one particular dive is pre-dive for the next) and showed the following pattern: 97 % and 95 % of surface events associated with type 1 pre- and post-dives, respectively, were located on the inner fringing reef flat (including 91 % and 88 % of these surface events associated with type 1 pre- and post-dives, respectively, located on the seagrass meadow). All surface events associated with type 2, 3, 4 pre- and post-dives were located outside the seagrass meadow (**Fig. 7**).

## Discussion

We investigated the fine scale diving behaviour and feeding rhythm of green turtles exploiting a seagrass meadow using TTDR's, GPS tracking, and direct underwater observation. To date, no study has investigated such fine scale diving and feeding behaviour of green turtles on seagrass meadows (but see Rice et al. 2000 for algal diet).

Green turtles at N'Gouja spent about 90 % of their time submerged and mostly conducted very shallow (3 m) U-shaped dives, in accordance with the very shallow bathymetry (<4 m at high tide on the seagrass meadow), and the tidal regime (**Fig. 1**). Turtles showed a high fidelity for the study site and their observed diving patterns resulted in part from the spatio-temporal segregation between feeding and resting. Four major types of dives could be discriminated, mostly on the basis of their maximum depth and duration. Thanks to direct observations and GPS tracking of TTDR-instrumented turtles, we could

further assess the behaviour associated with these different types of dives. Type 1 dives (86 % of all recorded dives) were mostly associated with feeding on the seagrass meadow during day time and contrasted with long and deep type 3 and 4 dives (13 % of all recorded dives) that were mostly associated with resting on the border of the fringing reef during the night. We also recorded a few (<1 % of all recorded dives) deep (28 m) and relatively long (22 min) dives occurring mainly during daytime with up-and-down movements during the bottom phase with a high (15 m) amplitude. These active bounce dives occurred mostly during the day, and might represent travelling dives, including putative resting phases or feeding phases on algae or deep-water benthic invertebrates (Seminoff et al. 2002, Makowski et al. 2006, Blumenthal et al. 2009). Unfortunately, it was not possible to observe turtles feeding on algae because algae areas may be located several km from the study site at greater depth. However, some green turtles, known to exploit the N’Gouja meadow, were tracked to the barrier reef (~9 km away from the fringing reef, Chevallier et al. unpublished data), supporting the idea that they may feed in algae areas, away from N’Gouja Bay. Nevertheless, we found that green turtles predominantly moved between adjacent foraging and resting areas, keeping the energetic costs associated with movement to a minimum (Makowski et al. 2006).

The relatively short and shallow dives of green turtles at N’Gouja suggest that most dives were aerobic. This is supported by the relatively short surface durations following dives and the relationship between dive and surface duration we found for our turtles, which is typical for dives with little contribution from anaerobic metabolism (Costa et al. 2001). In our turtles, the time spent breathing at the surface between dives increased with the duration and the depth of the preceding and following dive as has been suggested for other air-breathing divers (Wallace et al. 2005 for sea turtles, Wilson & Quintana 2004 for sea birds, Sparling et al. 2007 for marine mammals). This indicates that most of the surface events were used to recover from the previous dive and to anticipate the dive to follow. Controlling the air volume inspired before diving as previously reported for a wide range of air-breathing divers, including sea turtles (e.g. Minamikawa et al. 1997, Fossette et al. 2007, Hochscheid et al. 2007b), seabirds (e.g. Sato et al. 2002, Wilson 2003) and marine mammals (e.g. Biuw et al. 2003). The air volume stored in the lungs plays a key role in buoyancy regulation of sea turtles and allows them to maximise apnea duration at a given depth (e.g. Hays et al. 2004, 2007, Hochscheid et al. 2007). Not surprisingly, in our study larger turtles conducted longer dives than smaller ones, as lung volume increases with body size

(Hochscheid et al. 2007). With an increase in body mass, oxygen stores increase proportionately more than metabolic rate (Hochscheid et al. 2007), so that larger turtles can conduct longer dives than smaller turtles (Blumenthal et al. 2009). In addition, some individuals were occasionally observed basking at the sea surface in shallow waters, suggesting that surface events might also be used in thermal control (Sapsford & Van der Riet 1979, Whittow & Balazs 1982).

Type 1 dives represented 95 % and 85 % of the time spent submerged during daytime in summer and winter, respectively. This indicates that at N’Gouja, feeding is the major activity of green turtles during the day and that, as far as our study individuals are concerned, feeding occurs on the study seagrass meadow. This supports the importance of this site as a feeding area for green turtles (Roos et al. 2005, Taquet et al. 2006, Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). More importantly, this also indicates that at N’Gouja, green turtles spent a similar proportion of time feeding (i.e. daily bottom duration of type 1 dives) throughout the year (**Table 2**). Because of no significant seasonal changes in seagrass production at N’Gouja (Ballorain et al. **CHAPITRE 4**), this suggests that green turtles maintained a constant food intake year-round. This contrasts with the decline in food intake in captive juvenile loggerheads with a decrease in ambient temperature (Hochscheid et al. 2004). Since metabolic rate depends on body temperature, which will be close to ambient water temperature in marine ectotherms (Clarke & Fraser 2004), one might expect that energy requirements of turtles during winter might be lower than during summer (as water temperatures are lower) and that turtles will change their foraging time accordingly. By contrast, our results suggest that the feeding rhythm of green turtles in our study was not influenced by water temperature. This may result from the low variation in temperature between seasons (ranged from 25.7°C in winter to 29.3°C in summer). Indeed, using the doubly labeled water (DLW) method, Southwood et al. (2006) showed that juvenile green turtles experience only moderate changes in metabolism within the temperature range experienced seasonally in a subtropical area (from 21.4°C in winter to 25.8°C in summer). Jones et al. (2009) report however that the DLW method is not a suitable tool for studying energetics of green turtles. However, since we did not specifically investigate the food intake rate but rather the general foraging pattern, we cannot draw any definite conclusion with respect to the seasonal food intake of green turtles. In addition, further captive experiments are required to investigate whether the daily food intake of green turtle might

be first constrained by stomach and digestive capacities or by water temperature. Both type 3 and 4 dives represented 81 % and 90 % of the time spent submerged during the night in summer and winter, respectively. This indicates that at N’Gouja green turtles mostly rested during the night and they did so outside the seagrass meadow. Green turtles also rested during the day, albeit to a much lesser extent, when the seagrass meadow was not accessible because of low tide. During the day, turtles rested at cleaning stations (with symbiotic cleaner fishes, Losey et al. 1994) located on the rocky and coral spots (as illustrated in **Fig. 1** and reported by Taquet et al. 2006). Similar to feeding, the proportion of time spent resting did not vary throughout the year. Yet, the relative contribution of type 3 and type 4 dives varied significantly between seasons. Long dives (type 3 dives, 70 min), and intermediate dives (type 4 dives, 32 min) occurred in winter and summer, respectively. Similar seasonal changes in resting dive duration have been reported for green turtles and for loggerhead turtles *Caretta caretta* (Broderick et al. 2007). In our study, this seasonal shift in dive duration occurred in all turtles, as seasonal mean dive duration increased from 9.5 to 15.7 minutes from summer to winter. However, mean dive depth did not change with season and remained constant at 3.4 m. Such seasonal shifts in dive duration at constant depth can be interpreted as a consequence of the ectothermic physiology of sea turtles, with a temperature dependence of their metabolism, enabling turtles to increase apnea duration (Hochscheid 2007, Wallace & Jones 2008). **Fig. 8** illustrates the positive relationship between seasonal ranges of water temperature and dive duration for green turtles inhabiting at different latitudes. This suggests that green turtles experience growing physiological adaptations with decreasing temperature.

At N’Gouja, green turtles frequented the seagrass meadow for feeding mainly during daytime, except when water levels were less than 40 cm. They were also observed on the meadow during full moon nights at high tide levels to feed, while they stayed on the coral reef when resting during the night. Our results are supported by a recent acoustic tracking study conducted in the N’Gouja Bay (Taquet et al. 2006). Immature and mature green turtles feeding on algae spots or on seagrass meadows, and monitored by acoustic tracking, were also reported to exhibit a diurnal foraging pattern (Bjorndal 1980, Mendonca 1983, Ogden et al. 1983, Brill et al. 1995, Rice et al. 2000, Makowski et al. 2006, Hazel et al. 2009). Some studies however report a nocturnal foraging pattern related to human activity avoidance (Rice et al. 2000, Seminoff et al. 2002). Hence, it seems that green turtles depend on light for feeding. Light-dependent feeding behaviour is almost universal to animals (but



see Ward et al. 2008). In marine species, diurnal diving patterns have also been interpreted as a behavioural response to circadian migrations of their prey (e.g. Wurtsbaugh & Li 1985, Hays 2003, Georges et al. 2000), and to predation risks (e.g. Heithaus & Dill 2006). In the case of predators feeding on benthic prey, diurnal feeding behaviour has also been interpreted as a response to tidal rhythm and to meet thermal requirements (e.g. Buttemer & Dawson 1993, Wikelski & Hau 1995). In herbivorous fish it might be associated with the photosynthetic-related nutritional quality of algae (e.g. Zoufal & Taborsky 1991). In the case of mature ectothermic green turtles, all, except the first hypothesis might contribute to the occurrence of a diurnal activity pattern. However, some factors might also be of little importance. For example, at N’Gouja, predation risk for green turtles is limited. Similarly, if tidal rhythms are important in enabling access to the seagrass meadow, then tidal constraints should be similar for the day and the night. Accordingly, we suggest that at N’Gouja, diurnal foraging may permit green turtles to improve their feeding efficiency both through a warmest condition and through the ability to visually select their food (Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). Further investigations are needed to assess potential circadian changes in the photosynthetic-related nutritional value of seagrasses.

Considering that most feeding occurred on the seagrass meadow during type 1 dives, our study shows that at N’Gouja, green turtles spend about 9.7 hours per day feeding (i.e. daily bottom duration of type 1 dives; **Table 1**) and 10.9 hours per day foraging (i.e. daily duration of type 1 dive and associated post-dive surface events), remaining more or less unchanged throughout the year. Our estimate of daily foraging duration is consistent with a recent acoustic survey which found that green turtles exploit the seagrass meadow of N’Gouja between 06:00 and 18:00 h (Taquet et al. 2006). Our estimate is also similar to those reported for immature green turtles foraging on algae in Florida (11.4 h Makowski et al. 2006). However, it further differs from the 9 hours foraging time that were reported for immature green turtles exploiting *Pterocladia capillacea* pastures in Hawaiian Islands and *Thalassia testudinum* meadow in the Caribbean, respectively (Ogden et al. 1983, Williams 1988, Rice et al. 2000). Such differences may result from differences in seagrass distribution or in the species-specific nutritional quality of the ingested food between sites (Duarte 1992). Differences may also be related to age-specific differences in stomach volume and digestive capacities, implying that mature individuals feed for a longer period than immature turtles. The hypothesis of age- or size-related differences in feeding activity is not supported by results from our study, since we found no relationship between daily feeding

duration and turtle size (**Table 2**). However, this might not be surprising, as we focused on mature individuals with relatively homogenous body sizes. Larger sample sizes, including immature individuals, are required for assessing the determinants of feeding rhythm in sea turtles.

Our study contributes to a better understanding of the habitat use of green turtles in coastal ecosystems. We show the year-round importance of shallow coastal habitat for green turtles in an emerging tourism destination such as Mayotte (Bernardie-Tahir & Omar 2001) and then the implications for the conservation management of this species. Ultimately, further investigation should focus on the relationship between the foraging pattern, the reproductive success and the dynamic of green turtle populations to understand how the foraging behaviour optimizes the biological aptitude of green turtles.

### Acknowledgements

We are grateful to the Department of Agriculture and Forestry of Mayotte (DAF), the General Council of Mayotte (CDM) and the Jardin Maoré Hotel for their financial and technical support. We especially thank D Chanfi, K Ahamed, M Quillard and A Mari (CDM), R Rolland, J-P Arnaud, A Jamon and V Dinhut (DAF), J Wickel (Lagonia), C Ducordeau and A Loricourt (Kelonía), P Stefanica, F Bourgeois, B Fichou (Jardin Maoré Hotel), the *National Office* for Hunting and Wildlife (ONCFS), the Oulanga na Nyamba Association, and many volunteers for their field assistance. Funding was also provided by the Regional Council of Reunion Island, the European Social Fund (ESF) and the French National Agency of Research (ANR – “ESTVOI”). Finally, we would like to thank N Poulin and M Beaulieu (CNRS IPHC) for their helpful comments on data analyses. This study was carried out under Kelonia institutional license (N°20/DAF/2006, Mayotte Prefecture).

### References

- Ballorain K, Nivert N (2009) L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux environnementaux : l'exemple de la protection des tortues marines. RJOI 9:107-135
- Bernardie-Tahir N, Omar E-M (2001) Mayotte : des parfums au tourisme. Les nouveaux enjeux du littoral. Les Cahiers d'Outre-Mer 216:369-396.
- Berkson H (1966) Physiological adjustments to prolonged diving in the Pacific green turtle (*Chelonia mydas agassizii*). Comp Biochem Physiol 18:101-119
- Biuw M, McConnell B, Bradshaw CJA, Burton H, Fedak MA (2003) Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. J Exp Biol 206:3405-3423

- Bjorndal KA (1980) Nutrition and grazing behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*. *Mar Biol* 56:147-154
- Bjorndal KA (1997) Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In Lutz PL, Musick JA (eds) *The biology of sea turtles*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 199-232
- Blumenthal JM, Austin TJ, Bothwell JB, Broderick AC, Ebanks-Petrie G, Olynik JR, Orr MF, Solomon JL, Witt MJ, Godley BJ (2009) Diving behavior and movements of juvenile hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs* 28:55-65
- Boyd IL (1997) The behavioural and physiological ecology of diving. *Trends Ecol Evol* 12:213-217
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, Ciccione S, Roos D, Hughes G, Grizel H (2007a) Mayotte Island: Another important green turtle nesting site in the South West Indian Ocean. *Endang Species Res* 3:273-282
- Bourjea J, Lapègue S, Gagnevin L, Broderick D, Mortimer A, Ciccione S, Roos D, Taquet C and Grizel H (2007b) Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean. *Mol Ecol* 16:175-186
- Brill RW, Balazs GH, Holland KN, Chang RKC, Sullivan S, George JC (1995) Daily movements, habitat use and submergence intervals of normal and tumor-bearing juvenile green turtles (*Chelonia mydas* L.) within a foraging area in the Hawaiian islands. *J Exp Mar Biol Ecol* 185:203-218
- Broderick AC, Coyne MS, Fuller WJ, Glen F, Godley BJ (2007) Fidelity and overwintering of sea turtles. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:1533-1538
- Buttner WA, Dawson WR (1993) Temporal pattern of foraging and microhabitat use by Galapagos marine iguanas, *Amblyrhynchus cristatus*. *Oecologia* 96:56-64
- Byles RA (1988) Behavior and Ecology of Sea Turtles from Chesapeake Bay, Virginia. PhD dissertation, College of William and Mary, Williamsburg, VA.
- Charnov EL (1976) Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theor Pop Biol* 9:129-136
- Clarke A, KPP Fraser (2004) Why does metabolism scale with temperature? *Ecology* 18:243-251
- Costa DP, Gales NJ, Goebel ME (2001) Comparative Biochemistry and Physiology Part A 129:771-783
- Davis RW, Fuiman LA, Williams TM, Hornin M, Hagey W (2003) Classification of Weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations. *Mar Ecol Prog Ser* 264:109-122
- Duarte C M (1992) Nutrient Concentration of Aquatic Plants: Patterns Across Species. *Limnol Oceanogr* 37:882-889
- Eckert SA, Nellis DW, Eckert KL, Kooyman GL (1986) Diving patterns of two leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) during internesting intervals at Sandy Point, St Croix, US Virgin Islands. *Herpetologica* 42:381-388
- Fossette S, Ferraroli S, Tanaka H, Ropert-Coudert Y, Arai N, Sato K, Naito Y, Le Maho Y, Georges J-Y (2007) Dispersal and dive patterns in gravid leatherback turtles during the nesting season in French Guiana. *Mar Ecol Prog Ser* 338:233-247
- 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
- Fossette S, Girard C, Bastian T, Calmettes B, Ferraroli S, Vendeville P, Blanchard F, Georges JY (2009) Thermal and trophic habitats of the leatherback turtle during the nesting season in French Guiana. *J Exp Mar Biol Ecol* in press
- Georges JY, Tremblay Y, Guinet C (2000) Seasonal diving behaviour in lactating subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *Polar Biol* 23:59-69
- Godley BJ, Blumenthal JM, Broderick AC, Coyne MS, Godfrey MH, Hawkes LA, Witt MJ (2007) Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next? *Endang Species Res* 3:1-20
- Godley BJ, Richardson S, Broderick AC, Coyne MS, Glen F, Hays GC. (2002) Longterm satellite telemetry of the movements and habitat utilisation by green turtles in the Mediterranean. *Ecography* 25:352-362

- Hays GC (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503:163-170
- Hays GC, Glen F, Broderick AC, Godley BJ, Metcalfe JD (2002) Behavioural plasticity in a large marine herbivore: contrasting patterns of depth utilisation between two green turtle (*Chelonia mydas*) populations. *Mar Biol* 141:985-990
- Hays GC, Marshall G, Seminoff J (2007) Flipper beat frequency and amplitude changes in diving green turtles, *Chelonia mydas*. *Mar Biol* 150:1003-1009
- Hays GC, Metcalfe JD, Walne AW (2004) The implications of lung-regulated buoyancy control for dive depth and duration. *Ecology* 85:1137-1145
- Hazel J (2009) Evaluation of fast-acquisition GPS in stationary tests and fine-scale tracking of green turtles. *J Exp Mar Biol Ecol* 374:58-68
- Hazel J, Lawler IR, Hamann M (2009) Diving at the shallow end: Green turtle behaviour in near-shore foraging habitat *J Exp Mar Biol Ecol* 371:84-92
- Heilman MJ, Spieler RE (1999) The daily feeding rhythm to demand feeders and the effects of timed meal-feeding on the growth of juvenile Florida pompano, *Trachinotus carolinus*. *Aquaculture* 180:53-64
- Heithaus MR, Dill LM (2006) Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? *Oikos* 114:257-264
- Hochscheid S, Bentivegna F, Bradai MN, Hays GC (2007a) Overwintering behaviour in sea turtles: dormancy is optional. *Mar Ecol Prog Ser* 340:287-298
- Hochscheid S, Bentivegna F, Speakman JR (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
- Hochscheid S, Godley BJ, Broderick AC, Wilson P (1999) Reptilian diving: highly variable dive patterns in the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar Ecol Prog Ser* 185:101-112
- Hochscheid S, McMahan CR, Bradshaw CJA, MaVucci F, Bentivegna F, Hays GC (2007) Allometric scaling of lung volume and its consequences for marine turtle diving performance. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 148:360-367
- Hochscheid S, Wilson RP (1999) A new method for the determination of at-sea activity in sea turtles. *Mar Ecol Prog Ser* 185:293-296
- Hooker SK, Biuw M, McConnell BJ, Miller PJO, Sparling CE (2007) Bio-logging science: Logging and relaying physical and biological data using animal-attached tags. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54:177-182
- Houghton JDR, Cedras A, Myers AE, Liebsch N, Metcalfe JD, Mortimer JA, Hays GC (2008) Measuring the state of consciousness in a free-living diving sea turtle. *J Exp Mar Biol Ecol* 356:115-120
- Houghton JDR, Woolmer A, Hays GC (2000) Sea turtle diving and foraging behaviour around the Greek Island of Kefalonia. *J Mar Biol Assoc UK* 80:761-762
- Jackson DC, Prange HD (1979) Ventilation and gas exchange during rest and exercise in adult green sea turtles. *J Comp Physiol* 134:315-319
- Jones TT, Hastings MD, Bostrom BL, Andrews RD, Jones DR (2009) Validation of the use of doubly labeled water for estimating metabolic rate in the green turtle (*Chelonia mydas* L.): a word of caution *Context Sensitive Links. J Exp Biol* 212:2635-2644
- Jonsen ID, Myers RA, James MC (2007) Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite-telemetry using a switching state-space model. *Mar Ecol Prog Ser* 337:255-264
- Klein W, Perry SF, Abe AS, Andrade DV (2006) Metabolic Response to Feeding in *Tupinambis merianae*: Circadian Rhythm and a Possible Respiratory Constraint. *Physiol Biochem Zool* 79:593-601
- Krebs JR, Davies WB (1991) Behavioral ecology, an evolutionary approach, third edition. Oxford: Blackwell Sciences
- Lesage V, Hammil MO, Kovacs KM (1999) Functional classification of harbor seal (*Phoca vitulina*) dives using depth profiles, swimming velocity, and an index of foraging success. *Can J Zool* 77:74-87

- Losey GS, Balazs GH, Privitera LA (1994) Cleaning symbiosis between the wrasse, *Thalassoma duperry*, and the green turtle, *Chelonia mydas*, American Society of Ichthyologists and Herpetologists. *Copeia* 3:684-690
- Makowski C, Seminoff JA, 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
- McMahon CR, Bradshaw CJA, Hays GC (2007) Satellite tracking reveals unusual diving characteristics for a marine reptile, the olive ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*). *Mar Ecol Prog Ser* 329:239-252
- Mendonca M.T (1983) Movements and feeding ecology of immature green turtles (*Chelonia mydas*) in a Florida lagoon. *Copeia* 4:1013-1023
- Miller JD (1997) Reproduction in sea turtles. In Lutz PL, Musick JA (eds) *The biology of sea turtles*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 51-81
- Minamikawa S, Naito Y, Uchida I (1997) Buoyancy control and diving behaviour of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*. *J Ethol* 15:109-118
- Myers AE, Hays GC (2006) Do leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) forage during the breeding season? A combination of novel and traditional data logging devices provide new insights. *Mar Ecol Prog Ser* 322:59-267
- Nielsen BL (1999) On the interpretation of feeding behaviour measures and the use of feeding rate as an indicator of social constraint. *Appl Anim Behav Sci* 63:79-91
- Ogden JC, Robinson L, Whitlock K, Daganhardt H, Cebula R (1983) Diel foraging patterns in juvenile green turtles (*Chelonia mydas* L.) in St. Croix United States Virgin Islands. *J Exp Mar Biol Ecol* 66:199-205
- 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. *Endang Species Res in press*
- Robert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front Ecol Environ* 3:437-444
- Rice MR, Balazs GH, 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. In: Abreu-Grobois FA, Briseño-Duenas R, Márquez-Millán, Sarti-Martinez L (eds) *Proc 18th Annu Int Sea Turtle Symp. NOAA Tech Memo NMFS-SEFSC-438*, p 229-231
- 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* 18:123-129
- Sapsford CW, Van der Riet M (1979) Uptake of solar radiation by the sea turtle, *Caretta caretta*, during voluntary basking. *Comp Biochem Physiol A* 63:471-474
- Sato K, Mitani Y, Cameron MF, Siniff DB, Watanabe Y, Naito Y (2002) Deep foraging dives in relation to the energy depletion of Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) mothers during lactation *Polar Biol* 25:696-702
- Schmidt J (1916) Marking experiments with turtles in the Danish West Indies. *Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser. Serie Fiskeri* 5:1-26
- Schofield G, Katselidis KA, Dimopoulos P, Pantis JD, Hays GC (2006) Behaviour analysis of the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) from direct in-water observation. *Endang Species Res* 2:51-61
- Seebacher F, Franklin CE (2005) Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J Comp Physiol B* 175:533-541
- 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
- Seminoff JA, Resendiz A, Nichols WJ (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
- Southwood AL, Reina RD, Jones VS, Jones DR (2003) Seasonal diving patterns and body temperatures of juvenile green turtles at Heron Island, Australia. *Can J Zool* 81:1014-1024

- Southwood AL, Reina RD, Jones VS, Speakman JR, Jones DR (2006) Seasonal metabolism of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) at Heron Island, Australia. *Can J Zool* 84:125-135
- Sparling CE, Georges JY, Gallon SL, Fedak MA, Thompson D (2007) How long does a dive last? Foraging decisions by breath hold divers in a patchy environment – a test of a simple model. *Anim Behav* 74:207-218
- Spotila JR, O'Connor MP, Paladino FV (1997) Thermal Biology. In: Lutz PL, Musick JA (eds) *The Biology and of Sea Turtles*. CRC Press, Boca Raton, p 297-314
- Stancyk SE (1995) Non-human predators of sea turtles and their control. In: Bjorndal KA (eds) *Biology and conservation of sea turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington, p 139-152
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Taquet C, Taquet M, Dempster T, Soria M, Ciccione S, Roos D, Dagorn L (2006) Foraging rhythms of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. *Mar Ecol Prog Ser* 306:295-302
- Thums M, Bradshaw CJA, Hindell MA (2008) A validated approach for supervised dive classification in diving vertebrates. *J Exp Mar Biol Ecol* 363:75-83
- van Dam RP, Diez CE (1997) Diving behavior of immature hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in a caribbean reef habitat. *Coral Reefs* 16:133-138
- Wallace BP, Jones TT (2008) What makes marine turtles go: a review of metabolic rates and their consequences. *J Exp Mar Biol Ecol* 356:8-24
- Wallace BP, Williams CL, Paladino FV, Morreale SJ, Lindstrom RT, Spotila JR (2005) Bioenergetics and diving activity of interesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica. *J Exp Biol* 208:3873-3884
- Ward A, Liu J, Feng Z, Xu XZS (2008) Light-sensitive neurons and channels mediate phototaxis in *C. Elegans*. *Nat Neurosci* 11:916-922
- Whittow GC, Balazs GH (1982) Basking Behavior of the Hawaiian Green Turtle (*Chelonia mydas*). *Pac Sci* 36:129-139
- Wikelski M, Hau M (1995) Is there an endogenous tidal foraging rhythm in marine iguanas? *J Biol Rhythm* 10:345-360.
- Williams SL (1988) *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Mar Biol* 98:447-455.
- Wilson RP (2003) Penguins predict their performance. *Mar Ecol Prog Ser* 249: 305-310
- Wilson RP, F Quintana (2004) Surface pauses in relation to dive duration in imperial cormorants; how much time for a breather? *J Exp Biol* 207:1789-1796
- Wurtsbaugh W, Li H (1985) Diel migrations of a zooplanktivorous fish (*Menidia beryllina*) in relation to the distribution of its prey in a large eutrophic lake. *Limnol Oceanogr* 30:565-476
- Yasuda T, Nobuaki 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
- Zoufal R, Taborsky M (1991) Fish foraging periodicity correlates with daily changes of diet quality. *Mar Biol* 108:193-196

**Table 1.** Water temperature, dive parameters, diving effort, and daily feeding dive duration (cumulative daily duration of bottom phase of type 1 dives) (for 23546 and 4456 dives in the austral summer and the austral winter, respectively) for 19 green turtles (21 TTDR's deployments) at Mayotte between 2005 and 2008. Values are means  $\pm$  SE (maximum value).

<sup>a</sup> Grand mean of 13 and 8 TTDR mean values  $\pm$  SE, in summer and winter, respectively.

Turtle	TTDR-deployment	No. of dives (>0.8 m)	T <sub>w</sub> (°C)	Dive parameters						Diving effort			Daily feeding duration (h d <sup>-1</sup> )
				Dive depth (m)	Dive duration (min.)	Bottom duration (min.)	Surface duration (min.)	Descent rate (m s <sup>-1</sup> )	Ascent rate (m s <sup>-1</sup> )	Dive rate (dives h <sup>-1</sup> )	Diving time (min h <sup>-1</sup> )	Vertical diving distance (m h <sup>-1</sup> )	
<b>Summer</b>													
CM1	05s1	2821	29.8 $\pm$ 0.0	4.6 $\pm$ 0.1 (43.3)	9.4 $\pm$ 0.2 (46.3)	8.5 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.0	0.14 $\pm$ 0.00	0.14 $\pm$ 0.00	5.6 $\pm$ 0.2	52.7 $\pm$ 0.6	51.8 $\pm$ 1.9	7.6 $\pm$ 0.4
CM2	05s2	2820	29.8 $\pm$ 0.0	2.8 $\pm$ 0.0 (17.7)	10.2 $\pm$ 0.2 (59.5)	9.4 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.0	0.12 $\pm$ 0.00	0.14 $\pm$ 0.00	5.3 $\pm$ 0.2	54.2 $\pm$ 0.6	29.9 $\pm$ 0.6	10.2 $\pm$ 0.3
CM3	05s3	1881	30.0 $\pm$ 0.0	2.4 $\pm$ 0.1 (42.1)	7.1 $\pm$ 0.2 (59.3)	6.6 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.0	0.15 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	6.5 $\pm$ 0.4	46.4 $\pm$ 2.8	30.9 $\pm$ 2.9	11.9 $\pm$ 0.7
CM4	05s4	2598	29.9 $\pm$ 0.0	2.9 $\pm$ 0.1 (24.2)	5.9 $\pm$ 0.1 (44.0)	5.4 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.0	0.15 $\pm$ 0.00	0.16 $\pm$ 0.00	9.0 $\pm$ 0.6	53.6 $\pm$ 0.9	51.8 $\pm$ 1.5	12.2 $\pm$ 0.8
CM5	06s1	2197	29.7 $\pm$ 0.0	3.0 $\pm$ 0.1 (22.2)	8.8 $\pm$ 0.2 (56.2)	8.2 $\pm$ 0.2	0.4 $\pm$ 0.0	0.14 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	6.1 $\pm$ 0.3	53.9 $\pm$ 0.8	37.0 $\pm$ 0.6	9.4 $\pm$ 0.4
	07s4 - 07s5	1090	29.0 $\pm$ 0.0	3.0 $\pm$ 0.1 (41.3)	12.0 $\pm$ 0.5 (78.6)	11.4 $\pm$ 0.5	0.5 $\pm$ 0.0	0.14 $\pm$ 0.00	0.14 $\pm$ 0.00	4.1 $\pm$ 0.4	49.7 $\pm$ 3.2	25.1 $\pm$ 2.0	9.3 $\pm$ 0.7
CM6	06s2	2628	29.4 $\pm$ 0.0	2.8 $\pm$ 0.1 (40.0)	11.5 $\pm$ 0.3 (89.2)	10.7 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.0	0.10 $\pm$ 0.00	0.11 $\pm$ 0.00	4.8 $\pm$ 0.3	55.0 $\pm$ 0.4	26.6 $\pm$ 1.4	9.9 $\pm$ 0.5
CM7	06s3	1525	29.8 $\pm$ 0.0	3.3 $\pm$ 0.1 (41.2)	8.5 $\pm$ 0.3 (41.5)	7.9 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.0	0.14 $\pm$ 0.00	0.17 $\pm$ 0.00	6.4 $\pm$ 0.4	54.3 $\pm$ 0.7	41.5 $\pm$ 2.9	8.7 $\pm$ 0.4
CM8	07s1	3007	29.2 $\pm$ 0.0	2.6 $\pm$ 0.0 (37.3)	9.8 $\pm$ 0.3 (47.6)	9.1 $\pm$ 0.2	0.4 $\pm$ 0.0	0.13 $\pm$ 0.00	0.12 $\pm$ 0.00	5.2 $\pm$ 0.1	51.1 $\pm$ 0.7	27.1 $\pm$ 0.7	9.7 $\pm$ 0.4
CM9	07s2	480	28.9 $\pm$ 0.0	3.7 $\pm$ 0.1 (19.6)	10.3 $\pm$ 0.6 (60.4)	9.6 $\pm$ 0.6	0.6 $\pm$ 0.1	0.18 $\pm$ 0.00	0.16 $\pm$ 0.00	5.0 $\pm$ 0.3	51.5 $\pm$ 0.8	36.5 $\pm$ 1.5	7.9 $\pm$ 0.3
CM10	07s3 - 07s6	1339	28.9 $\pm$ 0.0	3.8 $\pm$ 0.1 (38.4)	9.5 $\pm$ 0.3 (54.5)	8.7 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.1	0.15 $\pm$ 0.00	0.14 $\pm$ 0.00	5.1 $\pm$ 0.6	48.1 $\pm$ 3.8	38.9 $\pm$ 4.7	8.5 $\pm$ 0.6
CM15	08s1	486	28.5 $\pm$ 0.0	4.1 $\pm$ 0.2 (40.5)	10.8 $\pm$ 0.7 (75.0)	10.3 $\pm$ 0.7	0.4 $\pm$ 0.0	0.21 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	5.1 $\pm$ 0.4	54.9 $\pm$ 1.8	41.3 $\pm$ 3.2	9.4 $\pm$ 1.3
CM16	08s2	674	28.4 $\pm$ 0.0	3.7 $\pm$ 0.1 (21.9)	9.3 $\pm$ 0.5 (57.0)	8.8 $\pm$ 0.5	0.4 $\pm$ 0.0	0.21 $\pm$ 0.00	0.21 $\pm$ 0.00	5.6 $\pm$ 0.3	52.4 $\pm$ 0.8	41.2 $\pm$ 1.6	8.9 $\pm$ 0.3
<b>Overall<sup>a</sup></b>		<b>1811 <math>\pm</math> 260</b>	<b>29.3 <math>\pm</math> 0.2</b>	<b>3.3 <math>\pm</math> 0.2 (43.3)</b>	<b>9.5 <math>\pm</math> 0.5 (89.2)</b>	<b>8.8 <math>\pm</math> 0.5</b>	<b>0.5 <math>\pm</math> 0.0</b>	<b>0.15 <math>\pm</math> 0.01</b>	<b>0.16 <math>\pm</math> 0.01</b>	<b>5.7 <math>\pm</math> 0.3</b>	<b>52.1 <math>\pm</math> 0.7</b>	<b>36.9 <math>\pm</math> 2.4</b>	<b>9.5 <math>\pm</math> 0.4</b>
<b>Winter</b>													
CM11	07w1	418	26.2 $\pm$ 0.0	3.4 $\pm$ 0.2 (26.4)	15.5 $\pm$ 1.1 (95.5)	14.9 $\pm$ 1.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.17 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	3.5 $\pm$ 0.3	54.1 $\pm$ 2.2	24.0 $\pm$ 1.2	9.3 $\pm$ 1.1
CM12	07w2	326	26.1 $\pm$ 0.0	3.6 $\pm$ 0.2 (16.9)	19.0 $\pm$ 1.5 (111.5)	18.4 $\pm$ 1.5	0.6 $\pm$ 0.1	0.19 $\pm$ 0.00	0.19 $\pm$ 0.00	2.7 $\pm$ 0.3	51.7 $\pm$ 0.7	19.7 $\pm$ 0.4	8.0 $\pm$ 0.8
CM13	07w3	377	25.9 $\pm$ 0.0	4.2 $\pm$ 0.3 (41.4)	14.3 $\pm$ 0.8 (85.6)	13.7 $\pm$ 0.8	0.6 $\pm$ 0.0	0.18 $\pm$ 0.00	0.17 $\pm$ 0.00	3.9 $\pm$ 0.4	56.3 $\pm$ 1.0	33.0 $\pm$ 5.2	11.3 $\pm$ 3.4
CM14	07w4	1511	26.2 $\pm$ 0.0	3.1 $\pm$ 0.1 (39.9)	20.0 $\pm$ 0.7 (118.1)	19.2 $\pm$ 0.7	0.5 $\pm$ 0.0	0.13 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.00	2.7 $\pm$ 0.1	54.7 $\pm$ 0.8	17.0 $\pm$ 0.5	9.0 $\pm$ 0.5
	08w2 - 08w3	509	25.3 $\pm$ 0.0	2.9 $\pm$ 0.1 (16.0)	18.6 $\pm$ 1.1 (104.9)	18.1 $\pm$ 1.0	0.5 $\pm$ 0.0	0.19 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	2.7 $\pm$ 0.3	49.2 $\pm$ 3.7	15.3 $\pm$ 1.3	10.9 $\pm$ 1.0
CM17	08w4	423	25.4 $\pm$ 0.0	3.2 $\pm$ 0.2 (14.1)	13.1 $\pm$ 0.8 (77.1)	12.6 $\pm$ 0.8	0.5 $\pm$ 0.0	0.19 $\pm$ 0.00	0.17 $\pm$ 0.00	4.4 $\pm$ 0.2	57.8 $\pm$ 0.4	27.9 $\pm$ 1.0	11.7 $\pm$ 0.3
CM18	08w5	543	25.2 $\pm$ 0.0	4.4 $\pm$ 0.3 (67.5)	12.8 $\pm$ 0.8 (88.2)	12.2 $\pm$ 0.8	0.4 $\pm$ 0.0	0.19 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	4.5 $\pm$ 0.2	57.9 $\pm$ 0.2	39.5 $\pm$ 5.2	9.1 $\pm$ 1.0
CM19	08w6	349	25.4 $\pm$ 0.0	2.8 $\pm$ 0.1 (13.4)	12.0 $\pm$ 0.8 (80.2)	11.5 $\pm$ 0.8	0.3 $\pm$ 0.0	0.18 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.00	4.8 $\pm$ 0.3	58.2 $\pm$ 0.9	27.1 $\pm$ 2.3	11.4 $\pm$ 0
<b>Overall<sup>a</sup></b>		<b>557 <math>\pm</math> 139</b>	<b>25.7 <math>\pm</math> 0.2</b>	<b>3.4 <math>\pm</math> 0.2 (67.5)</b>	<b>15.7 <math>\pm</math> 1.1 (118.1)</b>	<b>15.1 <math>\pm</math> 1.1</b>	<b>0.5 <math>\pm</math> 0.0</b>	<b>0.18 <math>\pm</math> 0.01</b>	<b>0.17 <math>\pm</math> 0.01</b>	<b>3.7 <math>\pm</math> 0.3</b>	<b>55.0 <math>\pm</math> 1.1</b>	<b>25.4 <math>\pm</math> 2.9</b>	<b>10.1 <math>\pm</math> 0.5</b>

**Table 2.** Results of generalized linear mixed model (GLMM) after stepwise backward analysis, performed on all dives ( $n = 28002$ ) and on type 1 dives ( $n = 200$  bottom phases) in 19 green turtles (21 TTDR-deployments) at Mayotte between 2005 and 2008.

<sup>a</sup> dependent variable, <sup>b</sup> co-variable.

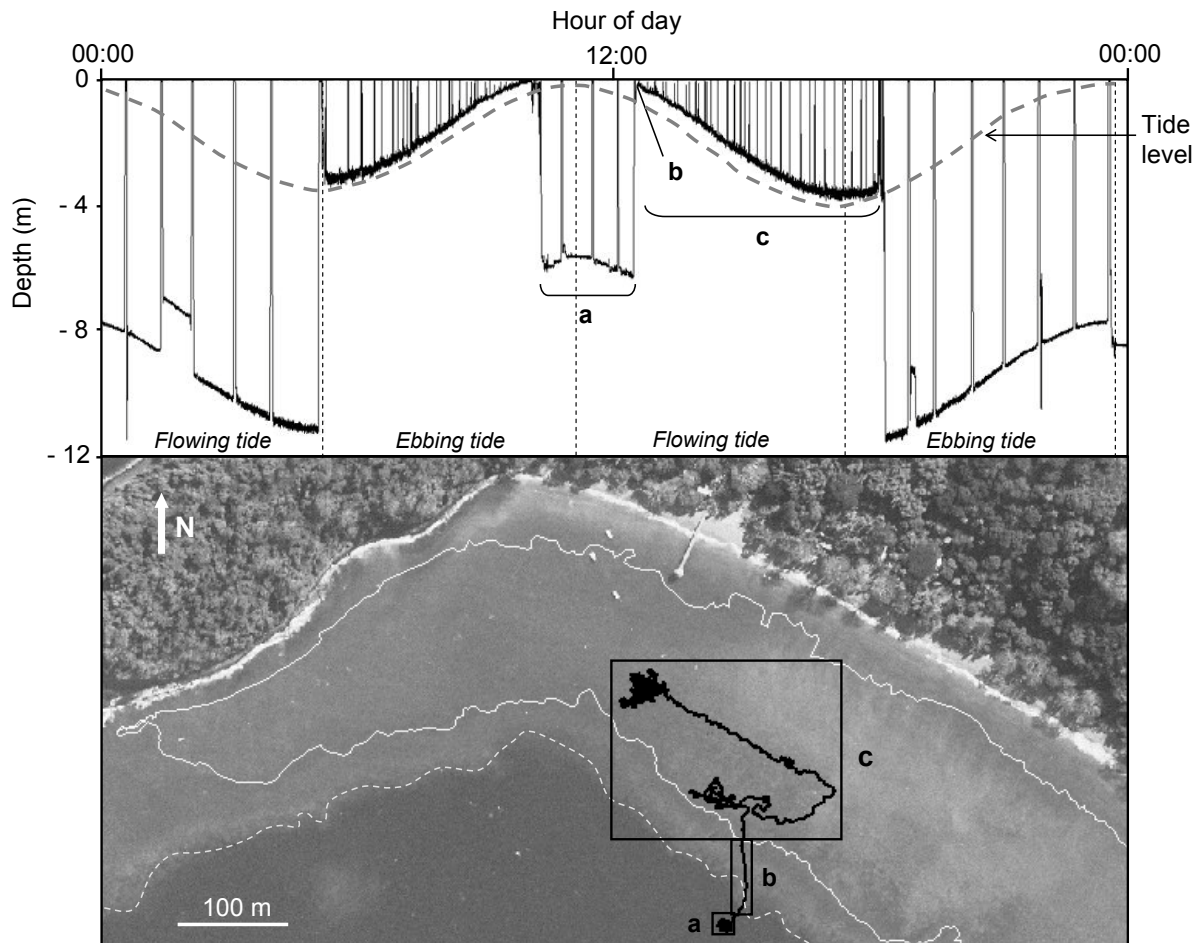
Fixed effect	All dives			Type 1 dives		
	Ddl	F	p	ddl	F	p
Sex				1,14	1.4	0.26
Turtle SCCL	1,18	16.3	< 0.001	1,14	1.0	0.34
Dive depth <sup>b</sup>	1,27995	14318.7	< 0.001			
Diel rhythm	1,18	104.0	< 0.001			
Season	1,18	34.9	< 0.001	1,14	0.54	0.47
Season x Diel rhythm	1,17	23.1	< 0.001			
Year				3,14	1.03	0.41

**Table 3.** Mean parameters ( $\pm$  SE) for 4 dive types discriminated from 28002 dives recorded in 19 green turtles (21 TTDR-deployments) at Mayotte between 2005 and 2008 (see **Fig. 5**). Frequencies of dive types are expressed in mean frequencies of dive types.

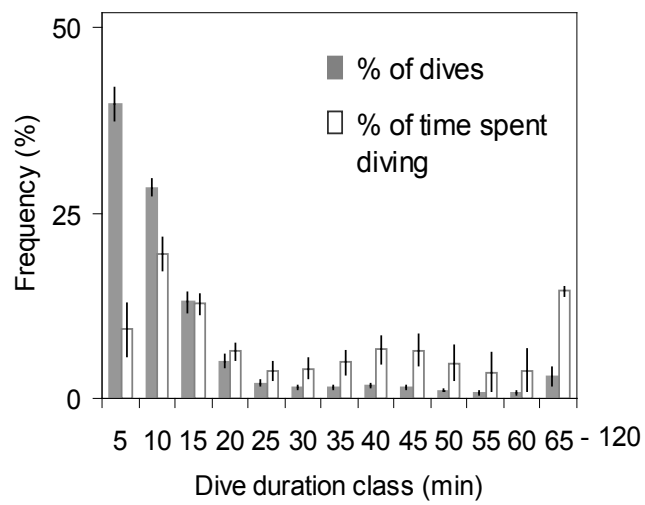
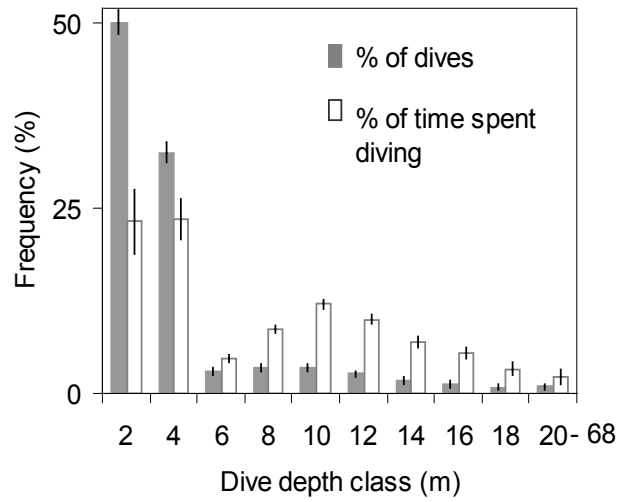
<sup>a</sup> Grand mean of TTDR mean values  $\pm$  SE

	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4
No. of dive	24 043	228	659	3072
Dive depth (m)	2.0 $\pm$ 0.0	27.6 $\pm$ 0.1	11.6 $\pm$ 0.0	8.9 $\pm$ 0.0
Dive duration (min)	6.0 $\pm$ 0.0	22.1 $\pm$ 0.1	69.9 $\pm$ 0.1	31.9 $\pm$ 0.1
Bottom time (% of dive duration)	79.5 $\pm$ 0.2	79.0 $\pm$ 0.1	97.2 $\pm$ 0.0	91.9 $\pm$ 0.1
Depth amplitude at bottom (m)	0.5 $\pm$ 0.0	14.6 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.0	2.1 $\pm$ 0.0
No. of wiggles	39.5 $\pm$ 0.3	97.2 $\pm$ 0.7	618.3 $\pm$ 1.7	156.7 $\pm$ 0.6
Surface duration (min)	0.2 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.0	2.5 $\pm$ 0.0	1.7 $\pm$ 0.0
Descent rate (m s <sup>-1</sup> )	0.14 $\pm$ 0.00	0.24 $\pm$ 0.00	0.19 $\pm$ 0.00	0.16 $\pm$ 0.00
Ascent rate (m s <sup>-1</sup> )	0.14 $\pm$ 0.00	0.19 $\pm$ 0.00	0.21 $\pm$ 0.00	0.20 $\pm$ 0.00
Frequency (% of dives)				
Summer				
Day time	95.2 $\pm$ 0.8	0.9 $\pm$ 0.3	0.1 $\pm$ 0.1	3.8 $\pm$ 0.7
Night time	53.9 $\pm$ 5.4	0.6 $\pm$ 0.3	9.0 $\pm$ 4.0	36.5 $\pm$ 5.7
Winter				
Day time	95.3 $\pm$ 1.2	0.7 $\pm$ 0.5	0.9 $\pm$ 0.4	3.1 $\pm$ 0.6
Night time	44.5 $\pm$ 4.6	0.4 $\pm$ 0.2	47.6 $\pm$ 4.5	7.5 $\pm$ 1.5
<b>Overall<sup>a</sup></b>				
Day time	95.2 $\pm$ 0.7	0.9 $\pm$ 0.3	0.4 $\pm$ 0.2	3.5 $\pm$ 0.5
Night time	50.3 $\pm$ 3.9	0.5 $\pm$ 0.2	23.7 $\pm$ 5.1	25.4 $\pm$ 4.7
Frequency (% of time)				
Summer				
Day time	84.8 $\pm$ 2.4	3.4 $\pm$ 0.9	0.7 $\pm$ 0.4	11.1 $\pm$ 1.9
Night time	18.7 $\pm$ 4.6	0.6 $\pm$ 0.3	18.5 $\pm$ 7.6	62.1 $\pm$ 7.6
Winter				
Day time	84.1 $\pm$ 4.0	2.1 $\pm$ 1.4	5.8 $\pm$ 2.7	8.0 $\pm$ 1.8
Night time	10.0 $\pm$ 3.9	0.3 $\pm$ 0.2	84.3 $\pm$ 4.3	5.4 $\pm$ 1.4
<b>Overall<sup>a</sup></b>				
Day time	84.5 $\pm$ 2.1	2.9 $\pm$ 0.8	2.6 $\pm$ 1.2	9.9 $\pm$ 1.4
Night time	15.4 $\pm$ 3.3	0.5 $\pm$ 0.2	43.6 $\pm$ 8.7	40.5 $\pm$ 7.7

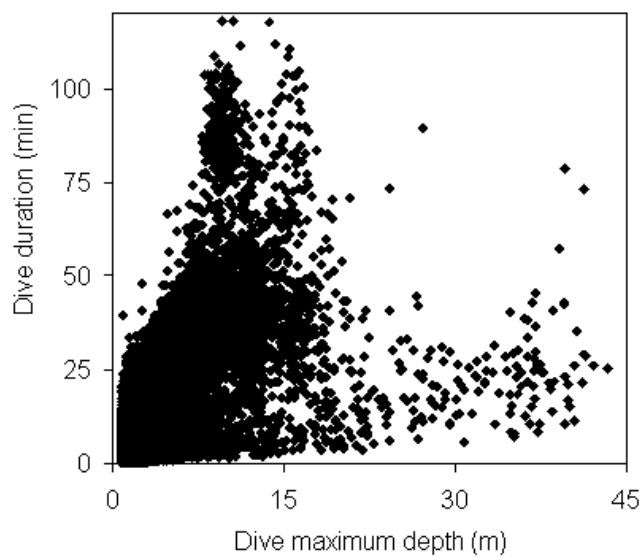




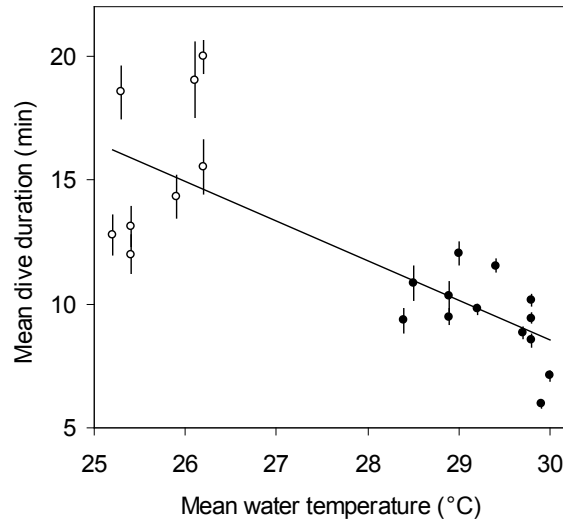
**Fig. 1.** *Chelonia mydas*. Diving behaviour and horizontal movements of a TDR-equipped green turtle (CM5), tracked from 10:16 to 17:46 h on April 19, 2007 at N'Gouja Bay, Mayotte Island. The turtle was tracked by a snorkeler with a handheld GPS, who also made direct underwater observations. N'Gouja Bay consists of a shallow (<4 m depth), nearshore multispecific seagrass meadow (outlined by white line), which is separated from a deeper (10-20 m depth) sandy seafloor by an inner fringing reef slope (dotted white line). During the 7.5 hours of tracking, CM5 was (a) first observed during a ~0.4 m low tide resting on a rocky spot for four deep and long type 4 dives, before (b) commuting within 2 short <0.8 m travelling dives towards the seagrass meadow, where (c) it foraged during 39 short and shallow dives ( $n = 30$  type 1 dives,  $n = 9$  <0.8 m dives). Note the effects of tidal rhythm on the pattern of habitat use and on the maximum depth reach for successive dives occurring in a given restricted area.



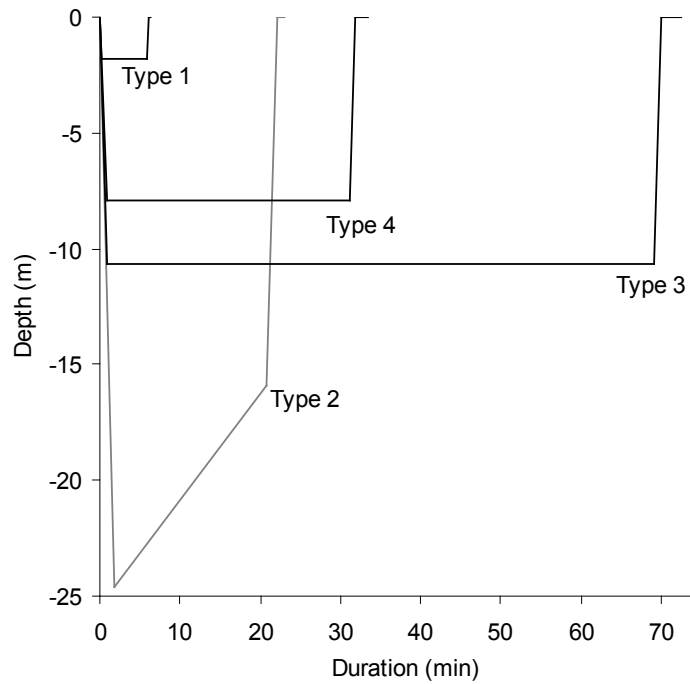
**Fig. 2.** *Chelonia mydas*. Mean frequency distribution of dives by depth and duration classes for 19 green turtles (21 TTDR-deployments,  $n = 28002$  dives) at N’Gouja Bay, Mayotte, between 2005 and 2008. Values are expressed as means  $\pm$  SE.



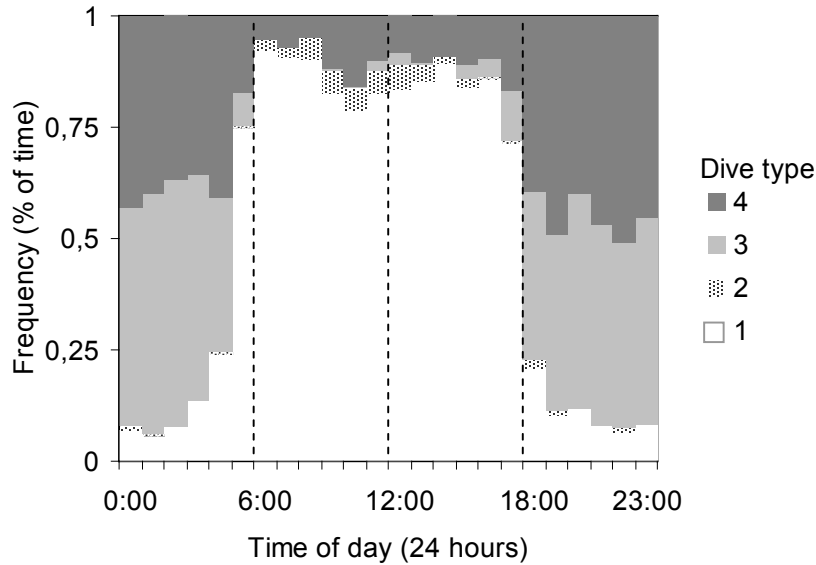
**Fig. 3.** *Chelonia mydas*. Relationship between dive duration and maximum dive depth (n = 28002 dives) for 19 green turtles (21 TTDR-deployments) at N’Gouja Bay, Mayotte, between 2005 and 2008.



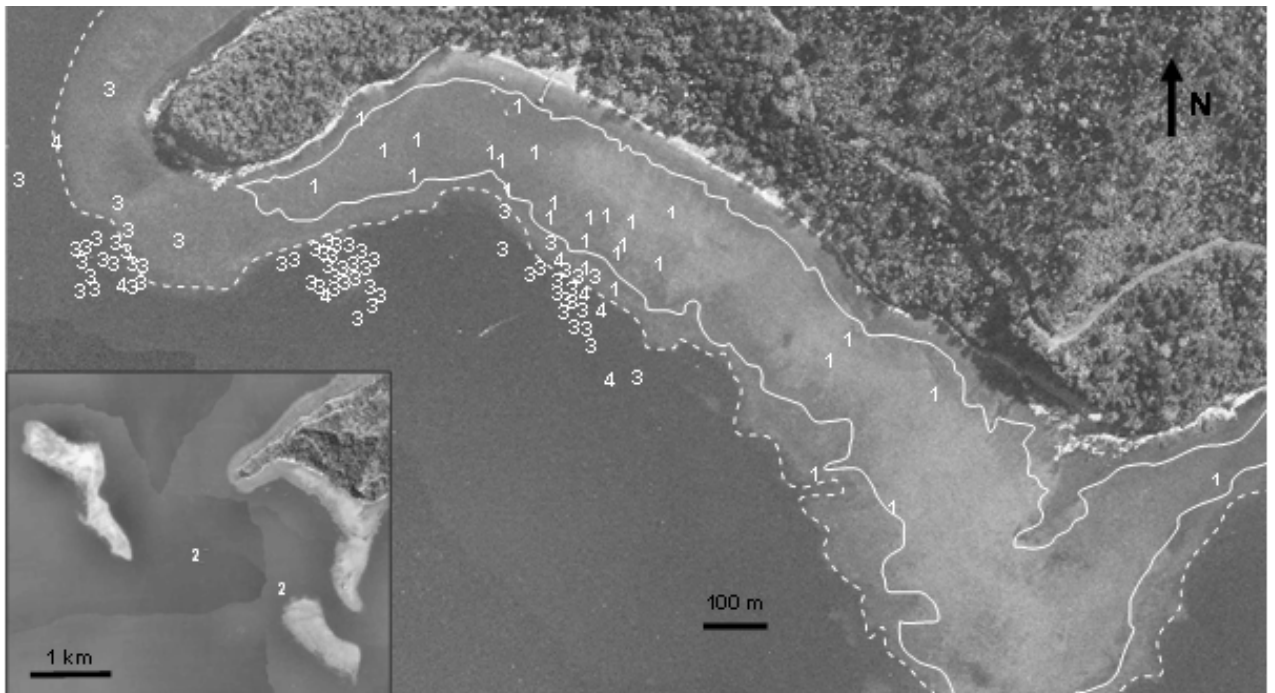
**Fig. 4.** *Chelonia mydas*. Relationship between mean ( $\pm$  SE) dive duration and mean water temperature for 19 green turtles (21 TTDR-deployments) at N’Gouja Bay, Mayotte between 2005 and 2008. Open and black circles correspond to winter temperatures (July, August) and summer temperatures (March, April), respectively.



**Fig. 5.** *Chelonia mydas*. Schematic representation of four dive types determined by the hierarchical clustering procedure following the PCA ( $n = 28002$  dives) for 19 green turtles (21 TTDR-deployments) at N’Gouja, Mayotte, between 2005 and 2008. Dives chronologically consisted of a descent phase, a bottom phase (without wiggles), an ascent phase, and a post-dive surface interval.

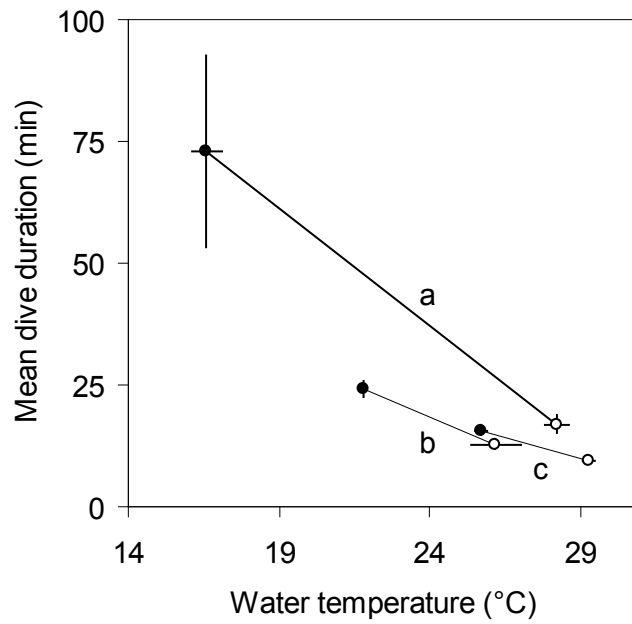


**Fig. 6.** *Chelonia mydas*. Diurnal pattern in the frequency of the different types of dives (see Fig. 5) for 19 green turtles at N’Gouja Bay, Mayotte, between 2005 and 2008.



**Fig. 7.** *Chelonia mydas*. Locations of 3 FGPS- and TTDR-instrumented green turtles at N’Gouja Bay, Mayotte, during winter 2007. The seagrass meadow is outlined by the white line and the deeper bottom area is beyond the fringing reef (indicated by the white dotted line). Number corresponds to the type of the dive (see Fig. 5) preceding the surface interval, when GPS location was taken. Note that all surface events associated with type 1 dives and with type 3-4 dives occurred on and

outside, the seagrass meadow, respectively. Erratic type 2 dives ( $n = 2$ ) were conducted further offshore than other dives (see insert).



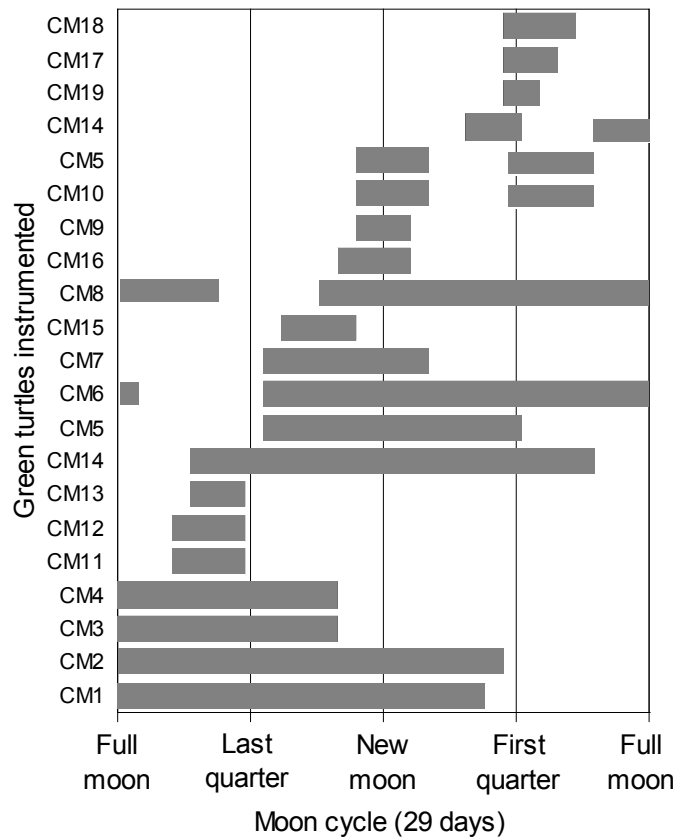
**Fig. 8.** *Chelonia mydas*. Relationship between seasonal (summer, open circles *versus* winter, full circles) dive duration and seasonal water temperature in green turtles: (a) 4 and 2 turtles in winter and summer, respectively (only nocturnal dives, Moreton Bay, Queensland, Australia, 27.5°S, Hazel et al. 2009), (b) 2 and 5 turtles in winter and summer, respectively (Heron Island, Queensland Australia, 23.3°S, Southwood et al. 2003), and (c) 8 and 13 turtles in winter and summer, respectively (Mayotte, 12.6°S, this study). Bars indicate SE.

## APPENDICES

**Appendix 1.** Individual characteristics and TTDR-deployment specifications of 19 TTDR-instrumented green turtles at N’Gouja Bay, Mayotte, between 2005 and 2008. Green turtles CM5 and CM14 were sampled twice but during different years.

<sup>a</sup> TTDRs deployed twice in succession. <sup>b</sup> number of days with locations data.

Turtles	Sex	SCCL (cm) x Body mass (kg)	TTDR model	TTDR-deployment	Sampling interval (s)	Year	Season	Start time (day month <sup>-1</sup> )	Deployment duration (days)	Concurrent deployment duration with FGPS <sup>b</sup> (days)
CM1	male	91.0 x -	PTD	05s1	4	2005	summer	25/3	21	no FGPS
CM2	male	103.0 x -	PTD	05s2	4	2005	summer	25/3	22	no FGPS
CM3	female	93.0 x -	PTD	05s3	2	2005	summer	25/3	12	no FGPS
CM4	female	85.0 x -	PTD	05s4	2	2005	summer	25/3	12	no FGPS
CM5	female	103.0 x -	PTD	06s1	4	2006	summer	23/3	15	no FGPS
		103.0 x 134.0	PD2GT	07s4 - 07s5 <sup>a</sup>	2 - 2	2007	summer	15/4 - 23/4	5 - 5	no FGPS
CM6	male	100.0 x -	PTD	06s2	4	2006	summer	23/3	22	no FGPS
CM7	male	92.0 x -	PTD	06s3	4	2006	summer	23/3	9	no FGPS
CM8	male	97.0 x 104.0	PTD	07s1	4	2007	summer	13/4	24	no FGPS
CM9	male	91.5 x 97.0	PD2GT	07s2	2	2007	summer	15/4	4	no FGPS
CM10	male	98.0 x 112.2	PD2GT	07s3 - 07s6 <sup>a</sup>	2 - 2	2007	summer	15/4 - 23/4	5 - 5	no FGPS
CM11	male	103.0 x 114.4	PD2GT	07w1	1	2007	winter	3/7	5	5
CM12	male	104.0 x 109.0	PD2GT	07w2	1	2007	winter	3/7	5	no FGPS
CM13	male	96.0 x 96.0	PD2GT	07w3	1	2007	winter	4/7	4	4
CM14	female	104.0 x 127.8	PTD	07w4	4	2007	winter	4/7	23	16
		104.0 x 130.2	D2GT	08w2 - 08w3 <sup>a</sup>	1 - 1	2008	winter	6/8 - 12/8	4 - 3	no FGPS
CM15	female	98.0 x 108.4	PD2GT	08s1	1	2008	summer	29/4	4	no FGPS
CM16	female	100.0 x 114.4	PD2GT	08s2	1	2008	summer	1/5	5	no FGPS
CM17	male	91.0 x 86.8	D2GT	08w4	1	2008	winter	8/8	4	no FGPS
CM18	female	98.5 x 117.2	D2GT	08w5	1	2008	winter	8/8	5	no FGPS
CM19	female	94.0 x 96.0	D2GT	08w6	1	2008	winter	8/8	3	no FGPS



**Appendix 2.** Summary of TTD deployments (see Appendix 1) according to the moon cycle. Spring tide occurred during full and new moons, while neap-tide occurred during last and first quarters of the moon cycle.





CHAPITRE

6

## 6 Daily food intake of green turtles foraging in an intertidal seagrass meadow

Katia Ballorain

Jérôme Bourjea

Stéphane Ciccione

Henri Grizel

Manfred Enstipp

Jean-Yves Georges

*(In preparation)*



**Daily food intake of green turtles foraging in an intertidal seagrass meadow**

Katia Ballorain<sup>1,2</sup>, Jérôme Bourjea<sup>3</sup>, Stéphane Ciccione<sup>4</sup>, Jean-Patrice Robin<sup>1</sup>, Henri Grizel<sup>3</sup>, Manfred Enstipp<sup>1</sup>, Jean-Yves Georges<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9

<sup>3</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France

<sup>4</sup> Kelonia, l'Observatoire des tortues marines de La Réunion, 46 rue du Général de Gaulle, 97436 Saint Leu, La Réunion, France

\* Corresponding author: Katia Ballorain  
Email: [katia.ballorain@c-strasbourg.fr](mailto:katia.ballorain@c-strasbourg.fr)

## Abstract

Sea turtles are long-distance migratory and endangered species for which foraging behaviour prior to the nesting season may have important consequences on individual life history traits. The green turtle *Chelonia mydas* is the only sea turtle that feeds primarily on shallow coastal seagrass and algae meadows that often places them in tidally-influenced foraging areas. In this study, we investigated the daily food intake of green turtles foraging in an intertidal seagrass meadow at Mayotte Island, in the south-western Indian Ocean. The seagrass meadow fully or partially emerged from the sea according to a semi-diurnal tidal regime. Our results suggest that green turtles exhibit individual feeding strategies related to seagrass accessibility and differently adapt their feeding rhythm and feeding duration to maintain a constant food intake at the scale of the day or of the tidal cycle. In addition, thanks to fine-scale sampling of feeding activities, we addressed the lack of research investigating the food requirements of green turtles. Our estimates of the daily food intake of immature and mature green turtles ranged from 51 to 590 gDW d<sup>-1</sup> and from 650 to 7 600 kJ d<sup>-1</sup> for individual ranged from 19 kg to 134 kg.

## Introduction

Sea turtles are long-distance migratory and endangered species for which foraging behaviour prior to the nesting season may have important consequences on individual life history traits (Bolten 2003). However, the ecology of sea turtles is less well known in foraging areas than on nesting beaches. The green turtle *Chelonia mydas* is the only sea turtle that feeds primarily on shallow coastal seagrass and algae meadows (Bjorndal 1997). Thus, their foraging area makes them relatively accessible compared with other sea turtle species. Previous studies report that environmental factors, such as food distribution, inter-specific competition, predation risks, water temperature, and time of day affect spatial distribution and feeding strategies of green turtles in foraging areas (Bjorndal 1980, Mendonça 1983, Ogden et al. 1983, Hasbùn et al. 2000, Limpus & Limpus 2000, Seminoff et al. 2002, André et al. 2005, Taquet et al. 2006, Heithaus et al. 2007, Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). However, it is not known whether environmental factor affect their daily feeding duration.

Coastal foraging areas often place green turtles in tidally-influenced foraging areas. The tidal regime can be an environmental constraint or advantage to feeding. Indeed, fish, crustaceans (e.g. leopard sharks, blue crabs), and some populations of green turtles use tidal

current as an energetically beneficial transport (Ackerman et al. 2000, Gibson 2003, Carr et al. 2004, Brooks et al. 2009), whereas marine iguanas and other populations of green turtles are constrained by tidal level to feed or reach particular food (Wikelski and Hau 1995, Limpus and Limpus 2000, Rice et al. 2000). The tidal regime could thus affect the daily feeding duration of marine consumers, including green turtles. In accordance with an optimal foraging behaviour, we expected that green turtles tend to maintain a constant food intake over days.

In addition to the daily feeding duration, quantifying the daily food intake of marine consumers is of crucial importance to determine their energy requirements and ultimately their role in marine food webs. In green turtles, however, only food intake of immature green turtle has been estimated. Contrary to small herbivores, such as fish, herbivory of green turtles on macroalgae or seagrass can not be estimated from the number and size of bites imprinted on thalli or leaves (Valentine and Duffy 2006). To date, the food intake estimates performed in immature green turtles result from three different techniques based on: 1) the total daily fecal production and the percentage of an indigestible marker in feces and in seagrasses (Bjorndal 1980, Thayer et al. 1982), 2) direct observations while snorkelling (Williams 1988), and 3) the daily digesta retention time and the tracking of indigestible markers in the gut content (Brand et al. 1999).

In the south-western Indian Ocean, Mayotte Island hosts important nesting and foraging areas for populations of green turtles (Roos et al. 2005, Taquet et al. 2006, Bourjea et al. 2007). Foraging areas mostly consist of plurispecific seagrass meadows that are exploited year-round by size-structured green turtle populations. Previous observations on green turtles in Mayotte indicated that tidal regime conditions the foraging rhythm of turtles: during very low tide, green turtles can not reach the seagrass bed that is no longer submerged (Taquet et al. 2006, Ballorain et al. **CHAPITRE 5**). Accordingly, in this study, we first investigated the influence of seagrass accessibility on the daily feeding duration of green turtles. Second, we estimated the daily food intake of immature and mature green turtles from fine-scale direct observation of diving and feeding behavior. This paper aims to address the lack of research investigating the food requirements of green turtles and their associated feeding patterns.

## Material and methods

### Study site

Fieldwork was conducted from 2005 to 2008 in the bay of N'Gouja, located on the southern coast of Mayotte Island (12°58'S, 45°05'E), Comoros Archipelago, South West Indian Ocean (SWIO). N'Gouja hosts a multispecific seagrass meadow where occur eight of the eleven seagrass species inventoried around Mayotte Island (Ballorain et al. **CHAPITRES 3, 4**). *Halodule uninervis* and *Syringodium isoetifolium* were the most abundant species. The sea bottom progressively slopes seawards from shore, never exceeding a depth of 4 m even at high tides. In accordance with the semi-diurnal tide, the seagrass meadow fully or partially emerges from the sea within daytime and nighttime for each 24-h period (**Fig. 1**). The seagrass meadow of N'Gouja is an important foraging area for both immature and mature green turtles (Roos et al. 2005, Taquet et al. 2006, Ballorain et al. unpublished data), and most of these are individually tagged and accustomed to divers. This provides unusually good conditions to directly observe and manipulate green turtles while minimizing disturbance.

### Foraging and feeding durations

The daily foraging rhythm of green turtles exploiting the seagrass meadow of N'Gouja were previously estimated for 19 mature green turtles (11 males and 8 females) over 3 to 24 days in summer and winter using electronic time-temperature-depth recorders (TTDR) and concurrent visual and GPS tracking (Ballorain et al. **CHAPITRE 5**). During each day, green turtles performed two main dive types: short-shallow feeding dives occurring primarily during the day on the seagrass meadow, and long-deep resting dives occurring mostly at night on adjacent coral and rocky areas. In the present study, we investigated the effect of the tide level on 1) the daily feeding rhythm (day vs. night), 2) the individual daily feeding duration (DFD, defined as the daily cumulative duration of bottom phases of feeding dives, **Fig. 2**), and 3) the individual daily foraging duration (defined as the daily cumulative duration of feeding dive-cycles, **Fig. 2**). Tide values are based on the calendar of Dzaoudzi, Mayotte.

### Biting rate

Seagrass intake rate of green turtles was investigated during underwater focal sampling in 22 mature individuals (10 males and 12 females) and 35 immatures (unknown sex). Once a turtle was selected, a snorkeler (K.B.) recorded all behavioural events that occurred during 10 successive feeding dives, using a chronometer ( $\pm 1$  sec), from the moment when the turtle began ignoring the snorkeler's presence (**Fig. 2**). The duration of each feeding dive-cycle (defined as the feeding dive and the post-dive surface event) was recorded. During the bottom phase on the seagrass bed, turtles fed in distinct cropping events, consisting of multiple successive bites (following by bolus manipulation and swallowing), which were counted and recorded for each feeding dive (**Fig. 2**).

### Bite size

The weight of seagrass removed per bite was estimated for 40 mature turtles (24 males and 16 females) and 5 immatures (unknown sex) cropping on the seagrass meadow of N'Gouja. For each turtle, a feeding dive was randomly selected and the observer rested on the seagrass bottom close to the turtle and handplucked the same quantity of seagrass taken by the turtle within 30 consecutive bites. After the field session, collected leaf-blades were washed under clear water to remove sediment remains, then dried between two sheets of linen before the fresh biomass was weighed (fresh weight, FW) with an electronic scale ( $\pm 0.1$  g). Dry weight (DW) was expressed as  $13.3 \pm 3.9$  % of the fresh weight (Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). Such non-invasive estimates of the food intake from direct observations have also been used successfully in a variety of herbivores, such as moose *Alces alces* (Renecker and Hudson 1986), giraffes *Giraffa camelopardalis tippelskirchl* (Pellew 1984, Ginnett et al. 1997), iguanas *Iguana iguana* (Troyer 1984), cattle (Wallis de Vries 1995) and green turtles (Williams 1988).

### Food intake

The individual daily seagrass intake (DSI) was estimated from the mean bite size (BS), the mean biting rate (BR), and the daily feeding duration (DFD), using the following equation:

$$\text{DSI (gDW indiv}^{-1} \text{ d}^{-1}) = \text{BS (gDW bite}^{-1}) \times \text{BR (bites min}^{-1}) \times \text{DFD (min d}^{-1}) \quad \text{Eqn 1}$$

The gross energetic seagrass value, defined as the amount of energy (joules) per unit weight of seagrass tissue, was measured by direct determination using a Parr adiabatic calorimeter (model 1156) for dominant seagrass leaves of the meadow (*Halodule uninervis*, and *Syringodium isoetifolium*) at the Department of Ecology, Physiology and Ethology (CNRS IPHC, Strasbourg, France).

### Data analyses

When the body mass of green turtles was not measured using an electronic spring scale ( $\pm 0.1$  kg), it was deduced from the relationship between body mass and standard curved carapace length (SCCL, along the midline of the shell, from the nuchal scute of the carapace to the end of one caudal scute) in 36 green turtles *Chelonia mydas* foraging in the seagrass meadow of N'Gouja, Mayotte. The regression was body mass (kg) =  $112.8 \times \text{SCCL}^{2.78(\text{m})}$  (**Fig. 3**).

Statistical analyses were conducted using SYSTAT (Version 9.0, © SPSS Inc. 1998). Before conducting analyses, all data were tested for normality and heteroscedasticity and the appropriate parametric or non-parametric tests were used accordingly. Significance was accepted when p-value < 0.05, and values are expressed as mean  $\pm$  standard error (se).

## Results

### Tidal foraging rhythm

During a feeding dive, the foraging time (referred as dive-cycle duration of feeding dive) was highly correlated with the feeding time (referred as the bottom duration of feeding dive, **Fig. 4**,  $R^2 = 99.4\%$ ,  $F_{1,24041} = 4.151 \times 10^6$ ,  $P < 0.001$ ). For the 19 TTDR-equipped green turtles (2 individuals were equipped in two different years), the mean daily foraging durations ranged from 5.0 to 19.6 h d<sup>-1</sup> and significantly differed among deployments ( $F_{20,179} = 4.75$ ,  $p < 0.001$ , **Appendix 1, Table 1**). Among the 19 TTDR-equipped individuals, ten (6 males, 4 females) were monitored during a period with the tide level ranged from <1 to >3 m (corresponding at least 8 days). For 5 (2 males, 3 females) of these ten individuals, DFD decreased with increasing tidal range (**Table 1**). For 2 others (2 males), DFD tended to also decrease with increasing tidal range ( $p < 0.09$ ), but the relationships were not significant. For the 3 remaining, DFD did not vary with the tidal



range, while their proportion of time spent to feed at night increased with the tidal range (**Table 1**).

### Food intake

Mean parameters of behavioural events recorded during snorkelling focal samplings of feeding dives are reported in **Fig. 2**. Feeding dive-cycles on the seagrass bed lasted  $7.32 \pm 0.15$  min and  $5.17 \pm 0.18$  min for the 35 immature and the 22 mature green turtles, respectively. When feeding on the seagrass bed, immatures and matures performed  $27.0 \pm 1.6$  and  $26.9 \pm 0.4$  bites  $\text{min}^{-1}$ , and removed  $4.3 \pm 0.1$  and  $20.1 \pm 1.7$  mg DW bite<sup>-1</sup>, respectively (bite size was based on *H. uninervis* and *S. isoetifolium*). The number of bites increased with the increasing dive-cycle duration ( $R^2 = 66.7\%$ ,  $F_{1,55} = 110.0$ ,  $p < 0.001$ ), while there was no linear relationship between the biting rate and the dive-cycle duration ( $R^2 = 8.6\%$ ,  $F_{1,55} = 5.17$ ,  $p = 0.027$ , **Fig. 5**). Among the 35 immature and 22 mature green turtles monitored during focal samplings, the DSI was estimated for 5 immatures and 3 matures using **Eqn 1** for a food diet based on *H. uninervis* and *S. isoetifolium* (**Table 3**). Gross energy of *Halodule uninervis* and *Syringodium isoetifolium* was  $14.4 \pm 0.1$  and  $11.3 \pm 0.2$  kJ  $\text{gDW}^{-1}$ , respectively (Mann-Whitney test  $U_4 = 9.0$ ,  $p = 0.05$ ), and the daily gross energy intake of green turtles ranged from 649.8 kJ (for SCCL of 56 cm and an estimated body mass of 18.9 kg) to 7 597.3 kJ (for 103 cm and a weighted body mass of 134.0 kg, **Table 2**).

### Discussion

Foraging strategies determine the energy budget of animals and ultimately influence their growth, reproduction and survival (Krebs and Davies 1997). As in other sea turtles, reproduction in green turtles relies primarily on body reserves stored during the time spent on foraging grounds prior to the nesting season (Bolten 2003). Our results show two different responses of green turtles to the seagrass accessibility, suggesting that green turtles exhibit individual feeding strategies. In the first one, which concerned seven individuals out ten, green turtles performed their maximal daily feeding duration when the seagrass meadow was continuously accessible over 24 hours. The maximum daily foraging duration averaged  $20 \text{ h d}^{-1}$  and was similar to previous maximum estimates for green turtles (Rice et al. 2000). In the second one, which concerned three remaining individuals, green turtles tend to maintain a similar daily food intake when the tidal range was the lowest and the

highest. Both responses suggest that green turtles adapt their feeding rhythm and feeding duration to maintain a constant food intake at the scale of the day or of the tidal cycle. Such behavioural response was probably in accordance with the need to accumulate energy stores in feeding areas to cover their next energetic breeding costs, including migration and egg production. However, interpretation of this result requires a determination of the reproductive status of individuals.

In our study, green turtles mostly cropped seagrass leaves, but they were occasionally observed eroding sediment using their fore flippers to access rhizomes of *H. uninervis* and *S. isoetifolium*, or collecting seagrass fragments that floated on the sea surface due to wave action. Catching grass fragments gathered at the sea surface could allow for an increase in seagrass density, and hence in bite size and in food intake. This behaviour illustrates how green turtles are able to locally adapt to their trophic environment. The uprooting behaviour may allow green turtles to consume invertebrates that are associated with seagrass roots (Hasbun et al. 2000), and might give them access to young shoots located underground, which are nutrient rich and more digestible (Preen 1993, Bjorndal 1997). These two alternative feeding methods might compensate to some degree for the generally low energy and nutrient values of plants. Additionally, some green turtles were anecdotally observed deliberately capturing marine invertebrates *Physalia utriculus* (L. Girard pers. com.) and cropping the algae *Gracilaria salicornia*. Ingestion of animal matter, have been shown for green turtles at a variety of foraging grounds with conventional diet analyses (Bjorndal 1997), or from stable isotope analyses (Godley et al. 1998), and more recently using video recorders (Seminoff et al. 2006). Such occasional shifts in diet may provide additional contributions of vitamins, nutrients, minerals or essential amino acids (Bjorndal 1990, Hirth et al. 1992). In addition to incidental ingestion of animal matter in vegetation, deliberate consumption of invertebrates has been also reported for manatees, considered to be strictly herbivores (Hartman 1979, Courbis and Worthy 2003).

Our study provides the first estimates of the daily food intake of mature green turtles which are consistent with previously published values for green turtles feeding on a monospecific seagrass meadow of *Thalassia testudinum* (Bjorndal 1980), or on different seagrass and algae species, as indicated in **Fig. 6**. However, the nutrient quality of the diet is very important in determining both intake and digestive efficiencies. Indeed, in green turtles, as in most animals, not all seagrass energy is digestible and available for potential use (Bjorndal 1980). For example, Bjorndal (1980) estimated the digestible energy of

seagrass *Thalassia testudinum* to 34 to 69 % of the gross energy. Accordingly, further investigations are needed to measure an accurate estimate of digestible seagrass value by calculating energy and nutrient content associated with the organic constituents of seagrass, and subtracting energy and nutrient content associated with insoluble and indigestible components. Additionally, in accordance with the longer digestion rate at lower body temperature in herbivorous reptiles (Zimmerman and Tracy 1989), further studies are also required to investigate the seasonal food intake and food digestibility of green turtles at the study site.

### Acknowledgements

We are grateful to the Department of Agriculture and Forestry of Mayotte (DAF), the General Council of Mayotte (CDM) and the Jardin Maoré Hotel for their financial and logistic support. We thank D. Chanfi, K. Ahamed, M. Quillard and A. Mari (CDM), R. Rolland, J.-P. Arnaud, P. Stefanica, F. Bourgeois, B. Fichou (Jardin Maoré Hotel), the National Office for Hunting and Wildlife (ONCFS), the Oulanga na Nyamba Association, P. Legier (CIRAD), L. Girard (Kelonía), J. Wickel (Lagonia), and many volunteers for their field and technical assistance. Funding was also provided by the Regional Council of Reunion Island, the European Social Fund (ESF) and the French National Agency of Research (ANR – “ESTVOI”). Lastly, we thank J.D. Whittington and J. Fort for their helpful comments on this manuscript.

### References

- Ackerman JT, Kondratieff MC, Matern SA, Cech JJ (2000) Tidal influence on spatial dynamics of leopard sharks, *Triakis semifasciata*, in Tomales Bay, California. *Environ Biol Fishes* 58:33–43
- André J, Gyuris E, Lawler IR (2005) Comparison of the diets of sympatric dugongs and green turtles on the Orman Reefs, Torres Straight, Australia. *Wildlife Res* 32:53-62
- Bjorndal, K. A. 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*. *Marine Biology* 56:147–154.
- Bjorndal KA (1997) Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: Lutz PL, Musick JA (eds) *The biology of sea turtles*. CRC Press, Boca Raton, pp 199-231
- Bolten AB (2003) Variation in sea turtle life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages. In: *The Biology of Sea Turtles, Volume II*. Lutz PL, Musick J, Wyneken J (Eds), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA pp 243-257.
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, Ciccione S, Roos D, Hughes G, Grizel H (2007) Mayotte Island: Another important green turtle nesting site in the South West Indian Ocean. *Endangered Species Research* 3: 273-282.
- Brand SJ, Lanyon JM, Limpus CJ (1999) Diet selection by immature green turtles, *Chelonia mydas*, in subtropical Moreton Bay, south-east Queensland. *Aust J Zool* 47:181–191
- Brooks LB, Nichols WJ, Koch V, Hernandez A (2004) Preliminary results on the distribution and movement of green turtles, *Chelonia mydas*, in Estero Banderitas, Baja California Sur, México. In:

- Coyne, MS and Clark, RD (eds) Proc 21st Ann Symp Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Tech Mem NMFS-SEFSC-528, p 127–128
- Courbis SS, Worthy GAJ (2003) Opportunistic rather than incidental carnivory by Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*)? *Aquat Mamm* 29:104–107
- Carr SD, Tankersley RA, Hench JL, Forward RB, Luettich RA (2004) Movement patterns and trajectories of ovigerous blue crabs *Callinectes sapidus* during the spawning migration. *Estuar Coast Shelf Sci* 60:567–579
- Gibson R (2003) Go with the flow: tidal migration in marine animals. *Hydrobiologia* 503:1–3
- Ginnett, T. F., M. W. Demment. 1997. Sex differences in giraffe foraging behavior at two spatial scales. *Oecologia* 110:291–300.
- Godley BJ, Thompson DR, Waldron S, Furness RW (1998) The trophic status of marine turtles as determined by stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 166:277–284
- Goering, H. K., and P. J. Van Soest. 1970. Forage fiber analyses (apparatus, reagents, procedures, and some applications). *Agric. Handbook* 379. AFIS, USDA, Washington, DC.
- Hartman DS (1979) Ecology and behavior of the manatee (*Trichechus manatus*) in Florida. Special Publication No. 5, American Society of Mammalogy, Pittsburgh, PA
- Hasbun CR, Lawrence AJ, Samour JH, Al-Ghais SM (2000) Preliminary observations on the biology of green turtles, *Chelonia mydas*, from the United Arab Emirates. *Aquat Conserv* 10:311–322
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Fourqurean JW, Burkholder D, Thomson J, Befder 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
- Hirth HF, Huber M, Frohm T, Mala T (1992) A natural assemblage of immature green (*Chelonia mydas*) and hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) turtles on the fringing reef of Wuvulu Island, Papua New Guinea. *Micronesica* 25: 145–153
- Krebs JR, Davies NB (1997). *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (4<sup>th</sup> edition). Blackwell Science Ltd. editions, Oxford, 456p.
- Limpus CJ, Limpus DJ (2000) Mangroves in the diet of *Chelonia mydas* in Queensland, Australia. *Mar Turtle Newsl* 89:13–15
- Mendonça MT (1983) Movements and feeding ecology of immature green turtles (*Chelonia mydas*) in a Florida lagoon. *Copeia* 4:1013–1023
- Ogden JC, Robinson L, Whitlock K, Daganhardt H, Cebula R (1983) Diel foraging patterns in juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in St. Croix, United States Virgin Islands. *J Exp Mar Biol Ecol* 66:199–205
- Pellew, R. A. 1984b. Food Consumption and Energy Budgets of the Giraffe. *The Journal of Applied Ecology* 21:141–159.
- Preen AR (1993) Interactions between dugongs and seagrasses in a subtropical environment. PhD thesis, James Cook University of North Queensland
- Renecker, L.A., and Hudson, R.J. 1986. Seasonal foraging rates of free-ranging moose. *J. Wildl. Manag.* 50: 143–147.
- Rice MR, Balazs GH, 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. In: Proceedings of the 18<sup>th</sup> Annual International Symposium of Sea Turtle Biology and Conservation, Abreu-Grobois FA, Briseño-Duenas R, Márquez-Millán, Sarti-Martinez L (Eds), NOAA Technical Memo NMFS-SEFSC-438. p 229–231.
- Roos D, Pelletier D, Ciccione S, Taquet M, Hughes G (2005) Aerial and snorkelling Census Techniques (observations) for estimating green turtle abundance on foraging areas: a pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). *Aquat Living Resour* 18:193–198.
- Seminoff JA, Jones TT, Marshall GJ (2006). Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: what's missing from dive profiles? *Marine Ecology Progress Series* 322: 269–280.
- Seminoff JA, Resendiz A, Nichols WJ (2002) Home range of green turtles (*Chelonia mydas*) at a coastal foraging area in the Gulf of California, México. *Mar Ecol Prog Ser* 242:253–265

- Taquet C, Taquet M, Dempster T, Soria M, Ciccione S, Roos D, Dagorn L (2006) Foraging rhythms of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. *Mar Ecol Prog Ser* 306:295-302.
- Thayer GW, Engel DW, Bjorndahl KA (1982). Evidence for shortcircuiting of the detritus cycle of seagrass beds by the green turtle, *Chelonia mydas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 62: 173-183.
- Troyer, K. 1984. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: the importance of age and nutrient requirements. *Oecologia* 6:201-207.
- Valentine, J. and J. E. Duffy. 2006. The central role of grazing in seagrass ecology, p. 463–501. In A. W. D. Larkum, R. J. Orth, and C. M. Duarte (eds.), *Seagrass Biology: A Treatise*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Wallis de Vries, M.F., 1995. Estimating forage intake and quality in grazing cattle: a reconsideration of the handplucking method. *J. Range. Manage.* 48, 370–375.
- Wikelski, M. & Hau, M. 1995. Is there an endogenous tidal foraging rhythm in marine iguanas? *J. Biol. Rhythms*, 10, 345–360.
- Williams, S. L. 1988. *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Marine Biology* 98:447-455.
- Zimmerman LC and Tracy CR 1989 Interaction between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. *Physiological Zoology* 62:374-409

**Table 1** Influence of the tidal range on the daily foraging duration of 10 green turtles (TTDR-equipped during at least 8 days) feeding in the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte. CM5 and CM14 individuals were monitored two different years (a, b) (see **Fig. 4**). Bold values are significant.

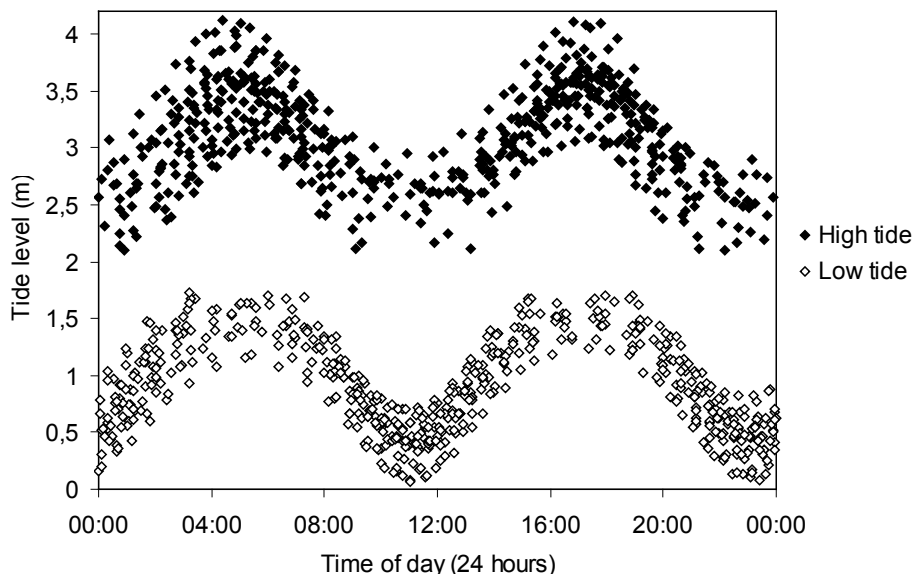
	Sex	SCCL (cm)	Body mass (kg)	TTDR-deployment duration (d)	Tidal range (m)	Mean daily foraging duration				
						Mean $\pm$ se (h d <sup>-1</sup> )	Tidal range effect		% night-time	
							r	p	r	p
CM1	male	91.0		20	3.6 – 0.8	9.0 $\pm$ 0.4	<b>-0.55</b>	<b>0.012</b>	0.32	0.174
CM2	male	103.0		21	3.6 – 0.8	11.7 $\pm$ 0.3	-0.12	0.598	0.58	<b>0.006</b>
CM3	female	93.0		11	3.4 – 0.8	13.6 $\pm$ 0.8	0.01	0.970	-0.67	<b>0.024</b>
CM4	female	85.0		11	3.4 – 0.8	14.6 $\pm$ 1.0	<b>-0.72</b>	<b>0.013</b>	-0.48	0.137
CM5a	female	103.0		14	3.9 – 0.6	10.7 $\pm$ 0.4	<b>-0.91</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.07	0.818
CM5b	female	103.0	134.0	8	3.7 – 0.9	10.3 $\pm$ 0.8	<b>-0.87</b>	<b>0.005</b>	-0.11	0.804
CM6	male	100.0		22	3.9 – 0.6	11.5 $\pm$ 0.6	<b>-0.57</b>	<b>0.007</b>	0.05	0.811
CM7	male	92.0		9	3.9 – 0.7	10.1 $\pm$ 0.5	-0.62	0.077	0.3	0.438
CM8	male	97.0	104.0	23	3.7 – 0.9	11.2 $\pm$ 0.4	0.07	0.748	0.76	<b>&lt;0.001</b>
CM10	male	98.0	112.2	8	3.7 – 0.9	9.8 $\pm$ 0.7	-0.64	0.089	-0.1	0.809
CM14a	female	104.0	130.2	21	3.0 – 0.9	9.7 $\pm$ 0.5	<b>-0.59</b>	<b>0.005</b>	0.13	0.566

**Table 2** Estimation of the daily seagrass intake (DSI, using the **Eqn 1**) and the daily gross energy of green turtles feeding on the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte. The daily feeding duration (DFD) is a mean based on pooled values of 19 adult green turtles (SCCL ranged from 85 to 104 cm and body mass ranged from 86.8 to 134.0 kg) (Ballorain et al. **CHAPITRE 5**).

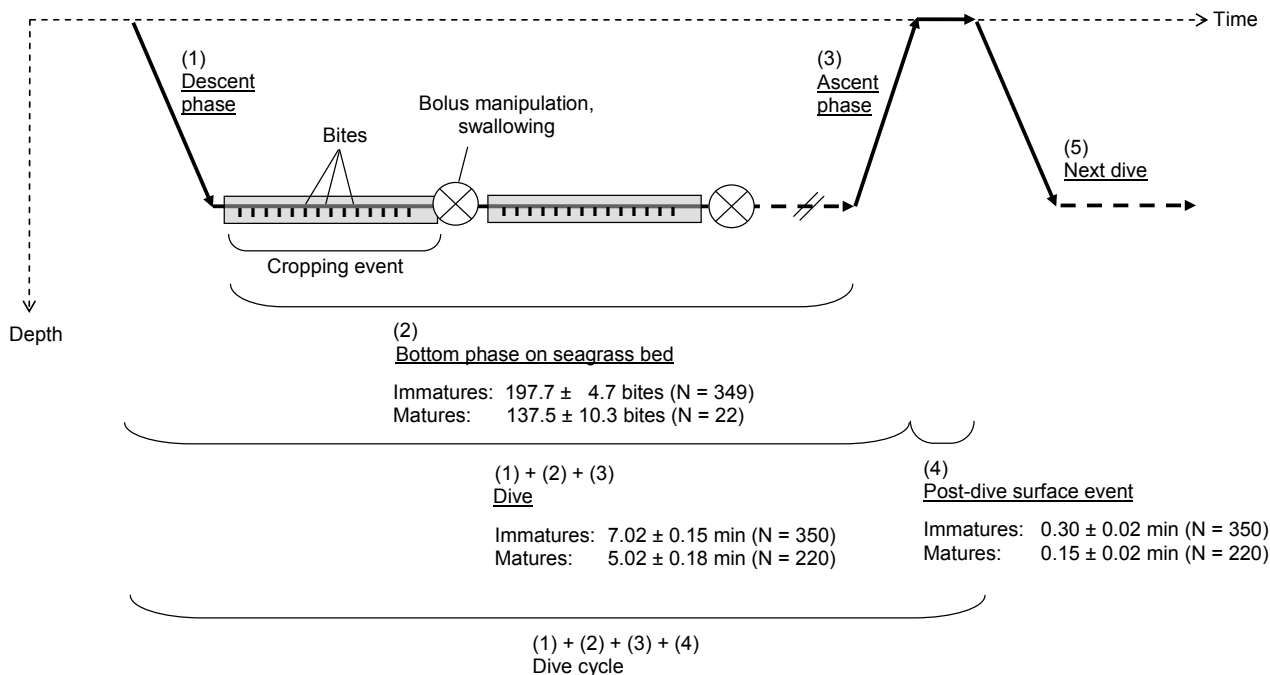
<sup>a</sup> individuals for which the body mass was not measured using an electronic spring scale ( $\pm$  0.1 kg) but was deducted from the standard curved carapace length (SCCL) using the linear regression calculated in **Fig. 3**.

<sup>b</sup> values are based on the mean gross energy of *S. isoetifolium* and *H. uninervis*.

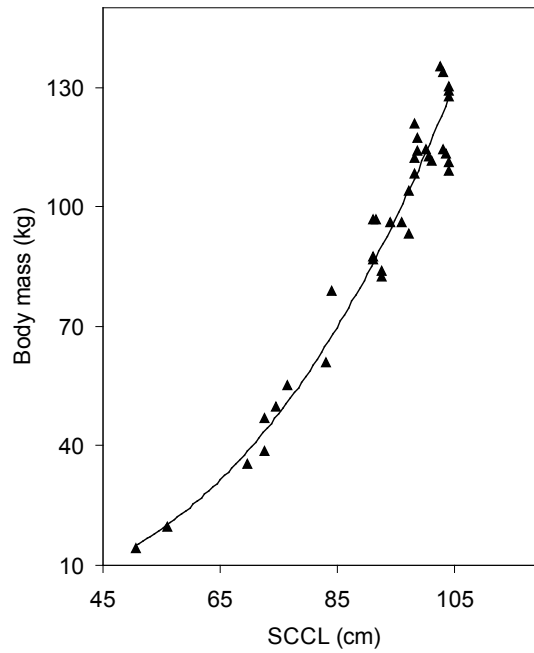
	Sex	SCCL (cm)	Body mass (kg)	Daily feeding duration (h d <sup>-1</sup> )	Biting rate (bite min <sup>-1</sup> )	Bite size (DWg bite <sup>-1</sup> )	Daily seagrass intake (DWg d <sup>-1</sup> )	Daily gross energy intake <sup>b</sup> (kJ d <sup>-1</sup> )
<b>Immatrices</b>								
IMM-1	unknown	56.0	22.5 <sup>a</sup>		24.5	3.5	50.6	649.8
IMM-2	unknown	56.0	22.5 <sup>a</sup>		24.8	3.5	51.2	657.8
IMM-3	unknown	66.0	35.5 <sup>a</sup>	9.7	35.2	4.0	81.7	1050.4
IMM-4	unknown	71.0	43.5 <sup>a</sup>		33.2	4.9	94.2	1210.8
IMM-5	unknown	72.5	38.8		29.4	5.3	91.0	1169.7
<b>Matures</b>								
MAT-1	Female	84.0	69.5 <sup>a</sup>		31.5	13.7	252.0	3237.6
MAT-2	Female	100.0	112.8 <sup>a</sup>	9.7	28.0	23.1	375.7	4827.5
MAT-3	Female	103.0	134.0		34.2	29.7	591.2	7597.3



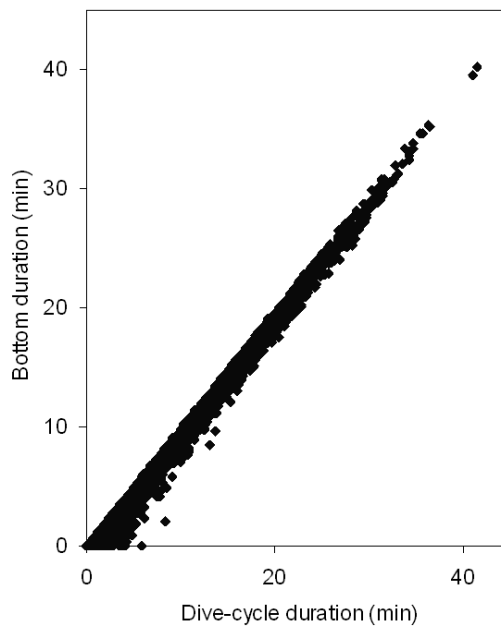
**Fig. 1** Mean daily tidal regime of the seagrass meadow of N'Gouja, Mayotte, over one year (based on the calendar of Dzaoudzi, Mayotte).



**Fig. 2** Feeding dive-cycle of green turtles (22 matures and 35 immatures) foraging in the seagrass meadow of N'Gouja, Mayotte, from 2004 to 2008. Values were obtained during focal snorkelling samplings of 10 successive feeding dives for each individual.

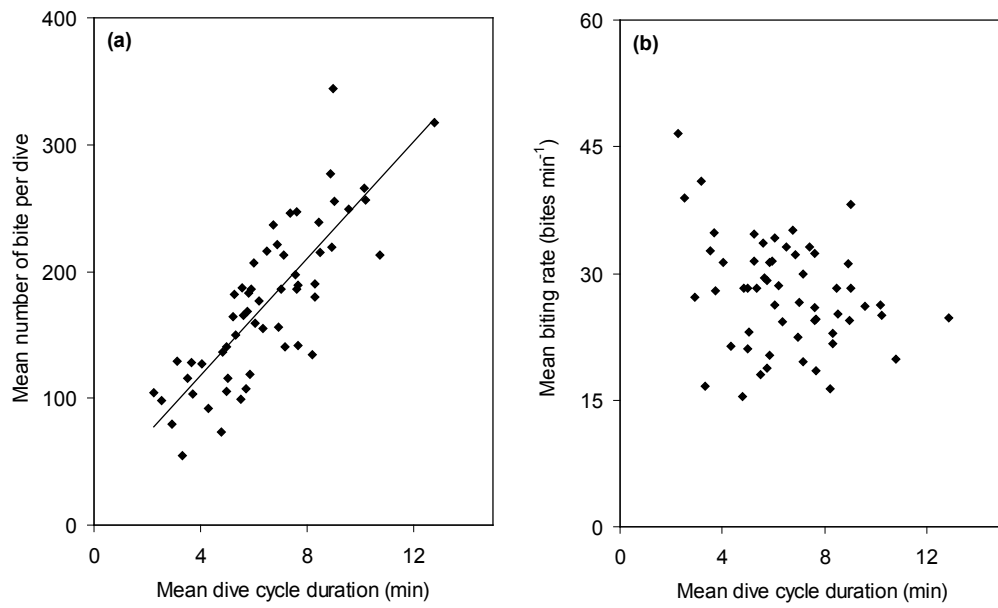


**Fig. 3** Relationship between body mass and standard curved carapace length (SCCL) in 36 green turtles *Chelonia mydas* foraging in the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte. The regression was body mass (kg) = 112.8 x SCCL<sup>2.78</sup>(m).

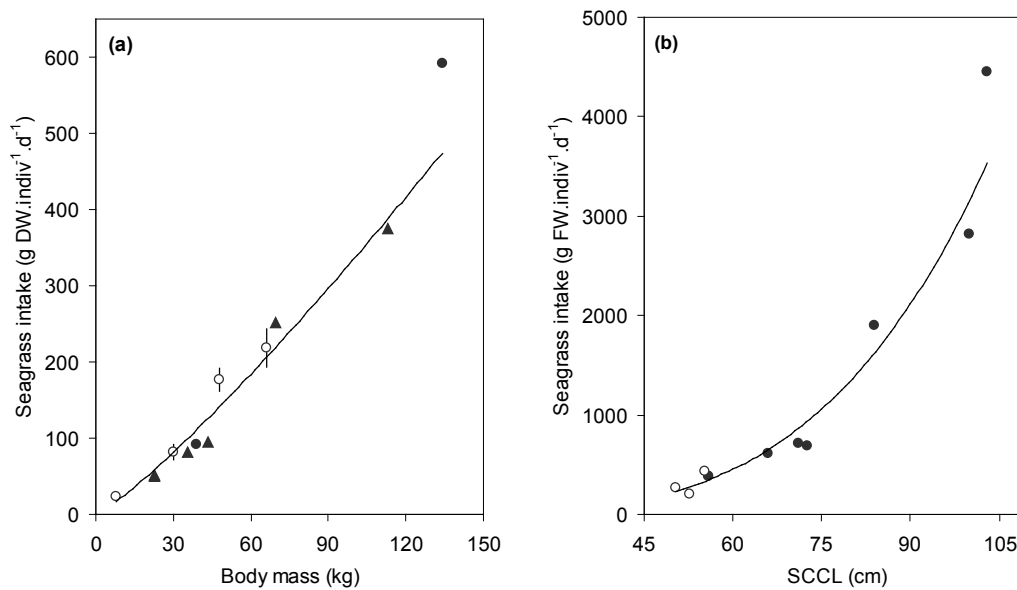


**Fig. 4** Relationship between the dive-cycle duration of feeding dives (referred as foraging time) and the bottom duration of feeding dives (referred as feeding time) in 19 green turtles *Chelonia mydas*. The linear regression was: bottom duration (min) = 0.979 dive-cycle - 36.4 ( $R^2 = 99.4\%$ ,  $F_{1,24041} = 4.151 \times 10^6$ ,  $P < 0.001$ ).

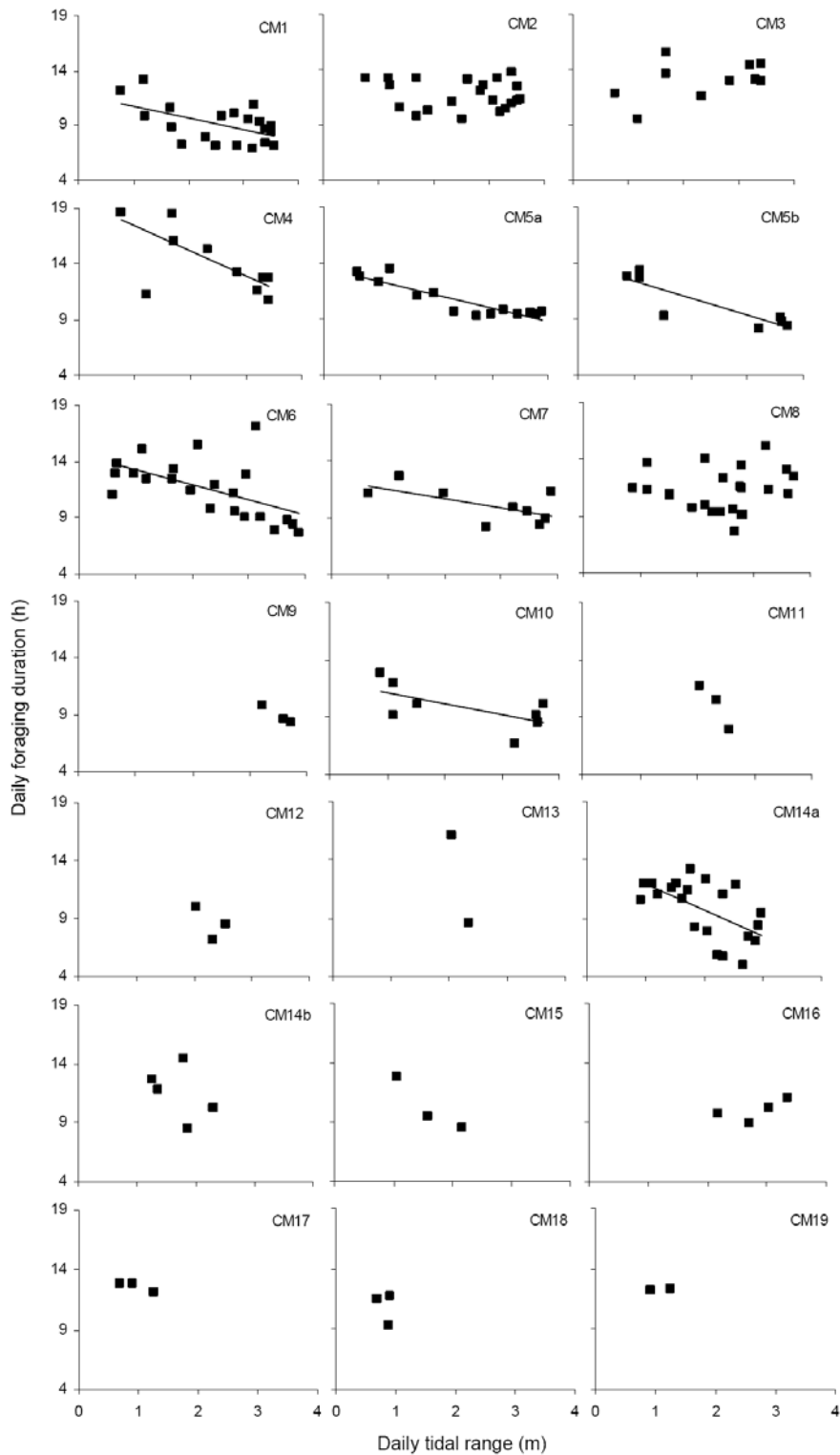




**Fig. 5** Influence of the mean dive-cycle duration on the mean number of bites per dive ((a)  $R^2 = 66.7\%$ ,  $F_{1,55} = 110.0$ ,  $p < 0.001$ ) and the mean biting rate ((b)  $R^2 = 8.6\%$ ,  $F_{1,55} = 5.17$ ,  $p = 0.027$ ) in 57 green turtles *Chelonia mydas* (35 immatures, 22 matures) feeding in the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte.



**Fig. 6** Relationship between the daily seagrass intake (DSI) and the body parameters of green turtles *Chelonia mydas* in (sub-)tropical regions. (a) Relationship between the daily seagrass intake (DSI) and the body mass: the regression is  $DSI \text{ (g DW indiv}^{-1} \text{ d}^{-1}) = 0.51 \times \text{body mass}^{1.43} \text{ (kg)}$ . Open circles correspond to 12 green turtles (3 individuals for four body mass classes over 12 months) feeding on a monospecific *Thalassia testudinum* seagrass bed (Great Inagua, Bahamas; Bjorndal 1980). Error bars are ( $\pm$  se). Filled symbols correspond to values calculated in this study for 5 immature and 3 mature green turtles feeding on the multispecific seagrass bed of N’Gouja (see **Table 3**). Full triangles represent individuals for which the body mass was not measured using an electronic spring scale ( $\pm$  0.1 kg, as full circles), but was deducted from the standard curved carapace length (SCCL) using the model calculated in **Fig. 6**. (b) Relationship between the daily seagrass intake (DSI) and the curved carapace length SCCL: the regression is  $DSI \text{ (g FW indiv}^{-1} \text{ d}^{-1}) = 3\,474.7 \times \text{SCCL}^{4.27} \text{ (m)}$ . Open circles correspond to 3 immature green turtles (captured one time in spring or summer) feeding on different seagrass and algal species (Moreton Bay, South-eastern Queensland, Australia; Brand et al. 1999). Filled circles correspond to values calculated in this study for 5 immature and 3 mature green turtles feeding on the multispecific seagrass bed of N’Gouja (see **Table 3**).



**Appendix 1** Relationship between the daily foraging duration and the tidal range in 19 TTDR-equipped green turtles feeding in the seagrass meadow of N'Gouja, Mayotte. Size of the green turtles ranged from 85 to 104 cm (SCCL, along the midline of the shell, from the nuchal scute of the carapace to the end of one caudal scute), while body mass ranged from 86.8 to 134.0 kg. CM5 and CM14 individuals were monitored in two different years (a, b).

CHAPITRE

7

## 7 How green turtles contribute to the maintenance of coastal biodiversity

Katia Ballorain

Jérôme Bourjea

Stéphane Ciccione

Henri Grizel

Manfred Enstipp

Jean-Yves Georges

*(Submission process)*



## **How green turtles contribute to the maintenance of coastal biodiversity**

Katia Ballorain<sup>1,2</sup>, Jérôme Bourjea<sup>3</sup>, Stéphane Ciccione<sup>4</sup>, Henri Grizel<sup>3</sup>, Manfred Enstipp<sup>1</sup>, Jean-Yves Georges<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9, France

<sup>3</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France

<sup>4</sup> Kelonia, l'Observatoire des tortues marines de La Réunion, 46 rue du Général de Gaulle, 97436 Saint Leu Cedex, La Réunion, France

\* Corresponding author: Katia Ballorain  
Email: [katia.ballorain@c-strasbourg.fr](mailto:katia.ballorain@c-strasbourg.fr)

## Abstract

In the present context of global changes, our understanding of the structure and functioning of ecosystems is both crucial and pressing. Among marine large herbivores, green turtles *Chelonia mydas* make up a significant part of the consuming biomass, and are a key structuring component of shallow coastal seagrass ecosystems. To assess the effects that green turtles have on the successional stages of seagrass at their foraging grounds, we monitored a multispecific tropical seagrass meadow in the South Western Indian Ocean in the simulated absence of green turtles. Our study was conducted in the bay of N'Gouja, at Mayotte Island, where green turtles feed year-round and are the only significant seagrass herbivore in the area. Firstly, we assessed the intrinsic colonisation strategies involved in seagrass successional processes. To this end, we removed plants from experimental plots and monitored seagrass colonisation in the absence of green turtles, which were excluded by means of exclosures (exclosures-A, N = 4). Over the course of  $285 \pm 35$  days (from first to last colonising species), the following pattern emerged: *Halodule uninervis* < *Halophila ovalis* < *Syringodium isoetifolium* < *Cymodocea rotundata* < *Thalassia hemprichii* < *Cymodocea serrulata*. Secondly, we investigated the effect of green turtles on a seagrass meadow by excluding them from undisturbed experimental plots (exclosures-B, N = 8) for  $256 \pm 48$  days (from 45 to 400 days). The concurrent monitoring of the meadow indicated that during the experiment, the seagrass composition did not change outside exclosures-B. Within exclosures-B, however, seagrass species richness changed throughout the experiment, as  $41 \pm 7$  % of initial seagrass species disappeared within 310 days (N = 5 exclosures-B), with the following general pattern emerging: *H. ovalis* disappeared within the first  $100.0 \pm 2.6$  days, while *H. uninervis* steadily declined. By contrast, *S. isoetifolium* and *T. hemprichii* increased steadily throughout experimentation. Concurrently, the seagrass species number decreased over the course of the experiment. Our study indicates that green turtles limit seagrass succession and maintain a mid-successional stage. Hence, they play a key role in managing marine coastal biodiversity by acting as ecosystem allogenic engineers.

**Key words:** green turtle, seagrass, succession, engineer species, South West Indian Ocean, Mayotte

## Introduction

Global change is predicted to have dramatic impacts on the structure and functioning of ecosystems with potential species extinction (Georges & Le Maho 2003, Thomas et al. 2004). Accordingly, it is both crucial and pressing to identify which ecological processes are involved in the structure and functioning of ecosystems. At the first level, primary producers (bacteria, algae, plants) and herbivores together operate as foundation species by transferring energy and matter towards higher trophic levels through ecological processes such as predation, competition, and succession (Dayton 1972, Power 1992). Ecological succession is defined as any temporal change in the composition of the community, the structure, and the energetics of the ecosystem (see review by Odum 1969). Ecological succession integrates complex processes that are highly affected by the way organisms adapt to their environment and to potential changes (Le Maho 2002).

Within consumers, herbivores contrast with carnivores in that they feed on food with relatively low nutritional quality and energy content, for which they compensate by increasing the amount of time spent foraging and by ingesting large quantities of food (Krebs and Davies 1997). Plant-herbivore interactions have been extensively investigated in terrestrial ecosystems, where large herbivores have been reported to affect plant species abundance and plant community structure through food selection, grazing, browsing, trampling and excrements production (e.g. Milchunas and Lauenroth 1993, Hobbs 1996, Olf and Ritchie 1998, Augustine et al. 2003, Suominen et al. 2008). Terrestrial herbivory contributes to maintain or even enhance plant species richness by reducing inter-specific competition, while increasing plant dispersal abilities (McNaughton 1985, Bakker et al. 2006). Plant species richness is a major element of ecosystem functioning, as the associated trophic levels increase with increasing plant species number (Loreau et al. 2001). Yet, terrestrial herbivory has also been reported to reduce plant species number in specific cases, for example when grazing intensity is high or when abiotic conditions are unfavourable (Milchunas et al. 1998, Olf and Ritchie 1998). In terrestrial ecosystems, herbivores may thus have opposing effects on plant species succession and richness (Augustine and McNaughton 1998, Van Langevelde et al. 2003, Côté et al. 2004), and on the subsequent cascading effects throughout trophic levels (Suominen et al. 2008).

Similar studies in marine ecosystems are less numerous, despite the fact that oceans sustain a significant part of global biological production (Mann and Lazier 1991). Marine

herbivory has also been reported to influence the abundance of plants and the structure, distribution, productivity, and nutrient content of plant communities (see review by Lubchenco and Gaines 1981, Hay 1997, Valentine and Heck 1999). Experimental investigations on the impact of marine herbivory on plant species succession and species richness have mostly focused on the response of algal communities to the removal of herbivores. For example, grazing by sea urchins has been reported to increase plant species number in the ecosystem (review by Lubchenco and Gaines 1981, Fletcher 1987). Similarly, grazing by coral reef fishes and invertebrates has been shown to change the species composition of algal communities from palatable species to grazer resistant species (Hay and Steinberg 1992). Impacts of marine herbivory on plant species succession and species richness have rarely been studied in seagrass communities despite the fact that seagrass meadows are amongst the most widespread and most productive coastal plant ecosystems (Duarte and Cebrián 1996, Duarte and Chiscano 1999) and significantly contribute to the maintenance of coastal biodiversity (Hily and Bouteille 1999, Duarte 2000, Hemminga and Duarte 2000). Amongst large seagrass herbivores, green turtles and sirenians (dugongs and manatees) constitute a significant part of the consuming seagrass biomass (Bjorndal 1980, Packard 1984, Preen 1995). It is thus of great importance to investigate the functional ecology of green turtles and sirenians, whose conservation status is critical in most of their habitats worldwide (IUCN 2008). One approach to assess the effects that sirenians or green turtles have on seagrass meadows is to monitor areas which are regularly exploited by them after these grazers have been removed. To date, simulation models have only considered the effects of the absence of dugongs from seagrass meadows (Preen 1995). These models show that grazing by dugongs significantly favours the recruitment of pioneer species *Halophila ovalis*, at the expense of the slower-growing *Zostera capricorni*. Extrapolating from this, we may predict that the cropping of green turtles may also influence successional processes of seagrass species.

To test the effect of green turtles *Chelonia mydas* on seagrass successional processes, we experimentally investigated the dynamics of a multispecific seagrass meadow, where the absence of green turtles was simulated using exclosures. To date, few studies have experimentally investigated seagrass succession in multispecific tropical seagrass meadows (Williams 1988, 1990, Rasheed 2004). Accordingly, we assessed in a first step the intrinsic colonisation processes in experimental plots, from which all plants had been removed and green turtles were excluded. In a second step, we investigated the effect of green turtles on



seagrass successional processes and species richness of our experimental meadow by using green turtle exclosures located on non-manipulated multispecific seagrass plots. We predicted that the cropping by green turtles would contribute to maintain the multispecific stage of their feeding habitat.

## Material and methods

### Study site

The study was conducted between 2005 and 2008 on Mayotte Island (12°58'S, 45°05'E, Comoros Archipelago), in the South West Indian Ocean, where important multispecific seagrass meadows are exploited by significant populations of green turtles (Roos et al. 2005). On fringing and barrier reefs of this island, three families (*Cymodoceaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Zosteraceae*), 7 genera, and 9 species of seagrass have been identified by the authors since 2005: *Halophila ovalis*, *Halophila stipulacea*, *Halodule uninervis*, *Zostera capricorni*, *Syringodium isoetifolium*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Thalassia hemprichii*, and *Thalassodendron ciliatum*. Two others species, *Enhalus acoroides* and *Zostera capensis* have been reported in 1999 (L. Bigot, personal communication) and 2005 (A. Loricourt, personal communication), respectively. The seagrass meadow selected for this study was located in N'Gouja Bay, situated at the south coast of Mayotte Island. The 13 ha multispecific seagrass meadow at N'Gouja is representative of Mayotte's seagrass biodiversity with 8 of the 11 aforementioned seagrass species occurring here (Ballorain et al., **CHAPITRE 3, 7**). In 2005, a phyto-ecological investigation of the area showed that the seagrass meadow of N'Gouja is structured in four distinct seagrass communities, referred to as C1, C2, C3, and C4, which are distributed along a depth gradient parallel to the seashore (from seashore to reef slope) (Ballorain et al., **CHAPITRE 3**). In the present study, we considered only communities C2 and C3, which account for 80 % of the total surface area of the meadow. C2 is a *H. uninervis*-dominated community (where *H. ovalis*, *C. rotundata* and *C. serrulata* occurred), while C3 is dominated by *H. uninervis*- and *S. isoetifolium* (where *H. ovalis*, *C. rotundata*, *C. serrulata*, and *T. hemprichii* also occur). The seagrass meadow of N'Gouja is an important feeding site for both immature and mature green turtles (Roos et al. 2005, Taquet et al. 2006, Ballorain et al. **CHAPITRES 3, 4**). Green turtles are present year-round and are the main seagrass consumer in N'Gouja Bay. Apart from green turtles, juvenile surgeonfish (family *Acanthuridae*) and parrotfish (family *Scaridae*) have been observed to

graze on seagrass leaves and seagrass epiphytes (P. Chabanet, personal communication) but are relatively rare in the studied area. Furthermore, the absence of grazing scars on seagrass leaves indicates that invertebrate herbivores are not present.

### **Seagrass species succession**

In 2005 and in 2007-2008, we monitored seagrass species succession (i.e. species sequences that occur successively in the meadow) in the absence of cropping by green turtles. The absence of green turtles was simulated using exclosures consisting of a metal frame (1 m x 1 m x 0.5 m) covered with 5-cm wire mesh. These exclosures prevented intrusion by green turtles, but also excluded other large, yet rare, species (hawksbill turtles and sting and eagle rays) and demersal fish (e.g. *Acanthuridae*, *Bothidae*, *Carangidae*, *Lethrinidae*, *Mullidae*). Exclosures did not alter light and water flow conditions and did not prevent the entrance of small vertebrate and invertebrate species, such as small fish (e.g. *Acanthuridae*, *Balistidae*, *Gobiidae*, *Labridae*, *Lethrinidae*, *Scaridae*), arthropods (e.g. crabs and shrimps), molluscs (e.g. gastropods and bivalves), and echinoderms (e.g. *Asteridae* and *Holothuridae*). During experiments, algae and coral fragments were removed weekly from the exclosures wire mesh to maintain the original light and water flow conditions. Two different treatments were applied, as described below.

#### *Exclosures-A*

Four exclosures (**Table 1**), hereafter referred to as “exclosures-A”, were set in the C3 seagrass community (the community with the highest seagrass species richness) to investigate the seagrass colonisation process after the complete removal of seagrass and in the absence of green turtles. For each exclosure-A, seagrass species composition was recorded before the beginning of the experiment. All seagrass occurring within the exclosure was uprooted and removed by hand. Each exclosure was inspected every 10 days to: (a) determine the date of first occurrence of any seagrass species and, (b) estimate the rate of seagrass species colonisation by counting the total number of leaves for each seagrass species. For logistic reasons, exclosure-A experiment lasted 180 days in 2005 and 320 days in 2007-2008.

*Exclosures-B*

Eight other exclosures (**Table 2**), hereafter referred to as “exclosures-B”, were equally distributed within C2 and C3 seagrass communities to investigate the natural succession of seagrass in the absence of green turtles. For each exclosure-B, seagrass species composition was recorded at the beginning of the experiment. Exclosures were checked every 15 (10) days in 2005 (2008) to assess changes in seagrass species composition. Specific relative abundance and seagrass coverage (i.e. seagrass area relative to substrate) were estimated using visual abundance (Ia) and coverage (Ic) percentage classes, respectively. Percentage classes of Ia and Ic were scaled as follows: [0%; 5%], [5%; 25%], [25%; 50%], [50%; 75%], [75%; 100%]. For logistic and climatic reasons, experimental duration varied for exclosures-B, lasting from 45 days (in 2005) to 400 days (in 2007-2008).

To assess initial conditions and potential changes in composition, density, biomass, and structure of the seagrass meadow, we randomly deployed 30 control quadrats (25 x 25 cm) equally shared between C2 and C3 communities in August 2007 and May 2008 (at the beginning and at the end of the exclosure experiments, respectively). For each quadrat, all seagrass leaves were collected by hand and rinsed under clear water to remove sediment remains, before being separated according to species. Seagrass leaves were counted and dried between two sheets of linen before being weighed (fresh weight, FW) with an electronic spring balance (DL-501 Denver Instruments, Colorado, USA; resolution  $\pm 0.1$  g).

**Statistical analyses**

Statistical analyses were conducted using SYSTAT (Version 9.0, © SPSS Inc. 1998) and significance was set for  $P < 0.05$ . Before conducting parametric analyses, all data were tested for normality and heteroscedasticity and appropriate parametrical or non-parametrical testing was used accordingly. Values are expressed as mean  $\pm$  standard error (se).

## Results

### Control quadrats

Monitoring of all 60 random control quadrats deployed in August 2007 and May 2008 indicated that C2 and C3 communities accounted for  $3.5 \pm 0.5$  and  $5.0 \pm 0.6$  of seagrass species, respectively (four of them being present in both communities, **Table 1**). Seagrass density and biomass were almost three and five times higher in C3 than in C2 communities, respectively, and did not change significantly during the 10 months of enclosure experiments (exclosures-B) in 2007-2008 (**Table 1**). *H. uninervis* had the highest leaf density in both communities (i.e. 71.2 % and 60.4 % of the overall leaf density;  $\chi^2_4 = 189.4$ ,  $P < 0.001$  and  $\chi^2_4 = 120.6$ ,  $P < 0.001$ , for C2 and C3, respectively) and the highest fresh leaf biomass in C2 (i.e. 71.6 % of the total leaf biomass,  $\chi^2_4 = 80.8$ ,  $P < 0.001$ ). In the C3 community, *S. isoetifolium* had the highest fresh leaf biomass (64.6 %,  $\chi^2_4 = 12.1$ ,  $P = 0.017$ ).

### Early successional stage (Exclosures-A)

Exclosures-A were used to investigate the specific strategies involved in the colonisation process after total removal of existing seagrass and in absence of green turtles. In the four exclosures-A ( $n = 1$  in 2005,  $n = 3$  in 2007-08), the first leaves did not appear before 60 days into the experiment, while all colonising seagrass species were present in the seagrass meadow outside the exclosures. In all exclosures-A, *H. uninervis* was the first species to appear ( $70 \pm 7$  days after removal,  $n = 4$  exclosures), followed by *H. ovalis* ( $96 \pm 18$  days,  $n = 4$  exclosures), *S. isoetifolium* ( $150 \pm 30$  days,  $n = 4$  exclosures), *C. rotundata* (260 days,  $n = 1$  exclosure), *T. hemprichii* ( $285 \pm 25$  days,  $n = 2$  exclosures), and *C. serrulata* (290 days,  $n = 1$  exclosure) (**Figs. 1 and 2**). For each exclosure, the total number of leaves, and the number of seagrass species increased throughout the experiment (**Table 2**). Three to four seagrass species were present in each exclosure after 180 days and 320 days into the experiment in 2005 and 2007-2008, respectively. Because of different meteorological conditions (a cyclone passed through the study site in late January 2008) and differences in experimental duration between years, further analyses were performed separately for each year.

In 2005, the mean number of seagrass leaves and the mean daily rate of leaf production increased throughout the experiment (Spearman's correlation  $r_s = 0.99$ ,  $P < 0.001$  and  $r_s = 0.85$ ,  $P < 0.001$ , respectively,  $n = 180$  days in both cases; **Table 2**). From the beginning of the experiment, the mean daily rate of leaf production of all seagrass species considered together was  $5.8 \pm 1.9$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ , but differed significantly between seagrass species (Kruskal-Wallis test  $KW_{2,48} = 9.26$ ,  $P = 0.010$ ): *H. ovalis* was the most productive species ( $5.0 \pm 1.9$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ ), followed by *H. uninervis* with  $0.7 \pm 0.2$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ , and *S. isoetifolium* with  $0.1 \pm 0.0$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ .

In 2007-2008, the number of seagrass leaves also increased throughout the experiment ( $r_s = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 170$  days, **Table 2, Fig. 1**), until a drastic drop occurred following the cyclonic event (reduction by  $96.9 \pm 2.2$  %, with *H. ovalis* being most affected). After the cyclonic event, the number of seagrass leaves increased again progressively, ( $r_s = 1$ ,  $n = 150$  days, **Table 2, Fig. 1**). The mean daily rate of leaf production in 2007-2008 increased throughout the experiment ( $r_s = 0.60$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 320$  days) but was lower than in 2005 for the equivalent experimental duration (170 days) (**Fig. 1**). From the beginning to the end of the experiment, the mean daily rate of leaf production was  $2.8 \pm 1.9$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$  for all seagrass species together, but differed significantly between seagrass species ( $KW_{5,570} = 121.2$ ,  $P < 0.001$ ): *H. uninervis* was the most productive species with  $1.3 \pm 0.1$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ , followed by *S. isoetifolium* with  $1.1 \pm 0.4$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ , *H. ovalis* with  $0.5 \pm 0.5$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ , and *C. rotundata*, *C. serrulata*, and *T. hemprichii* with less than  $0.1 \pm 0.0$  leaves  $d^{-1} m^{-2}$ .

### Late successional stage (Exclosures-B)

Exclosures-B were used to investigate ecological succession in terms of changes in seagrass richness in the absence of green turtles. In 8 exclosures-B ( $n = 2$  in 2005,  $n = 6$  in 2007-2008), seagrass species richness changed throughout the experiment:  $41.7 \pm 8.3$  % and  $40.0 \pm 11.5$  % of the initial seagrass species disappeared within 310 days in C2 and C3 communities, respectively ( $n = 2$  and  $n = 3$  exclosures, respectively). The following general pattern was observed: *H. ovalis* disappeared within the first  $100.0 \pm 2.6$  days, while *H. uninervis* steadily declined throughout the experiment. By contrast, *S. isoetifolium* and *T. hemprichii* steadily increased during the experiment (**Fig. 3, Table 3**). Concurrently, the seagrass species number decreased over the course of the experiment (**Table 3**). This was

particularly obvious in the richest seagrass community (C3), where seagrass species number declined by 40 % and 60 % after 310 and 400 days into the experiment, respectively (n = 4, and n = 1 enclosures, respectively) (**Fig. 3**). Seagrass coverage changes during the experiment differed between the eight enclosures: in five out of eight enclosures-B we observed a steady increase over time, while it did not change in the remaining three enclosures (**Table 3, Fig. 4**). The cyclone caused a decrease of seagrass coverage in all but one enclosure (C2-B1\_2007), but did not affect the pattern of seagrass richness/abundance change (**Figs. 3 and 5**).

## **Discussion**

At the time of our study, the seagrass meadow at N’Gouja was highly diversified, consisting of 8 species, which were structured into two main communities. The meadow was restricted to a particular area, exploited year-round by a significant population of green turtles (about 250 individuals; Ballorain et al. **CHAPITRE 3**). The seagrass species richness was illustrated by the occurrence of five seagrass species in the 60 control quadrats, deployed within main communities, C2 and C3. Monitoring of these control quadrats over a 10 months period indicated that the structure of the seagrass meadow naturally exploited by green turtles was stable during the main study period. Yet, in the absence of green turtles, experimentally simulated using enclosures, seagrass biomass increased (**Fig. 4**) and successional stages changed when compared with natural conditions. This indicates that the animals excluded from the enclosures have a significant impact on seagrass biomass and composition. In our study site, this mostly concerned the numerous large seagrass consumers, namely green turtles. However, it also concerned rarely occurring none seagrass consumers such as: demersal fish, hawksbill turtles, eagle rays and stingrays that might affect seagrass dynamics. Although eagle rays and stingrays may have a strong mechanic impact on seagrass meadows through their search of infaunal prey (thereby contributing to seagrass dynamics, DeWitt 2009), their impact on our study site was more isolated and limited compared with the extensive cropping by green turtles. We are therefore confident that our enclosure experiment mostly demonstrates the absence of the cropping impact of green turtles, even if the impact of other excluded species should not be ignored and requires further investigation. Enclosures did not disrupt important ecosystem functions of infaunal species (e.g. burrowing shrimps, polychaete worms, crabs, echinoderms) that

contribute to seagrass system functioning in terms of productivity, distribution and survival by acting as bioturbators (sediment reworking and root-rhizome disruption) and bio-irrigators (water and solute transfer from water to sediment) (DeWitt 2009).

### Seagrass successional processes

In a first step, we investigated the successional processes through which seagrass species colonise empty areas, free of large seagrass consumers. In this first experiment, all seagrass was manually uprooted and green turtles artificially removed using exclosures-A. The first species to colonise the empty areas were the pioneer species *H. ovalis* and *H. uninervis*. *S. isoetifolium*, *C. rotundata*, *T. hemprichii*, and *C. serrulata* were sighted in succession only several months after the beginning of the experiment. Differences in seagrass colonisation patterns between 2005 (from February to August) and 2007-2008 (from August to June) mostly concerned the daily rate of leaf production of *H. ovalis* and *H. uninervis* and might be related to seasonal variations in seagrass meadow structure and productivity (Lanyon and Marsh 1995). Our results are consistent with seagrass colonisation patterns observed after artificial removal at other multispecific tropical seagrass meadows (Philippines: Rollon et al. 1998; Queensland, Australia: Aragonés and Marsh 2000, Rasheed 2004) or after cyclonic devastation (Queensland: Birch and Birch 1984). In N'Gouja, the seagrass colonisation process most likely occurred by vegetative propagation, since we observed neither flowers, nor fruits for the duration of our experiments throughout the study area. Recovery by vegetative propagation was observed in the Caribbean and in Northern Queensland (Williams 1990, Rasheed 2004) during similar, small-scale removal experiments. By contrast, sexual reproduction is more likely to occur during large-scale re-colonisation processes (Duarte and Sand-Jensen 1990). Vegetative propagation is considered to be a life-history strategy for rapid recovery of disturbed seagrass areas.

In a second round of experiments, we investigated the successional processes occurring in a seagrass meadow by excluding green turtles from particular plots (exclosures-B) while leaving seagrass species undisturbed. In exclosures-B, the successional stage mostly changed as follows: *H. ovalis* and *H. uninervis* disappeared for the benefit of *S. isoetifolium* and *T. hemprichii*, which expanded. Using exclosures-A and -B, we were able to determine the seagrass successional process on the meadow in the absence of a major

disturbance (cropping by green turtles). Pioneer species (*H. ovalis* and *H. uninervis*) stabilized the empty sediment and allowed the colonisation by slower-growing but long-lived and more competitive secondary colonizer species (*S. isoetifolium*, *C. rotundata*, *C. serrulata*, *T. hemprichii*), and, ultimately, climax species (Clement 1936, Connell and Slatyer 1977). However, longer experiments are needed to investigate the complete trajectory of the seagrass succession at N'Gouja culminating in a stable climax stage. Interestingly, we may note the homology in the successional processes reported in Atlantic and Indo-Pacific seagrass meadows: in both oceanic regions, all three genera *Halodule*, *Syringodium* and *Thalassia* are represented by close species inhabiting the same ecological niche, also referred to as twin species (McMillan 1980). The species pairs in the western Atlantic and the Indo-Pacific consist of *Halodule wrightii* / *H. uninervis*, *Syringodium filiforme* / *S. isoetifolium* and *Thalassia testudinum* / *T. hemprichii*. In Caribbean seagrass meadows, *H. wrightii* is considered as the pioneer species, which is succeeded by *S. filiforme* and, ultimately, by the climax species *T. testudinum* (den Hartog 1971, Patriquin 1975, Zieman 1982, Williams 1990, Gallegos et al. 1994). We suggest that *T. hemprichii* is the last successional species to occur in the absence of cropping by green turtles. Accordingly, the high cropping pressure of green turtles can explain why *T. hemprichii* did not invade the multispecific seagrass meadow of N'Gouja and was present only with a scattered distribution (Ballorain et al. **CHAPITRE 3**).

In the context of global change, extreme and short weather events, such as cyclones, are predicted to increase in frequency and intensity (Webster et al. 2005). Forecasting the response of seagrasses to such disturbances is important to estimate ecosystem changes. In view of a cyclonic event, our study shows that pioneer species, such as *H. ovalis*, are the most vulnerable, as has been reported for Northern Queensland (Rasheed 2004). Mid-successional stages and dense seagrass plots (exclosures-B) were proportionately less impacted (in terms of seagrass coverage and species abundance) than seagrass plots colonized by scattered pioneer seagrass species (exclosures-A). Cyclonic events primarily lead to mechanic disturbances due to the hydrodynamic action, suggesting that shallow-rooted *H. ovalis* may be more easily uprooted than other species. In addition, sediment movements associated with cyclonic events also may bury seagrass and increase water turbidity (by re-suspending fine sediments), leading to light deprivation episodes and having a negative impact on seagrass productivity and survival (Preen et al. 1995, Longstaff et al. 1999, Peralta et al. 2002). Accordingly, seagrass coverage, species richness, and



successional stage could determine the resistance and the resilience of seagrass communities to extreme weather events.

### **Role of green turtles**

In the absence of cropping by green turtles in enclosures-B, our study found that seagrass richness decreased, while successional stages were altered: intermediate species *S. isoetifolium* and slow-colonising seagrass species *C. serrulata* and *T. hemprichii* progressively replaced pioneers *H. ovalis* and *H. uninervis*. This contrasted with control quadrats, which were representative of the highly diversified seagrass meadow naturally exploited by green turtles (with *H. ovalis* and *H. uninervis* occurring in large quantities). This suggests that green turtles limit the seagrass successional trajectory and maintain an intermediate successional stage. Indeed, the mid-successional stage has been shown to persist if specific competition for nutrients is offset by frequent disturbances or environmental changes (Williams 1990, Fourqurean et al. 1995). In the absence of green turtles, a decrease of species richness and seagrass abundance of highly digestible pioneer species may cause a poorer-quality habitat in terms of food resources for putative immigrant herbivorous species (Klumpp et al. 1989, Cebrián and Duarte 1998, Mariani and Alcoverro 1999), but also in terms of associated epifauna and infauna assemblages (Orth et al. 1984, Bologna and Heck 2002, Micheli et al. 2008). It might also have a negative impact on ecosystem function (e.g. primary production, nutrient cycling) and services (e.g. erosion and sedimentation control, disturbance regulation) (Duarte 2000). This indicates that green turtles of N'Gouja Bay might act as ecosystem allogenic engineers (sensu Jones et al. 1994) by altering the composition of their habitat and modulating ecological niches for other species. Similar suggestions have been advanced for hawksbill turtles who prey on sponges and who might maintain reef biodiversity by influencing spatial competition and local succession in reef ecosystems (van Dam and Diez 1997, León and Bjorndal 2002). In conclusion, substantial reductions in the number of green turtles could lead to a degradation of the habitat, both functional, structural, and nutritional, as was recently suggested (Aragones et al. 2006). Indeed, manipulative grazing simulations have shown that cropping by green turtles alter the structure and dynamics of mono- and multispecific seagrass meadows by improving seagrass productivity and nutritional quality, such as energy level and leaf nitrogen concentration (Aragones et al. 2006, Kuiper-Linley 2007, Moran and Bjorndal 2007). In the

present context of global change with potential species extinction, it is timely to understand the role of species in ecosystem functioning. Forecasting the impact of a decline in endangered species, which could furthermore be considered as allogenic ecosystem engineers (as is the case of green turtles), is critical for predicting potential ecological changes in marine ecosystems (Coleman and Williams 2002). By focusing on the ecological role of foundation species (such as green turtles and their impact on marine coastal biodiversity), we may provide new insights allowing us to develop efficient management policies and conservation strategies for endangered sea turtles and their habitats.

### Acknowledgements

We are grateful to the Agriculture and Forestry Administration of Mayotte Island (DAF), the General Council of Mayotte Island (CDM) and the Jardin Maoré Hotel for their financial and technical support. We especially thank D. Chanfi, K. Ahamed, and M. Quillard (CDM), R. Rolland, J-P. Arnaud, and F. Barthelat (DAF), P. Stefanica, F. Bourgeois and B. Fichou (Jardin Maoré), A. Loricourt and C. Ducordeau (Kelonía), and P. Denisot (Oulanga na Nyamba Association) for their field assistance. Funding was provided by Regional Council of Reunion Island, the European Social Fund (ESF), and the French National Agency of Research (ANR, “ESTVOI” project). Finally, we would like to thank L. Bigot (University of La Réunion), P. Chabannet (Research Institute for the Development) and V. Viblanc (CNRS IPHC) for their helpful comments.

### References

- Aragones, L., Marsh, H., 2000. Impact of dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. *Pac. Conserv. Biol.* 5, 277-288.
- Aragones, L.V., Lawler, I.R., Foley, W.J., Marsh, H., 2006. Dugong grazing and turtle cropping: grazing optimization in tropical seagrass systems? *Oecologia*, 149, 635-647.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J., 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *J. Wildl. Manage.* 62(4), 1165-1183.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J., Frank, D.A., 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecol. Appl.* 13(5), 1325-1337.
- Bakker, E.S., Ritchie, M.E., Olf, H., Milchunas D.G., Knops J.M.H., 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecol. Lett.* 9, 780-788.
- Birch, W.R., Birch, M., 1984. Succession and pattern of tropical intertidal seagrasses in Cockle Bay, Queensland, Australia: A decade of observations. *Aquat. Bot.* 19(3-4), 343-368.
- Bjorndal, K.A., 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.* 56, 147-154.
- Bologna, P.A.X., Heck, K.L.Jr, 2002. Impact of habitat edges on density and secondary production of seagrass-associated fauna. *Estuaries* 25, 1033-1044.
- Cebrian, J., Duarte, C.M., 1998. Patterns In leaf herbivory on seagrasses. *Aquat. Bot.* 60, 67-82.

- Clements, F.E., 1936. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.* 24, 252-284.
- Coleman, F.C., Williams, S.L., 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: Potential consequences for biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 17, 40-43.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *Am. Nat.* 111, 111-1144.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J-P, Dussault, C., Waller D.M., 2004. Ecological impact of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113-147.
- Dayton, P.K., 1972. Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. In: Parker, B.C. (Ed.), *Proc. Coll. Conserve. Probl. Antarctica*. Lawrence, K.S., Allen Press, pp.81-96.
- den Hartog, C., 1971. The dynamic aspect in the ecology of sea-grass communities. *Eur. Mar. Biol. Sym.* 6, 101-112.
- DeWitt, T.H., 2009. The effects of bioturbation and bioirrigation on seagrasses In: Nelson, W. G. (Ed.), *Seagrasses and Protective Criteria: A Review and Assessment of Research Status*. Office of Research and Development National Health and Environmental Effects Research Laboratory, US Environmental Protection Agency, Newport, pp. 10.1-10.23.
- Duarte, C.M., 2000. Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 117-131.
- Duarte, C.M., Cebrian, J., 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnol. Oceanogr.* 41, 1758-1766.
- Duarte, C.M., Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: A reassessment. *Aquat. Bot.* 65, 159-174.
- Duarte, C.M., Sand-Jensen, K., 1990. Nutrient constraints on establishment from seed and on vegetative expansion of the Mediterranean seagrass *Cymodocea nodosa*. *Aquat. Bot.* 54, 279-286.
- Fletcher, W.J., 1987. Interactions among Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. *Ecol. Monogr.* 57, 89-109.
- Fourqurean, J.W., Powell, G.V.N., Kenworthy, W.J, Zieman, J.C., 1995. The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. *Oikos* 72, 349-358.
- 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, 99-104.
- Georges, J-Y, Le Maho, Y., 2003. Réponses des écosystèmes marins et insulaires aux changements climatiques *C. R. Geosci.* 335, 551-560.
- Hay, M.E., 1997. The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. *Coral Reefs* 16(Suppl.), S67-S76.
- Hay, M.E., Steinberg, P.D., 1992. The chemical ecology of plant-herbivore interactions in marine versus terrestrial communities. In: Rosenthal, J., Berenbaum, M. (Eds.), *Herbivores: their interaction with secondary metabolites, evolutionary and ecological processes*. Academic Press, San Diego, pp. 371-413.
- Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press, 298p.
- Hily, C., Bouteille, M., 1999. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Life Sci.* 322, 1121-1131.
- Hobbs, N.T., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *J. Wildl. Manage.* 60, 695-713.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Klumpp, D.W., Howard, R.T., Pollard, D. 1989. Trophodynamics and nutritional ecology of seagrass communities. In: Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Shepherd, S.A. (Eds.), *Biology of seagrasses: a treatise of the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Elsevier, Amsterdam, pp. 394-457.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1997. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 4<sup>th</sup> edition, Editions Blackwell Science Ltd., Oxford, 456p.

- Kuiper-Linley M., Johnson, C.R., Lanyon, J.M., 2007. Effects of simulated green turtle regrazing on seagrass abundance, growth and nutritional status in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia. *Mar. Freshwater Res.* 58, 492-503.
- Lanyon, J.M., Marsh, H., 1995. Temporal changes in the abundance of some tropical intertidal seagrasses in North Queensland. *Aquat. Bot.* 49, 217-237.
- Le Maho, Y., 2002. Nature and function. *Nature* 416, 21.
- León, Y.M., Bjorndal, K.A., 2002. Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 249-258.
- Longstaff, B.J., Dennison, W.C., 1999. Seagrass survival during pulsed turbidity events: the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquat. Bot.* 65, 105-121.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., 2001. Biodiversity and Ecosystem functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294, 804-808.
- Lubchenco, J., Gaines, S.D., 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions: I. Populations and communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12, 405-437.
- Mann, K.H., Lazier, J.K.N., 1991. Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Mariani, S., Alcoverro, T., 1999. A multiple-choice feeding-preference experiment utilising seagrasses with a natural population of herbivorous fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189, 295-299.
- McMillan, C., 1980. Isozymes of tropical seagrasses from the Indo-Pacific and the Gulf of Mexico-Caribbean. *Aquat. Bot.* 8, 163-172.
- McNaughton, S.J., 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecol. Monogr.* 55, 259-294.
- Micheli, F., Bishop, M.J., Peterson, C.H., Rivera, J., 2008. Alteration of seagrass species composition and function over two decades. *Ecol. Monogr.* 78, 225-244.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecol. Monogr.* 63(4), 327-366.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Burke, I.C., 1998. Livestock grazing: Animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem function. *Oikos* 83, 65-74.
- Moran, K., Bjorndal, K., 2007. Simulated green turtle grazing affects nutrient composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.* 150, 1083-1092.
- Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Olf H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* 13, 261-265.
- Orth R.J., Heck, K.L. Jr, van Montfrans, J., 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* 7(4A), 339-350.
- Packard, J.M., 1984. Impact of manatees *Trichechus manatus* on seagrass communities in eastern Florida. *Acta Zool. Fennica* 172, 21-22.
- Patriquin, D.G., 1975. "Migration" of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. *Aquat. Bot.* 1, 163-189.
- Peralta, G., Pérez-Lloréns, J.L., Hernández, I., Vergara, J.J., 2002. Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 269, 9-26.
- Power, M.E., 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, 73, 733-746.
- Preen, A., 1995. Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 124, 201-213.
- Preen, A.R., Lee Long, W.J., Coles, R.G., 1995. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km<sup>2</sup> of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat Bot* 52, 3-17.
- Rasheed, M.A., 2004. Recovery and succession in a multi-species tropical seagrass meadow following experimental disturbance: the role of sexual and asexual reproduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 310, 13-45.

- Rollon, R.N., De Ruyter Van Steveninck, E.D., Van Vierssen, W., Fortes, M.D., 1998. Contrasting Recolonization Strategies in Multi-Species Seagrass Meadows. *Mar. Pollut. Bull.* 37(8-12), 450-459.
- Roos, D., Pelletier, D., Ciccione, S., Taquet, M., Hughes, G., 2005. Aerial and snorkelling Census Techniques (observations) for estimating green turtle abundance on foraging areas: a pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). *Aquat. Living Resour.* 18, 193-198.
- Suominen, O., Persson, I-L, Danell, K., Bergström, R., Pastor, J., 2008. Impact of simulated moose densities on abundance and richness of vegetation, herbivorous and predatory arthropods along a productivity gradient. *Ecography* 31, 636-645.
- Taquet, C., Taquet, M., Dempster, T., Soria, M., Ciccione, S., Roos, D., Dagorn, L., 2006. Foraging rhythms of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 306, 295-302.
- Thomas, CD, Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Valentine, J.F., Heck, K.L. Jr, 1999. Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 176, 291-302.
- van Dam, R.P., Diez, C.E., 1997. Predation by hawksbill turtles on sponges at Mona Island, Puerto Rico. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 2, 1421-1426.
- van Langevelde, F., van de Vijer, C.A.D.M., Kumar, L., van de Koppel, J., de Ridder, N., van Andel, J., Skidmore, A.K., Hearne, J.W., Stroosnijder, L., Bond, W.J., Prins, H.H.T., Rietkerk, M., 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savannah ecosystems. *Ecology* 84, 337-350.
- Webster, P.J., Holland, G.J., Curry, J.A., Chang, H-R, 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309, 1844-1846.
- Williams, S.L., 1988. *Thalassia tetudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Mar. Biol.* 98, 447-455.
- Williams, S.L., 1990. Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. *Ecol. Monogr.* 60, 449-469.
- Ziemann, J., 1982. The ecology of seagrasses of south Florida: a community profile. *US Fish Wildl. Serv. Prog. FWS/OBS-82/25* 124, 1-26.

**Table 1.** Assessment of seagrass density and biomass in 30 random control quadrats (25 x 25 cm), equally distributed between C2 and C3 communities at the beginning (August 2007) and the end (May 2008) of the green turtle exclusion experiments in 2007-2008

	Seagrass density (leaf number m <sup>-2</sup> (%))			Seagrass biomass (g m <sup>-2</sup> (%))		
	August 2007 (n = 30 quadrats)	May 2008 (n = 30 quadrats)	$\chi^2$ test, P-value	2007 (n = 30 quadrats)	2008 (n = 30 quadrats)	$\chi^2$ test, P-value
<b>Community C2</b>						
<i>H. ovalis</i>	225.1 ± 123.3 (21.5)	395.7 ± 252.3 (30.9)	2.89, 0.41	1.0 ± 0.7 (24.3)	1.8 ± 1.3 (29.3)	2.50, 0.48
<i>H. uninervis</i>	793.6 ± 229.9 (75.8)	865.1 ± 185.8 (67.5)		3.0 ± 1.0 (75.7)	4.3 ± 1.0 (69.0)	
<i>C. serrulata</i>	7.5 ± 6.3 (0.7)	0.0 ± 0.0 (0)		0.0 ± 0.0 (0)	0.0 ± 0.0 (0)	
<i>C. rotundata</i>	20.3 ± 12.1 (1.9)	21.3 ± 11.0 (1.7)		0.0 ± 0.0 (0)	0.1 ± 0.0 (1.7)	
Overall	1046.4 ± 273.0 (100)	1282.1 ± 260.7 (100)		5.8 ± 2.1 (100)	6.6 ± 1.6 (100)	
<b>Community C3</b>						
<i>H. ovalis</i>	144.0 ± 56.2 (5)	353.1 ± 94.1 (12.4)	5.57, 0.23	0.4 ± 0.3 (1.4)	1.3 ± 0.5 (3.6)	4.43, 0.35
<i>H. uninervis</i>	1774.9 ± 349.7 (61.8)	1677.9 ± 304.6 (59.0)		7.9 ± 1.8 (26.3)	9.5 ± 2.0 (26.9)	
<i>C. serrulata</i>	21.3 ± 20.2 (0.7)	76.8 ± 45.9 (2.7)		0.2 ± 0.2 (0.7)	1.7 ± 1.1 (4.9)	
<i>C. rotundata</i>	126.9 ± 43.9 (4.4)	57.6 ± 23.0 (2.0)		1.1 ± 0.5 (3.6)	1.0 ± 0.4 (2.9)	
<i>S. isoetifolium</i>	806.4 ± 145.7 (28.1)	676.3 ± 71.2 (23.8)		20.4 ± 4.1 (68.0)	21.8 ± 3.2 (61.7)	
Overall	2873.6 ± 416.5 (100)	2841.6 ± 331.2 (100)		30.7 ± 5.3 (100)	36.6 ± 4.0 (100)	

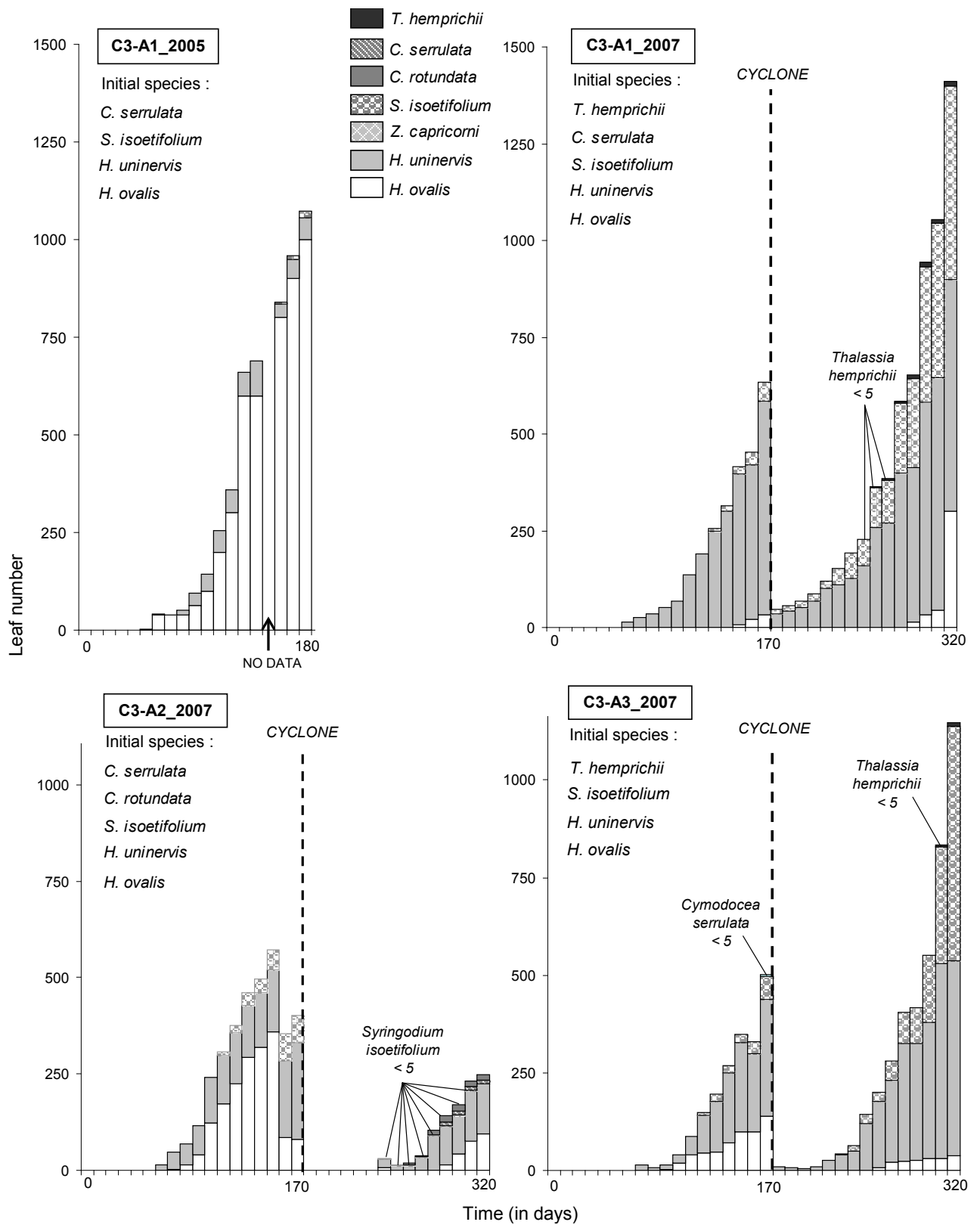
**Table 2.** Temporal changes in the number of seagrass leaves and seagrass species number within four green turtle exclosures-A fixed on the seagrass meadow of N'Gouja, Mayotte, in 2005 (n = 1 exclosure) and 2007-2008 (n = 3 exclosures) (see **Fig. 1**). Results are expressed with Spearman's correlation coefficient  $r_s$  (P-value). Note that a cyclonic event took place in 2008.

Exclosures-A	Start time	Experiment duration (days)		Seagrass leaf number						Total seagrass	Species number
				<i>Halophila ovalis</i>	<i>Halodule uninervis</i>	<i>Syringodium isoetifolium</i>	<i>Cymodocea rotundata</i>	<i>Cymodocea serrulata</i>	<i>Thalassia hemprichii</i>		
C3-A1_2005	February 2005	180		0.99 ( $< 0.001$ )	0.89 ( $< 0.001$ )	0.64 (0.004)				0.99 ( $< 0.001$ )	0.92 ( $< 0.001$ )
C3-A1_2007	August 2007	170	before cyclone	0.66 (0.004)	0.99 ( $< 0.001$ )	0.81 ( $< 0.001$ )				0.99 ( $< 0.001$ )	0.95 ( $< 0.001$ )
		150	after cyclone	0.61 (0.017)	1.00 ( $< 0.001$ )	1.00 ( $< 0.001$ )			0.92 ( $< 0.001$ )	1.00 ( $< 0.001$ )	0.78 (0.001)
C3-A2_2007	August 2007	170	before cyclone	0.86 ( $< 0.001$ )	0.99 ( $< 0.001$ )	0.89 ( $< 0.001$ )				0.94 ( $< 0.001$ )	0.94 ( $< 0.001$ )
		150	after cyclone	0.75 (0.001)	0.95 ( $< 0.001$ )	0.62 (0.014)	0.89 ( $< 0.001$ )	0.77 (0.001)		0.96 ( $< 0.001$ )	0.92 ( $< 0.001$ )
C3-A3_2007	August 2007	170	before cyclone	0.95 ( $< 0.001$ )	0.97 ( $< 0.001$ )	0.85 ( $< 0.001$ )				0.97 ( $< 0.001$ )	0.96 ( $< 0.001$ )
		150	after cyclone	0.92 ( $< 0.001$ )	0.98 ( $< 0.001$ )	0.98 ( $< 0.001$ )				0.59 (0.020)	0.96 ( $< 0.001$ )
Overall		170	before cyclone	0.93 ( $< 0.001$ )	0.98 ( $< 0.001$ )	0.88 ( $< 0.001$ )		0.20 (0.44)		0.98 ( $< 0.001$ )	0.98 ( $< 0.001$ )
		150	after cyclone	0.86 ( $< 0.001$ )	0.99 ( $< 0.001$ )	0.99 ( $< 0.001$ )	0.89 ( $< 0.001$ )	0.77 (0.001)	0.91 ( $< 0.001$ )	1.00	0.93 ( $< 0.001$ )

**Table 3.** Temporal changes in seagrass coverage (Ic), species relative abundance (Ia), and seagrass species number in green turtle exclosures-B fixed on the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte, in 2005 (n = 2 exclosures) and 2007-2008 (n = 6 exclosures) (see **Fig. 3**). Results are expressed with Spearman’s correlation coefficient  $r_s$  (P-value).

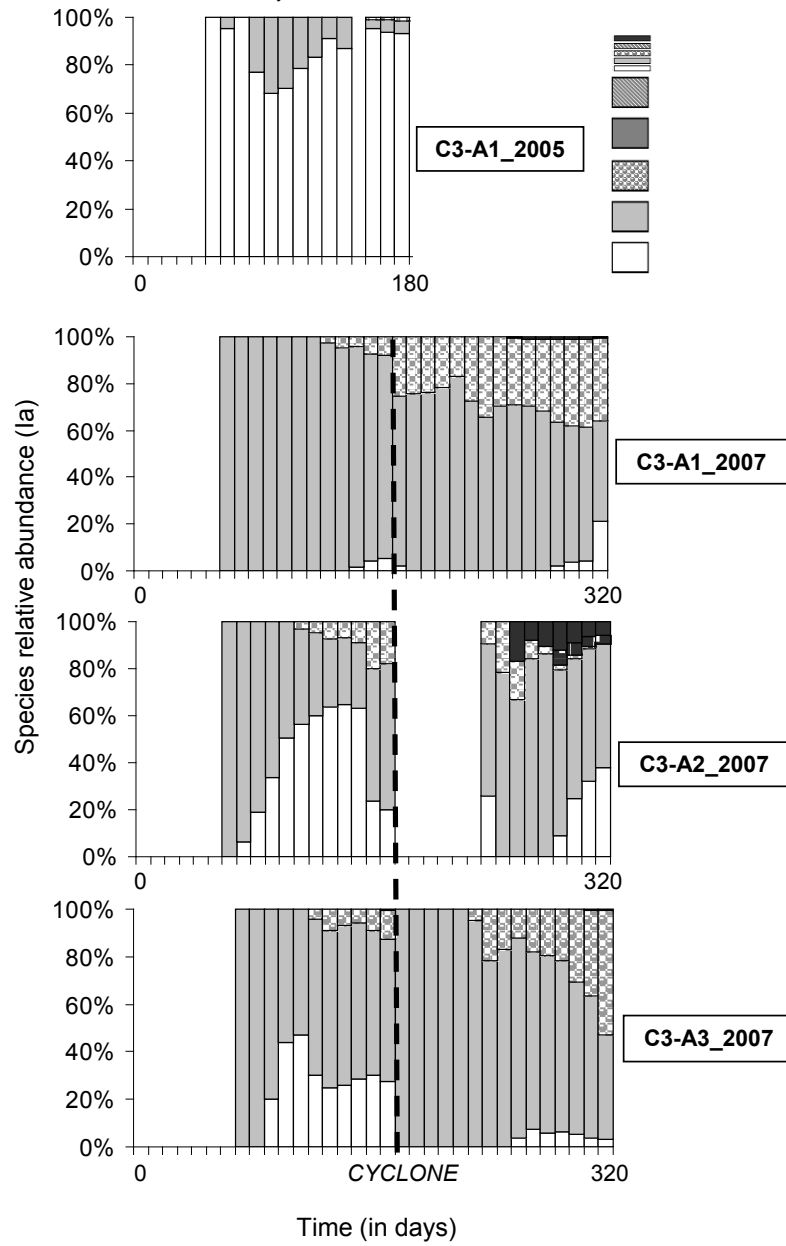
Exclosures-B	Time start	Experiment duration (days)	Ic	Ia						Species number	
				<i>Halophila ovalis</i>	<i>Halodule uninervis</i>	<i>Zostera capricorni</i>	<i>Cymodocea rotundata</i>	<i>Syringodium isoetifolium</i>	<i>Cymodocea serrulata</i>		<i>Thalassia hemprichii</i>
C2-B1-2005	May 2005	45	0	- 0.95 (0.051)	- 0.78 (0.225)	0				0.89 (0.106)	0.00
C2-B1-2007	August 2007	320	0.67 ( $< 0.001$ )	- 0.77 ( $< 0.001$ )	- 0.54 (0.001)			0.85 ( $< 0.001$ )		0.57 (0.001)	- 0.55 (0.001)
C2-B2-2007	August 2007	160	0.87 ( $< 0.001$ )	- 0.86 ( $< 0.001$ )	0.15 (0.557)		- 0.53 (0.029)	0.41 (0.104)			- 0.64 (0.006)
C2-B3-2007	August 2007	310	0.92 ( $< 0.001$ )	- 0.73 ( $< 0.001$ )	- 0.37 (0.034)		- 0.49 (0.004)	0.93 ( $< 0.001$ )			- 0.56 (0.001)
C3-B1-2005	March 2005	105	0		- 0.91 (0.002)			0.58 (0.134)	- 0.96 ( $< 0.001$ )	0.95 (0.001)	- 0.62 (0.1)
C3-B1-2007	August 2007	310	0.41 (0.018)	- 0.80 ( $< 0.001$ )	- 0.93 ( $< 0.001$ )			0.65 ( $< 0.001$ )	- 0.19 (0.29)	0.70 ( $< 0.001$ )	- 0.85 ( $< 0.001$ )
C3-B2-2007	August 2007	320	0.56 (0.001)	- 0.81 ( $< 0.001$ )	- 0.92 ( $< 0.001$ )			0.49 (0.003)	0.25 (0.165)	0.81 ( $< 0.001$ )	- 0.61 ( $< 0.001$ )
C3-B3-2007	August 2007	320	0	- 0.81 ( $< 0.001$ )	- 0.91 ( $< 0.001$ )			0.73 ( $< 0.001$ )	0.85 ( $< 0.001$ )	- 0.25 (0.170)	- 0.66 ( $< 0.001$ )



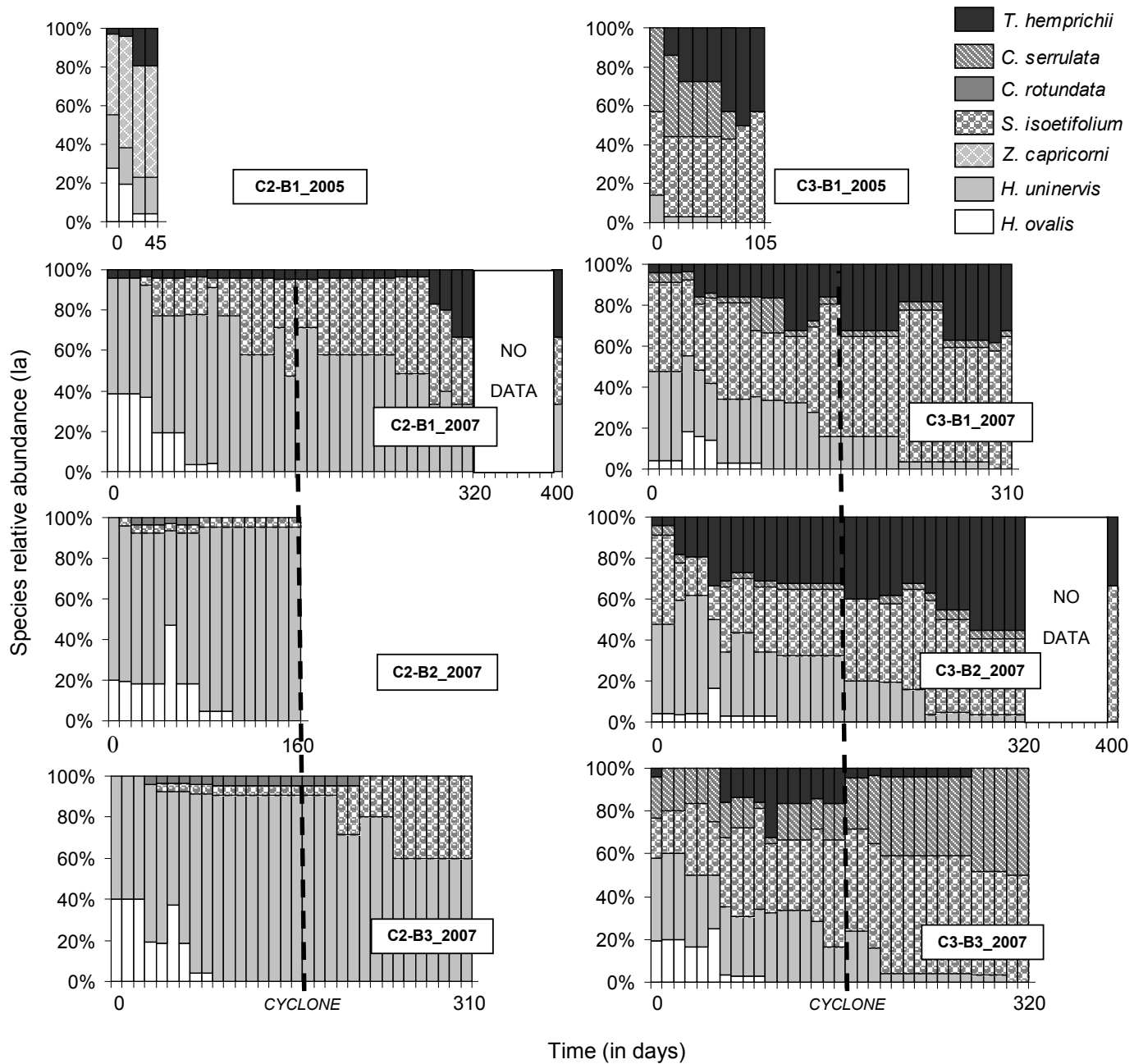


**Fig. 1.** Seagrass re-colonisation patterns in four green turtle exclosures-A in the C3 community (C3-A1\_2005, C3-A1\_2007, C3-A2\_2007, C3-A3\_2007) at the N'Gouja seagrass meadow, Mayotte.

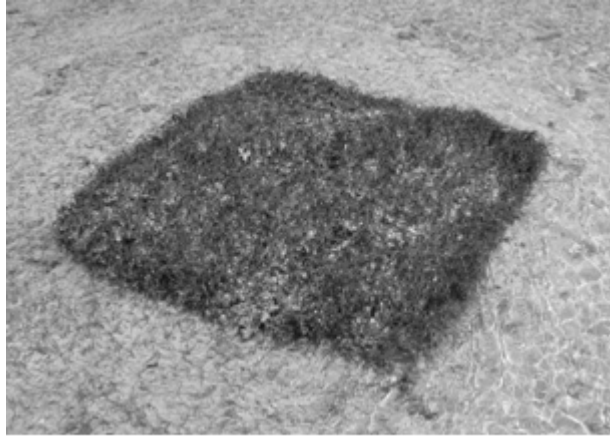
Histogram bars correspond to seagrass leaf number assessment, conducted every 10 days. Cyclonic event took place in 2008, after 170 days.



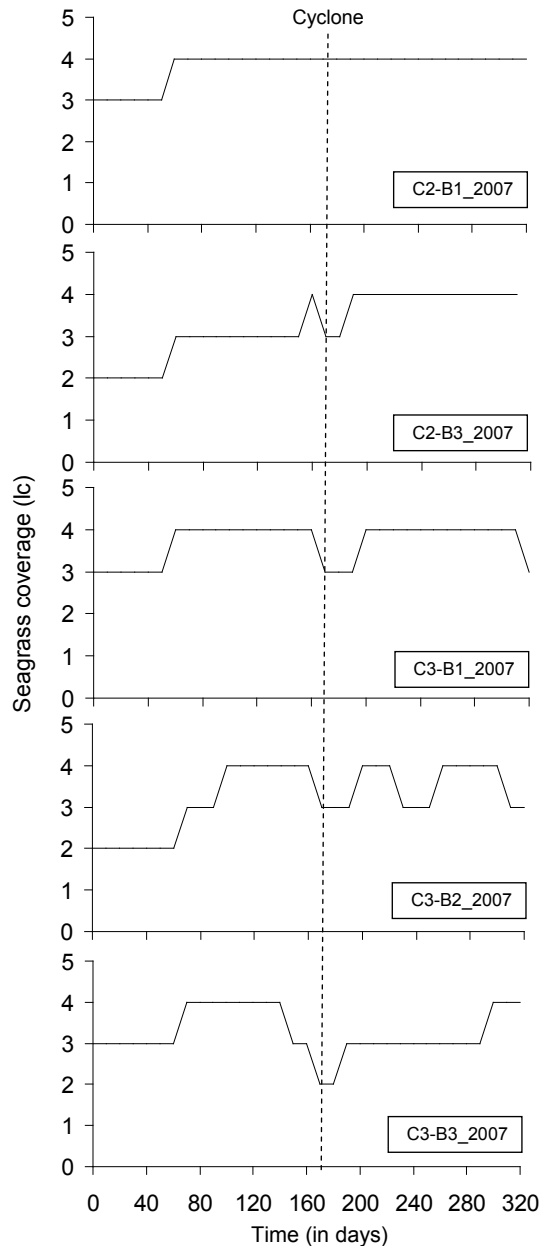
**Fig. 2.** Seagrass re-colonisation patterns in four green turtle exclosures-A in the C3 community (C3-A1\_2005, C3-A1\_2007, C3-A2\_2007, C3-A3\_2007) at the N'Gouja seagrass meadow, Mayotte. Histogram bars correspond to seagrass species relative abundance, assessed every 10 days. The cyclonic event took place in 2008, after 170 days.



**Fig. 3.** Seagrass succession in four green turtle enclosures-B in the C2 community (C2-B1\_2005, C2-B1-2007, C2-B2\_2007, C2-B3\_2007) and in the C3 community (C3-B1\_2005, C3-B1-2007, C3-B2\_2007, C3-B3\_2007) at the N’Gouja Bay seagrass meadow, Mayotte. Histogram bars correspond to seagrass species relative abundance, assessed every 15 days for the experiments in 2005 and every 10 days for the experiments in 2007. For each enclosure, the first bar corresponds to the initial composition. Enclosure-B C2-B2\_2007 was damaged in a cyclone event, 160 days into the experiment, and enclosures C2-B3\_2007 and C3-B1\_2007 were damaged in the cyclonic event after 310 days of experimentation.



**Fig. 4.** Photo of Exclosure-B (1 x 1 m) after removal at the end of the 400 days-experiment of green turtle exclusion in 2008 at the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte. During the experiment, seagrass coverage (Ic) increased from [5%; 25%] to [75%; 100%].



**Fig. 5.** Impact of the cyclonic event on seagrass coverage in five exclosures-B deployed for 310 days on the seagrass meadow of N’Gouja, Mayotte, in 2007-2008. Ic was scaled into 5 classes as follows: [0%; 5%], [5%; 25%], [25%; 50%], [50%; 75%], [75%; 100%].

CHAPITRE

8

**8 L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux  
environnementaux : *l'exemple de la protection des tortues  
marines***

Katia Ballorain

Nirmal Nivert

*Revue Juridique de l'Océan Indien (2009) 9 :107-135*



## L'évolution statutaire de Mayotte et les enjeux environnementaux : l'exemple de la protection des tortues marines

Katia Ballorain<sup>1,2</sup> Nirmal Nivert<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9

## Résumé

Mayotte, collectivité de l'Outre-Mer français, est un territoire dont la biodiversité est d'une variété et d'une richesse exceptionnelles et d'importance mondiale. Seulement, les écosystèmes qui lui sont associés sont, comme à l'échelle de la planète, de plus en plus soumis à l'impact des changements climatiques et de l'intensification des activités humaines. La préservation et la valorisation adaptées du patrimoine naturel exceptionnel de Mayotte constitue un défi que le Plan d'Aménagement et de Développement Durable a vocation à relever. La protection des tortues marines, et par conséquent de leurs habitats, dépend donc étroitement des orientations stratégiques décidées pour le développement de l'île de Mayotte. Or, il s'avère que ces orientations sont, elles-mêmes, directement liées aux évolutions statutaires que connaît l'île. Aussi, nous posons la question de savoir si l'évolution statutaire de Mayotte peut contribuer à approfondir et pérenniser la protection des tortues marines qui se trouvent sur son territoire. A l'analyse, une première investigation montre une relative indifférence du statut de Mayotte quant à la protection des tortues marines. En effet, placée sous souveraineté française, Mayotte est directement concernée par l'application des traités internationaux intéressant la protection des tortues marines. L'organisation politique de Mayotte, dans l'ordre international, ne devrait donc en rien interférer dans la pleine application de l'ensemble des dispositifs de protection des tortues marines. Cependant, des examens complémentaires tendent à accréditer l'idée que la départementalisation est toute indiquée pour conforter la protection des tortues marines qui nécessite l'adoption de dispositions internes. Le statut actuellement en mutation constitue un frein à la pleine effectivité des règles de conservation, mais la départementalisation permettra à terme d'accentuer le processus de clarification du droit applicable à Mayotte et d'assurer des moyens humains, matériels et financiers nécessaires à la protection de l'environnement. La règle de droit, si elle ne peut pas tout, doit en revanche constituer le meilleur cadre juridique à l'intérieur duquel il sera possible de faire de la protection de l'environnement une réalité. Le débat qui s'ouvre ainsi ne saurait se réduire, sans s'y soustraire non plus, à un débat local.



## Introduction

La France est, grâce à l'Outre-Mer, l'un des pays les plus riches au monde en matière de diversité biologique terrestre et marine. Cette diversité biologique est pourtant en crise.

Michel Durosseau, vice-président de la Société française pour le droit de l'environnement, faisait récemment ce constat saisissant : « Selon les données publiées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), 16 928 espèces sont menacées d'extinction dans le monde, soit 38 % des 44 838 espèces recensées par la Liste rouge<sup>1</sup>, dont 16 306 espèces menacées à des degrés divers et 65 espèces éteintes à l'état sauvage<sup>2</sup>. Parmi elles, 31% des espèces de reptiles sont menacées<sup>3</sup>. Maillon de transition dans l'histoire de l'évolution, reliant les amphibiens et les êtres primitifs de notre planète aux mammifères et aux oiseaux, les reptiles ont joué un rôle capital dans l'évolution du règne animal. Aujourd'hui, 40% des océans du globe sont gravement touchés par les activités humaines et les aires marines protégées couvrent moins de 1% des mers du globe. Les populations d'espèces marines ont baissé d'environ 14% entre 1970 et 2005<sup>4</sup>. Parmi elles, les tortues marines, menacées à l'échelle mondiale<sup>5</sup>, sont des espèces emblématiques de la biodiversité<sup>6</sup>. Elles sont des agents structurant des écosystèmes et de la dynamique des ressources naturelles<sup>7</sup>. Elles sont, en ce sens, des indicateurs biologiques de l'état de santé du milieu marin et littoral. Les tortues marines subissent principalement les effets de trois siècles de développement des activités humaines. Croissance démographique, pêche et pollution contribuent directement ou indirectement, par l'altération des habitats

---

<sup>1</sup> L'indicateur privilégié de suivi de l'état de la biodiversité dans le monde est la Liste rouge de l'UICN. Elle constitue l'inventaire mondial le plus complet de l'état de conservation global de toutes les espèces végétales et animales et permet d'identifier les priorités en matière de conservation.

<sup>2</sup> M. DUROUSSEAU, « Le constat : la biodiversité en crise », in Biodiversité et évolution du droit de la protection de la nature : réflexion prospective, *RJE* 2008, n° spécial, p. 12, ajoutant en outre : « Il est admis que les activités humaines et leurs conséquences en constituent les causes les plus importantes » (p. 13).

<sup>3</sup> Exemples de pourcentages d'espèces menacées à l'échelle mondiale : Mammifères : 21% , Oiseaux : 12% , Amphibiens : 30%, Poissons : 37%, Insectes : 50%, Coraux : 27%, Plantes : 70%. Cf. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org), Liste rouge de l'UICN, octobre 2008.

<sup>4</sup> Rapport Planète Vivante, *Rapport WWF, Zoological Society of London & Global Footprint Network*, 2008

<sup>5</sup> Les tortues marines sont classées sur la Liste Rouge 2008 de l'UICN. Selon l'organisation, six des sept espèces de tortues marines sont classées « menacées ». Ce classement signifie que l'espèce considérée est exposée au risque d'extinction. Cf. site Internet de l'UICN : <http://www.uicn.fr>.

<sup>6</sup> Selon M. Durosseau, le vocabulaire *biodiversité* serait un néologisme impropre pour traduire le terme anglais *biodiversity*. Les termes français de *diversité biologique* seraient, selon lui, parfaitement adéquats. Voir M. DUROUSSEAU, *op. cit.*, p. 11.

<sup>7</sup> Voir notamment : S. FOSSETTE, *Influence des conditions environnementales en Atlantique Nord sur le comportement alimentaire de la tortue Luth*, thèse de doctorat 2008, Université de Strasbourg et CNRS IPHC ; K. BALLORAIN, *Rôle trophique des tortues vertes dans les herbiers marins et algues du Sud-ouest de l'Océan Indien*, thèse de doctorat en cours, Université de La Réunion, CNRS IPHC, IFREMER-Réunion et Kelonia l'observatoire des tortues marines de La Réunion.

naturels, à la réduction et parfois à la disparition de certaines populations. Le braconnage sévit également dans de nombreux pays et touche principalement les femelles venant pondre sur les plages, provoquant ainsi un impact aigu sur la dynamique de reproduction.

Mayotte, collectivité de l'Outre-Mer français, est un territoire dont la biodiversité est d'une variété et d'une richesse exceptionnelles et d'importance mondiale. Seulement les écosystèmes qui lui sont associés sont, comme à l'échelle de la planète, de plus en plus soumis à l'impact des changements climatiques et de l'intensification des activités humaines<sup>8</sup>. Composante principale par ses dimensions de l'archipel géographique des Comores, Mayotte est située à l'entrée Nord du canal du Mozambique, à mi-distance entre Madagascar et la côte est africaine. D'origine volcanique, l'île est bordée d'une trentaine d'îlots dispersés sur 1 500 km<sup>2</sup> et d'un récif frangeant sur lequel se développent de nombreux herbiers de phanérogames marines. Le lagon de Mayotte compte parmi les dix lagons du monde présentant une double barrière de corail<sup>9</sup>. « Richesse incalculable »<sup>10</sup>, le lagon de Mayotte, parce qu'il abrite des espèces protégées, fait peser sur la France une responsabilité de premier plan dans la mobilisation régionale et planétaire pour la préservation de la biodiversité<sup>11</sup>. L'île compte parmi les « hotspots » mondiaux de biodiversité à préserver en priorité<sup>12</sup>. Cinq espèces de tortues marines sont présentes dans l'archipel : la tortue verte (*Chelonia mydas*), la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*), la tortue caouanne (*Caretta caretta*), la tortue luth (*Dermochelys coriacea*) et la tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*). La tortue verte est la principale espèce de tortues marines de l'Océan Indien, notamment sur les îles françaises (Mayotte, Europa, Juan de Nova, Glorieuses, Tromelin, La Réunion)<sup>13</sup>. A l'échelle du Sud-ouest de l'Océan Indien, Mayotte est un site

---

<sup>8</sup> C.-D. THOMAS, A. CAMERON, R.-E. GREEN, M. BAKKENES, L.-J. BEAUMONT, Y.-C. COLLINGHAM, F.-N. ERASMUS, M.-F. DE SIQUEIRA, A. GRAINGER, L. HANNAH, L. HUGHES, B. HUNTLEY, A.-S. VAN JAARSVELD, G.-F. MIDGLEY, L. MILES, M.-A. ORTEGA-HUERAT, A.-T. PETERSON, O.-L. PHILLIPS, et S.-E. WILLIAMS, « Extinction risk from climate change », *Nature* 427, 2004, p. 145-148. Voir aussi W.-V. REID, H.-A. MONNEY, A. CROOPER et al., « Millennium ecosystem assessment synthesis report », *Millennium Assessment and World Resources Institute ecosystem*, Washington DC, 2005

<sup>9</sup> On peut se reporter, pour une présentation biophysique de l'île, à J. COUDRAY, « Les fragilités naturelles de Mayotte », in J. COUDRAY et L. SERMET (dir.), *Mayotte dans la République*, Actes du Colloque de Mamoudzou des 14, 15 et 16 septembre 2002, Centre de Recherches Juridiques (CRJ), Université de La Réunion, Paris, Montchrestien, coll. Grands colloques, 2004, p. 611-612

<sup>10</sup> O. NAIM, *Mayotte. Mission interministérielle sur l'environnement*, dactyl., Faculté des Sciences – Université de la Réunion, 1986, p. 31

<sup>11</sup> M. DUROUSSEAU, *op. cit.*, p. 17 : « Une responsabilité au sens de l'éthique d'une responsabilité particulière de l'humanité ».

<sup>12</sup> N. MYERS, R.-A. MITTERMEIER, C.-G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA et J. KENT, « Biodiversity hotspots for conservation priorities », *Nature* 403, 2000, p. 853-858

<sup>13</sup> M. LAURET-STEPLER, J. BOURJEA, D. ROOS, D. PELLETIER, P.-G. RYAN, S. CICCIONE, H. GRIZEL, « Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the south-western Indian Ocean, a 20 years study based on track counts », *Endangered Species Research* Vol 3, 2007, p. 217-227

majeur pour la reproduction<sup>14</sup>, mais également pour l'alimentation des tortues vertes et des tortues imbriquées<sup>15</sup>. Aussi, à Mayotte, la préservation des tortues marines est-il un enjeu essentiel du fait de la présence de nombreuses tortues marines tant sur les herbiers marins que sur les plages de ponte et qui confère à l'île un caractère exceptionnel<sup>16</sup>. Or, depuis quarante ans, des évolutions très rapides soumettent le patrimoine naturel de l'île, dont les tortues marines et leurs habitats, à de fortes pressions. Avec plus de 186 000 habitants<sup>17</sup> pour 374 km<sup>2</sup>, Mayotte a doublé la taille de sa population en 17 ans<sup>18</sup>, le littoral mahorais est de plus en plus attractif et les surfaces urbanisées se sont multipliées par 17. « Le choix d'appartenance à l'Outre-Mer français s'est traduit par une augmentation récente mais rapide des transferts financiers depuis la métropole, à l'origine d'avancée considérable sur les plans économiques et sociaux (...) »<sup>19</sup>. Ces avancées, légitimes du point de vue du progrès social de Mayotte, se sont accompagnées du point de vue de la protection environnementale d'un certain nombre d'impacts négatifs. Chantal Cans met en garde, par exemple, contre l'urbanisation croissante qui tient le rôle de « dévoreurs d'espaces » dont « la diversité biologique fait directement les frais »<sup>20</sup>. Pilier fondamental du développement durable, la sauvegarde de la biodiversité passe par la compréhension du rôle de celle-ci dans le fonctionnement de l'écosystème. Les interactions entre espèces au sein de ces systèmes sont des indicateurs naturels de leur état de santé. Leurs éventuelles évolutions et leur connaissance permettent de mieux anticiper l'impact écologique des changements globaux (climatiques et anthropiques) et constitue un outil d'aide à la décision en vue de la

---

<sup>14</sup> J. BOURJEA, J. FRAPPIER, M. QUILLARD, S. CICCIONE, D. ROOS, G. HUGHES, H. GRIZEL, « Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean », *Endangered Species Research* Vol. 3, 2007, p. 273-282

<sup>15</sup> D. ROOS, D. PELLETIER, S. CICCIONE, M. TAQUET ET G. HUGHES, « Aerial and snorkelling Censuses Techniques (observations) for estimating green turtle abundance on foraging areas: a pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean) », *Aquatic Living Resources*, 18, 2007, p. 193-198

<sup>16</sup> M. LOUETTE (dir.), *La faune terrestre de Mayotte*, vol. 284, Musée Royal de l'Afrique Centrale, 1999, p. 115 : « il s'agit d'espèces en voie de disparition car partout dans le monde elles sont fortement chassées. Leur protection s'impose particulièrement aux endroits de reproduction ». Notons, avec M. Louette (p. 115), que si la tortue verte est recherchée pour la « délicatesse de sa chair », c'est « la valeur décorative de sa carapace » qui crée un grand intérêt pour la tortue imbriquée. Une protection s'impose donc à Mayotte, lieu de reproduction.

<sup>17</sup> Recensement INSEE 2007.

<sup>18</sup> Son fort taux de croissance démographique annuel l'a placée au 6<sup>ème</sup> rang mondial : taux de croissance démographique annuel moyen de + 3,1% de 2002 à 2007, contre + 0,6 % au niveau national et + 1,5 % à la Réunion sur la période 1999-2006 (INSEE 2007).

<sup>19</sup> J.-M. SOURISSEAU, B. LOSCH ET M.-R. MERCOIRET, « Les dimensions économiques et sociales du développement durable à Mayotte : pour une approche territoriale », in J. COUDRAY ET L. SERMET (dir.), *Mayotte dans la République*, *op. cit.*, p. 619

<sup>20</sup> C. CANS, « La superposition des statuts protecteurs : un atout pour la diversité biologique ! », in Biodiversité et évolution du droit de la protection de la nature : réflexion prospective, *RJE* 2008, n° spécial, p. 149. Voir, pour une opinion similaire, J.-Y. COUSIN, préface, in M. LOUETTE (dir.), *op. cit.*, p. 13-14

définition de politiques locales et durables de développement. La recherche scientifique<sup>21</sup> est alors une activité essentielle pour la société contemporaine et les entreprises liées au développement durable. Les connaissances qu'elle apporte, régulièrement mises à jour, permettent de mieux saisir les phénomènes complexes qui servent de cadre au développement durable et qui régissent la dynamique des systèmes écologiques. C'est grâce à l'alliance des deux disciplines que sont l'écologie et le droit, que peuvent naître, au regard du développement économique local actuel et à venir, les réflexions sur les mesures de conservation actuellement développées sur les tortues marines au sein de la Collectivité départementale de Mayotte.

À Mayotte, la protection des tortues marines et de leurs habitats est une nécessité tout autant écologique qu'économique. « Comme le souligne [le Programme des Nations Unies pour l'Environnement], les écosystèmes fournissent d'innombrables services dans la vie quotidienne des êtres humains »<sup>22</sup>. Certes, « on commence seulement à mesurer le caractère irremplaçable des écosystèmes pour le fonctionnement durable des activités humaines. Le poids économique et financier des services rendus par la nature aux activités humaines est non seulement considérable, il est même souvent totalement gratuit »<sup>23</sup>. Dans le contexte de concurrence économique et touristique mondiale, chaque territoire doit pouvoir communiquer sur des symboles forts d'un environnement préservé. Les tortues marines sont sur ce point des ambassadrices de la richesse des ressources naturelles de Mayotte<sup>24</sup>. « L'archipel mahorais est un joyau pour tous les professionnels et amateurs de la nature. Mais qu'en sera-t-il dans 10, 20 ou 100 ans ? »<sup>25</sup>. La préservation et la valorisation adaptée du patrimoine naturel exceptionnel de Mayotte constitue un défi que le Plan d'Aménagement et de Développement Durable (PADD) à vocation à relever. La protection des tortues marines, et par conséquent de leurs habitats, dépend donc étroitement des orientations stratégiques décidées pour le développement de l'île de Mayotte. Or, il s'avère que ces orientations sont, elles-mêmes, directement liées aux

---

<sup>21</sup> Des programmes scientifiques, menés par les équipes de Kelonia, de l'IFREMER, du CNRS IPHC et CNRS CEFE et de l'Université de La Réunion, en collaboration avec la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (DAF) et la Direction de l'Environnement et du Développement Durable de la Collectivité départementale de Mayotte, sont actuellement en cours et portent sur l'étude des interactions existant entre les tortues marines et leurs habitats, à des fins de compréhension de la dynamique de la biodiversité marine et de la préservation des écosystèmes associés dans le contexte actuel de changement climatique et d'intensification des activités humaines.

<sup>22</sup> M. DUROUSSEAU, *op. cit.*, p. 13. Et l'auteur de citer cet exemple étonnant : « Ainsi, la valeur des services de régulation fournis par les abeilles comme pollinisateurs des cultures a été estimée à plus de 2 milliards de dollars par an » (p. 13).

<sup>23</sup> M. DUROUSSEAU, *op. cit.*, p. 14

<sup>24</sup> S. CICCIONE et R. ROLLAND (dir), « Accompagnement technique et scientifique pour l'étude et la gestion durable des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte », *Rapport de mission Kelonia / IFREMER*, 2004

<sup>25</sup> J.-Y. COUSIN, *op. cit.*, p. 13

évolutions statutaires que connaît Mayotte depuis, sans toutefois remonter à 1841, son érection en collectivité à statut particulier en 1976. Dans ces conditions, il n'est pas illégitime de se poser la question de savoir si l'évolution statutaire de Mayotte peut contribuer à approfondir et pérenniser la protection des tortues marines qui se trouvent sur son territoire.

A l'analyse, une première investigation montre une relative indifférence du statut de Mayotte quant à la protection des tortues marines, celle-ci devant et pouvant être organisée sans que ce statut n'interfère véritablement (I). Cependant, des examens complémentaires tendent à accréditer l'idée que la départementalisation est toute indiquée pour conforter la protection des tortues marines (II).

\*

\*\*

### **I- De l'indifférence initiale du statut de Mayotte au regard d'une protection formelle des tortues marines :**

Placée sous souveraineté française, Mayotte est directement concernée par l'application des traités internationaux intéressant la protection des tortues marines (A). En revanche, ces traités nécessitent l'adoption de dispositions internes sur lesquelles il convient de vérifier si le statut de Mayotte a des incidences (B).

#### **A- La pression du droit international de la protection des tortues marines sur Mayotte :**

Abondante<sup>26</sup> et déjà relativement ancienne pour la Société internationale, la législation posée par les textes de droit international public crée une responsabilité internationale pour la France en matière de protection des tortues marines. Ces impératifs internationaux se répercutent alors à Mayotte dès lors que l'on constate que l'île « renferme un ensemble faunistique, constitué non seulement de la faune de son lagon et de ses récifs de coraux, considérés *d'importance mondiale*, mais aussi de sa faune terrestre, un patrimoine

---

<sup>26</sup> Selon Raphaël Romi, « plus de trois cents traités multilatéraux ont été recensés et plus d'un millier d'accords bilatéraux fournissent une base plus solide ». R. ROMI, *Droit et administration de l'environnement*, Paris, Montchrestien, coll. Domat, 6<sup>ème</sup> éd., 2007, p. 42

naturel diversifié, fragile et impressionnant en soi » (nous soulignons)<sup>27</sup>. L'organisation politique de Mayotte, dans l'ordre international, n'interfère en rien dans la pleine application de l'ensemble des dispositifs de protection des tortues marines. Dans cette Société internationale, mondialisée ou encore globalisée, nulle population ne peut prétendre s'extraire de l'influence des règles internationales<sup>28</sup>. Par ailleurs, aucun des textes dont nous ferons mention n'exclue son applicabilité sur le territoire de Mayotte puisqu'il s'agit, de toutes les manières, de protéger des espèces menacées à l'échelle mondiale.

La saisie de la matière environnementale, l'« écologisation du droit » note Valérie Lilette<sup>29</sup>, trouve, à l'échelle internationale, sa première expression internationale dans la Conférence mondiale sur l'environnement qui s'est tenue à Stockholm du 5 au 16 juin 1972 dans le cadre de l'Organisation des Nations Unies. Une multitude de textes va alors voir le jour. Les tortues marines font l'objet de nombreuses mesures de conservation et de protection dont il convient de faire état en signalant plusieurs textes essentiels.

Le premier texte – et certainement le plus important – est la Convention de Washington du 3 mars 1973 sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (C.I.T.E.S.)<sup>30</sup> dont l'approbation a été autorisée par le législateur<sup>31</sup> et dont la publication en droit interne a été effectuée par le décret du 30 août 1978<sup>32</sup>. Cette Convention comprend en outre quatre annexes dont les trois premiers énumèrent trois degrés de protection en fonction des espèces considérées, l'annexe I imposant une protection maximale et dans laquelle on retrouve l'ensemble des tortues marines et par conséquent les deux principales espèces de tortues marines présentes à Mayotte : la tortue verte *Chelonia mydas* (inscrite depuis le 4 février 1977 à l'annexe I) et la

---

<sup>27</sup> M. LOUETTE, *op. cit.*, p. 19

<sup>28</sup> En ce sens, Raphaël Romi a raison de souligner qu'il « n'est plus de société qui puisse prétendre vivre en autarcie. Les problèmes écologiques sont intimement mêlés aux questions économiques ; ils sont générés ou influencés par des déséquilibres dont l'on ne peut croire qu'ils puissent être réglés autrement que par des normes internationales ». R. ROMI, *op. cit.*, p. 41

<sup>29</sup> V. LILETTE, *Conservation et patrimonialisation de la tortue marine dans le sud-ouest de l'Océan indien*, sous la direction de B. CHERUBINI, thèse d'anthropologie, imprimé, Université de la Réunion, 2007, t. 1, p. 36

<sup>30</sup> CITES, sigle anglais pour *Convention of International Trade of Endangered Species* : « organe créé par la Convention de Washington du 3 mars 1973 en vue d'assurer son application et son évolution ». Voir A. ORAISON, « Comment le droit international a sauvé la *Chelonia mydas* originaire des îles Eparses : de la Ferme C.O.R.A.I.L. au Centre d'études et de découvertes des tortues marines de la Réunion (C.E.D.T.M.) », *RJOI* n° 2001/2002, p. 181.

<sup>31</sup> Pour être parfaitement exacte, il s'agit de la loi n° 77-1423 du 27 décembre 1977 *autorisant l'approbation de la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction, ensemble quatre annexes, ouverte à la signature à Washington jusqu'au 30 avril 1973 et, après cette date, à Berne jusqu'au 31 décembre 1974*, *JORF* du 28 décembre 1977, p. 6196

<sup>32</sup> Décret n°78-959 du 30 août 1978, *JORF* du 17 septembre 1978, p. 3300, modifié à plusieurs reprises et complété, en dernier lieu, par le décret n° 96-226 du 15 mars 1996, *JORF* du 22 mars 1996, p. 4436, pour tenir compte des amendements aux annexes à la Convention.

tortue imbriquée *Eretmochelys imbricata*<sup>33</sup>. Deux remarques doivent être formulées quant à l'étendue de cette protection internationale de la tortue marine. D'une part, ainsi que le souligne le professeur André Oraison, la France avait initialement émis une réserve qui excluait du champ de la Convention de Washington la tortue verte. Néanmoins, « cette réserve a été par la suite levée par une note adressée le 27 novembre 1984 par la Direction des affaires économiques et financières du ministre des Affaires étrangères à l'ambassadeur de la Confédération helvétique à Paris »<sup>34</sup>. D'autre part, et depuis la levée de cette réserve, la protection de la tortue verte est effective en droit interne comme en témoigne un jugement du Tribunal administratif de Saint-Denis de la Réunion annulant une décision préfectorale prise en méconnaissance de la Convention de 1973 et de ses annexes<sup>35</sup>.

D'autres textes majeurs porteurs de nouvelles règles en matière environnementale intéressent directement la protection des tortues marines présentes à Mayotte. Sans prétendre à une exhaustivité – du reste sans intérêt déterminant –, on peut citer la Convention de Bonn du 23 juin 1979 sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage introduite en droit français en 1990<sup>36</sup>. Les tortues marines sont inscrites à l'annexe I de ladite Convention. Elles bénéficient d'un régime particulièrement protecteur puisque l'article 3 énonce que les espèces inscrites à cette annexe sont considérées comme espèces en danger et appelle de la part des « Etats de l'aire de répartition d'une espèce migratrice figurant à l'Annexe I » à « conserver et, lorsque cela est possible et approprié, [à] restaurer ceux des habitats de ladite espèce qui sont importants pour écarter de cette espèce le danger d'extinction ; de prévenir, d'éliminer, de compenser ou de minimiser, lorsque cela est approprié, les effets négatifs des activités ou des obstacles qui constituent une gêne sérieuse à la migration de ladite espèce ou qui rendent cette migration impossible ; et lorsque cela est possible et approprié, de prévenir, de réduire ou de contrôler les facteurs qui mettent en danger ou risquent de mettre en danger davantage ladite espèce, notamment en contrôlant strictement l'introduction d'espèces exotiques ou en surveillant ou éliminant celles qui ont déjà été introduites »

---

<sup>33</sup> Pour une présentation synthétique de la Convention C.I.T.E.S., R. ROMI, *op. cit.*, p. 342-344

<sup>34</sup> A. ORAISON, *op. cit.*, p. 182

<sup>35</sup> Nous renvoyons à l'exemple donné par André Oraison, *op. cit.*, p. 182, TA Saint-Denis de la Réunion, 19 février 1997, *Soptom-Réunion et autres c. Préfet de la Réunion et ministre des DOM-TOM*

<sup>36</sup> Loi n° 89-1005 du 31 décembre 1989 autorisant l'approbation d'une convention relative à la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage, JORF du 2 janvier 1990, p. 8 et décret n° 90-962 du 23 octobre 1990 portant publication de la convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage (ensemble deux annexes), faite à Bonn le 23 juin 1979, telle qu'amendée à Bonn le 26 octobre 1985, JORF du 30 octobre 1993, p. 13167. Désignée couramment Convention CMS, sigle anglais signifiant *Conservation of Migratory Species*.

(article 3§4 de la Convention de Bonn). On peut ajouter un instrument européen, applicable à Mayotte, élaborée sous l'égide du Conseil de l'Europe : la Convention de Berne du 19 septembre 1979 relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe<sup>37</sup>. En inscrivant les tortues marines au titre de l'annexe II de la Convention, les auteurs du traité ont voulu classer ces espèces parmi les « espèces de faunes strictement protégées »<sup>38</sup>. Enfin, on ne saurait achever ce bref inventaire sans évoquer un texte dont l'ampleur dépasse largement la seule protection des tortues marines. Il s'agit de la Convention de Rio de Janeiro de 1992<sup>39</sup> appelée la Convention sur la Diversité Biologique (CDB). L'article 1<sup>er</sup> de la Convention de Rio stipule que « les objectifs de la présente Convention, dont la réalisation sera conforme à ses dispositions pertinentes, sont la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques (...) ». Garantir la survie des tortues marines, à Mayotte, relève assurément de la responsabilité internationale de la France au titre de la conservation de la diversité biologique. Mais la Convention sur la diversité biologique ne se borne pas à faire état de principes généraux. Elle assortit ceux-ci de diverses dispositions visant à traduire, dans les droits internes des Etats parties, les législations et réglementations indispensables à la mise en œuvre effective de la conservation de la diversité biologique (voir, à titre d'exemple, les articles 6 à 15 ou encore 19 de la présente convention).

A l'échelle régionale enfin, doivent être évoquées deux principaux textes dont la France est signataire : la Convention de Nairobi (1985) dont l'objectif est la protection, la gestion et la mise en valeur de la biodiversité marine et côtière de la région de l'Afrique orientale<sup>40</sup>, et la résolution de Sodwana (Natal, Afrique du sud, 1995) dont l'objectif est de définir une stratégie régionale de préservation des tortues marines, commune aux pays du Sud-ouest de l'Océan Indien<sup>41</sup>.

---

<sup>37</sup> Loi n° 89-1004 du 31 décembre 1989 *autorisant l'approbation d'une convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe*, JORF du 2 janvier 1990, p. 8 et le décret n° 90-756 du 22 août 1990 *portant publication de la convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (ensemble quatre annexes), ouverte à la signature à Berne le 19 septembre 1979*, JORF du 28 août 1990, p. 10462

<sup>38</sup> Présentation que l'on peut retrouver dans R. ROMI, *op. cit.*, p. 334-342

<sup>39</sup> Loi n° 94-477 du 10 juin 1994 *autorisant la ratification de la convention sur la diversité biologique, adoptée le 22 mai 1992 et signée par la France le 13 juin 1992*, JORF du 11 juin 1994, p. 8450 et décret n° 95-140 du 6 février 1995 *portant publication de la Convention sur la diversité biologique (ensemble deux annexes), adoptée à Rio de Janeiro le 22 mai 1992 et signée par la France le 13 juin 1992*, JORF du 11 février 1995, p. 2312

<sup>40</sup> Signée à Nairobi le 21 juin 1985, son approbation a été autorisée par la loi n° 89-401 du 21 juin 1989, JORF du 22 juin 1989, p. 7728 alors que sa publication n'a eu lieu que par l'intervention du décret n° 2000-982 du 2 octobre 2000, JORF du 10 octobre 2000, p. 16043

<sup>41</sup> Voir le site Internet du Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire (MEEDAT) : <http://www.ecologie.gouv.fr>.



Il s'agit de textes internationaux dont l'effectivité en droit interne, si elle est vérifiée, constituerait une prise de conscience par la France de la nécessité « d'une politique énergétique de protection (...) conformément à la Législation internationale générale »<sup>42</sup>. Nous sommes alors conduits à vérifier cette effectivité sur le territoire de Mayotte par le prisme déterminant d'un statut en profonde mutation.

## **B- Les incidences statutaires de Mayotte sur la protection des tortues marines :**

« Rien ne sert évidemment de protéger des espèces si l'on rend leur vie impossible en supprimant, en réduisant ou en laissant périr leurs milieux de vie : cette logique élémentaire se heurte aux développements de la vie moderne (industrialisation et urbanisation, agriculture intensive) »<sup>43</sup>. Suivons cette affirmation de bon sens pour constater, sur ces deux plans (protection des espèces et protection des espaces), d'une part, que les règles présidant à la conservation des tortues marines existent à Mayotte (1). Cependant, il faudra convenir, d'autre part, que le statut actuellement en mutation constitue un frein à la pleine effectivité des règles de conservation (2).

### **1. L'existence d'une protection : l'absence d'incidence statutaire**

De prime abord, le statut de Mayotte n'interfère pas dans la protection juridique des tortues marines. Ceci est dû, en premier lieu, à la « vocation transversale des instruments existants : un parc national, une réserve naturelle, un arrêté de biotope peuvent concerner n'importe quel type de milieu naturel, de l'écosystème montagnard à la zone humide »<sup>44</sup>. Dès lors qu'ils existent, les instruments de protection des tortues marines sont indépendants de la forme statutaire de Mayotte.

En second lieu, en vertu de l'article L. 110-1 I- du code de l'environnement, « les espaces, ressources et milieux naturels, les sites et paysages, la qualité de l'air, les espèces animales et végétales, la diversité et les équilibres biologiques auxquels ils participent font partie du patrimoine commun de la nation ». Quant au II du même article, il ajoute que « leur protection, leur mise en valeur, leur restauration, leur remise en état et leur gestion

---

<sup>42</sup> A. ORAISON, *op. cit.*, p. 181

<sup>43</sup> R. ROMI, *op. cit.*, p. 393

<sup>44</sup> C. CANS, *op. cit.*, p. 159-160, spéc. p. 159

sont d'intérêt général (...) »<sup>45</sup>. La protection des tortues marines est, de ce point de vue, une exigence d'intérêt général.

Ces remarques ayant été faites, apprécier l'existence de cette protection suppose d'envisager tant la structure juridique de cette protection (a) que les acteurs chargés de sa mise en œuvre (b).

#### **a- L'architecture normative de protection des tortues marines à Mayotte :**

Outre les législations et réglementations d'ordre administratif protectrices des tortues marines, il faudra évoquer brièvement l'arsenal répressif mis en place pour renforcer l'existence de cette protection.

Au plan national, les dispositions intéressant la protection des tortues marines à Mayotte trouvent leur base légale originelle dans la loi du 10 juillet 1976<sup>46</sup>, elle-même codifiée dans le code rural puis désormais dans le code de l'environnement. Deux dispositions essentielles sont à retenir. L'article L. 411-1 du code de l'environnement, applicable à Mayotte en application de l'article L. 651-1, dispose : « I. - Lorsqu'un intérêt scientifique particulier ou que les nécessités de la préservation du patrimoine biologique justifient la conservation d'espèces animales non domestiques ou végétales non cultivées, sont interdits : 1° La destruction ou l'enlèvement des oeufs ou des nids, la mutilation, la destruction, la capture ou l'enlèvement, la perturbation intentionnelle, la naturalisation d'animaux de ces espèces ou, qu'ils soient vivants ou morts, leur transport, leur colportage, leur utilisation, leur détention, leur mise en vente, leur vente ou leur achat ; (...) 3° La destruction, l'altération ou la dégradation du milieu particulier à ces espèces animales ou végétales ; (...) II. - Les interdictions de détention édictées en application du 1° ou du 2° du I ne portent pas sur les spécimens détenus régulièrement lors de l'entrée en vigueur de l'interdiction relative à l'espèce à laquelle ils appartiennent ». Si la protection des espèces animales ou végétales est organisée par l'article L. 411-1, c'est l'article L. 411-2 qui détermine les conditions dans lesquelles sont fixées : « 1° La liste limitative des espèces animales non domestiques ou végétales non cultivées ainsi protégées » en renvoyant au

---

<sup>45</sup> En conséquence du principe de spécialité législative alors en vigueur, « le présent code [de l'environnement] est applicable à Mayotte sous réserve des adaptations prévues par le présent titre », article L. 651-1 I - du code de l'environnement.

<sup>46</sup> Loi n° 76-629 du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature, JORF du 13 juillet 1976, p. 4203

pouvoir réglementaire. Il s'agit de l'article R. 411-1 : « Les listes des espèces animales non domestiques et des espèces végétales non cultivées faisant l'objet des interdictions définies par les articles L. 411-1 et L. 411-3 sont établies par arrêté conjoint du ministre chargé de la protection de la nature et soit du ministre chargé de l'agriculture, soit, lorsqu'il s'agit d'espèces marines, du ministre chargé des pêches maritimes. Les espèces sont indiquées par le nom de l'espèce ou de la sous-espèce ou par l'ensemble des espèces appartenant à un taxon supérieur ou à une partie désignée de ce taxon »<sup>47</sup>. En application de l'article R. 411-1 du code de l'environnement est adopté l'arrêté du 9 novembre 2000<sup>48</sup>. Ce dernier dispose en son article 2 : « Sont interdits, sur le territoire national et en tout temps, la destruction ou l'enlèvement des oeufs et des nids, la mutilation, la destruction, la capture ou l'enlèvement, la naturalisation ou, qu'ils soient vivants ou morts, le transport, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de spécimens des espèces de tortues marines suivantes : Tortue luth (*Dermochelys coriacea*) ; Tortue caouanne (*Caretta caretta*) ; Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*) ; Tortue de Ridley (*Lepidochelys kempii*) ; Tortue à écailles (*Eretmochelys imbricata*) ; Tortue verte (*Chelonia mydas*) ». Le régime de protection des tortues marines est en outre complété et précisé par l'arrêté du 14 octobre 2005<sup>49</sup> désormais applicable pour l'ensemble du territoire national, *a fortiori* pour Mayotte.

Au plan local, les dispositions, relevant de la compétence principale du Préfet de Mayotte, représentant de l'Etat, sont relativement fournies. L'« ordre juridique environnemental »<sup>50</sup> protecteur des tortues marines se divise en deux axes : la protection des espèces et la protection des espaces.

En premier lieu, on doit faire état des arrêtés préfectoraux relatifs à la protection des espèces. Premier relais local – à notre connaissance – de la réglementation nationale, l'arrêté préfectoral n° 4 et 19 du 21 janvier 1977 sur la protection des tortues marines. Aujourd'hui, l'essentiel de la protection locale de l'espèce repose sur l'arrêté préfectoral

---

<sup>47</sup> Dans sa rédaction issue du décret n° 2007-15 du 4 janvier 2007 *relatif aux espèces animales non domestiques ainsi qu'aux espèces végétales non cultivées et modifiant le code de l'environnement*, JORF du 5 janvier 2007, p. 191

<sup>48</sup> Arrêté interministériel du 9 novembre 2000 *fixant la liste des tortues marines protégées sur le territoire national*, JORF du 7 décembre 2000, p. 19411

<sup>49</sup> Arrêté interministériel du 14 octobre 2005 *fixant la liste des tortues marines protégées sur le territoire national et les modalités de leur protection*, JORF du 6 décembre 2005, p. 18816

<sup>50</sup> E. NAIM-GESBERT, « Les aspects juridiques du développement durable à Mayotte », in J. COUDRAY et L. SERMET (dir.), *Mayotte dans la République*, op. cit., p. 642. Voir, ce même auteur, pour un inventaire particulièrement détaillé du droit de l'environnement applicable à Mayotte, spéc. p. 642-644. A noter que l'approfondissement du régime de protection des tortues marines devrait se poursuivre à la faveur d'une « politique d'arrêtés préfectoraux de protection de biotopes (APPB) [qui] sera développée sur les espaces les plus riches du point de vue de la biodiversité » entre 2005 et 2010. Cf. Voir, Service Environnement, DAF, *Mayotte. Plan d'action pour la biodiversité 2005-2010*, juillet 2005, [www.ecologie.gouv.fr](http://www.ecologie.gouv.fr)

n°347/DAF du 7 août 2000 *fixant la liste des espèces animales terrestres (et tortues marines) protégées et les mesures de protection de ces espèces animales représentées dans la collectivité départementale de Mayotte complétant la liste nationale*. Il faut lui adjoindre l'arrêté préfectoral n° 109/SG/DAF du 30 décembre 2004 *portant réglementation de la pêche au filet dans les eaux intérieures (lagon) de la collectivité départementale de Mayotte*, lequel considère « que certaines techniques de pêche au filet utilisées à Mayotte dégradent les récifs coralliens et mettent en danger la survie d'espèces protégées comme les tortues marines (...) ».

En second lieu, plusieurs arrêtés préfectoraux intéressent non plus directement les tortues marines mais leurs habitats. Dès lors que des lieux de reproduction, d'alimentation ou de passage sont identifiés, il s'avère indispensable de prendre les mesures propres à les préserver. Nous ferons état successivement de quatre textes révélateurs de la protection des espaces des tortues marines. Citons tout d'abord l'arrêté préfectoral n°377/AGR du 4 mai 1990 *portant création de la réserve intégrale de pêche à Mayotte au lieu-dit « Passe en S »*<sup>51</sup> dans sa rédaction issue de l'arrêté préfectoral n° 435/AM du 20 septembre 2000. Si l'intitulé de l'arrêté peut prêter à confusion compte tenu de la référence à la notion de « réserve intégrale »<sup>52</sup>, cet arrêté se borne à interdire toute forme de pêche dans cette zone située dans l'est du lagon de Mayotte. Citons également l'arrêté préfectoral n° 518/SG du 8 avril 1991 *portant création du Parc marin de Sažiley*. Il s'agit d'une zone de protection – située à l'extrémité sud-est de l'île – dans laquelle « les tortues sont protégées » et « il est interdit en tout temps : 1) de les pêcher ; de les capturer, de les tuer, de les transporter ; 3) de détruire les pontes ou de les emporter » (article 11 de l'arrêté). Citons en outre l'arrêté préfectoral n° 42/DAF/01 du 11 juin 2001 *portant création d'une zone de protection sur le site naturel remarquable de N'Gonja*. Compte tenu de l'importance de ce site pour les tortues marines, l'arrêté est particulièrement restrictif à un double titre. *Primo*, il en ressort qu'à l'intérieur de la zone de protection qu'il définit, est interdit « le dérangement (encercler, toucher, accrocher, éclairer) des tortues marines » (art. 5 §5.5). *Secundo*, l'arrêté divise la zone de protection en trois secteurs en fonction de l'intensité de la réglementation. Ainsi, par exemple, le secteur A « constitue un périmètre de très forte protection à l'intérieur duquel il est formellement interdit de pénétrer dans le lagon (à pied, à la nage, en bateau ou à l'aide de tout autre moyen de navigation) à marée haute ou à marée basse, sauf pour des missions scientifiques

---

<sup>51</sup> Officiellement dénommée Passe de Longogori.

<sup>52</sup> Article L. 331-16 du code de l'environnement : « Des zones dites de “réserves intégrales” peuvent être instituées “dans le cœur d’un parc national” afin d’assurer, dans un but scientifique, une protection plus grande de certaines éléments de la faune et de la flore ». Or, la « Passe en S » à Mayotte ne relève pas de la législation sur les parcs nationaux.

ou de police des pêches » (art. 7 de l'arrêté). Citons enfin l'arrêté préfectoral de protection de biotope n°40/DAF du 5 août 2005 *portant protection du site naturel dénommé « Plage de Papani »* adopté sur le fondement de l'article R. 211-12 du code de l'environnement devenu l'article L. 411-15<sup>53</sup>. « *Considérant l'importance et la sensibilité du site naturel de Papani pour la reproduction, l'alimentation et la sauvegarde des populations de tortues marines à Mayotte* » (italique dans le texte original), l'arrêté édicte un ensemble d'interdictions et de limitations pour préserver l'habitat des tortues marines (article 3) localisé sur l'est de Petite-Terre.

Avant d'envisager les sanctions pénales attachées à la protection des tortues marines, notons qu'un projet de création d'un parc naturel marin à Mayotte est à l'étude depuis l'arrêté du 26 décembre 2007<sup>54</sup> et que « la conduite de la procédure d'étude et de création [de ce parc] est confiée conjointement au préfet de la Réunion et au préfet de Mayotte » (article 1<sup>er</sup>). S'il devait voir le jour, le parc naturel marin de Mayotte constituerait une avancée significative dans l'étendue de la protection des tortues marines dans la mesure où ce statut contribue à la connaissance du patrimoine marin ainsi qu'à la protection et au développement durable des activités liées à la mer<sup>55</sup>.

Deux dispositions d'ordre pénal intéressent directement la répression des atteintes aux espèces protégées telles que les tortues marines<sup>56</sup>. L'article L. 415-3 du code de l'environnement dispose : « Est puni de six mois d'emprisonnement et de 9000 euros d'amende : 1° Le fait, en violation des interdictions prévues par les dispositions de l'article L. 411-1 et par les règlements pris en application de l'article L. 411-2 : a) De porter atteinte à la conservation d'espèces animales non domestiques (...) ». Cette infraction de nature délictuelle est complétée par une infraction de nature contraventionnelle à l'article R. 415-1 du même code : « Est puni de l'amende prévue pour les contraventions de la quatrième

---

<sup>53</sup> L'article L. 411-15 est applicable à Mayotte par l'effet de l'article R. 654-1 du code de l'environnement. L'article L. 411-15 énonce : « Afin de prévenir la disparition d'espèces figurant sur la liste prévue à l'article R. 411-1, le préfet peut fixer, par arrêté, les mesures tendant à favoriser, sur tout ou partie du territoire d'un département à l'exclusion du domaine public maritime où les mesures relèvent du ministre chargé des pêches maritimes, la conservation des biotopes tels que mares, marécages, marais, haies, bosquets, landes, dunes, pelouses ou toutes autres formations naturelles, peu exploitées par l'homme, dans la mesure où ces biotopes ou formations sont nécessaires à l'alimentation, à la reproduction, au repos ou à la survie de ces espèces ». Sur les arrêtés de biotopes, R. ROMI, *op. cit.*, p. 425-427

<sup>54</sup> En application des articles L. 334-3 et R. 334-3 du code de l'environnement est adopté l'arrêté interministériel du 26 décembre 2007 *relatif à la conduite de la procédure d'étude et de création d'un parc naturel marin à Mayotte*, *JORF* du 29 décembre 2007, p. 21750. Pour une présentation du Parc naturel marin de Mayotte, suivre ce lien : <http://www.ecologie.gouv.fr/Parc-naturel-marin-de-Mayotte> (site Internet du MEEDAT).

<sup>55</sup> Le parc naturel marin s'accompagne d'un ensemble d'outils de gestion adaptés à l'espace concerné.

<sup>56</sup> La place conférée à la répression en matière environnementale peut toutefois être discutée. Pour Odile Naim, la répression est nécessaire parce qu'elle a, du point de vue de l'efficacité, le mérite d'être dissuasive. Voir, O. NAIM, *op. cit.*, p. 48

classe le fait de : 1° Perturber de manière intentionnelle des espèces animales non domestiques protégées au titre de l'article L. 411-1 ; (...) 3° Contrevenir aux dispositions des arrêtés préfectoraux pris en application des articles R. 411-15 et R. 411-17 »<sup>57</sup>. Il faut ajouter pour clore ce point qu'en cas de récidive, au titre de l'article L. 415-3 du code de l'environnement, le prévenu encourt une peine d'un an d'emprisonnement et de 18 000 euros d'amende conformément à l'article 132-10 du code pénal<sup>58</sup>.

L'application des règles ainsi déterminées suppose l'intervention de multiples acteurs locaux.

#### **b- les acteurs institutionnels de la mise en œuvre de la protection des tortues marines :**

Autrement dit, il nous faut exposer ici l'ensemble des acteurs institutionnels locaux en charge de la protection des tortues marines à Mayotte.

La protection des tortues marines dépend étroitement et traditionnellement des services de l'Etat même si la Collectivité départementale de Mayotte sera amenée à jouer un rôle de plus en plus important. D'autres acteurs interviennent de manière complémentaire dans cette protection.

La mise en œuvre de cette protection – en amont – relève au premier chef de la Préfecture de Mayotte et des divers services placés sous l'autorité du représentant de l'Etat<sup>59</sup>. Le service essentiel est la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (DAF) créée en 1977<sup>60</sup>. Depuis 1995, elle constitue un service déconcentré du ministère chargé de l'agriculture, de la pêche et de l'environnement. Au sein de la DAF, le Service de l'Environnement et de la Forêt (SEF) a la responsabilité de la protection des tortues

---

<sup>57</sup> Les articles L. 415-3 et R. 415-1 du code de l'environnement sont rendus applicables à Mayotte respectivement sur le fondement des articles L. 651-1 et 654-1. Pour une condamnation récente : voir une décision du Tribunal de Première instance de Mamoudzou du 12 mai 2009 infligeant respectivement 6 mois de prison fermes et deux mois de prison dont un ferme à deux prévenus condamnés pour braconnage de tortues vertes. Cf. *Mayotte Hebdo* du 15 mai 2009, p. 8

<sup>58</sup> Applicable à Mayotte en vertu de l'article 721-1 du code pénal.

<sup>59</sup> D'autres services participent à la prise en charge des questions environnementales sans directement porter sur la protection particulière des tortues marines. Ainsi, la Délégation à l'Environnement placée sous l'autorité du Secrétaire général de la Préfecture de Mayotte ont les missions consistent notamment en l'« élaboration, [la] coordination du suivi de l'ensemble des politiques de protection de l'environnement de Mayotte » (site Internet du MEEDAT). Ajoutons également la mission interservices de l'eau et de l'environnement (MISEEN) en collaboration avec la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (site Internet de la Préfecture de Mayotte : <http://www.mayotte.pref.gouv.fr>).

<sup>60</sup> L'ensemble de ces informations trouve, sauf mention contraire, sa source sur le site Internet du MEEDAT : <http://www.ecologie.gouv.fr>.

marines. La DAF est par conséquent à l'origine de la réglementation locale portant sur la protection des tortues marines comme en témoigne la lecture des arrêtés préfectoraux évoqués précédemment.

Depuis le 16 septembre 1996 (date de sa création), la Commission consultative de l'environnement et de la protection du patrimoine à Mayotte assiste les services de l'Etat. « Placée auprès du représentant de l'Etat », elle est composée « des représentants des services de l'Etat et des collectivités territoriales », « des représentants des associations ayant pour objet la protection de la nature et de l'environnement et des personnalités qualifiées dans ce domaine » (art. R. 651-6 I al. 1<sup>er</sup> du code de l'environnement). Elle donne son avis notamment, s'il est saisi, « sur les mesures tendant à : 1° Préserver et développer la faune et la flore sauvages ainsi que leurs habitats terrestres et marins ; (...) 3° Améliorer la protection des paysages naturels et le maintien des équilibres biologiques auxquels ils participent » (art. R. 651-6 III du même code). La protection des tortues marines et de leurs habitats entre donc dans ses compétences consultatives. Par ailleurs, depuis 1994, « la direction régionale de l'environnement de la Réunion est à la disposition du représentant du Gouvernement à Mayotte en tant que de besoin »<sup>61</sup>.

En aval, outre les services de police et gendarmerie et l'ensemble des services concernés de l'Etat<sup>62</sup>, l'observation des règles de protection des tortues marines est assurée par deux services spécifiques dont il faut indiquer brièvement ce qu'ils sont. Le premier est la Brigade Nature de Mayotte (BNM) regroupant des agents de la DAF et de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS)<sup>63</sup>. Le second est la Brigade du lagon dont la création remonte à 1995. Elle dépend du Service de la Pêche et de l'Environnement Marin (SPEM), lui-même rattaché à la DAF. Comptant 6 agents assermentés, la Brigade du lagon participe à la protection du lagon, au suivi des tortues marines et à la sensibilisation du public<sup>64</sup>.

L'Etat, au plan local, édicte les règles de protection des tortues marines, en assure le suivi et le respect par l'intermédiaire tant de la force publique que de l'ensemble des agents

---

<sup>61</sup> Article 2 du décret n° 94-37 du 12 janvier 1994 *relatif à l'organisation et aux missions des directions régionales de l'environnement dans les régions d'outre-mer*, JORF du 14 janvier 1994, p. 761.

<sup>62</sup> Art. L. 654-9 al. 1<sup>er</sup> du code de l'environnement : « Sont habilités à constater les infractions aux dispositions du livre IV du présent code commises dans la collectivité départementale de Mayotte, outre les agents mentionnés dans ces dispositions, les agents de la direction de l'agriculture et de la forêt commissionnés par le représentant de l'Etat ». L'article L. 415-1 du code de l'environnement précise la liste de l'ensemble des agents habilités à constater les infractions aux règles de protection des tortues marines à Mayotte.

<sup>63</sup> Créée en 2003, elle succède, sur le territoire de Mayotte, à la Brigade Nature de l'Océan Indien (BNOI) basée à la Réunion et dont un détachement se rendait une fois tous les deux mois à Mayotte. Voir, Service Environnement, DAF, *op. cit.*, p. 27

<sup>64</sup> Sur ces missions : site Internet du MEEDAT, précité.

assermentés. Il est secondé par la Collectivité départementale de Mayotte laquelle peut jouer un rôle majeur dans cette protection.

Certes, la Collectivité départementale de Mayotte n'a pas directement la responsabilité de la protection des espèces situées sur son territoire mais les questions environnementales, pour lesquelles elle a reçu compétence, intéressent nécessairement la protection de leurs habitats. L'article LO. 6161-42 du code général des collectivités territoriales (CGCT) dispose ainsi : « I. - La collectivité départementale de Mayotte élabore le plan d'aménagement et de développement durable de Mayotte. Ce plan fixe les objectifs du développement économique, social, culturel et touristique de Mayotte, ainsi que ceux de la préservation de son environnement. Le plan définit les orientations fondamentales en matière d'aménagement de l'espace, de transports, de télécommunications, de valorisation des ressources énergétiques et de protection et de mise en valeur du territoire de Mayotte. Ces orientations respectent, dans une perspective de développement durable, l'équilibre entre les objectifs de renouvellement et de développement urbains, de diversité sociale de l'habitat, de préservation des activités agricoles et forestières ainsi que de protection des espaces naturels, des sites et des paysages »<sup>65</sup>. En protégeant adéquatement les espaces naturels, la Collectivité contribuera à la protection des tortues marines présentes sur son territoire. Du reste, la lecture de l'article LO. 6161-43 du même code donne clairement à la Collectivité des compétences environnementales : « La collectivité définit les actions qu'elle entend mener en matière d'environnement, après avis ou, le cas échéant, sur proposition des communes et du conseil de la culture, de l'éducation et de l'environnement ». Précisément, elle peut s'appuyer sur le conseil de la culture, de l'éducation et de l'environnement (art. LO. 6133-1 al. 1<sup>er</sup> du CGCT). Ce conseil « est consulté par le conseil général lors de la préparation du plan d'aménagement et de développement durable de la collectivité et lors de l'élaboration du projet de budget de la collectivité en ce qui concerne l'éducation, la culture, l'environnement et le tourisme. Il donne son avis sur les résultats de leur mise en oeuvre » (art. LO 6133-4 al. 1 et 2 du CGCT). Outre qu'il peut être saisi par le président du conseil général et le représentant de l'Etat, l'originalité tient à ce qu'il peut se saisir d'office pour rendre un avis sur tout projet de la collectivité concernant l'environnement (art. LO. 6133-4 al. 3 du CGCT).

---

<sup>65</sup> A notre connaissance, le Plan d'Aménagement et de Développement Durable (que l'on peut désigner sous le sigle PADD) a été adopté le 17 décembre 2004 par le conseil général. La procédure de validation du plan serait achevée, selon le site Internet de la préfecture de Mayotte (précité), par l'adoption d'un décret en Conseil d'Etat en date du 15 janvier 2008. Ce texte demeure néanmoins introuvable...



Enfin, doivent être signalés, au titre des acteurs de cette protection, le Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres (CELRL) dont les missions étendues depuis 1995 à Mayotte participent à la protection des espaces naturels<sup>66</sup> et la Cellule de Gestion des Terrains du Conservatoire du Littoral (CGTCL)<sup>67</sup>, rattachée au Conseil Général de Mayotte, lequel assume de la sorte la gestion des terrains que lui confie le CELRL<sup>68</sup>. S'agissant du CELRL, l'article L. 322-1 du code de l'environnement, applicable à Mayotte en raison de l'article L. 651-1 du même code, énonce : « I. – Le Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres (...) a pour mission de mener (...) une politique foncière de sauvegarde de l'espace littoral et de respect des sites naturels et de l'équilibre écologique ». Il exerce sa mission au moyen d'acquisition, d'expropriation ou en recevant la gestion d'immeubles appartenant à d'autres personnes publiques. Il comprend par ailleurs « des conseils de rivages » (art. L. 322-13 du code de l'environnement) dont, pour Mayotte, « le conseil des rivages français de l'océan Indien » (art. R. 322-30 8° du même code). Ses missions sont définies à l'article R. 322-36 du code de l'environnement.

La protection des tortues marines est une réalité juridique. L'existence d'un corpus normatif, relais des impératifs du droit international à Mayotte, que concrétisent tant les règles nationales applicables à Mayotte que les règles locales, en est l'expression la plus remarquable. De plus, l'implication d'acteurs nationaux et locaux sur ce territoire révèle la mise en œuvre pratique des règles édictées. La question statutaire à Mayotte n'apparaît donc nullement déterminante dans le régime et la mise en œuvre de la protection des tortues marines.

Néanmoins, les atteintes commises à l'encontre des tortues marines sont toujours d'actualité en dépit de cette protection. Non seulement la DAF « estime à plus d'un millier les agressions commises annuellement contre ces espèces »<sup>69</sup>, mais le braconnage

---

<sup>66</sup> Extension autorisée par le décret n° 95-372 du 5 avril 1995 *étendant à la collectivité territoriale de Mayotte, modifiant et complétant les dispositions du code rural relatives au Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres*, *JORF* du 11 avril 1995, p. 5692. Pour la présentation du CELRL, on se référera à R. ROMI, *op. cit.*, p. 287-292. Le CELRL intervient à Mayotte sur 6 sites pour une surface de 937 ha (source : site Internet du Ministère de l'outre-mer : <http://www.outre-mer.gouv.fr>). Relèvent notamment du CELRL les sites de Papani, Moya et Saziley (source : site Internet du CELRL : <http://www.conservatoire-du-littoral.fr>).

<sup>67</sup> La Cellule de Gestion des Terrains du Conservatoire du Littoral, dont dépend l'Observatoire des Tortues Marines (OTM) de Mayotte, assure la surveillance quotidienne, en plus du suivi de population, des deux plus importants sites de ponte de tortues marines, Moya et Saziley, *via* une équipe de deux agents non-assermentés sur chacun des deux sites, ainsi que le recensement des cas de braconnage sur l'ensemble des plages de l'île.

<sup>68</sup> En application de l'article L. 322-9 alinéa 2 du code de l'environnement : « Les immeubles du domaine relevant du Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres peuvent être gérés par les collectivités locales (...) ».

<sup>69</sup> Service Environnement, DAF, *op. cit.*, p. 28

demeure<sup>70</sup>. Or, l'engagement international de la France au regard de la protection de ces espèces implique que tout soit mis en œuvre pour préserver ces espèces jusqu'à ce que des rapports scientifiques attestent avec certitudes de la diminution durable ou de la fin des menaces pesant sur elles. L'origine des menaces persistantes est évidemment multiforme. Retenons-en deux. Selon Eric Naïm-Gesbert, « l'application mahoraise du droit de l'environnement est aujourd'hui embryonnaire. Elle devrait se renforcer par la réforme statutaire »<sup>71</sup>. Pour sa part, Odile Naïm relevait déjà en 1986 que si le lagon était « totalement protégé, étant donné sa surface, et le personnel affecté à sa surveillance, cette mesure [était] totalement utopique »<sup>72</sup>. Ce constat est-il toujours de rigueur ? Sur ces deux points, l'effectivité des règles et leur mise en œuvre pratique, on peut affirmer que ces limites constantes ne sont pas étrangères à l'organisation statutaire de Mayotte.

## **2. Les limites de la protection des tortues marines : les incidences négatives du statut**

Le statut de Mayotte, y compris dans ses profondes mutations actuelles, constitue un double handicap relativement à la protection des tortues marines sur ce territoire. Tout d'abord, le statut – les statuts devrions nous dire – affecte considérablement la lisibilité du droit applicable à Mayotte ce qui ne peut qu'avoir une incidence réelle sur le corpus normatif de protection des tortues marines (a)<sup>73</sup>. Ensuite, ce même statut, cristallisant une situation de « transitoire permanent », a largement obéré les moyens nécessaires à la mise en œuvre pratique de la politique de protection des tortues marines (b).

### **a- une protection tributaire d'un droit extrêmement complexe :**

Stigmatiser un droit qui confine parfois à l'illisibilité pourrait apparaître à l'observateur attentif de Mayotte comme un exercice assez classique puisque le constat

---

<sup>70</sup> Voir *Mayotte Hebdo* du 15 mai 2009, précité, p. 8 : A Mayotte, « 800 à 1000 tortues pourraient être tuées chaque année, malgré les efforts déployés par les instances chargées de la protection de ces espèces ». Autrefois interdite par la religion musulmane, la consommation de viande de tortues marines est aujourd'hui courante. Elle est alors consommée comme amuse-bouche (*tchak*) et s'accompagne d'alcool.

<sup>71</sup> E. NAIM-GESBERT, *op. cit.*, p. 644

<sup>72</sup> O. NAIM, *op. cit.*, p. 32

<sup>73</sup> Dont le législateur a pleinement conscience comme en témoigne l'article LO. 6162-10 du CGCT : « Le président du conseil général peut saisir le tribunal administratif d'une demande d'avis portant sur l'interprétation du statut de Mayotte ou sur l'applicabilité dans cette collectivité d'un texte législatif ou réglementaire. En cas de difficulté sérieuse, le président du tribunal administratif peut transmettre cette demande au Conseil d'Etat ».

n'est ni difficile, ni nouveau<sup>74</sup>. Pourtant, comment exiger l'impossible ?<sup>75</sup> Peut-on opposer et appliquer aisément un droit dont les spécialistes s'échinent à trouver les règles exactes applicables à telle ou telle situation ? Un début de réponse peut être avancé selon deux étapes distinctes.

De 1976 à 2008, le droit applicable à Mayotte était régi par le principe de spécialité législative en raison de son statut collectivité territoriale d'outre-mer à statut particulier. Le principe de spécialité législative est redoutable du point de vue de l'identification du droit applicable. Résumé succinctement, ce principe signifie que le droit produit par les instances nationales n'est applicable à Mayotte que si le texte dont il est question le mentionne expressément<sup>76</sup>. Cette identification peut aboutir à un véritable « imbroglio juridique »<sup>77</sup>. Les exemples étant nombreux et dans une optique de clarté nous examinerons à titre d'illustration une difficulté que nous paraît soulever l'arrêté préfectoral n° 42/DAF/01 du 11 juin 2001 *portant création d'une zone de protection sur le site naturel remarquable de N'Gouja*, précité.

Pour protéger le site de N'Gouja, cet arrêté préfectoral de 2001 énonce un certain nombre d'interdictions et de limitations qui ne sont pas sans soulever quelques observations du point de vue de leur légalité. Nous insisterons sur l'une d'entre elles, certainement la plus symptomatique de la complexité du droit applicable dont le statut de Mayotte est pour une part responsable, à savoir la zone de protection du secteur A. Cet arrêté de 2001 crée, en effet, une zone de protection divisée en trois secteurs dont le secteur A correspond à « un périmètre de très forte protection à l'intérieur duquel il est formellement interdit de pénétrer dans le lagon (à pied, à la nage, en bateau ou à l'aide de tout autre moyen de navigation) à marée haute ou à marée basse, sauf pour des missions

---

<sup>74</sup> Pour une analyse pédagogique de ce point, E. LAMAISON, « La lisibilité du droit à Mayotte », in J. COUDRAY et L. SERMET (dir.), *Mayotte dans la République, op. cit.*, p. 201-212, spéc. p. 201 : « Si la question du droit applicable à Mayotte est difficilement saisissable, elle l'est encore plus pour les mahorais (...) ».

<sup>75</sup> Certes, *nemo censetur ignorare legem* ! Mais, pour ne pas ignorer la loi, encore faut-il la comprendre objecte fort heureusement le Conseil constitutionnel, CC, déc. n° 99-421 DC du 16 décembre 1999, *loi portant habilitation du Gouvernement à procéder, par ordonnances, à l'adoption de la partie législative de certains codes*, JORF du 22 décembre 1999, p. 19041 : consacrant l'objectif de valeur constitutionnelle d'accessibilité et d'intelligibilité de la loi (cons. n° 13).

<sup>76</sup> Par exemple, l'article L. 651-1 du code de l'environnement rend applicable à Mayotte ledit code par la formulation suivante : « Le présent code est applicable à Mayotte ».

<sup>77</sup> Voir, sur ce point, B. CAZALET, « Droit des lagons de Polynésie française », *RJE* 2008, n° 4, p. 391-407, spéc. p. 407 : « L'incomplétude et les contradictions de ses mécanismes juridiques polynésiens sont souvent comparables à celles que l'on retrouve dans les législations hexagonales ou dans les autres collectivités ultramarines ». Le parallèle entre Mayotte et le cas Polynésien, présenté par Bertrand Cazalet, est saisissant. L'auteur relate les cas d'atteintes à la réglementation en vironnementale locale qui ne sont pas réprimés de vant les juridictions répressives en raison de l'annulation des poursuites engagées faute de disposer d'un texte pénal applicable à la Polynésie française autorisant l'affliction d'une peine (p. 405).

scientifiques ou de police des pêches » (art. 7). L'article 10 du présent arrêté réprime la violation de ces dispositions comme suit : « Les contrevenants aux dispositions du présent arrêté s'exposeront aux peines prévues à l'article 6§6 du décret du 9 janvier 1852 modifié, sur l'exercice de la pêche »<sup>78</sup>. Or, le décret visé par renvoi dispose en son article 6§6 : « Sera puni d'une amende de 22 500 euros quiconque aura, en infraction aux règlements de la Communauté économique européenne, aux dispositions du présent texte et aux règlements pris pour son application : (...) 6° Pratiqué la pêche dans une zone où elle est interdite ; ». Son objet est d'interdire ou de limiter l'exercice de la pêche, il ne sanctionne pas d'une peine correctionnelle le fait de « pénétrer dans le lagon »<sup>79</sup>. Si la violation de l'article 5§5.1 de l'arrêté préfectoral, selon lequel est interdit « tous procédés de pêche quels qu'ils soient », peut être réprimée sur le fondement de l'article 6§6 du décret susmentionné de 1852<sup>80</sup>, en revanche, dès lors qu'un décret (ou un arrêté comme en l'espèce) « ne peut, en l'absence de délégation spéciale, étendre les sanctions correctionnelles instituées par une loi antérieure, à une matière non prévue par ladite loi »<sup>81</sup>, l'arrêté préfectoral en cause ne pouvait légalement assortir d'une peine correctionnelle une infraction relevant nécessairement du pouvoir réglementaire ; seule une peine contraventionnelle pouvait être édictée. Par suite, l'engagement de poursuite risque de devenir délicat au détriment de la protection des tortues marines<sup>82</sup>.

Depuis le 1<sup>er</sup> janvier 2008, le droit applicable à Mayotte est régi par le principe d'identité législative<sup>83</sup>. Brièvement décrit, il implique que les textes produits nationalement s'appliquent de plein droit à Mayotte sauf mention expresse contraire. L'article LO. 6113-1

---

<sup>78</sup> Il s'agit du décret du 9 janvier 1852 *sur l'exercice de la pêche maritime*, *JORF* du 21 août 1944, p. 53. Ce décret est toujours en vigueur et a valeur législative.

<sup>79</sup> On chercherait en vain dans le décret de 1852 une incrimination du fait d'enfreindre une interdiction de pénétrer dans une zone de protection.

<sup>80</sup> La Cour de cassation n'y voit d'ailleurs aucun obstacle : Cass. crim., 20 décembre 1990, *Bull. crim.* n° 445 : « L'absence de sanction pénale propre à un décret ne doit pas être interprétée comme excluant les peines délictuelles prévues par la loi dont il est l'application ».

<sup>81</sup> Cass. crim. 27 février 1964, *Bull. crim.* n° 74. Voir également Cass. crim., 5 mars 2002, *Bull. crim.* n° 56. C'est une application du principe de légalité des délits et des peines (*Nullum crimen, nulla poena sine lege*) inscrit à L. 111-3 du code pénal : « Nul ne peut être puni pour un crime ou pour un délit dont les éléments ne sont pas définis par la loi, ou pour une contravention dont les éléments ne sont pas définis par le règlement. Nul ne peut être puni d'une peine qui n'est pas prévue par la loi, si l'infraction est un crime ou un délit, ou par le règlement, si l'infraction est une contravention ».

<sup>82</sup> L'hypothèse de l'article R. 610-5 du code pénal, lequel pose que « la violation des interdictions ou le manquement aux obligations édictées par les décrets et arrêtés de police sont punis de l'amende prévue pour les contraventions de la 1<sup>re</sup> classe », semble exclue, la Cour de cassation considérant que « les sanctions édictées par [cet article] du code pénal ne s'attachent qu'aux règlements de police pris par les autorités administratives en vue de maintenir la tranquillité, la sécurité et la salubrité publiques », autrement dit, l'ordre public. Voir, par exemple, Cass. crim., 25 avril 2001, *Bull. crim.*, n° 102

<sup>83</sup> Suite à l'intervention de la loi organique n° 2007-223 du 21 février 2007 *portant dispositions statutaires et institutionnelles relatives à l'outre-mer*, *JORF* du 22 février 2007, p. 3121 et ce, alors même que Mayotte appartient toujours à la catégorie des COM, art. LO. 6111-1 al. 2 du CGCT : « Elle constitue une collectivité d'outre-mer régie par l'article 74 de la Constitution qui prend le nom de : " collectivité départementale de Mayotte " ».

alinéa 1<sup>er</sup> du code général des collectivités territoriales pose : « Les dispositions législatives et réglementaires sont applicables de plein droit à Mayotte ». Est-ce à dire que l'exercice de légistique s'en trouve simplifié ? Rien n'est moins sûr. Outre deux séries d'exceptions posées à ce principe<sup>84</sup>, l'article LO. 6113-1 dernier alinéa du même code ajoute : « Les dispositions législatives et réglementaires intervenues dans les matières soumises, en vertu de la loi organique n° 2007-223 du 21 février 2007 portant dispositions statutaires et institutionnelles relatives à l'outre-mer, au régime de l'application de plein droit des lois et règlements sont applicables à Mayotte, à compter de cette date, *sous réserve qu'elles n'en disposent pas autrement* » (nous soulignons). Le législateur n'a, semble-t-il, pas tout à fait réussi à s'extraire d'une spécialisation du droit à Mayotte<sup>85</sup>. Il s'agirait même, si l'on ose écrire, d'une exception de spécialité législative. Certes, l'identité législative est nécessairement un but, attachée au statut même de département, qui implique une progression. Il reste, comme en témoigne l'exemple qui suit, que là encore le statut de Mayotte s'avère être un frein à la lisibilité du droit et, par transition, à sa capacité à assurer une réelle protection des tortues marines. C'est l'hypothèse révélée par la loi du 1<sup>er</sup> août 2008 laquelle crée un titre VI « Prévention et réparation de certains dommages causés à l'environnement » dans le livre Ier du code de l'environnement<sup>86</sup>. En application de l'article LO. 6111-3 du CGCT, la loi du 1<sup>er</sup> août 2008 est applicable de plein droit à Mayotte. D'ailleurs, la loi de 2008 ne fait pas mention de son applicabilité à Mayotte. Toutefois, le travail d'identification, voire de prudence dans la recherche du droit applicable à Mayotte, ne devient pas nul. En effet, la loi de 2008 introduit une nuance s'agissant des agents habilités à constater les infractions prévues par le nouveau titre VI. L'article 4 de la loi de 2008 prévoit que : « *pour l'application à Mayotte* du titre VI du livre Ier, les agents commissionnés par le représentant de l'Etat et assermentés sont habilités à constater les

<sup>84</sup> Ne relèvent pas de l'application de plein droit « les matières relevant de la loi organique en application de l'article 74 de la Constitution » à ainsi que les « matières suivantes : 1° Impôts, droits et taxes ; 2° Propriété immobilière et droits réels immobiliers ; cadastre ; expropriation ; domanialité publique ; urbanisme ; construction ; habitation et logement ; aménagement rural ; 3° Protection et action sociales ; 4° Droit syndical ; droit du travail, de l'emploi et de la formation professionnelle ; 5° Entrée et séjour des étrangers et droit d'asile ; 6° Finances communales » (art. LO. 6113-1 du CGCT). On remarquera que l'environnement entre par voie de conséquence dans le régime de l'application de plein droit.

<sup>85</sup> Ce qui, s'agissant d'un territoire géographiquement situé outre-mer, ne saurait surprendre puisque cette démarche n'est pas nouvelle y compris pour les DOM. Voir, en ce sens, F. SAUVAGEOT, « Mayotte et l'article 72 de la Constitution. Des solutions possibles à celle retenue par le législateur », in J. COUDRAY et L. SERMET (dir.), *Mayotte dans la République*, op. cit., p. 83-99, spéc. p. 88

<sup>86</sup> Loi n° 2008-757 du 1<sup>er</sup> août 2008 relative à la responsabilité environnementale et à diverses dispositions d'adaptation au droit communautaire dans le domaine de l'environnement, *JORF* du 2 août 2008, p. 2. Elle crée notamment les articles L. 160-1 à 165-2 du code de l'environnement.

infractions aux dispositions du même titre » (nous soulignons)<sup>87</sup>. Autrement dit, et pour paraphraser le législateur organique, les dispositions de la loi du 1<sup>er</sup> août 2008 intervenues dans les matières soumises, en vertu de la loi du 21 février 2007 précitée, au régime de l'application de plein droit des lois et règlements sont applicables à Mayotte, à compter du 1<sup>er</sup> janvier 2008, sous réserve de son article 4 qui en dispose autrement.

Les mutations statutaires de Mayotte interfèrent notablement dans la nécessaire et indispensable clarification du droit propre à permettre de poursuivre efficacement l'objectif de protection des tortues marines. Ceci est d'autant plus problématique que l'on retrouve certains freins liés au statut dans la mise en œuvre pratique des règles de protection des tortues marines.

### **b- une protection réduite par l'insuffisance des moyens :**

Se borner à constater l'existence, même complexe, d'un régime juridique de protection des tortues marines, ce ne serait que parcourir la moitié du chemin. Sans prétendre vouloir épuiser la délicate question des moyens dont dispose l'île de Mayotte pour l'application efficace de ce régime de protection, on peut avancer l'idée que ceux-ci apparaissent insuffisants<sup>88</sup>. Trois points mettent en lumière, à nos yeux, cette insuffisance.

Le premier point ressort d'une lecture croisée des différents renseignements fournis par les pouvoirs publics. En 2005, selon Jean-Paul Kihl, alors Préfet de Mayotte, « *le patrimoine naturel de Mayotte, tant terrestre que marin, demeure exceptionnel* ». Mais il remarque que « *l'archipel mahorais connaît pourtant, à l'instar des autres territoires de la France d'Outre-Mer, une inadéquation entre la richesse biologique présente sur son territoire et les moyens disponibles pour connaître, préserver et valoriser durablement cette ressource unique* » (italiques dans le texte original)<sup>89</sup>. Le Service Environnement de la DAF de Mayotte note dans la même veine que pour « faire face » aux atteintes aux espaces naturels et espèces protégées, « il est nécessaire de mettre les moyens humains, matériels et budgétaires en adéquation avec les réalités du terrain »<sup>90</sup>. De même, il souligne, en 2005, que la création de la Brigade de la Nature de Mayotte

---

<sup>87</sup> Codifié à l'article L. 651-8 du code de l'environnement.

<sup>88</sup> La faiblesse des moyens est une question récurrente du débat public quant à la mobilisation réelle de l'Etat concernant les questions environnementales. Ainsi, M. Romi fait justement écho à ce débat en relevant le manque d'effectifs du Conservatoire du littoral pour l'accomplissement de ses missions : 110 gardes pour 400 sites constate-t-il. Cf. R. ROMI, *op. cit.*, p. 288-289

<sup>89</sup> J.-P. KIHIL, « Préambule », in Service Environnement, DAF, *op. cit.*, p. 3. Est révélateur de cette inadéquation entre moyens et finalités, la circonstance que le représentant de l'Etat en fasse mention immédiatement (deuxième phrase de son propos).

<sup>90</sup> Service Environnement, DAF, *op. cit.*, p. 27

« constitue une avancée notable sous réserve de renforcer ses effectifs »<sup>91</sup>. L'exemple de la Brigade du lagon est révélateur du manque de moyen de la collectivité d'outre-mer : elle compte (2004) six agents assermentés pour un territoire comptant pas moins, selon les services de la DAF, de seize sites désignés « très fréquentés par les tortues marines » et neuf zones « de braconnage fréquent »<sup>92</sup>. La mobilisation des services de police (notamment municipale) et de la gendarmerie est un levier qui doit être exploité d'autant plus lorsqu'il peut s'avérer fructueux en créant un partenariat entre les différents services concernés (police, gendarmerie et brigade nature) dans le cadre d'un Groupement d'intervention régional<sup>93</sup>. Mais il faut garder à l'esprit que seul le déploiement de moyens spécifiques affectés à la police de l'environnement constituera une réponse efficace pour mettre en œuvre la protection des tortues marines. Ainsi que le rappelle, Bertrand Cazalet, s'agissant de la gendarmerie en Polynésie française, « il est évident que la mission principale de la gendarmerie reste celle de l'ordre et de la sécurité publique, déterminant les axes prioritaires de son action (sécurité routière, délinquance, stupéfiants...) dont le pourcentage sur les lagons reste minime »<sup>94</sup>. En bref, il faut admettre que la police de l'environnement ne rentre pas « naturellement » dans les attributions traditionnelles de la force publique.

Le second point se réfère à l'absence de stratégie efficace de communication et d'éducation à la préservation des tortues marines et de leurs habitats. Il ressort d'une enquête auprès du public que les visiteurs du site Parc marin de Saziley (arrêté préfectoral n° 518/SG du 8 avril 1991 cité précédemment) ne sont pas tous conscients du statut particulier du site<sup>95</sup>. Par ailleurs, les deux agents de la CGTCL présents sur site quotidiennement n'ont pas les moyens d'assurer à la fois, les interventions de nuit (suivi des pontes et recensement de tortues marines), l'information et l'encadrement des visiteurs et le contrôle des pratiques. Le même constat est fait sur le site remarquable de N'Gouja (arrêté préfectoral n° 42/DAF/01 du 11 juin 2001 cité précédemment). Identifié comme étant un site majeur d'alimentation pour les tortues vertes, l'herbier marin du site de N'Gouja est un lieu privilégié pour l'observation de cette espèce du fait de la faible sensibilité des tortues vertes à la présence de baigneurs, phénomène assez rarement rencontré en situation

---

<sup>91</sup> Service Environnement, DAF, *op. cit.*, p. 27

<sup>92</sup> Service Environnement, DAF, *op. cit.*, p. 28

<sup>93</sup> Créé le 24 novembre 2008, le GIR a notamment permis l'arrestation d'un individu « reconnu comme le braconnier numéro un des tortues vertes ». Cf. *Mayotte Hebdo* du 15 mai 2008, p. 8

<sup>94</sup> B. CAZALET, *op. cit.*, p. 404

<sup>95</sup> S. CICCIONE et R. ROLLAND (dir), « Accompagnement technique et scientifique pour l'étude et la gestion durable des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte », *Rapport de mission Kelonia / IFREMER*, 2004

naturelle<sup>96</sup>. Le site est cité par la majorité des opérateurs touristiques comme étant une des plus belles plages de l'île et le caractère exceptionnel conféré au site par la présence et le comportement des tortues marines attire de nombreux visiteurs. Pourtant, en dépit d'un afflux touristique important<sup>97</sup>, rares sont les visiteurs conscients du statut de protection en vigueur. Une enquête menée en 2009 par Kelonia<sup>98</sup> sur le site de N'Gouja indique que sur 80 personnes interrogées, 75% n'ont pas connaissance de la réglementation locale alors que 75% d'entre elles avouent visiter le site pour sa particularité écologique.<sup>99</sup>

Enfin, le troisième point est révélateur de l'application à géométrie variable des garanties posées par le code de l'environnement. L'article L. 123-1 dudit code prévoit que : « I- La réalisation d'aménagements, d'ouvrages ou de travaux exécutés par des personnes publiques ou privées est précédée d'une enquête publique soumise aux prescriptions du présent chapitre, lorsqu'en raison de leur nature, de leur consistance ou du caractère des zones concernées, ces opérations sont susceptibles d'affecter l'environnement »<sup>100</sup>. L'enquête publique est une procédure relativement lourde puisqu'elle suppose soit la nomination d'un commissaire enquêteur, soit la constitution d'une commission d'enquête pour les projets les plus importants (art. L. 123-4 du code de l'environnement) mais pleinement justifiée si, avec Xavier Braud, on considère qu'elle « met en œuvre convenablement le principe de participation »<sup>101</sup>. Or, à Mayotte, l'enquête publique suit un régime différent. En premier lieu, il résulte de l'article L. 651-3 alinéa 1<sup>er</sup> du code de l'environnement que « cette formalité est remplacée par la mise à disposition du public du dossier ». Ainsi, le principe est l'absence d'enquête publique. Le législateur a préféré retenir la démarche active des citoyens (ils vont vers l'enquête) en lieu et place d'une démarche passive (l'enquête vient à eux). Il est clair que le principe de participation s'en trouve

---

<sup>96</sup> S. CICCIONE, M. TAQUET, D. ROSS, C. TAQUET, K. BALLORAIN, « Assistance à l'élaboration de la DAF de Mayotte pour l'encadrement scientifique et la formation des agents sur les programmes d'étude et de conservation des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte », *Rapport Kelonia / IFREMER*, 2003

<sup>97</sup> Le nombre de visiteurs pouvant atteindre 300 personnes les dimanches, source Kelonia / IFREMER / CNRS IPHC, données non publiées.

<sup>98</sup> Kelonia, l'observatoire des tortues marines de La Réunion, établissement de la Région Réunion dont les missions sont l'étude et la conservation des tortues marines et de leurs habitats, et la sensibilisation à la conservation du patrimoine naturel et culturel associé aux tortues marines. Kelonia intervient avec l'IFREMER, le CNRS, la DAF et la Collectivité départementale de Mayotte dans le cadre des programmes d'étude et de conservation des tortues marines à Mayotte.

<sup>99</sup> Enquête réalisée du 13 au 30 mai 2009 par Kelonia auprès de 80 personnes. Parmi les personnes interrogées, 56 % étaient des résidents et 44% des vacanciers.

<sup>100</sup> Il s'agit d'une mise en œuvre du principe de participation dont la valeur constitutionnelle résulte de la Charte de l'environnement de 2004 (art. 7) intégrée au bloc de constitutionnalité par la loi constitutionnelle n° 2005-205 du 1<sup>er</sup> mars 2005 relative à la Charte de l'environnement, *JORF* du 2 mars 2005, p. 3697. Il est en outre codifié à l'article L. 110-1 I 4<sup>o</sup> du code de l'environnement.

<sup>101</sup> X. BRAUD, « Quand la montagne accouche d'une souris... », note sous CE Ass., 3 octobre 2008, *Commune d'Annecy*, n° 297931, *RJE* 2009, n°1, p. 108-110, spéc. p. 108-109.



affaibli<sup>102</sup>. D'autant plus affaibli que, en second lieu, si le code prévoit une exception, celle-ci est doublement limitée. En effet, l'article L. 653-1 alinéa 2 du code précité dispose : « Toutefois, le représentant de l'Etat à Mayotte *peut* décider de soumettre à enquête publique des catégories d'aménagements, d'ouvrages ou de travaux qui, par leur nature, leur importance ou leur localisation, sont susceptibles de *porter atteinte* à l'environnement » (nous soulignons). Double limitation car, d'une part, la procédure de l'enquête publique est laissée à la discrétion du préfet de Mayotte, et, d'autre part, le texte de l'article L. 651-3 laisse entendre que les projets ne doivent pas seulement être susceptibles « d'affecter » l'environnement (comme dans l'article L. 123-1 précité) mais ils doivent être susceptibles « de porter atteinte » à l'environnement. La nuance est aussi subtile que dommageable pour le plein développement des outils de protection environnementaux à Mayotte.

A ce stade de nos développements, un premier bilan pourrait être celui-ci. Certes, « en comparaison avec d'autres îles, par exemple Anjouan ou une grande partie de Madagascar, la situation écologique de Mayotte est bien meilleure »<sup>103</sup>. Les tortues marines bénéficient effectivement d'une situation privilégiée compte tenu de l'appartenance de Mayotte à la République française. Liée par le droit international, la France est tenue de mettre en œuvre à Mayotte l'ensemble des règles nécessaires à la poursuite des objectifs de protection des espèces de tortues marines identifiées par lui. Non seulement la situation statutaire de Mayotte est « inopposable » au droit international<sup>104</sup>, mais elle n'interfère pas dans l'établissement national et local des règles nécessaires à cette protection. Cependant, les statuts successifs (collectivité territoriale d'outre-mer à statut particulier régi par l'ancien article 72 alinéa 1<sup>er</sup> de la Constitution puis collectivité d'outre-mer régi par son article 74) ont eu tendance à affecter sensiblement l'effectivité des règles protectrices des tortues marines, effets aggravés de surcroît par l'insuffisance de moyens dont les statuts successifs ont été, nous semble-t-il, le prétexte. Il faut donc se résoudre à accepter que la protection des tortues marines commande plus que jamais une départementalisation de l'île de Mayotte.

<sup>102</sup> Ce qui marquera d'ailleurs l'étonnement de M. NAIM-GESBERT, *op. cit.*, p. 646 : « l'enquête publique, mécanisme essentiel garantissant la démocratie participative, est curieusement remplacée par une simple mise à disposition du public des dossiers ». Il cite l'exemple de l'arrêté préfectoral n° 789 du 31 décembre 1999 relatif SRADT (schéma régional d'aménagement et de développement territorial de Mayotte).

<sup>103</sup> M. LOUETTE, *op. cit.*, p. 30

<sup>104</sup> Pour paraphraser D. CARREAU, *Droit international*, Paris, Pedone, 9<sup>ème</sup> éd., p. 59-63, spéc. p. 63

## **II- A la nécessité d'une départementalisation intelligente de Mayotte au regard d'une protection réelle des tortues marines :**

La protection réelle des tortues marines à Mayotte suppose avant tout de solutionner définitivement la question récurrente du statut de l'île au lagon<sup>105</sup> (A). L'option départementale alors retenue appelle néanmoins une réflexion quant à ce qu'il est souhaitable de proposer pour pérenniser cette protection (B).

### **A- Le préalable : le règlement définitif de la question statutaire**

Sortir Mayotte de ses statuts successifs, et par suite hésitants<sup>106</sup>, donnera un cap clair à la fois sur le plan politique (1) que sur celui du droit applicable (2).

#### **1. la départementalisation : une solution politiquement recommandée**

La résolution définitive – si tant est qu'elle soit possible – de la question statutaire a longtemps paru être le préalable à l'intervention massive de la métropole en termes politiques pour accompagner le développement de l'île. C'est pour cette raison que la solution du département d'outre-mer doit être actée car elle commande l'activation des moyens humains, matériels, financiers et budgétaires.

Certes, la politique d'interventionnisme de l'Etat français à Mayotte est perceptible dès 1976. Mais, ainsi que le signale Carole Barthès, « ce n'est que depuis une dizaine d'année que la France, longtemps retenue par les incertitudes concernant le statut de l'île, conduit une politique volontariste d'investissements structurants sur l'île »<sup>107</sup>. Les hésitations institutionnelles concernant Mayotte ont été un sérieux handicap à une intervention plus appuyée de l'Etat. Ces hésitations sont perceptibles dans le discours des plus hautes autorités de l'Etat révélant deux visions opposées sur Mayotte – visions qui se

---

<sup>105</sup> Remplaçant le slogan « L'île aux parfums » alors identique à celui des Comores, ce nouveau slogan est adopté en 1996 par le Comité du Tourisme de Mayotte. Ce dernier a d'ailleurs récemment mis l'accent sur la communication et la promotion et s'attache ainsi par ce nouveau slogan à présenter les nouvelles orientations de la politique touristique menée à Mayotte.

<sup>106</sup> Pour une présentation éclairante des motifs de cet « entre-deux » institutionnel, voir F. SAUVAGEOT, *op. cit.*, p. 90-92, spéc. p. 91-92 : « La création d'une [collectivité *sui generis*] pouvait en effet être légitimement présentée comme la seule solution de l'impasse qui résultait, d'une part, de l'inadaptation manifeste de la départementalisation, et d'autre part, l'impossibilité de créer un TOM ». Rappelons que la révision constitutionnelle de 2003 a logiquement intégré Mayotte dans la catégorie des collectivités d'outre-mer régi par l'article 74 de la Constitution.

<sup>107</sup> Sur ces deux points, C. BARTHES, *L'Etat et le monde rural à Mayotte*, Ci rad-Karhala, coll. « Economie et développement », 2003, p. 124. L'auteur cite l'exemple évocateur de « l'explosion » de la construction des bâtiments scolaires depuis 1990.

sont successivement succédé – en posant soit comme point de départ la question du statut, soit celle du développement. En 1966, c’est la question du statut qui est essentielle aux yeux de Jacques Chirac, alors Premier ministre, lorsqu’il se rend à Mayotte : « Le problème qui se pose, c’est celui de votre avenir, celui de vos enfants, celui de votre île ». Avant d’ajouter : « la première question, dans ce contexte, est celle de votre organisation administrative »<sup>108</sup>. A l’inverse, le Premier ministre Edouard Balladur, en 1995, déclarait : « Vous l’avez compris : des réponses institutionnelles ne suffiront pas à répondre aux préoccupations légitimes qui sont les vôtres. Pour intégrer parfaitement Mayotte à l’ensemble national, il faut mettre l’accent sur les besoins réels de votre collectivité »<sup>109</sup>. Cette vision semble avoir été partagée par Jean-Jacques Queyranne, alors Secrétaire d’Etat à l’outre-mer, lorsqu’en 2000, il prévient devant la Commission des lois du Sénat que Mayotte « resterait régie par le principe de spécialité législative, car l’écart des niveaux de développement économique et social [excluait] une transformation immédiate de Mayotte en département d’outre-mer »<sup>110</sup>. Enfin, marquant un retour à une conception institutionnelle du développement de Mayotte, Lionel Jospin, alors Premier ministre, considère en 2001, *expressis verbis*, que la question statutaire est inévitable pour permettre, ensuite, le développement économique et social de l’île : « Ainsi sortis de l’incertitude institutionnelle, les Mahorais vont pouvoir se consacrer à la question essentielle du développement économique et social »<sup>111</sup>.

Force est de reconnaître que l’absence de cap politique quant au statut de Mayotte a très certainement sinon bloqué au moins freiné le développement économique et social de Mayotte. Dès lors, accéder à la demande très forte de la population mahoraise d’obtenir un statut clair et définitif, celui de département d’outre-mer (DOM), devrait, dans ces conditions, permettre l’accélération du développement économique et social et produire les moyens dont Mayotte a besoin pour améliorer la préservation du patrimoine écologique de l’île, et ce qui nous intéresse ici, la protection des tortues marines.

<sup>108</sup> Discours de J. CHIRAC à Mayotte le 19 octobre 1966, in M. KAMARDINE, *Discours de la République pour Mayotte*, Orphie, coll. « Essais et documents », 2007, p. 66

<sup>109</sup> Discours d’E. BALLADUR devant le conseil général de Mayotte le 24 mai 1994, in M. KAMARDINE, *op. cit.*, p. 74-75. Moins généreux mais peut-être plus réaliste, M. Balladur devait insister sur le nécessaire rattrapage économique avant d’envisager la question du statut.

<sup>110</sup> Cité par F. SAUVAGEOT, *op. cit.*, p. 89

<sup>111</sup> Discours de L. JOSPIN devant le conseil général de Mayotte le 27 janvier 2001, in M. KAMARDINE, *op. cit.*, p. 89. Discours faisant suite à la consultation des mahorais organisée le 2 juillet 2000 et en prévision du futur statut (loin d’être aussi définitif) de collectivité départementale qui sera institué par la loi n° 2001-616 du 11 juillet 2001 *relative à Mayotte*, *JORF* du 13 juillet 2001, p. 11199.

## 2. la départementalisation : une solution juridiquement appropriée

Au plan strictement juridique, la départementalisation et, ensuite, le statut de DOM offrent des remèdes à deux écueils. La départementalisation permet d'accentuer le processus de clarification du droit applicable à Mayotte en le normalisant au regard du droit national. Le statut de DOM garantit que la « départementalisation juridique » de Mayotte ne provoque pas en creux des effets contraires à une adaptation indispensable du droit de l'environnement à Mayotte s'agissant de questions étrangères au territoire métropolitain comme c'est le cas pour les tortues marines.

L'érection de Mayotte en département est une solution qui paraît s'imposer en raison même des caractères de la République et dès lors que la volonté des populations est manifeste : « l'application du droit commun sur le territoire de la République (...) reste (...) le principe, eu égard aux exigences constitutionnelles d'unité de la République et d'égalité des citoyens »<sup>112</sup>. Mais il faut d'abord comprendre la départementalisation comme un processus et non comme son résultat (qu'est le statut de DOM). Engagée depuis la loi du 11 juillet 2001<sup>113</sup>, elle postule la « mise en place d'un programme (...) d'application de plein droit des textes » législatifs et réglementaires<sup>114</sup>. Or, cette départementalisation va progressivement lever un premier obstacle, que nous avons soulevé précédemment, à savoir la complexité de l'identification du droit applicable. En posant pour l'avenir le régime de l'identité législative, et en le maintenant (par le choix final du statut de DOM), la loi organique du 21 février 2007 (précitée) participe directement à la clarification du droit applicable à Mayotte. Certes, l'alignement immédiat du droit mahorais sur le droit métropolitain est à la fois utopique et sa tentative serait très certainement désastreuse. Le législateur a dû estimer qu'il fallait alors réaliser cet alignement par touches successives. C'est pourquoi, l'article LO. 6113-1 alinéa 5 du CGCT maintient une exception de spécialité législative<sup>115</sup>. Si, comme nous l'avons montré, cette disposition constitue un facteur supplémentaire de complexité dans la lisibilité du droit applicable à Mayotte, au regard de l'objectif de départementalisation, il est manifestement et, à vrai dire, incontournable. Toutefois, du point de vue de la rigueur juridique, il n'est pas absolument

---

<sup>112</sup> F. SAUVAGEOT, *op. cit.*, p. 87-88

<sup>113</sup> Loi n° 2001-616 du 11 juillet 2001 *relative à Mayotte*, précitée.

<sup>114</sup> F. SAUVAGEOT, *op. cit.*, p. 97

<sup>115</sup> Pour mémoire : « Les dispositions législatives et réglementaires intervenues dans les matières soumises, en vertu de la loi organique n° 2007-223 du 21 février 2007 portant dispositions statutaires et institutionnelles relatives à l'outre-mer, au régime de l'application de plein droit des lois et règlements sont applicables à Mayotte, à compter de cette date, sous réserve qu'elles n'en disposent pas autrement ».

certain que le législateur organique ait profondément modifié la donne. En effet, on pourrait objecter que le résultat normatif est le même qu'il s'agisse de poser comme point de départ le principe de spécialité législative en lui adjoignant des exceptions d'identité législative (méthode de la loi du 11 juillet 2001 précitée) ou qu'il s'agisse, à l'inverse, de partir du principe d'identité législative en lui adjoignant des exceptions de spécialité législative (méthode de la loi du 21 février 2007 précitée). Et, force serait alors de constater que le choix entre ces deux options, relativement identiques au plan du droit, serait arrêté en fonction de considérations politiques. Aussi, assurément, en choisissant la seconde option, le législateur organique a-t-il fait le choix politique, anticipant au demeurant sur la volonté clairement affirmée par le référendum consultatif du 29 mars 2009 de la population de Mayotte, d'ériger, à brève échéance, Mayotte en DOM.

Le statut de DOM s'avère, dernier élément d'analyse dont il faut faire état ici de manière prospective, juridiquement approprié en évitant un autre obstacle : un alignement du droit mahorais sur le droit métropolitain inadapté aux réalités locales. Le risque n'est pas nul. Ne serait-ce, par exemple, que la présence des tortues marines est extrêmement rare sur les plages de la France métropolitaine. Là encore, le législateur organique a tenu à anticiper en permettant de faire intervenir le principe d'adaptation propre aux départements et régions d'outre-mer : « L'applicabilité de plein droit des lois et règlements ne fait pas obstacle à leur adaptation à l'organisation particulière de Mayotte »<sup>116</sup>. Le statut de DOM s'accompagne judicieusement de « soupapes » de sécurité qui devraient garantir une protection réelle des tortues marines parce qu'adaptée aux réalités locales<sup>117</sup>.

Les questions quant à l'effectivité et la mise en œuvre de la protection des tortues marines sont largement dépassées par celles portant sur le processus de départementalisation de l'île de Mayotte. Mais, ainsi que nous avons tenté de le démontrer, la départementalisation entendue tant comme un processus que comme son résultat (le DOM) tend à devenir une étape inévitable pour approfondir et pérenniser la protection des tortues marines. Parce que le DOM est politiquement porteur des moyens indispensables

---

<sup>116</sup> Art. LO. 6113-1 al. 3 du CGCT. Ce principe découle directement de la règle constitutionnelle inscrite à l'article 73 al. 1<sup>er</sup> de la Constitution : « Dans les départements et les régions d'outre-mer, les lois et règlements sont applicables de plein droit. Ils peuvent faire l'objet d'adaptations tenant aux caractéristiques et contraintes particulières de ces collectivités ». Il faut ajouter que cette faculté d'adaptation est d'ores et déjà reconnue à la Collectivité départementale de Mayotte par l'article LO. 6161-2 du CGCT.

<sup>117</sup> Reste à savoir quelle interprétation, pour Mayotte, retiendra le Conseil constitutionnel sachant que ce dernier a une conception restrictive de l'article 73 al. 1<sup>er</sup>. Voir, CC, déc. n° 82-147 DC, 2 décembre 1982, *JORF* du 4 décembre 1982, p. 3666

au développement de l'île et qu'il est juridiquement le tremplin d'une clarification du droit applicable sans l'asphyxier par un alignement « sec » avec le droit métropolitain, la protection des tortues marines ne peut sortir que renforcée des résultats de la consultation organisée le 29 mars 2009 et à laquelle les électeurs étaient invités à répondre à la question suivante : « Approuvez-vous la transformation de Mayotte en une collectivité unique appelée "Département", régie par l'article 73 de la Constitution, exerçant les compétences dévolues aux départements et aux régions d'outre-mer ? »<sup>118</sup>. Ceux-ci ont voté massivement en faveur du « oui »<sup>119</sup> ce qui devrait conduire à l'adoption d'une loi organique par le Parlement<sup>120</sup>.

Si l'accession dans un avenir plus ou moins proche de Mayotte au statut de département d'outre-mer est porteur d'avancées significatives pour la protection des tortues marines, le processus de départementalisation ne doit impérativement pas être pensé exclusivement en termes de rattrapage économique. On s'exposerait aux effets inverses à ceux escomptés.

## **B- Le souhaitable : une départementalisation innovante**

En somme nous voudrions insister sur l'ardente obligation et les devoirs qui pèsent désormais sur les pouvoirs publics (autorités centrales, déconcentrées et décentralisées). Départementaliser doit apporter une nouvelle énergie au développement de l'île à condition qu'une départementalisation innovante soit proposée par les pouvoirs publics. En effet, refuser une telle option conduirait paradoxalement à remettre en cause la préservation des tortues marines (1). Pour y remédier, certaines pistes, forcément indicatives, peuvent être explorées (2).

### **1. les paradoxes d'une départementalisation « brute » : l'affaiblissement de la protection des tortues marines**

Tout d'abord, il faut, avec Jean Coudray, rappeler l'état de fragilité dans lequel se trouve le lagon de Mayotte, état dont l'Homme a une part de responsabilité : « L'examen

---

<sup>118</sup> Article 2 du décret n° 2009-67 du 20 janvier 2009 *décidant de consulter les électeurs de Mayotte en application des articles 72-4 et 73 de la Constitution*, *JORF* du 21 janvier 2009, p. 1313

<sup>119</sup> Soit 95,24% de oui et 4,76% de non (Source : site Internet de la préfecture de Mayotte, précité)

<sup>120</sup> Art. 72-4 *in fine* de la Constitution : « Ce changement de régime est décidé par une loi organique ».

attentif de cette évolution montre qu'aux facteurs naturels qui, à eux seuls, explique une grande partie de l'érosion, s'ajoutent des facteurs anthropiques, certes difficiles à quantifier, mais dont l'influence paraît augmenter avec la croissance démographique impressionnante qu'a connue Mayotte durant la période concernée (...) et le nécessaire développement économique concomitant »<sup>121</sup>. La départementalisation est susceptible, dans ces conditions, d'aggraver les phénomènes observés.

Carole Barthès en dresse un constat particulièrement frappant : « Le choix d'ancrer davantage Mayotte à la République française propulse le Territoire dans une phase de départementalisation ; dès le début des années quatre-vingt il s'agit de rattraper des retards structurels et d'asseoir le développement économique et social de l'île ». Elle ajoute : « dans cette optique progressiste et républicaine, le développement est conçu comme une transition nécessaire et progressive vers une forme de société "moderne", à l'image de la société métropolitaine »<sup>122</sup>. La départementalisation, pensée et construite comme la simple importation d'un « modèle exogène »<sup>123</sup> de développement emprunté à la métropole, conduira à fragiliser plus nettement encore l'ensemble de l'écosystème de Mayotte dans la mesure où le développement économique et social est entendu exclusivement en termes de rattrapage avec la métropole. Surtout, il va aggraver une situation à bien des égards déjà critique. « Jusqu'à une période récente, la population était surtout rurale mais depuis quelques années on assiste à un fort exode de la campagne vers la ville. (...) Ces dernières années le réseau routier et le trafic automobile sont devenus denses et modernes. Quant au tourisme, les infrastructures sont peu nombreuses mais en rapide extension »<sup>124</sup>. Ces phénomènes devraient s'accroître avec la croissance démographique exponentielle que connaît Mayotte, cette dernière devant compter 300 000 habitants d'ici à l'horizon 2020<sup>125</sup>. Si ces risques ne sont pas propres à Mayotte<sup>126</sup>, l'occidentalisation ou l'europanisation du

<sup>121</sup> J. COUDRAY, *op. cit.*, p. 614. Le professeur de géologie dresse un petit tour d'horizon des facteurs anthropiques en cause : culture traditionnelle du brûlis, surpâturage, constructions anarchiques, aménagements routiers gigantesques, etc. (p. 614)

<sup>122</sup> C. BARTHES, *op. cit.*, p. 12

<sup>123</sup> J.-M. SOURISSEAU, B. LOSCH et M.-R. MERCOIRET, *op. cit.*, p. 621 : « Issu d'une trajectoire historique originale, le modèle social en vigueur est encore ancré dans les réseaux familiaux et l'espace villageois et donne une large place aux liens solidaires. Il induit des pratiques métissées qui expriment les limites des tentatives d'importation d'un modèle exogène mais offre dans le même temps des pistes de développement originales et prometteuses ».

<sup>124</sup> C. BARTHES, *op. cit.*, p. 128. On peut citer deux exemples d'atteintes à l'environnement liées au développement de l'île : « Les constructions de routes, comme à Mamoudzou et du port de Longoni ont récemment détruit chacune une mangrove et sa faune ». Cf. M. LOUETTE, *op. cit.*, p. 181

<sup>125</sup> Hypothèse basse de l'INSEE, donnée par C. BARTHES, *op. cit.*, p. 128. Voir également O. NAIM, *op. cit.*, p. 21 : « L'augmentation d'une population ainsi que son développement économique se traduit par une augmentation proportionnelle de pression sur le milieu naturel ».

<sup>126</sup> Voir pour les problèmes similaires rencontrés par la Polynésie française, B. CAZALET, *op. cit.*, p. 399-400

développement économique et social de l'île est susceptible de mettre en danger l'environnement et l'ensemble des espèces protégées dont les tortues marines.

Il faut ajouter que la départementalisation va promouvoir le développement des activités de services (secteur tertiaire) en particulier le tourisme, secteur essentiel de l'économie mahoraise en raison des emplois et des activités annexes qu'il peut induire. Mesurant la valeur du capital touristique de l'île, les autorités mahoraises tendent à promouvoir cette activité<sup>127</sup>. L'accroissement important de la fréquentation par le public des habitats de tortues marines, tels que Moya, Saziley ou N'Gouja, témoigne de la capacité d'attraction des tortues marines auprès du public et des touristes en particulier<sup>128</sup>. La présence de ces animaux marins emblématiques valorise ainsi la perception de Mayotte dans un contexte touristique de plus en plus concurrentiel. Particulièrement typiques du tourisme de masse, les voyages organisés, tels que ceux récemment développés à Mayotte au travers de grands groupes de croisiéristes<sup>129</sup>, créent une importante concentration de voyageurs en un lieu et un temps limités et rendent impossible la prise de conscience du touriste vis-à-vis des impacts qu'il peut avoir sur le milieu<sup>130</sup>. Chaque type de tourisme dépend d'un type différent de diversité biologique. Or, les écosystèmes fragiles tels que ceux qu'offre Mayotte ne peuvent supporter la pression générée par un tourisme de masse. L'activité touristique devrait y encourager l'éducation et la sensibilisation du public et ainsi le rendre acteur de sa consommation. Pour certains opérateurs touristiques locaux, la venue des ces croisiéristes est une véritable aubaine et représente « le passage obligé du développement du tourisme dans l'île ». Pour d'autres, la pression sur les tortues marines et leurs habitats semble trop importante et l'activité est dénoncée comme des « assauts touristiques visiblement non-maitrisés »<sup>131</sup>. Mayotte entre dans une logique économique qui est, entre autres, marquée par un « processus de concentration des activités et des hommes

---

<sup>127</sup> Le nombre de touristes ayant fréquenté l'île s'élevait à 32 000 en 2004 et à 48 488 en 2007, soit une hausse de 52 % en 3 ans (INSEE Mayotte). En 2010, le Comité du Tourisme de Mayotte (CTM) se fixe comme objectif d'atteindre 100 000 touristes, soit une hausse de 106 % en 3 ans.

<sup>128</sup> On s'apercevra de l'effet attractif des habitats des tortues marines en constatant que la fréquentation d'un site par le public est multipliée par 4,3 entre la semaine et les jours chômés. Source : Kelonia, données non publiées.

<sup>129</sup> *Le Quotidien du tourisme* du 8 janvier 2008, « Costa puise sa force dans ses itinéraires ».

<sup>130</sup> Depuis décembre 2007, le lagon mahorais reçoit le Costa Marina pour une escale d'une journée, un paquebot d'une capacité de 1 000 passagers ; prochainement le Costa Europa, paquebot d'une capacité de 1 700 passagers, devrait accoster sur l'île. Cf. site Internet du Ministère de l'outre-mer, [www.outre-mer.gouv.fr](http://www.outre-mer.gouv.fr)

<sup>131</sup> S. BOSCHER, « Chronique d'une catastrophe annoncée », *Le Mahorais*, N°182, 15 janvier 2008. Pierre Stefanica, directeur de la structure hôtelière « le Jardin Maoré » qui accueille et soutient de puis de nombreuses années les membres de l'Association de protection des tortues marines Oulanga Nyamba et les scientifiques de Kelonia, IFREMER et du CNRS, déclarait à ce propos : « cela ne correspond pas au tourisme tel que l'ont voulu les professionnels et les élus. En huit ans, j'ai participé à un nombre incalculable de séminaires stratégiques qui concluaient tous la même chose : « nous ne voulons pas de tourisme de masse à Mayotte » (...) Nous avons besoin d'un tourisme de qualité sensibilisé à la cause écologique ». Cf. *Mayotte Hebdo*, 23 janvier 2008.



sur l'espace littoral »<sup>132</sup>. « Cette réorganisation spatiale pose notamment l'enjeu d'une gestion intégrée absolument nécessaire dans le cadre de cet espace fragile et convoité, exigu et de plus en plus peuplé, disputé et mal réglementé. Plus française que jamais, Mayotte arrive à un nouveau tournant de son histoire qu'il lui appartient désormais d'écrire et de décliner sur le thème du développement durable »<sup>133</sup>. Conscients de la difficulté de concilier préservation écologique et nécessité d'un développement économique, les autorités locales expliquent : « Mayotte est en plein développement et on ne pourra pas tout interdire pour le plaisir de protéger. Il faudra mettre en rapport les avantages d'un investissement avec les inconvénients sur le milieu »<sup>134</sup>. Car, les milieux les plus riches en biodiversité sont également les plus sensibles aux impacts d'un tourisme incontrôlé. Selon le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE), la destruction des habitats est la conséquence la plus visible de la sur-fréquentation des zones littorales. A l'échelle de la planète, plus de 58 % des récifs coralliens sont considérés comme menacés par les activités humaines (UICN 2005). Et « la tentation est grande de sacrifier certains sites les plus accessibles au tourisme de masse pour en faire de véritables aquariums grandeur nature »<sup>135</sup>, en exposant, à rebours, ces sites à la perte probable de tout ce qui faisait leur attrait touristique, ce que nous serions tentés, s'il nous est permis, d'appeler « le syndrome des Galápagos ». Valérie Lilette nous expose, comme une mise en garde<sup>136</sup>, le sort des îles Galápagos, cet archipel situé dans l'océan Pacifique. Elle constate d'abord que « le mythe des îles vierges à la biodiversité remarquable et d'un laboratoire de l'évolution biologique conceptualisée par Darwin a été rattrapé par l'industrie de masse »<sup>137</sup>. Puis elle note que le développement d'une industrie du tourisme de masse « a aboutit à une pollution des lieux, une hyperinflation, la valorisation d'une conservation *in situ*, la déception des touristes et l'appauvrissement de la population locale »<sup>138</sup>. On comprendra mieux en relevant, enfin, que l'archipel classé au patrimoine mondial de l'UNESCO en 1978 vient d'être inscrit le 26

<sup>132</sup> N. BERNARDIE-TAHIR, E.-M. OMAR, « Mayotte : des parfums au tourisme. Les nouveaux enjeux du littoral », *Les Cahiers d'Outre-Mer*, n° 216, 2001, p. 21

<sup>133</sup> N. BERNARDIE-TAHIR, E.-M. OMAR, *op. cit.*, p. 22

<sup>134</sup> Synthèse du 9<sup>ème</sup> débat : « L'environnement, risques et préservation, sur terre-en mer. Assises pour le développement », *CTM-Conseil Général*, USMA de Comboni, 7,8 et 9 octobre 1998

<sup>135</sup> B. CAZALET, *op. cit.*, p. 407

<sup>136</sup> Dont se faisait l'écho Odile Naïm suite à sa mission interministérielle sur l'environnement à Mayotte en 1986, *op. cit.*, p. 40 : « Il importe donc de conserver dès maintenant l'attrait touristique de Mayotte, et de ne pas sacrifier, pour un développement économique rapide et à court terme, le patrimoine mahorais ».

<sup>137</sup> V. LILETTE, *op. cit.*, p.26

<sup>138</sup> *Ibid.*

juin 2007 sur la liste du patrimoine mondial en péril faute pour ce territoire d'avoir pu préserver son extraordinaire richesse faunistique et floristique<sup>139</sup>.

Dans ce contexte démographique, économique et environnemental, une approche intégrée est nécessaire. Sur l'ensemble de l'île, un tourisme écologique, qui s'inscrit dans la durée en respectant et préservant à long terme les ressources naturelles, est la seule alternative qui assure la préservation de tout ce qui fait la richesse de Mayotte. L'enjeu consiste à associer des activités écologiquement viables et économiquement appropriées et rentables. Pour y parvenir, la départementalisation de Mayotte doit être réinventée pour trouver par les règles de droit à venir cet équilibre<sup>140</sup>.

## **2. les pistes pour une départementalisation « élaborée » : un renforcement de la protection des tortues marines**

Lever les paradoxes d'une départementalisation abrupte de Mayotte implique assurément de faire deux choix qui se répondent l'un l'autre : celui du développement durable (a) et celui de l'écotourisme (b).

### **a- intégrer le concept de développement durable dans la départementalisation :**

Après avoir dressé les grands traits du concept de développement durable, on montrera qu'il implique obligatoirement tant les pouvoirs publics – ce qui n'est pas révolutionnaire – que la société mahoraise si l'on veut qu'il soit une réalité.

Ce concept est défini pour la première fois dans le rapport Brundtland de la Commission mondiale pour l'Environnement et le Développement (1987) : « un "développement durable est un développement qui répond aux besoins du présent sans compromettre la capacité des générations futures de répondre aux leurs" »<sup>141</sup>. Du point de vue scientifique, il s'entend comme « " la forme de développement qui respecte l'environnement et fait un usage prudent, fondée sur une exploitation rationnelle et modérée de la nature de ces ressources, ce qui assure le maintien indéfini de la productivité

---

<sup>139</sup> Voir le site Internet de l'UNESCO : <http://whc.unesco.org>

<sup>140</sup> B. CAZALET, *op. cit.*, p. 407 : « Tout est question de justesse et d'équilibre, mais aussi et surtout d'applicabilité des règles de droit ».

<sup>141</sup> Cité par G. PENNEQUIN, « Le développement durable : du concept à l'action », in J. COUDRAY et L. SERMET (dir.), *Mayotte dans la République*, *op. cit.*, p. 601. Voir également les dates-clés du concept de développement durable, p. 602.

biologique de la biosphère” »<sup>142</sup>. Le développement durable « consiste à concilier les impératifs sociaux et humains avec un progrès économique, et un meilleur respect des équilibres écologiques »<sup>143</sup>. Gilles Pennequin souligne enfin que le développement durable est une nécessité pour Mayotte : « L'Île de Mayotte – face à une poussée démographique rapide et sa volonté légitime de “rattrapage économique” de son territoire, aux dimensions très réduites et à l'écosystème remarquable mais extrêmement fragile – doit absolument engager une politique de développement durable si elle entend garantir pour les générations présentes et futures une vie écologiquement acceptable pour tous »<sup>144</sup>.

En outre, il faut noter qu'il s'agit là d'exigences constitutionnelles en raison de l'inscription du concept à l'article 6 de la Charte de l'environnement : « Les politiques publiques doivent promouvoir un développement durable. A cet effet, elles concilient la protection et la mise en valeur de l'environnement, le développement économique et le progrès social »<sup>145</sup>. Exigences qui trouvent au surplus leur concrétisation par le législateur organique dans les compétences dévolues à la Collectivité départementale de Mayotte<sup>146</sup>. Aussi est-il indispensable de faire avancer rapidement l'état de la législation en matière de protection des tortues marines voire même d'anticiper<sup>147</sup>. Mais le succès d'une telle entreprise dépend étroitement de la place qu'il faut accorder à la société mahoraise, qui ne saurait être durablement écartée de questions aussi cruciales. En effet, les motifs conduisant à inclure la société mahoraise sont de trois ordres.

Juridiquement d'abord. Il résulte de l'article 7 de la Charte de l'environnement que « toute personne a le droit, dans les conditions et les limites définies par la loi, d'accéder aux informations relatives à l'environnement détenues par les autorités publiques et de participer à l'élaboration des décisions publiques ayant une incidence sur

---

<sup>142</sup> F. RAMADE, *Dictionnaire en cyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement*, Paris, Ediscience internationale, 1993, cité par E. NAIM-GESBERT, *op. cit.*, p. 638

<sup>143</sup> *Ibid.*

<sup>144</sup> G. PENNEQUIN, *op. cit.*, p. 609

<sup>145</sup> Loi constitutionnelle n° 2005-205 du 1<sup>er</sup> mars 2005 relative à la Charte de l'environnement, précitée. Signalons d'ailleurs la décision CC, 19 juin 2008, déc. n° 2008-564 DC, *Loi relative aux organismes génétiquement modifiés*, *JORF* du 26 juin 2008, p. 10228 : « l'ensemble des droits et devoirs définis dans la Charte de l'environnement ont valeur constitutionnelle » (cons. n° 18)

<sup>146</sup> L'article LO 6161-42, précité, du C GCT, en confiant à la Collectivité l'élaboration du PADD, rappelle que les « orientations [de ce plan] respectent, dans une perspective de développement durable, l'équilibre entre les objectifs de renouvellement et de développement urbains, de diversité sociale et de l'habitat, de préservation des activités agricoles et forestières ainsi que de protection des espaces naturels, des sites et des paysages ».

<sup>147</sup> E. NAIM-GESBERT, *op. cit.*, p. 642 : « A Mayotte, comme ailleurs, l'ordre naturel des choses, loin donc d'être une abstraction, implique que le développement durable oriente et détermine les contours de l'ordre juridique à venir ».

l'environnement »<sup>148</sup>. Associer la population de Mayotte aux questions relatives à la protection des tortues marines est une exigence constitutionnelle dont les pouvoirs publics, et spécialement le législateur<sup>149</sup>, devront organiser les modalités.

Méthodologiquement ensuite. Concevoir et appliquer des politiques de développement durable sans les territorialiser ferait perdre à celles-ci une grande part de leur efficacité. Ainsi, certains ont pu souligner que « les approches environnementales gagneraient aussi à un repositionnement pertinent des échelles d'intervention. Comme pour les aspects économiques et sociaux, une construction ascendante des politiques partant de l'expression des besoins des populations permettrait un dialogue sur les objectifs et attentes réciproques des partenaires concernés »<sup>150</sup>. D'autres insistent sur la place des territoires dans la construction des politiques environnementales : « aujourd'hui, c'est essentiellement à l'échelle des territoires que les problèmes de développement durable sont perçus et c'est sans doute également là qu'ils peuvent trouver des solutions à la fois équitables et démocratiques »<sup>151</sup>. Parce que « le développement durable applique une démarche transversale »<sup>152</sup>, toute politique qui s'en réclame doit intégrer les populations concernées.

Politiquement enfin. Nous voudrions montrer qu'écarter les particularismes locaux conduirait à court ou moyen terme à une impasse, singulièrement à Mayotte<sup>153</sup>. Cette impasse est nettement mise en relief par Valérie Lilette : « Jusqu'à une date très récente, les projets de conservation ont trop souvent privilégié les études fondées sur les ressources biologiques et tenté de mettre en application des réglementations sans tenir compte des acteurs et des réseaux économiques et institutionnels dans lesquels ils s'inscrivaient. Ces projets aboutissent souvent à des échecs alors que des études plus "intégrées", incluant les populations, ont pourtant montré la possibilité d'une meilleure efficacité, notamment dans le domaine de la gestion intégrée des zones côtières (...) »<sup>154</sup>. On la retrouve d'une certaine manière dans les thématiques agricoles comme l'explique Carole Barthès : « une conception plus directive, conçue en termes administratifs, sans la participation des intéressés, a toutes

---

<sup>148</sup> Il s'agit du principe de participation dont le Conseil constitutionnel a reconnu la pleine valeur constitutionnelle (CC, déc. n° 2008-564 DC, précitée, cons. n° 48-49) et dont le Conseil d'Etat oppose le respect à l'Administration, CE Ass., 3 octobre 2008, *Commune d'Annecy*, n° 297931, *RJE* 2009, n°1, p. 85-87

<sup>149</sup> Il résulte de deux décisions citées à la note 38 (*supra*) « que les dispositions de la Charte renvoyant à la loi donnent un titre de compétence exclusif au législateur ». Cf. X. BRAUD, *op. cit.*, p. 109

<sup>150</sup> J.-M. SOURISSEAU, B. LOSCH et M.-R. MERCOIRET, *op. cit.*, p. 632

<sup>151</sup> G. PENNEQUIN, *op. cit.*, p. 604-605

<sup>152</sup> G. PENNEQUIN, *op. cit.*, p. 606

<sup>153</sup> Le proverbe mahorais « *Kofu moja kai fusu ndrass* » (« Un seul ongle ne peut écraser un pou ») « résume à lui seul l'essence d'une société marquée par une forte solidarité et une conception du développement fondée sur l'implication et la participation active des populations dans l'élaboration et le pilotage des projets d'intervention ». Cf. C. BARTHES, *op. cit.*, p. 10

<sup>154</sup> V. LILETTE, *op. cit.*, p. 22

les chances de se heurter à de nombreux obstacles »<sup>155</sup>. Elle ajoute : « A Mayotte, comme ailleurs, un changement postulé peut difficilement voir le jour spontanément par la seule proclamation d'une loi ou d'un modèle d'activité, surtout quand ceux-ci sont en décalage avec les usages locaux, les logiques d'action, les motivations et les représentations des individus »<sup>156</sup>. D'autres semblent encore plus pessimistes : « Les projections tendanciennes des principaux indicateurs de développement et une analyse globale objective témoignent (...) d'importants risques de ruptures sur les plans économiques, sociaux et environnementaux »<sup>157</sup>. Par conséquent, pour éviter ces « ruptures » dommageables pour Mayotte et comprendre les ressorts des particularismes locaux, il faut associer les premiers intéressés – les Mahorais eux-mêmes – à l'établissement des politiques de développement durable. Cette association exige, d'une part, la sensibilisation accrue des mahorais aux questions environnementales, et spécialement à celles de la protection des espèces menacées. Elle exige, d'autre part, l'instauration d'une véritable « démocratie environnementale »<sup>158</sup>. La première est de surcroît une exigence de nature constitutionnelle<sup>159</sup>. La seconde pourrait déboucher, à Mayotte, sur un « nouveau contrat social »<sup>160</sup>. L'une et l'autre doivent permettre, au final, « l'adhésion puis l'appropriation par la population des choix de politiques publiques » pour réussir la « construction collective d'un modèle de développement adapté aux particularismes locaux et simultanément ancrés dans la République », susceptible d'approfondir et de pérenniser la protection des tortues marines et de leurs habitats<sup>161</sup>. Il reste à présent à sensibiliser la population mahoraise qui, le plus souvent par manque d'information, ignore le bien-fondé et les enjeux d'une activité économique durable. L'Observatoire des Tortues Marines de Mayotte, l'Association de protection des tortues marines Oulanga na Nyamba ou encore l'Association des Naturalistes de Mayotte s'affairent notamment à cette tâche.

---

<sup>155</sup> C. BARTHES, *op. cit.*, p. 10

<sup>156</sup> C. BARTHES, *op. cit.*, p. 211

<sup>157</sup> J.-M. SOURISSEAU, B. LOSCH et M.-R. MERCOIRET, *op. cit.*, p. 630-631

<sup>158</sup> C. CANS, *op. cit.*, p. 162. S'agissant de la procédure des arrêtés de biotope, l'auteur pointe une difficulté sérieuse : « Il est donc indéniable que cette procédure constitue un outil performant du point de vue de la conservation de la diversité biologique, même en l'absence de bilan scientifique digne de ce nom. Mais il est tout aussi incontestable que cette procédure présente un inconvénient majeur d'un autre point de vue : celui de la démocratie environnementale. Les arrêtés de biotope sont créés sans aucune enquête publique, et surtout sans aucune information des propriétaires... et ne font l'objet que d'un contrôle minimum du juge ».

<sup>159</sup> Article 8 de la Charte de l'environnement : « L'éducation et la formation à l'environnement doivent contribuer à l'exercice des droits et devoirs définis par la présente Charte ». Selon Michel Durosseau, *op. cit.*, p. 16, la sensibilisation doit également cibler la recherche en matière de biodiversité « parente pauvre des sciences exactes et des sciences humaines ».

<sup>160</sup> Nous empruntons à dessein à M. DUROUSSEAU, *op. cit.*, p. 18, cette expression particulièrement chargée de sens en cette période de rénovation du lien statutaire entre Mayotte et la République.

<sup>161</sup> J.-M. SOURISSEAU, B. LOSCH et M.-R. MERCOIRET, *op. cit.*, respectivement p. 617 et p. 630

Dans le cadre général du développement durable, le tourisme peut être un moteur important qui stimule l'appui du secteur privé à la conservation de la biodiversité et peut également fournir un argument économique de poids, justifiant l'amélioration de la gestion de la biodiversité.

### **b- intégrer le concept d'écotourisme dans la départementalisation :**

La situation sociale précaire de Mayotte est le reflet de la situation économique difficile du territoire. Seulement la préservation de l'environnement nécessite des besoins financiers auxquels la faiblesse de l'économie productive ne peut répondre mais auxquels le développement d'un tourisme durable serait une alternative crédible. Le tourisme durable désigne entre autre toute forme d'activité touristique qui respecte et préserve à long terme les ressources naturelles. L'écotourisme n'en est qu'une des formes, plus centrée notamment sur la découverte des écosystèmes, et qui cherche à réduire son empreinte écologique<sup>162</sup>. Il ne peut se développer que suite à une responsabilisation de tous les acteurs du tourisme : voyageurs, professionnels, collectivités locales et pouvoirs publics. L'évolution du tourisme mondial montre que le respect de l'environnement et la possibilité d'observer des espèces emblématiques et protégées à l'échelle mondiale, comme les tortues marines, dans leur environnement naturel sont d'une importance sociale, culturelle et économique majeure et sont des arguments de vente de plus en plus avancés dans la région<sup>163</sup>. A Mayotte, le tourisme devrait être préconisé comme un secteur moteur de l'économie locale et un moyen de générer des revenus mais également comme une activité destinée à financer la protection de l'environnement et à valoriser la biodiversité locale.

L'écotourisme pourrait alors se résumer à une idée générale qu'a très bien démontrée Valérie Lilette : « la tortue marine a plus de valeur "vivante" que morte »<sup>164</sup>. Grâce à la qualité de son environnement naturel, Mayotte possède un atout de taille dans le domaine de l'écotourisme. Son développement économique et social, qui tend à faire entrer résolument l'île dans la société moderne, doit cependant faire l'objet d'une réflexion contemporaine. Cette idée générale propose aux pouvoirs publics une départementalisation

---

<sup>162</sup> L'empreinte écologique vise à traduire l'impact d'activités humaines sur les écosystèmes et la planète.

<sup>163</sup> Seychelles (Bird Island), Madagascar (Iranja Lodge), Mohéli (Itsamia), Afrique du Sud (Maputaland).

<sup>164</sup> V. LILETTE, *op. cit.*, p. 27. Sur l'émergence et la définition du concept d'écotourisme, on peut retenir ce passage du même auteur : « Trois idées force émergent du concept d'écotourisme : l'une concerne la conservation du milieu naturel grâce à sa valorisation touristique, l'autre implique les communautés locales comme étant les meilleures garantes de la conservation, et la troisième engage le touriste comme acteur responsable et respectueux des sites qu'il visite ».

de Mayotte « dans le cadre d'un écotourisme raisonné, original et respectueux de cet environnement exceptionnel »<sup>165</sup>. Au fond, l'écotourisme inverse la logique économique de rentabilité. La protection des tortues marines est un objectif tout autant environnemental qu'économique dans la mesure où l'on a admis que ces espèces sont plus rentables vivantes (et donc protégées) que mortes. Reste à convaincre les intéressés<sup>166</sup>, de ce que le concept de développement durable permet, selon nous, puisque précisément « le développement durable est un concept de *progrès raisonné* » (nous soulignons)<sup>167</sup>. Mayotte pourrait alors constituer la démonstration qu'un développement touristique maîtrisé permet le développement durable de la région et la valorisation de ses atouts naturels et de sa biodiversité.

\*

\* \*

## Conclusion

Par l'adoption de textes internationaux, régionaux et nationaux, la France s'est engagée à préserver les tortues marines et leurs habitats sur un objectif essentiel : la réduction des menaces qui pèsent sur ces espèces protégées. Dès lors, à Mayotte, la question de l'organisation statutaire et de son évolution n'était pas déterminante dans la protection des tortues marines pourvu qu'il existât des moyens réels d'atteindre les buts fixés par le droit international. Cependant, l'examen de ces moyens a mis en lumière l'impérieuse nécessité pour l'Etat français d'aller plus loin. En considérant qu'il a accepté cette responsabilité, on peut affirmer qu'il faut tout mettre en œuvre pour y parvenir. Aussi la départementalisation de Mayotte peut-elle participer de cette volonté réelle et concrète d'approfondir et de pérenniser la protection des tortues marines à l'échelle du territoire mahorais. Volonté, au demeurant, qui serait fortement diminuée si une construction pertinente de cette départementalisation n'était pas proposée.

La règle de droit, si elle ne peut pas tout<sup>168</sup>, doit en revanche constituer le meilleur cadre juridique à l'intérieur duquel il sera possible de faire de la protection des tortues

---

<sup>165</sup> J.-Y. COUSIN, *op. cit.*, p. 14

<sup>166</sup> L'argument d'Odile Naim, *op. cit.*, p. 12, ne manque pas à cet égard de poids puisque ce biologiste marin considère implicitement qu'il vaut mieux faire de Mayotte un bijou éco-touristique dès lors qu'il paraît effectivement peu probable d'en faire « un grand port de guerre [ou] un centre commercial analogue à Hong-Kong ou Singapour ».

<sup>167</sup> G. PENNEQUIN, *op. cit.*, p. 603

<sup>168</sup> En ce sens, J. UNTERMAIER, « Biodiversité et droit de la biodiversité », in Biodiversité et évolution du droit de la protection de la nature : réflexion prospective, *RJE* 2008, n° spécial, p. 21-31, p. 22 : « Au total, les mesures à prendre, les réorientations à opérer pour sauver la biodiversité paraissent d'une ampleur si considérable qu'elles

marines une réalité. Le débat qui s'ouvre ainsi ne saurait se réduire, sans s'y soustraire non plus, à un débat local. De nombreux points étayent cette proposition. Les règles doivent assurément être confirmées<sup>169</sup>. Au contentieux, le juge de l'Administration est appelé à faire preuve d'une rigueur accrue lorsqu'il examine les décisions de celle-ci<sup>170</sup>. Enfin, sous l'angle politique et du débat de société, car nul doute que « la protection de la nature c'est aussi l'histoire des hommes, des sociétés, de contextes socio-politiques et de leur évolution »<sup>171</sup>, la question environnementale doit prendre une place essentielle, autrement dit la place qui est la sienne.

« Battre le fer pendant qu'il est chaud » telle était l'invitation d'André Oraison en 2002<sup>172</sup> pour saisir véritablement l'opportunité qui se présente à Mayotte et à la France, à l'heure où l'île au lagon se trouve à une « bifurcation de son histoire »<sup>173</sup>, de prendre les bonnes décisions quant à la protection des tortues marines. Nous pouvons croire que leur sort sera un bon indicateur des choix environnementaux opérés par la société française pour Mayotte. Cependant, la protection d'espèces migratrices telles que les tortues marines ne peut se limiter à l'échelle d'un territoire politique. Au niveau régional, la France n'est pas seule et ses actions s'insèrent désormais dans le plan de conservation et de gestion des tortues marines établi dans le cadre du Mémoire d'Accord sur la conservation et la gestion des tortues marines et de leurs habitats de l'Océan Indien et de l'Asie du Sud-Est (IOSEA-MoU)<sup>174</sup>. Nous discutons dans cet article des enjeux environnementaux face à l'évolution statutaire de Mayotte et ciblons notre argumentaire sur les tortues marines à titre d'exemple. Rappelons que les espèces et habitats fragiles et remarquables de l'île méritent d'être considérés au même titre que les tortues marines.

---

dépassent le droit de la biodiversité. Et sans doute excèdent-elles le champ du juridiquement possible, dès lors que le droit n'est jamais que le traducteur ou le metteur en scène des choix politiques et sociétaux ».

<sup>169</sup> Jean Untermaier regrette, au titre de l'évaluation des incidences, « l'insigne faiblesse pour ce qui concerne les impacts sur la biodiversité » de l'étude d'impact. Voir J. UNTERMAIER, *op. cit.*, p. 24

<sup>170</sup> Certains portent un regard critique sur le juge administratif, lorsque ce dernier minimise « les insuffisances d'ordre écologique ». A propos de la construction d'une autoroute au Sud de Mâcon, laquelle devait traverser les habitats d'une espèce protégée le Râle des genêts (un oiseau rare), il a été estimé que le Conseil d'Etat n'a pas tenu compte des impératifs de protection de la biodiversité (CE, 7 mai 2008, *Association ornithologique et mammalogique de Saône-et-Loire (AOMSL)*, n° 30 9285). Voir, en ce sens, J. UNTERMAIER, *op. cit.*, p. 25-26. Pour une conclusion similaire – dans une autre affaire – quant à l'office du juge administratif, voir C. CANS, *op. cit.*, p. 150

<sup>171</sup> C. CANS, *op. cit.*, p. 162

<sup>172</sup> O. ORAISON, *op. cit.*, p. 186

<sup>173</sup> Sur ce point, J. COUDRAY *op. cit.*, p. 675

<sup>174</sup> Signé par la France en janvier 2009, l'objectif est de protéger, conserver et reconstituer les populations de tortues marines et leurs habitats, en se basant sur les données scientifiques fiables, tenant compte de l'environnement et du contexte socio-économique et culturel des États signataires. Pour consulter le rapport, cf. site Internet de l'Organisation : [www.ioseaturtles.org](http://www.ioseaturtles.org)





CHAPITRE

9

## **9 Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island**

Claire Jean

Stéphane Ciccione

Katia Ballorain

Jean-Yves Georges

Jérôme Bourjea

*Oryx (2009) in press*



**Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island**

Claire Jean<sup>1</sup>, Stéphane Ciccione<sup>1</sup>, Katia Ballorain<sup>2</sup>, Jean-Yves Georges<sup>2</sup>, Jérôme Bourjea<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Kélonia, l'observatoire des tortues marines, 46 rue du Général de Gaulle, 97436 Saint Leu, La Réunion, France

<sup>2</sup> Institut Pluridisciplinaire H. Curien – Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, UDS, CNRS ; 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France

<sup>2</sup> Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, BP 7151, 97 715 Saint-Denis Messag Cedex 9

<sup>3</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer de La Réunion, Rue Jean Bertho, BP 60, 97 822 Le Port Cedex, La Réunion, France

\* Corresponding author: Claire Jean

Email: [clairejean@kelonia.org](mailto:clairejean@kelonia.org)

## Abstract

Reunion Island, in the south west Indian Ocean once had significant nesting populations of sea turtles, which declined rapidly after human colonisation. In 1996, after regular sightings of turtles offshore, an aerial survey program was initiated to monitor the occurrence of marine turtles and their spatial distribution along the west coast of the island. Between 1998 and 2008, following a 30 km coastline transect between Saint Leu and Saint Paul a total of 1845 marine turtle sightings were recorded during 146 flights with an ultralight aircraft. The mean number of turtle sightings per survey increased significantly between 1998 and 2008, and a variety of sizes were recorded throughout the year. Marine turtles were found over coral reef zones and on the outer reef slopes. Spatial distribution may be linked to the topography and substrate of the bottom, which determine the availability of food and shelter. Interestingly, the marine protected area (MPA) located off Saint Paul seems to have benefited marine turtles as they frequent this area more than other regions on the west coast. These results are encouraging for local organisations working for the conservation of sea turtles in Reunion Island.

**Keywords** Marine turtles, aerial survey, abundance, conservation, Reunion Island, Indian Ocean

## Introduction

Reunion Island is a French territory located in the south western Indian Ocean, 800 kilometres (km) east of Madagascar and 120 km south of Mauritius. During the 17<sup>th</sup> century, the west coast of Reunion Island was known to be an important nesting site for marine turtles (Dubois, 1669). However, human colonisation resulted in intensive harvesting of eggs and nesting females, which led to a catastrophic decline in the nesting numbers of the green turtle (*Chelonia mydas*) (Hughes, 1973; Frazier, 1975; Bertrand *et al.*, 1986), the only species known to have nested at Reunion Island (Ciccione & Bourjea, 2006).

Nesting by green turtles still occurs rarely compared to other sites in the Indian Ocean (Frazier, 1975; Mortimer, 1988; Bourjea *et al.*, 2006; Ciccione & Bourjea, 2006; Bourjea *et al.*, 2007; Lauret-Stepler *et al.*, 2007; Ciccione *et al.*, 2008) and in the 1990s, reports were

received that green and hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) were regularly observed along the coastline of Reunion Island by scuba divers and from ultralight aircrafts.

Hawksbill and green turtles are globally classified respectively as critically endangered and endangered (IUCN, 2008) and population trends remained unknown for these species around Reunion Island. Monitoring marine turtle status through population estimates was considered essential as such data could be integrated into conservation plans. Marine turtles are considered as indicators of the health of marine ecosystems (Frazier, 1999).

To monitor the distribution of marine turtles along the west coast of Reunion Island, an aerial survey program using ultralight aircraft was initiated in 1996. Aerial survey would seem the most appropriate technique to obtain abundance estimates for marine turtles and other marine species that spend time regularly at the surface as it allows to cover large areas in a short period of time (Bayliss, 1986; Marsh & Sinclair, 1989; Henwood & Epperly, 1999; Marsh *et al.*, 2004; Slooten *et al.*, 2004; Roos *et al.*, 2005; Gomez de Segura *et al.*, 2006; Rowat *et al.*, 2009) with the advantage that animal behaviour is unlikely to be affected by human presence, which has proved a problem in boat surveys (Slooten *et al.*, 2004).

This aerial survey program has been the first attempt to monitor and assess Reunion Island marine turtle populations. It was designed to provide baseline data allowing to plot maps of density distributions which is essential for the planning of future in-water studies (Marsh & Saalfeld, 1989). It might also help to increase the efficiency of conservation plans. Survey data provided an assessment of abundance for marine turtles along the west coast of Reunion Island and an indication of population trends since the beginning of the study. Spatial analyses were conducted to identify factors that may explain turtle distribution in this area.

## **Materials and methods**

Reunion Island is a volcanic island that originated five million years ago in the south west Indian Ocean (21°07'S, 55°30'E). Most of the continental shelf is located on its west coast that is protected from trade winds. This area provides suitable nesting and foraging habitat for hawksbill and green turtles.

Between 1996 and 1997, the survey work consisted of exploring multiple transect lines on the west coast between Saint Leu and Hermitage (Figure 1), which showed that a significant number of marine turtles occurred in the area throughout the year (Sauvignat *et*

*al.*, 2000). From July 1998, shoreline transects were extended to include the 30 km of coral reef and rocky coasts from Pointe au Sel to the Bay of Saint Paul, which also included parts of the marine protected area (MPA) of Reunion Island (Figure 1). Choosing a unidirectional transect avoided multiple counts of the same individuals. Transects have been conducted with the same protocol since 1998.

To study spatial density differences, the area was divided into 12 zones (numbered from south to north) (Figure 1). The limits of the zones were set by the Marine Park and were also based on geomorphologic types of reef and coastline. Zones 1, 3, 5, 8, and 10 were predominantly platform reef, while zones 2, 6, and 7 consisted of a fringing reef. Zone 4 was made up of a rocky coast without reef, while zones 9 and 11 were characterized by a bank reef. Finally, zone 12 consisted of an alluvial coast.

Aerial transects were carried out from a 3-axes ultralight aircraft with high-wing configuration that allowed a side-viewing platform. Transects were flown at an average altitude of 180 m and at an average speed of 90 km/hr so that small turtles could be sighted. Surveys were only conducted when weather conditions provided optimal visibility (wind and waves oriented towards the East or South-East, wave height < 1.9 m, cloud cover < 20 %). The entire area was covered in 20 minutes between the hours of 8:00 to 10:00. This timeframe was chosen to make use of optimal environmental conditions (low wind, calm sea, minimized sun glare from the surface) as this may affect aerial counts of marine megafauna (Bayliss, 1986; Marsh & Sinclair, 1989; Epperly *et al.*, 1995; Henwood & Epperly 1999; Slooten *et al.*, 2004), but also to avoid bias due to putative diel behavioural patterns (Ogden *et al.*, 1983; Taquet *et al.*, 2006). Moreover, anthropogenic activities (fishing, scuba diving, jet-skiing) that could disturb the behaviour of marine turtles at the surface were usually low during that time of the day.

Flight frequency depended on environmental conditions and on the availability of observers and aircrafts. Surveys were carried out throughout the year from 1998 to 2008, except for 2001, when surveys could not be conducted due to the closure of the aircraft base for renovation. Data collected were submitted to the Reunion Island Marine Park, which collects and centralises all data relating to the MPA.

The standard crew consisted of the pilot and an observer seated behind him, which allowed viewing from both sides of the ultralight. Doors were opened during the surveys, providing forward, aft, and downward trackline visibility. The observer recorded (i) the total number of turtles sighted at the surface or just below, and (ii) the geographic position of each

sighting. Prior to 2002, positions were plotted on a map after which they were recorded using a hand held Global Position System (GPS) receiver. Species and sex could not be determined but size class (small, medium and large) was recorded when possible.

Mean turtle densities were calculated for the different geomorphologic zones. Surface area was estimated from GIS software (ArcGis ®) by superimposing all the GPS data of turtle sightings on a map and delimiting the area covered by surveys.

## Results

A total of 146 flights (mean 13.3 per year, s.d. 7.58, range 4 to 25), representing 4380 km of transects, were conducted between 1998 and 2008 (Table 1; Figure 2) in which observers recorded 1845 sightings in total. Since 1998 there has been a significant increase in the mean number of marine turtles observed per transect (Spearman's rank correlation,  $r_s = 0.93$ ,  $n = 10$ ,  $p < 0.05$ ), which is consistent with previous studies also based on similar aerial surveys over Reunion Island (Sauvignet *et al.*, 2002; Michalowski, 2007).

On the west coast of Reunion Island, marine turtles were present in significant numbers throughout the year (Table 1). The comparison between the two main seasons – austral summer (from November to April) and austral winter (from May to October) – did not find significant differences in the mean number of sightings per flight ( $514.2 \pm 40.4$  and  $526.6 \pm 44.5$  respectively, K-S test,  $K = 19$ ,  $p = 0.46$ ).

Marine turtles were recorded on the outer reef slopes, and most frequently in coral reef zones (fringing reef, platform reef, bank reef). No turtles were sighted on the reef plateau.

During 2008 the average surface density of sightings in the whole study area was 0.768 turtles  $\text{km}^{-2}$  and marine turtle surface densities ranged from 0.014 turtles  $\text{km}^{-2}$  in zone 12, to 1.44 turtles  $\text{km}^{-2}$  in zone 7. **Figure 1** illustrates the surface density between 2003 and 2008 for each zone. It shows that more turtles were observed in Hermitage than in any other part of the study area. Over the last two years, turtle densities were higher in the area located between zones 5 and 10, which consist mainly of the marine protected area.

## Discussion

### *Aerial surveys: use, advantages and limitations of the method*

The ultralight aircraft surveys conducted on Reunion Island have provided important information on the relative abundance and distribution of marine turtle populations over a period of ten years.

Different types of aircraft have been used for aerial surveys. Ultralights are not frequently used for aerial surveys of this kind, and the only other study using ultralight aircrafts for marine turtle surveys was conducted in Mayotte (Roos *et al.*, 2005). Flight parameters maintained during the present monitoring were different from other studies. Airspeed of 90 km/hr was slower than what has been commonly used in other studies (150 to 225 km/hr) (Marsh & Saalfeld, 1989; Shoop & Kenney, 1992; Slooten *et al.*, 2004; Gomez de Segura *et al.*, 2006), increasing the chances for the observer to spot every turtle on both sides of the aircraft. However, flight altitude should be reduced to 150 m, the recommended height for sea turtles studies (Henwood & Epperly, 1999) and to allow comparison with other aerial surveys. Most surveys of marine turtles have used line or striped transects to cover ample areas without double counting individuals. The present study area was smaller than typically surveyed by aircraft. The coastline transect followed in the current study might be sufficient to spot most individuals of the coastal marine turtle population of Reunion Island. Prospecting further offshore, however, may indicate if the survey area should be enlarged.

As for many methods, aerial surveys have advantages and their limitations. This technique provides rapid coverage of the 30 km transect with minimal disturbance of marine turtles at the sea surface. However, biological information such as identifying species, sex or size of individuals are difficult to obtain from aerial sightings and require in-water studies (Epperly *et al.*, 1995; Henwood & Epperly, 1999; Roos *et al.*, 2005).

Density distributions illustrated in **Figure 1** identified zones of interest for future in-water studies.

Similarly as marine turtles spend the majority of their time under water to forage, move or rest, aerial counts can only provide an index of abundance for the population. Therefore, aerial surveys should ideally be combined with in-water studies in order to include submerged turtles for a more accurate and complete assessment of marine turtle populations in Reunion Island. As nesting turtles are unfortunately rare in Reunion Island,



in-water studies will primarily assess the population that uses Reunion waters as feeding habitat.

#### *Turtle abundance and distribution*

This study was not designed to produce absolute estimates of abundance but rather to provide some indication of distribution and trends of marine turtle populations at Reunion Island. Results demonstrated a significant increase in the number of turtle sightings at the surface, and also established turtle presence throughout the year. The mean number of turtle sightings per flight was not significantly different between the two main seasons (austral summer and winter). This is consistent with the small variations of sea surface temperatures observed around the island throughout the year (23.4°C in winter to 28.0°C in summer; Conand *et al.*, 2007). Such a strong site fidelity without seasonal migrations was also observed in immature loggerhead sea turtles in the Algerian Basin, which is thermally homogeneous (Revelles *et al.*, 2007). Feeding, diving, and sleeping behaviour influence the time spent at the surface (Hays *et al.*, 2000) therefore surface sightings alone are limited in their value.

This is the case in temperate and subtropical regions where low temperatures during winter will reduce activity and metabolic rate of marine turtles and, consequently dive duration and post-dive surface intervals will be increased (Southwood *et al.*, 2003; Southwood *et al.*, 2006; Hochscheid *et al.*, 2007). The lack of information regarding surfacing and diving times at Reunion Island does not allow accurate extrapolation of the data collected. Species identification was not possible because of the altitude of the flights. Accordingly, data collected during the surveys were recorded as mixed species of marine turtle (green and hawksbill). However, scuba diving and ship-based observations indicated that hawksbill turtles were less frequently observed than green turtles (1/10; J. Bourjea, pers. obs.). It is therefore likely that most of the aerial sightings were of green turtles.

Infrequent nesting activity in Reunion Island (Ciccione & Bourjea, 2006; Ciccione *et al.*, 2008) strengthens the hypothesis that marine turtles observed around the island belong to populations that forage in its waters. The fact that throughout the study, with no seasonal differences, a wide range of sizes were observed would support the hope that the

observed increases in turtle numbers indicates a strong possibility that resident nesting populations may become re-established in due course.

While nesting of green turtles has been studied on many islands of the south west Indian Ocean (Frazier, 1975; Le Gall, 1988; Bourjea *et al.*, 2006; Bourjea *et al.*, 2007; Lauret-Stepler *et al.*, 2007), remarkably little is known about foraging habitat use (Taquet *et al.*, 2006; Ballorain *et al.*, in prep.). Aerial surveys and snorkelling censuses have been conducted for green turtle foraging areas in Mayotte, an island located in the northern Mozambique Channel (Roos *et al.*, 2005). The mean density of turtles estimated to frequent that area on a daily basis in the latter study was extremely high (1400 turtles km<sup>-2</sup>), when compared with our estimate for the year 2008 (0.768 turtles km<sup>-2</sup>). However, the Mayotte study estimated the total number of turtles present in the transect (at the surface and on the bottom), thus giving an estimate of the entire population frequenting the foraging area. Furthermore, the study area in Mayotte was much smaller than the area covered in our study, and depths reached between 1.2 to 1.7 m in this area. The density observed in this particular seagrass bed in Mayotte may not be representative for other foraging areas around. By contrast, surface densities for turtles in Reunion were comparable to the 1.03 turtles km<sup>-2</sup> recorded from aerial surveys in the northern Great Barrier Reef Marine Park (Marsh & Saalfeld, 1989). In the latter study the authors also suggested that turtle sightings on reefs or inshore seagrass beds most likely concerned green turtles.

In the present study turtles were sighted only behind the external reef slope which is considered to be the richest and most diversified part of the reef (Montaggioni, 1978), with large quantities of red algae between 10 and 30 m (Ballesteros, pers. comm.) and also invertebrates on which green and hawksbill turtles may feed (Mortimer, 1982; Bjorndal, 1985; Meylan, 1988; Léon & Bjorndal, 2002; Seminoff *et al.*, 2002; Arthur *et al.*, 2008). By contrast, the reef plateau typically hosts some seagrass patches of *Syringodium isoetifolium* (Letourneur, 1992), generally selected by green turtles in Mayotte (Ballorain *et al.*, in prep.), but in insufficient quantity in Reunion to support a large number of green turtles. Red algae are likely to be the main food for green turtles as stomach content analyses revealed large quantities of red algae, particularly *Carpopeltis* spp., *Amansia* spp. and *Beckerella bisserata* (Ciccione, 2001).

In our study, the greatest number of turtles was observed in the Hermitage zone (**Figure 1**) and this may be related to the topography and the bottom substrate of this place, which is suitable habitat for the development of these red algae.

Food resources alone may not explain completely the spatial distribution of marine turtles as the internal reef slope may also provide a lot of caves and channels as shelters, especially for immature marine turtles against predators such as sharks (Musick & Limpus, 1997). Increasing human activities in some areas may influence the distribution of sea turtles (Mirault, 2006). The two MPA located off Saint Paul seem to have benefited turtles as they appear more numerous in this area rather than other regions of the west coast (2008; 1.05 turtles km<sup>-2</sup> off St Paul (zones 6 to 11) as compared with 0.43 turtles km<sup>-2</sup> off in Saint Leu and Trois Bassins (zones 1 to 5); **Figure 1**).

#### *Conservation implications and future research*

The increase in the number of turtle sightings is encouraging. Despite the urbanisation of the coasts, marine turtles constitute a growing presence off Reunion Island. This may be the first fruits of public awareness programmes initiated in 1977 by the Ferme Corail, now Kelonia, that may have changed attitudes towards marine turtles and raised their awareness about the need for conservation of these species. In addition regulations promulgated to protect marine turtles in 1983 would appear to have had positive results. Measures to protect the marine environment that culminated in the creation of a MPA in July 1997 (**Figure 1**), which was extended to cover a larger area in February 2007, and further departmental orders that came into effect in 2000 and 2005, may have contributed to the present situation. The creation of the larger MPA now protects most of the coral reef ecosystems of the island and hopefully this will have positive impacts on marine biodiversity and marine turtle populations.

Although this study found a clear increase in the number of turtles sighted, further studies are needed to improve our knowledge of the general biology and ecology of marine turtle populations of Reunion Island. In-water studies on the habitat use of green turtles and hawksbill turtles will help to explain the distribution patterns observed along the west coast of the island and evaluate any seasonal variations on marine turtle diving behaviour. This would also give complementary information about the effectiveness of the marine protected area.

At present no data are available concerning the origin of these turtles frequenting our coast. We also have no information about the duration of their stay or foraging site fidelity. In 2005 a photo identification program was initiated to track sea turtles the results of which may provide a better understanding of Reunion Island marine turtle populations.

## Acknowledgements

This work was supported by the Région Réunion. We are grateful to all the observers that were involved in the program, and to the Association Parc Marin de la Réunion which has centralised data since 2002 and assisted with the mapping process. We also thank Félix ULM aircraft base for making their facilities available and participating in the surveys. We thank M. Lauret-Stepler for her helpful comments on the manuscript, and E. Richard and J. Frappier for their help with statistical analysis. A special thanks to G. Hughes and M. Enstipp for their scientific comments and helpful editing. We are extremely grateful for all useful comments by reviewers.

## References

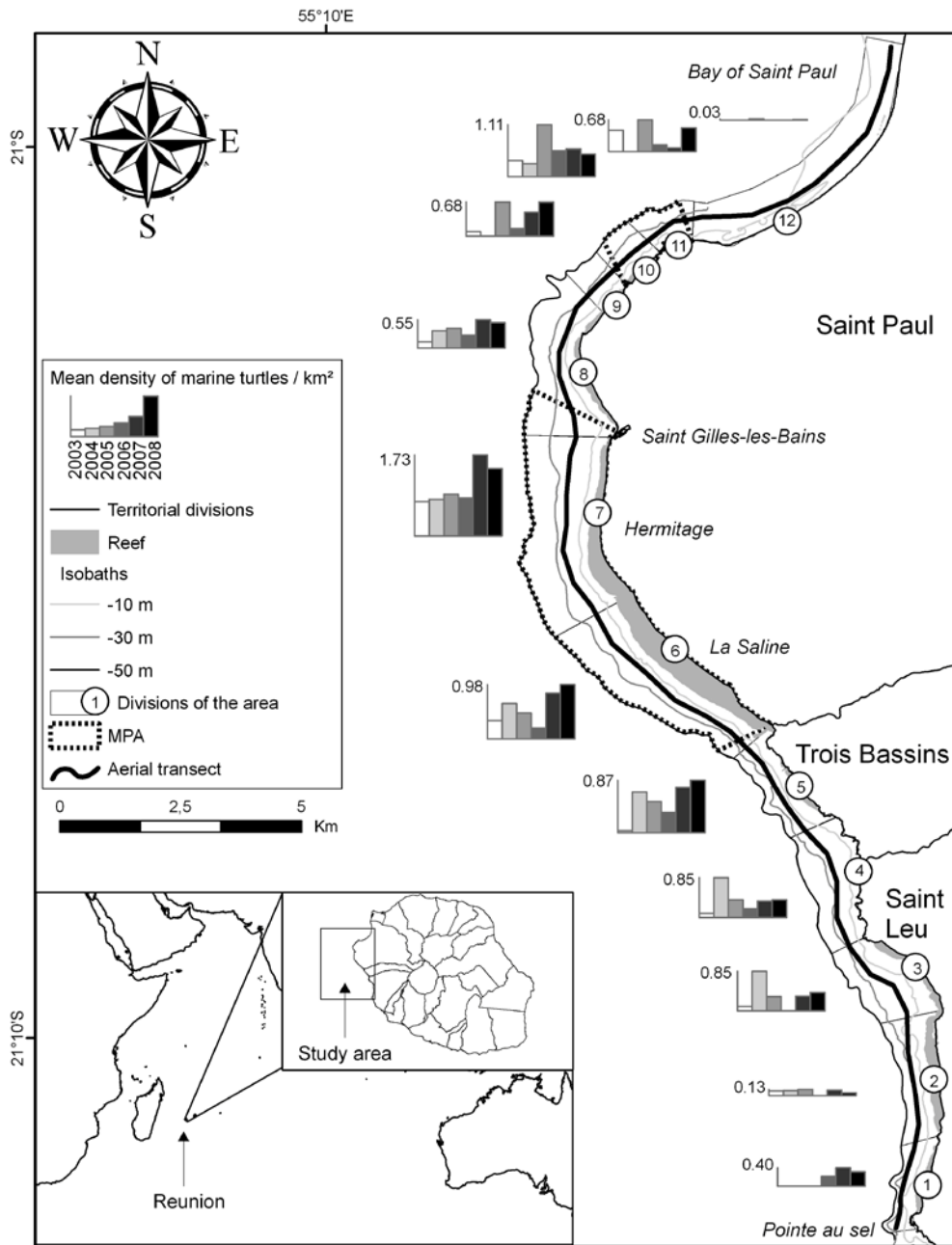
- Arthur, K.E., Boyle, M.C. & Limpus, C.J. (2008) Ontogenetic changes in diet and habitat use in green sea turtle (*Chelonia mydas*) life history. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 303-311.
- Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Enstipp, M., Grizel, M. & Georges, J.Y. (in prep) Age-specific habitat use of a green turtle population foraging on a multispecific seagrass bed.
- Bayliss, P. (1986) Factors affecting Aerial Surveys of Marine Fauna, and their Relationship to a Census of Dugongs in the Coastal Waters of the Northern Territory. *Australian Wildlife Research*, 13, 27-97.
- Bertrand, J., Bonnet, B. & Lebrun, G. (1986) Nesting attempts of *Chelonia mydas* at Reunion Island (S. W. Indian Ocean). *Marine Turtle Newsletter*, 39, 3-4.
- Bjorndal, K.A. (1985) Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia*, 1985, 736-751.
- Bourjea, J., Ciccione, S. & Ratsimbazafy, R. (2006) Marine Turtles Surveys in Nosy Iranja Kely, North-Western Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 5, 209-212.
- Bourjea, J., Frappier, J., Quillard, M., Ciccione, S., Roos, D., Hughes, G. & Grizel, H. (2007) Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endangered Species Research*, 3, 273-282.
- Ciccione, S. (2001) Autopsie de tortues marines *Chelonia mydas* retrouvées mortes à la Réunion. *Bulletin Phaethon*, 13, 14-15.
- Ciccione, S. & Bourjea, J. (2006) Nesting of Green Turtles in Saint Leu, Reunion Island. *Marine Turtle Newsletter*, 112, 1-3.
- Ciccione, S., Lauret-Stepler, M. & Bourjea, J. (2008) Marine Turtle nest translocation due to Hurricane Threat on Reunion Island. *Marine Turtle Newsletter*, 119, 6-8.
- Conand, F., Marsac, F., Tessier, E. & Conand, C. (2007) A ten-year period of daily sea surface temperature at a coastal station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993 – April 2004): patterns of variability and biological responses. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 6, 1-16.
- Dubois (1669) L'escadre de Perse. In *Sous le signe de la tortue. Voyages anciens à l'île Bourbon (1611-1725)* (Ed A. Loughon), pp. 75-93. Library Gérard, 1992, Saint Denis, Reunion Island, France.

- Epperly, S.P., Braun, J. & Chester, A.J. (1995) Aerial surveys for sea turtles in North Carolina inshore waters. *Fishery Bulletin*, 93, 254-261.
- Frazier, J. (1975) Marine turtles of the western Indian Ocean. *Oryx*, 13, 164-175.
- Frazier, J. (1999) Community based conservation. In *Research and management techniques for the conservation of sea turtles* (eds K.L. Eckert, K.A. Bjorndal, F.A. Abreu-Grobois & M. Donnelly), pp. 15-20. UICN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4., Washington, DC, USA.
- Gomez de Segura, A., Tomás, J., Pedraza, S.N., Crespo, E.A. & Raga, J.A. (2006) Abundance and distribution of the endangered Loggerhead turtle in Spanish Mediterranean waters and the conservation implications. *Animal Conservation*, 9, 199-206.
- 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. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 297-298.
- Henwood, T.A. & Epperley, S.P. (1999) Aerial survey in foraging habitats. In *Research and management techniques for the conservation of sea turtles* (eds K.L. Eckert, K.A. Bjorndal, F.A. Abreu-Grobois & M. Donnelly), pp. 184-1888. UICN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4., Washington, DC, USA.
- Hochscheid, S., Bentivegna, F., Bradai, M.N. & Hays, G.C. (2007) Overwintering behaviour in sea turtles: dormancy is optional. *Marine Ecology Progress Series*, 340, 287-298.
- Hughes, G. (1973) *The sea turtles of south east Africa*. Doctoral thesis, University of Natal, Durban.
- Lauret-Stepler, M., Bourjea, J., Roos, D., Pelletier, D., Ryan, P.G., Ciccione, S. & Grizel, H. (2007) Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: a 20 yr study based on track counts. *Endangered Species Research*, 3, 217-227.
- Le Gall, J.Y. (1988) Biologie et évaluation des populations de tortue verte *Chelonia mydas* des atolls Tromelin et Europa (Océan Indien S.O.). *Mésogée*, 48, 33-42.
- Léon, U.M. & Bjorndal, K.A. (2002) Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 245, 249-258.
- Letourneur, Y. (1992) *Dynamique des peuplements ichthyologiques des platiers récifaux de l'île de La Réunion*. PhD thesis, University of Aix-Marseille III, France.
- Marsh, H. & Saalfeld, W.K. (1989) Aerial surveys of sea turtles in the northern Great Barrier Reef Marine Park. *Australian Wildlife Research*, 16, 239-249.
- Marsh, H. & Sinclair, D. (1989) Correcting for the visibility bias in strip transect aerial surveys of aquatic fauna. *The Journal of Wildlife Management*, 53, 1017-1027.
- Marsh, H., Lawler, I.R., Kwan, D., Delean, S., Pollock, K. & Alldredge, M. (2004) Aerial surveys and the potential biological removal technique indicate that the Torres Strait dugong fishery is unsustainable. *Animal Conservation*, 7, 435-443.
- Meylan, A.B. (1988) Spongivory in Hawksbill turtles: a diet of glass. *Science*, 249, 393-395.
- Michalowski, C. (2007) Étude de l'indice d'abondance et des facteurs de répartition d'une population de tortues vertes, *Chelonia mydas*, par la méthode du transect aérien sur la côte ouest de l'île de la Réunion (Océan Indien). *Biologos*, 6, 15-28.
- Mirault, E. (2006) *Les fonctions et enjeux socio-économiques des écosystèmes récifaux: une approche géographique des valeurs de l'environnement appliquée à l'île de la Réunion*. PhD thesis, University of Paris X, France.
- Montaggioni, L. (1978) *Recherches géologiques sur les complexes récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien occidental)*. PhD thesis, University of Aix-Marseille II, France.
- Mortimer, J.A. (1982) Feeding ecology of sea turtles. In *Biology and conservation of sea turtles* (ed K.A. Bjorndal), pp. 103-109. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Mortimer, J.A. (1988) Green turtle nesting at Aldabra atoll – population estimates and trends. *Biological Society of Washington*, 8, 116-128.
- Musick, J.A. & Limpus, C.J. (1997) Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In *The biology of sea turtles* (eds P.L. Lutz & J.A. Musick), pp. 137-163. CRC Press Boca Raton, FL, USA.
- Ogden, J.C., Robinson, L., Whitlock, K., Daganhardt, H. & Cebula, R. (1983) Diel foraging patterns in juvenile green turtles (*Chelonia mydas* L.) in St. Croix United States Virgin Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 66, 199-205.

- Revelles, M., Cardona, L., Aguilar, A., San Félix, M. & Fernández, G. (2007) Habitat use by immature loggerhead sea turtles in the Algerian Basin (western Mediterranean): swimming behaviour, seasonality and dispersal pattern. *Marine Biology*, 151, 1501-1515.
- 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). *Aquatic Living Resources*, 18, 192-198.
- Rowat, D., Gore, M., Meekan, M.G., Lawler, I.R. & Bradshaw, C.J.A. (2009) Aerial survey as a tool to estimate whale shark abundance trends. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 368, 1-8.
- Sauvignat, H., Pavitrin, A., Ciccione, S. & Roos, D. (2000) Premiers résultats des campagnes de dénombrements aériens des tortues marines sur la côte ouest de La Réunion. *Bulletin Phaeton*, 11, 8-12.
- Seminoff, J.A., Resendiz, A. & Nichols, W.J. (2002) Diet of East Pacific Green Turtles (*Chelonia mydas*) in the Central Gulf of California, México. *Journal of Herpetology*, 36, 447-453.
- Shoop, C.R. & Kenney, R.D. (1992) Seasonal distributions and abundances of loggerhead and leatherback sea turtles in water of the northeastern United States. *Herpetological Monographs*, 6, 43-67.
- Slooten, E., Dawson, S.M. & Rayment, W.J. (2004) Aerial surveys for coastal dolphins: abundance of Hector's dolphins off the South Island west coast, New Zealand. *Marine Mammal Science*, 20, 477-490.
- Southwood, A.L., Reina, R.D., Jones, V.S. & Jones, D.R. (2003) Seasonal diving patterns and body temperatures of juvenile green turtles at Heron Island, Australia. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1014-1024.
- Southwood, A.L., Reina, R.D., Jones, V.S., Speakman, J.R. & Jones, D.R. (2006) Seasonal metabolism of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) at Heron Island, Australia. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 125-135.
- Taquet, C., Taquet, M., Dempster, T., Soria, M., Ciccione, S., Roos, D. & Dagorn, L. (2006) Foraging rhythms of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. *Marine Ecology Progress Series*, 306, 295-302.

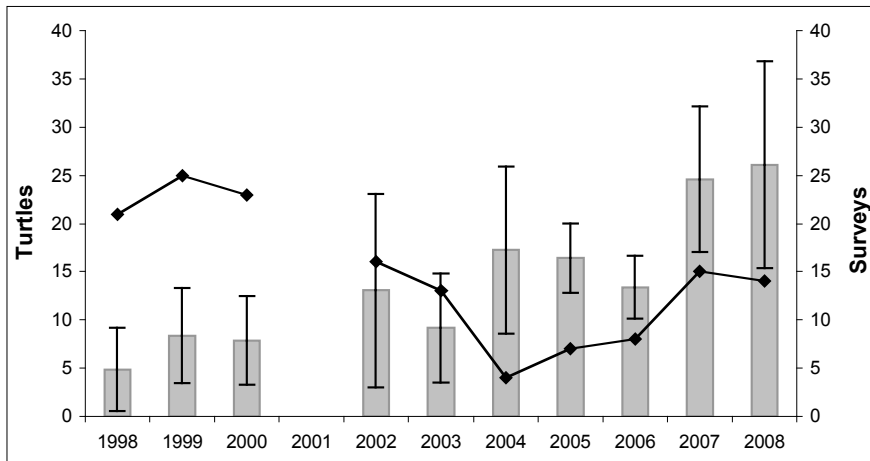
**Table 1** Ultralight aircraft counts of marine turtles along Reunion Island's west coast: 1998 to 2008. Indicated are the numbers of individuals sighted and the number of surveys conducted (in bracket). Note that surveys were not conducted in 2001.

Turtles (Flights)	1998	1999	2000	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
January		19 (2)	2 (2)		9 (2)	30 (1)		46 (3)		
February		33 (3)	25 (2)		15 (4)	14 (1)		16 (1)		54 (2)
March		22 (3)	21 (1)		23 (2)		32 (2)		55 (3)	42 (1)
April		14 (3)	12 (2)				18 (1)	23 (2)	45 (2)	34 (2)
May		25 (2)	13 (1)				24 (2)	22 (2)	96 (3)	18 (1)
June		17 (3)			21 (1)				51 (2)	17 (1)
July	27 (3)	1 (1)	53 (8)	65 (2)	42 (3)	25 (2)			23 (1)	48 (2)
August	2 (3)		30 (4)	71 (5)					27 (1)	41 (1)
September	11 (4)	33 (3)	10 (1)	29 (3)			18 (1)			19 (1)
October	30 (4)		3 (1)	30 (3)	9 (1)				27 (1)	19 (1)
November	14 (4)	16 (1)	12 (1)	7 (1)			23 (1)		45 (2)	48 (1)
December	18 (3)	29 (4)		7 (2)						25 (1)
Total	102 (21)	209 (25)	181 (23)	209 (16)	119 (13)	69 (4)	115 (7)	107 (8)	369 (15)	365 (14)



**Figure 1** Characteristics of the survey area on the west coast of Reunion Island and its position within the south west Indian Ocean. Also indicated is the mean density of marine turtles per square kilometre (km<sup>2</sup>) observed since 2003 for the 12 area sub-divisions. The numbers show the highest value observed for each area. MPA= Marine Protected Area.





**Figure 2** Mean number of marine turtles (grey bars;  $\pm$  5% confidence interval) sighted during aerial surveys off Reunion Island (1998 - 2008). Also shown is the annual number of surveys conducted (closed diamonds) during the same period.

CHAPITRE

10

**10 Discussion générale  
&  
Perspectives**

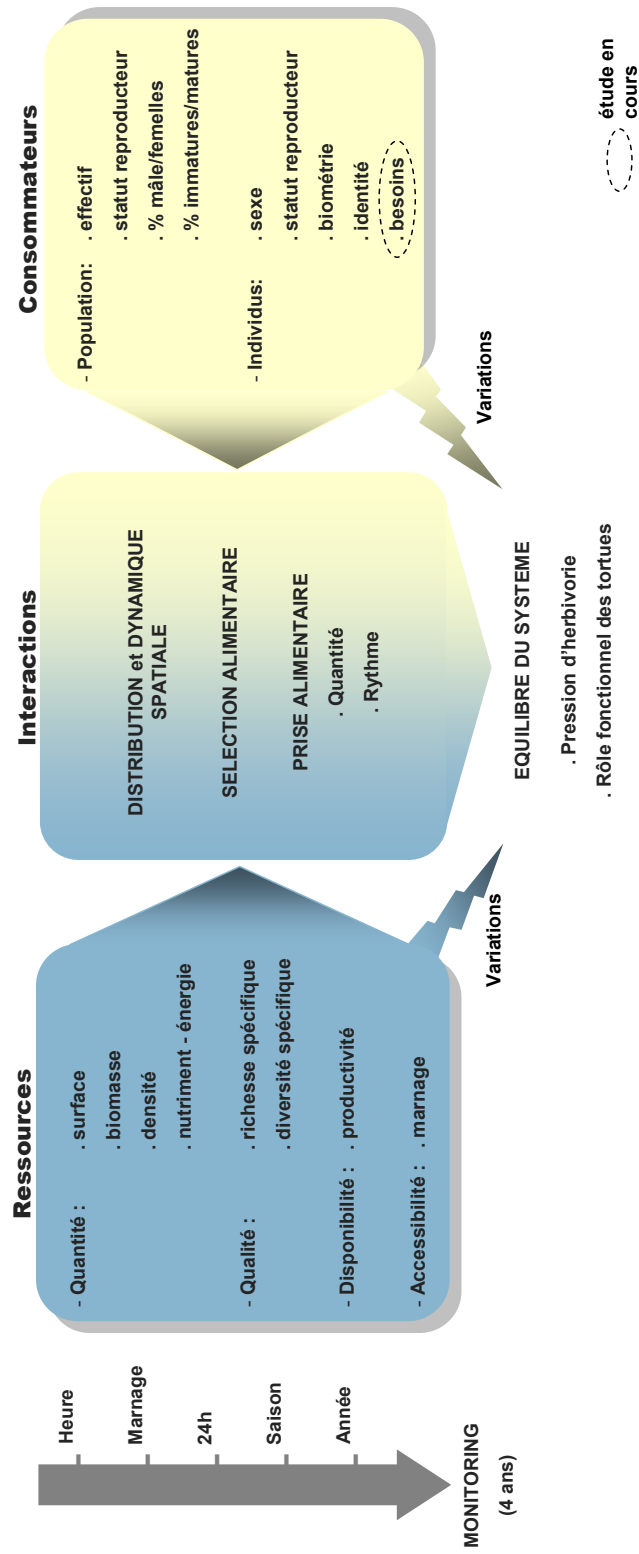


Fig. 17 Schéma conceptuel des variables et interactions étudiées au sein du système herbier – tortues vertes de la baie de N'Gouja, Mayotte.

## 10.1 SYNTHÈSE

La tortue verte est la seule tortue marine herbivore aux stades sub-adultes et adultes. Elle se nourrit principalement sur des herbiers et des algueraies en milieu côtier relativement peu profonds et constitue ainsi un modèle privilégié pour étudier l'écologie trophique et fonctionnelle des tortues marines en conditions naturelles. A partir des chapitres précédents (3 à 9), nous pouvons proposer une synthèse des relations existant entre le comportement de plongée et d'alimentation d'individus sexuellement immatures et matures avec la disponibilité trophique au sein d'un habitat connu. Ceci, à partir de systèmes automatiques embarqués (enregistreurs miniaturisés d'activité, Fastloc-GPS), d'observations directes des tortues marines et de relevés phytoécologiques conventionnels.

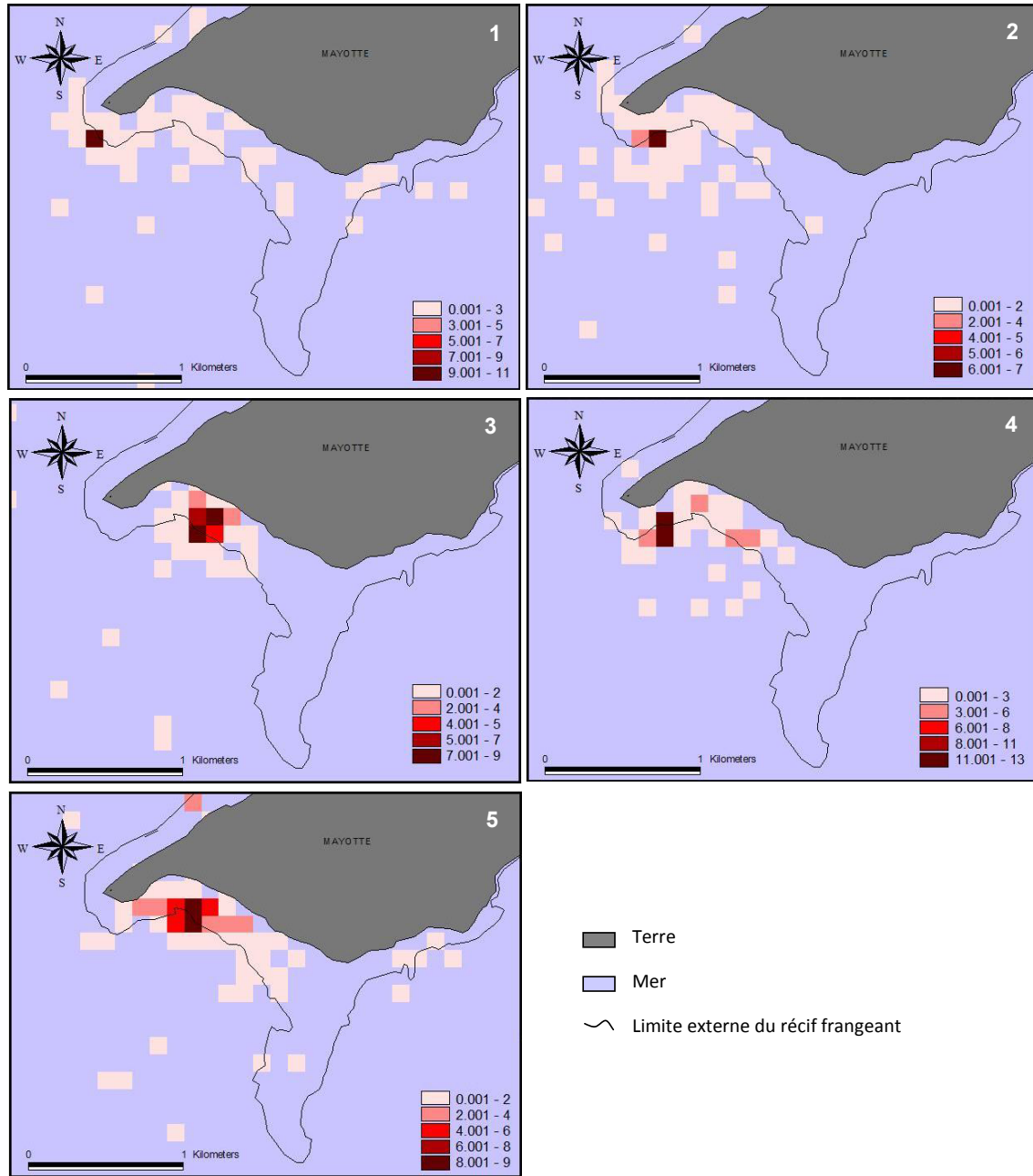
Le travail présenté dans ce manuscrit avait pour objectif d'étudier deux populations de tortues vertes : la première s'alimentant de phanérogames marines à Mayotte et la seconde d'algues à La Réunion. A ce stade de l'étude, le système tortues vertes-herbier est le mieux connu.

### 10.1.1 Système tortues vertes-herbier marin

Les travaux présentés dans ce manuscrit auront permis de décrire le fonctionnement d'un système 'tortues vertes - herbier marin', dans le cas d'un herbier tropical plurispécifique exploité par une population mixte de tortues vertes comptant des individus immatures et matures (mâles et femelles). La **Fig. 17** récapitule les variables et interactions étudiées au cours des **CHAPITRES 3 à 7**.

#### *10.1.1.1 Utilisation de l'habitat et stratégies alimentaires des tortues vertes*

Notre étude repose sur l'analyse parallèle de la structure d'un herbier marin et de celle de la population de tortues vertes l'exploitant. L'herbier de N'Gouja est composé de 8 espèces de phanérogames sur les 11 identifiées autour de l'île et dont les abondances sont inégalement réparties. Ce dernier est défini comme un système phytosociologique, pouvant être qualifié de **continuum écologique**, dont les composants définissent quatre communautés de phanérogames unies par des relations spatiales, basées sur le gradient de profondeur, et des relations temporelles, basées sur les capacités de colonisation



**Fig. 18** Représentation de l'utilisation de l'habitat (en termes de temps passé par surface de  $0.01^{\circ} \times 0.01^{\circ}$  (carrés rose à rouge) de 5 tortues vertes *Chelonia mydas* (1 à 5). Les tortues ont été capturées sur l'herbier marin de N'Gouja en hiver 2007 et équipées d'un GPS-Fastloc durant 16-20 jours (voir **CHAPITRE 5**). Les tortues parcouraient  $4.9 \pm 5.1$  km/day sur  $0.08-0.18$  km<sup>2</sup> (Chevallier et al. données non publiées : Chevallier D, Ballorain K, Bourjea J, Ciccione S, Grizel H, Hanuise N, Fossette S, Georges J-Y. Home range size and habitat fidelity of green turtles at Mayotte Island. *In preparation*).

spécifiques. Les individus qui composent la population de tortues vertes de N’Gouja sont non seulement fidèles au site mais semblent également être spatialement attachés à des zones d’alimentation et de repos (**Fig. 18**). A l’échelle de l’herbier, les tortues exploitent l’ensemble des communautés, bien que certaines soient préférentiellement fréquentées : les immatures tendent à sélectionner, comme les adultes, la communauté de phanérogames la plus dense et la plus riche en biomasse ou, contrairement aux adultes, la communauté dont les espèces sont plus digestes et se développent en eaux peu profondes et plus chaudes. Notre étude montre ainsi, **qu’en raison de l’apport nutritionnel variable d’un herbier plurispécifique, et des différents besoins alimentaires et contraintes physiologiques des individus d’une population mixte de tortues marines, les tortues vertes ajustent leur comportement de prospection alimentaire.**

Le comportement de plongée des tortues est principalement déterminé par les conditions locales de marnage et de bathymétrie. Les tortues se nourrissent essentiellement de jour sur l’herbier marin et se reposent la nuit sur le récif corallien. Les plongées alimentaires sont plus courtes et moins profondes que celles de repos, mais toutes sont prolongées sous l’effet du refroidissement hivernal. Par contre, **au cours d’un cycle de 24 heures, la phase d’alimentation estimée à une moyenne de 11 h ne semble pas être affectée par les variations saisonnières de température.** La durée et le rythme d’alimentation sont fortement influencés par le marnage qui permet ou non d’accéder à l’herbier. En marées de vives-eaux, l’accessibilité à l’herbier est discontinuée au cours de la journée. **La réponse fonctionnelle des tortues vertes à l’accessibilité des ressources alimentaires semble alors dépendre de stratégies individuelles, non communes à l’ensemble des individus de la population.** Deux patterns d’acquisition se dégagent parmi les individus qui 1) maintiennent une durée d’alimentation plus ou moins constante au cours des jours quel que soit le marnage et qui s’alimentent en plusieurs étapes les jours de vives-eaux, et 2) ceux qui alignent la durée de leur phase d’alimentation sur l’accessibilité de l’herbier en journée et qui compensent, les jours de mortes-eaux, la perte de prise alimentaire occasionnée lors des marées de vives-eaux. Dans les deux cas, **les tortues vertes semblent maintenir une prise alimentaire constante à l’échelle d’un cycle de marée. Des analyses complémentaires menées sur la qualité individuelle des tortues et sur le rythme individuel d’alimentation jour/nuit permettraient de mieux comprendre les réponses contrastées des individus à l’accessibilité à l’herbier.** Parallèlement, des observations sous-marines directes dévoilent la plasticité

comportementale dont font preuve les tortues en réponse à la disponibilité des ressources alimentaires : les tortues ajustent localement leur méthode de prélèvement et d'ingestion de phanérogames en fonction de la distribution de celles-ci.

#### 10.1.1.2 Dynamique du système

La structure et la dynamique des communautés végétales et animales résultent de l'interaction entre la dynamique inter- et intraspécifique, les interactions biotiques et la variabilité spatio-temporelle du milieu. En quatre ans, le suivi de l'évolution spatio-temporelle de la structure de l'herbier et de celle de la population de tortues vertes révèle le dynamisme important du système. Une **diminution de près de 80 % de la biomasse végétale** accentue la pression d'herbivorie relative des tortues sur l'herbier qui entraîne l'appauvrissement de la diversité spécifique en faveur des espèces pionnières et l'homogénéisation de la composition spécifique de l'herbier. Or, une telle situation n'est pas viable dans le temps et la diminution parallèle de l'effectif de la population de tortues suggère un modèle alimentaire basée sur le principe de densité-dépendance. Les conséquences d'une sur-exploitation de l'herbier par les tortues sont en opposition avec celles obtenues suite à la simulation d'une pression d'herbivorie nulle. Nous montrons en effet que **lorsque l'abondance des tortues est en équilibre avec l'abondance des phanérogames, un stade successional intermédiaire de l'herbier est maintenu et la diversité spécifique des phanérogames est favorisée par la diminution des capacités compétitives des espèces consommées**. Les tortues vertes constituent ainsi un **bon indicateur du statut successional** de leur écosystème. En ralentissant le parcours de colonisation de l'herbier par les phanérogames et en modifiant la diversité spécifique des phanérogames marines et la dynamique de la biodiversité associée, les tortues vertes constituent des **agents structurants** de leur habitat nourricier. Il découle de notre étude **des indicateurs du stade phytodynamique d'un herbier plurispécifique et de la pression d'herbivorie exercée par les tortues vertes** : la disparition des espèces pionnières *Halophila ovalis* et *Halodule uninervis* et le développement de l'espèce climacique *Thalassia hemprichii* témoignent d'une diminution de la pression d'herbivorie, et inversement.

#### 10.1.1.3 Bilan

Notre étude nous a donc permis d'identifier 1) les mécanismes écologiques qui

alimentent la dynamique d'un herbier marin plurispécifique, nourricier d'une population de tortues vertes, 2) l'ajustement comportemental des tortues vertes à leur environnement trophique, et 3) le rôle de ces dernières dans la dynamique d'une partie de la biodiversité marine. **A ce jour, notre étude est la seule à proposer un schéma aussi complet du fonctionnement d'un herbier marin plurispécifique soumis à l'herbivorie d'une population de tortues vertes. À l'échelle de la région du SOOI, notre étude a également permis d'engager le premier suivi d'un système tortues vertes – herbier marin.** Enfin, dans un cadre plus large, nous posons la question de savoir si l'évolution statutaire de Mayotte (de Collectivité Départementale à Département d'Outre-Mer) peut contribuer à approfondir et pérenniser la protection des tortues marines qui se trouvent sur son territoire. Nous décrivons le statut actuellement en mutation comme un frein à la pleine effectivité des règles de conservation, et qualifions **la départementalisation comme un moyen d'accentuer le processus de clarification du droit applicable à Mayotte et d'assurer des moyens humains, matériels, et financiers nécessaires à la protection de l'environnement.**

### 10.1.2 Système tortues vertes-algueraie

Au stade actuel de notre étude, nos résultats ne nous permettent pas encore de décrire le fonctionnement d'un système 'tortues vertes – algueraie'.

#### 10.1.2.1 Répartition spatio-temporelle des tortues vertes

Le **CHAPITRE 9**, consacré à l'étude de la répartition spatio-temporelle des tortues vertes sur la côte ouest de l'île de La Réunion, révèle la présence **d'individus sexuellement matures et immatures, dont le nombre augmente depuis 1996** ; la taille de la population reste cependant inconnue. Ces recensements réguliers nous aurons également permis de mesurer le potentiel d'attraction des différents habitats exploités par les tortues marines et d'identifier **une fréquentation préférentielle des habitats coralliens**, inclus dans la Réserve Nationale Marine de l'île. Dans le cadre de politiques de gestion et d'aménagement du littoral de l'île, ce résultat constitue un outil d'aide à la décision précieux. A ce jour, aucune distinction n'a pu être clairement établie sur



l'utilisation de l'habitat par les individus recensés en fonction de leur taille ou de leur statut reproducteur. Toutefois, il semblerait que les individus de grande taille soient répartis plus au large de la côte que les plus jeunes. Parallèlement aux recensements aériens, des observations sous-marines ont permis de vérifier le comportement des tortues vertes sur les récifs coralliens ; celles-ci ont régulièrement été observées en phase de repos ou s'alimentant sur des algues mono- ou plurispécifiques (**Fig. 19**). L'analyse de contenus stomacaux, suite à des nécropsies d'individus récupérés à La Réunion, ont de plus révélé la grande diversité des espèces d'algues consommées (Ciccione 2001, Fontaine & Sinapayel 2006). **L'Ile de La Réunion constitue donc un site d'alimentation pour des individus matures et un site de développement pour des individus en phase de croissance.**



**Fig. 19** Jeune tortue verte *Chelonia mydas* s'alimentant d'algues (à dominance *Amansia dietrichiana*) sur le récif du Cap Lahoussey, La Réunion (photo : F. Beudard).  
Insert : Vue aérienne de deux tortues vertes en surface recensées lors d'un survol ULM le long de la côte ouest (Felix ULM) (photo : C. Jean).

#### 10.1.2.2 Structure de la population de tortues vertes

Dans le cadre de programmes de conservation d'espèces vulnérables telles que les tortues marines, il est indispensable d'obtenir des informations relatives aux variations d'effectifs des populations, et d'identifier les paramètres qui en déterminent la dynamique, tels que les taux de recrutement, d'immigration, d'émigration, de survie, ou encore de fécondité. L'identification des individus d'une population donne accès à ces différents

paramètres démographiques et permet une vision plus précise des dynamiques de populations. Le manque d'informations sur la structure des populations de tortues vertes de La Réunion s'explique en partie par la configuration des sites d'alimentation et la difficulté de mise en œuvre des méthodes courantes de suivi par capture-marquage-recapture (exemple des bagues numérotées utilisées sur le site de N'Gouja, Mayotte). Ainsi, afin de compléter les connaissances sur la structure des populations de tortues vertes (mais également d'imbriquées) de La Réunion, Kelonia et Ifremer ont démarré un programme de photo-identification en 2005 (Jean et al. 2009b). Cette méthode d'identification est basée sur la variabilité individuelle de l'écaillage des profils droit et gauche de la tête (nombre, position et forme des écailles), non modifiée au cours de la croissance (**Fig. 20**). La capture et la manipulation des animaux n'étant pas obligatoire, la photo-identification est une méthode non invasive permettant de caractériser chaque individu en fonction de critères anatomiques spécifiques. Cette méthode est particulièrement bien adaptée au recensement de la mégafaune marine, et tend de plus en plus à compléter, voire à se substituer, aux modes de marquage traditionnels (bagues, transpondeur) pour les espèces présentant des signatures individuelles marquées (Rodriguez & Martinez 2000, Speed et al. 2007, Reisser et al. 2008, Schofield et al. 2008).

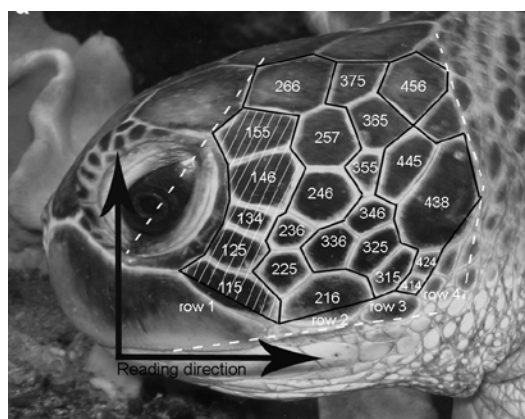


Photo-ID code: 5-115-125-134-146-155-216-225-236-246-257-266-315-325-336-346-355-365-375-414-424-438-445-456

**Fig. 20** Procédure d'encodage des profils de tortues vertes photo-référencés (Jean et al. 2009b). La procédure est basée sur la position et la forme géométrique des écailles.

La photo-identification permet également d'obtenir une **première approche de l'attachement spatial des individus suivis**. A ce jour, 15 tortues vertes ont chacune été observées à plusieurs reprises à des dates espacées de quelques jours à plusieurs mois sur un même site ; l'intervalle de temps le plus important entre deux observations d'un même

individu sur un même site étant de 4 ans (Jean et al. 2009b). Ces résultats, qui nécessitent des études complémentaires pour être confirmés, **suggèrent que les individus s'alimentant sur la côte ouest de l'île de La Réunion soient spatialement attachés à la zone.**

#### 10.1.2.3 Comportement alimentaire des tortues vertes

A ce jour, l'inventaire des algues présentes à la Réunion reste limité; notre étude aura permis de le compléter (**Annexe 3**): on notera la correspondance entre certaines algues recensées sur les récifs de l'île et celles qui peuvent composer le régime alimentaire des tortues vertes (**Annexe 4**).

Des relevés de terrain préliminaires ont permis d'identifier la structure d'un site d'alimentation de tortues vertes situé au Cap Lahoussé : 6 quadrats d'étude aléatoires (25 x 25 cm) étaient essentiellement composés d'algues rouges ( $5.5 \pm 0.4$  espèces et  $13.4 \pm 2.6$  g de masse fraîche) dont  $72.0 \pm 6.9$  % de la biomasse correspondaient à *Amansia dietrichiana* Grunow (*Melanamansia dietrichiana* (Grunow) R.E. Norris). La matière animale présente dans les quadrats ( $0.2 \pm 0.1$  g) était constituée de petits mollusques, crustacés, échinodermes et annélides. **La biomasse moyenne en algue mesurée sur le site du Cap Lahoussé était (1.5 en 2005 à 6.5 en 2009 fois) supérieure à la biomasse moyenne en phanérogames mesurée sur le site de N'Gouja à Mayotte.** Cependant, la disponibilité en algues sur les récifs de la Réunion diffère grandement d'un site d'alimentation à un autre. Quelques observations directes préliminaires ont permis de suivre une jeune tortue verte (CCL < 50 cm) au cours de 5 plongées successives réalisées sur le récif corallien de Boucan Cannot à une profondeur de ~7 m et une température d'eau de ~26°C : les plongées duraient  $11.5 \pm 1.1$  min pour  $1.2 \pm 0.1$  min de temps de surface ( $8.5 \pm 0.8$  respirations par intervalle de surface) et un taux d'ingestion de  $9.4 \pm 0.5$  bouchées/min. **Le taux moyen d'ingestion était 3 fois inférieur au taux moyen calculé pour des immatures s'alimentant de phanérogames marines à Mayotte.** Bien qu'un seul individu ait pu être échantillonné à La Réunion, la différence de taux d'ingestion semble être liée à la distribution des ressources qui sont étaient moins concentrées sur le site de Boucan Cannot qu'à N'Gouja. **Les premiers résultats issus d'observations sous-marines directes permettent de dresser un premier schéma du comportement alimentaire des tortues vertes de La Réunion, afin de définir la méthode la plus appropriée à leur étude compte tenu de la difficulté des conditions de terrain** (faible accessibilité aux tortues).

Afin d'établir un modèle de l'écologie trophique des tortues vertes s'alimentant sur les algues du récif ouest de La Réunion, il est proposé d'**étudier les relations existant entre le comportement de plongée et d'alimentation des tortues avec la disponibilité trophique à partir d'outils télémétriques**. Le protocole (dont l'application a été reportée en 2010 pour des raisons logistiques) consiste à **équiper d'une balise Argos 6 tortues vertes sur la Réserve Nationale Marine de La Réunion**. Parallèlement, des relevés supplémentaires de la distribution des algues sur les sites exploités seront réalisés. A terme, la **description du rythme d'alimentation des tortues de chaque île (La Réunion et Mayotte), associé à l'analyse comparative de l'abondance et des valeurs nutritionnelle et de digestibilité des algues de La Réunion et des phanérogames de Mayotte, permettra d'identifier les stratégies alimentaires des tortues vertes selon la qualité et la quantité de leurs ressources trophiques**.

#### 10.1.2.4 *Les phanérogames marines*

Les phanérogames marines sont rares à La Réunion et sont uniquement représentées par l'espèce *Syringodium isoetifolium* qui se développe en petite tache dans le lagon (côte ouest, **Fig. 21**). Ces taches ne sont pas utilisées par les tortues vertes, probablement du fait de leur surface réduite et de leur localisation au sein d'un lagon peu profond et très fréquenté par l'homme. Cependant, d'autres herbivores marins ont été observés comme des consommateurs de ces herbiers au cours de notre étude : le poisson *Siganus argenteus* et l'oursin *Triplaneusta gratilla*. La longueur importante des frondaisons et le volume racinaire important assurent également un refuge à de nombreuses autres espèces de poissons et d'invertébrés. A partir des survols aériens réalisés pour le recensement des tortues marines, il serait intéressant de **suivre l'évolution spatio-temporelle de ces taches d'herbes qui semblent se développer** (C. Jean, com. pers.).



**Fig. 21** Herbier de *Syringodium isoetifolium* de La Réunion et des consommateurs : *Siganus argenteus* et *Tripneuste gratilla* (photos : C. Jean, K. Ballorain)

## 10.2 ACQUISITION DES RESSOURCES TROPHIQUES

L'acquisition des ressources alimentaires est un facteur influençant fortement les traits d'histoire de vie des espèces et est soumise à de nombreuses contraintes (Stephen & Krebs 1986). A l'échelle des populations ou des individus, la sélection d'un habitat trophique et les stratégies liées à son utilisation sont guidées par la disponibilité et l'accessibilité alimentaire, la quantité et la qualité nutritionnelles des ressources, la compétition inter- et intraspécifique, les interactions sociales et les risques de prédation (Tamisier et al. 1995, Tamisier & Dehorter, 1999, Guillemain et al. 2001, 2002, Redfern et al. 2003, White et al. 2003, André et al. 2005, Heithaus et al. 2007). Contrairement à la majorité des herbivores terrestres, la tortue verte n'est pas une espèce sociale et possède par conséquent uniquement des stratégies alimentaires individuelles (bien que ces stratégies puissent être communes à l'ensemble des individus d'une population). Nous discutons ici des stratégies alimentaires des tortues vertes liées 1) à leur statut d'herbivore et 2) à leur statut de tortue marine.

### 10.2.1 La tortue verte : un herbivore

Bien que son statut d'herbivore exclusif soit régulièrement remis en cause, la tortue verte adopte aux âges sub-adultes et adultes un régime alimentaire majoritairement composé de végétaux marins.

#### 10.2.1.1 La valeur nutritionnelle des ressources trophiques

**Une des contraintes alimentaires majeures des herbivores résulte des faibles valeurs alimentaire et énergétique de leur nourriture** (Robbins 1993, Durant 2003). Parmi les éléments nutritifs essentiels à leur alimentation, l'azote est reporté comme étant un des éléments limitants qui détermine les choix alimentaires des herbivores (Mattson 1980, White 1985). Par ailleurs l'accessibilité aux nutriments dépend de la capacité à digérer les aliments.

##### ○ *La disponibilité des ressources*

Dans un premier temps, **les herbivores sélectionnent majoritairement les espèces végétales, ou les organes végétaux, offrant une plus faible teneur en éléments indigestibles (telle que la lignine) et une teneur plus élevée en azote** (Coley 1980). Ainsi les jeunes organes tels que les jeunes feuilles sont très souvent privilégiés. Selon les ressources alimentaires disponibles, les tortues vertes développent des stratégies leur permettant de pallier la faible valeur énergétique et alimentaire de leurs ressources (**CHAPITRE 3**). Au sein d'herbiers monospécifiques à *Thalassia testudinum*, les tortues vertes exploitent continuellement les mêmes zones afin de bénéficier de jeunes pousses dont la teneur en azote et le pourcentage de digestibilité sont plus élevés que celles des feuilles plus anciennes (Bjorndal 1980). Au sein d'herbiers ou algueraies plurispécifiques, bien que les tortues vertes présentent un comportement alimentaire sélectif ou dépendant de l'abondance spécifique, celles-ci semblent orienter leur régime alimentaire sur les espèces les plus nutritives et les plus digestes. La détermination de la sélection alimentaire est classiquement obtenue par la proportion d'espèces présentes dans le contenu stomacal des tortues (extrait par lavage) en comparaison avec celle recensée dans le milieu. Dans notre étude, nous proposons une nouvelle méthode **non-invasive** basée sur l'observation qui

permet de conclure à une éventuelle sélection alimentaire à l'échelle des espèces présentes mais également à **l'échelle des communautés de ces espèces (CHAPITRE 1)**. Au cours de notre étude, nous avons également pu observer une petite population mixte (immatures et matures) de tortues vertes au nord de l'île (Vasière des Badamiers, Petite Terre) consommer préférentiellement l'algue *Gracilaria salicornia*, tandis qu'un herbier composé d'*Halophila ovalis*, d'*Halodule uninervis* et de *Syringodium isoetifolium* se développe à proximité. Cette sélection est d'autant plus visible que *G. salicornia* ne se développe qu'au sein d'une lagune, dont l'accès aux tortues n'est possible qu'à marée haute. *G. salicornia* est reportée comme étant une algue à haute teneur en azote et à haute digestibilité en comparaison avec des phanérogames marines telles que *H. ovalis* et *H. uninervis* (Brand-Gardner et al. 1999). Les tortues vertes sont également connues pour bénéficier des marées hautes pour accéder à des ressources plus nutritives, tels que les fruits de palétuviers (Limpus & Limpus 2000). **Ce comportement alimentaire sélectif décrit chez la tortue verte dans de nombreuses études, dont la notre, permet de mieux comprendre les raisons d'une alimentation essentiellement diurne (CHAPITRE 5).**

Par ailleurs, chez les herbivores, l'ingestion de matière animale est décrite comme une stratégie visant à compenser la faible valeur nutritive des végétaux marins et à pallier les éventuelles carences en vitamines, minéraux ou acides aminés. Des exemples d'omnivorie sont rapportés chez des herbivores, dits herbivores strictes, tels que la sarcelle d'été, les dugongs ou encore les tortues vertes (Bjorndal 1997, Tamsier & Dehorter 1999, Courbis & Worthy 2003, **CHAPITRE 5**). Les cas les plus récents de tortues vertes adultes omnivores sont décrits en Méditerranée (Godley et al. 1998), en Australie (Heithaus et al. 2002), au Japon (Hatase et al. 2006), ou encore dans le Golfe de Californie (Seminoff et al. 2006).

○ *Les contraintes digestives*

Dans un second temps, **la qualité nutritionnelle des ressources alimentaires dépend des caractéristiques physiologiques des herbivores**. Chez les mammifères, l'aptitude à la digestion des végétaux résulte entre autres de la mastication qui garantit la fragmentation des aliments et l'augmentation des surfaces exposés à la flore intestinale (Poppi et al. 1985, Bjorndal et al. 1990, Allen 1996). Les tortues vertes, étant dépourvues de dents, semblent toutefois adapter leur mode d'ingestion à l'absence de mastication. Ferreira et al. (2006) observent ainsi que des tortues vertes broutent spécifiquement des algues par

petites bouchées. Bien que de petites bouchées puissent augmenter l'effort de préhension, l'augmentation des surfaces des fragments ingérés devrait augmenter l'efficacité de la digestion. Au cours de notre étude, nous rapportons également que les tortues vertes de N'Gouja sélectionnent l'espèce *Syringodium isoetifolium*. L'espèce est composée d'une haute valeur en azote, mais possède également des feuilles cylindriques beaucoup plus cassantes que des feuilles laminaires. La fragmentation des feuilles de *S. isoetifolium* lors de la manipulation du bol alimentaire précédant la déglutition, favoriserait alors la digestion.

Les herbivores compensent également la faible qualité de leurs ressources alimentaires par l'ingestion d'une grande quantité d'aliments (Krebs & Davies 1997). Toutefois, cette quantité est limitée par les caractéristiques des aliments (l'ingestibilité), et les caractéristiques de l'animal (la capacité d'ingestion) (Jarrige et al. 1978, Dulphy et al. 1999, Wilmshurst et al. 1999) **Notre étude est la première à proposer une estimation de la prise alimentaire quotidienne d'individus à la fois immatures et matures (CHAPITRE 6).** La cohérence de nos résultats avec ceux publiés dans la littérature nous permet d'en déduire une estimation de leur apport énergétique. Toutefois, la digestibilité de la matière organique est un facteur de variation important de la valeur énergétique réellement utilisée par l'organisme. La digestibilité des espèces sur lesquelles se basent nos mesures de prise alimentaire nécessite d'être mesurée en laboratoire. Par ailleurs, chez les tortues vertes le temps de digestion étant supérieur à 24h, **la quantité ingérée quotidiennement n'est pas le reflet des dépenses énergétiques journalières, mais probablement le reflet de la quantité journalière d'aliments digérés.** Cette interprétation se base sur l'hypothèse que les tortues vertes atteignent leur capacité d'ingestion maximale chaque jour et que la prise alimentaire quotidienne soit régulée par le processus de rassasiement. **Cette hypothèse devrait être testée en conditions contrôlées** (au centre Kelonia).

#### 10.2.1.2 *Variation spatiale et temporelle des ressources trophiques*

**Au sein des habitats, la disponibilité et l'accès aux ressources influencent directement la distribution spatiale et temporelle des individus, ainsi que leurs stratégies d'approvisionnement en réponse à l'hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources** (Schtickzelle & Baguette 2003, Bowler & Benton 2005).

**Au rythme des saisons,** les herbivores sont amenés à faire face à des variations d'abondances de leurs ressources alimentaires plus ou moins marquées (Brown 2000). En



milieu terrestre, la variation saisonnière de la disponibilité en eau constitue par exemple un facteur déterminant de la dynamique des populations d'ongulés d'Afrique (Fritz et al. 2002, Chamailé-Jammes et al. 2007). Face à d'importantes pénuries de ressources alimentaires, les herbivores terrestres peuvent engager de grandes migrations (Frank et al. 1998, Redfern et al. 2003). En milieu marin, de telles variations des ressources végétales benthiques ne se produisent pas. En milieu marin tempéré, bien que les variations saisonnières d'abondances en algues et en phanérogames marines contraignent les tortues vertes à sélectionner les espèces selon leur abondance, les tortues occupent un même habitat au cours de l'année (Coyne 1994). En milieu marin tropical, les variations saisonnières sont peu marquées et la disponibilité des ressources peut ne pas en être affectée (**CHAPITRE 4**).

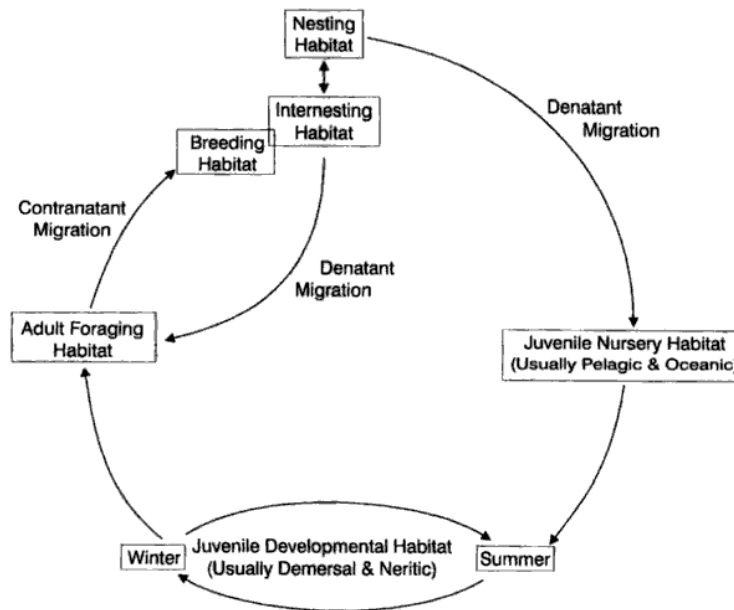
La variation temporelle d'abondance en ressources alimentaires peut également être le fait de la **pression d'herbivorie ou d'événements climatiques ou anthropiques majeurs**. De fortes pressions d'herbivorie entraînent à terme l'épuisement des ressources végétales par la déplétion des réserves en carbohydrates. Nous décrivons le site de N'Gouja comme un système en dégradation : la biomasse de l'herbier et la taille de la population de tortues vertes diminuent parallèlement (**CHAPITRE 4**). A partir de manipulations expérimentales, nous pouvons affirmer que **la diminution des effectifs de tortues n'est pas responsable de la diminution en biomasse de l'herbier (CHAPITRE 7)**. **La diminution en biomasse de l'herbier semble alors contrôler les effectifs de tortues**. Toutefois, à ce stade de l'étude nous n'avons pas identifié si l'altération **initiale** de l'herbier est le fait 1) de facteurs climatiques et/ou anthropiques, et/ou 2) de son épuisement sous une pression d'herbivorie trop importante.

Enfin, la variation temporelle des ressources trophiques peut s'exprimer par leur **inaccessibilité régulière et temporaire à l'échelle d'une journée**. En milieu intertidal par exemple, les iguanes marins ont développé un rythme d'alimentation endogène ajusté au rythme des marées (Wikelski & Hau 1995). Dans notre étude, nous montrons que **la prise alimentaire quotidienne des tortues vertes s'ajuste à l'accessibilité de leurs ressources**. Le **CHAPITRE 6** traite du cas d'un herbier marin intertidal régulièrement inaccessible par les tortues durant plusieurs heures au cours de la journée et de la nuit. Nos résultats montrent que **les tortues vertes cherchent à compenser leur perte de prise alimentaire occasionnée par le marnage en augmentant leur durée d'alimentation à différentes échelles** : soit le jour même, ce qui présuppose une alimentation à la fois diurne et nocturne, soit en journée les jours de faible marnage. Le fait que les tortues

favorisent la deuxième stratégie illustre à nouveau **l'importance de la lumière pour la prise alimentaire.**

### 10.2.2 La tortue verte : une tortue marine

Selon leur stade de développement, l'importance et la diversité des contraintes environnementales varient chez les tortues vertes comme chez toutes les espèces de tortues marines du fait de la variation des habitats exploités (**Fig. 22**). Il est intéressant de constater, à travers les résultats de notre étude et de ceux publiés dans la littérature, les adaptations évolutives et la plasticité comportementale dont font preuve les tortues vertes selon les environnements rencontrés. Contrairement aux adaptations évolutives qui sont des traits comportementaux qui ont évolué sous l'effet de la sélection naturelle, la plasticité comportementale est une propriété adaptative fondamentale qui permet la survie des individus dans un environnement changeant.



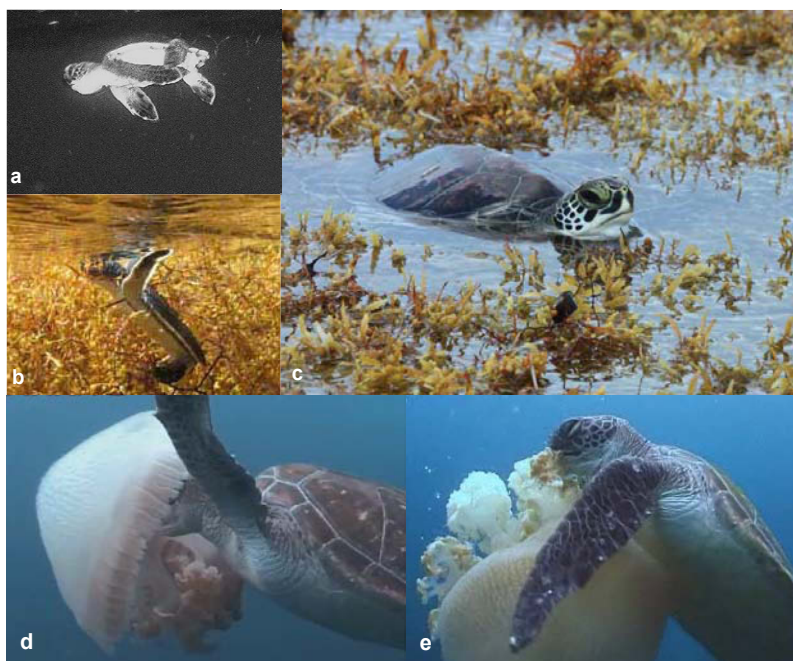
**Fig. 22** Modèle conceptuel des habitats successifs utilisés par les tortues marines (Musick & Limpus 1997)

La régulation des populations de tortues marines relève essentiellement de deux processus interspécifiques différents, identifiés chez de nombreuses autres espèces : le contrôle par les ressources nutritives disponibles (régulation « bottom up ») et le contrôle par la prédation (régulation « top down ») (Power 1992). Ces deux modèles ne sont

toutefois pas exclusifs et peuvent se combiner (régulation « bottom-up : top-down ») (McQueen et 1989). Ces différents modes de régulation, dont découlent les stratégies alimentaires, sont différemment exprimés chez la tortue verte au cours de son cycle de vie et des différentes niches écologiques exploitées.

#### 10.2.2.1 La phase post-émergence

Dès les premières années de vie, les juvéniles de tortues marines sont extrêmement vulnérables aux prédateurs (Gyuris 1994, Pilcher et al. 2000) et rejoignent, pour la plupart, des habitats océaniques plus sûrs bien que représentant un environnement trophique stochastique (Bolten 2003). Les premiers habitats doivent permettre de réduire non seulement les risques de prédation mais également les coûts énergétiques associés à la nage (**Fig. 23**). Chez les juvéniles post-émergence de tortues marines, le modèle de régulation descendante, régie par les prédateurs, s'illustre très bien par la stratégie adoptée par la tortue à dos plat, endémique d'Australie. Limpus et al. (1988) suggèrent qu'elle puisse ne pas présenter de phase océanique post-émergence, du fait de leur très faible prédation en zone côtière (Walker & Parmenter 1990).



**Fig. 23** Habitats océaniques de tortues vertes. a) juvénile (post-émergence) s'alimentant d'œufs gélatineux dans le Courant de Floride (Salmon et al. 2004) ; b) juvénile (post-émergence) en phase de repos, le corps camouflé dans des algues *Sargassum* dérivantes (Smith & Salmon 2009) ; c) jeune individu porté par les algues *Sargassum* dérivantes (BE Witherington) ; d-e) Immature se nourrissant d'une méduse (Arkive, [www.arkive.org](http://www.arkive.org)).

#### 10.2.2.2 *La phase de développement*

Suite à la phase post-émergence, les tortues marines rentrent dans une phase dite de développement (**Fig. 22**). A ce stade, leur taille, bien que n'ayant pas atteint celle des adultes, leur procure une moindre vulnérabilité face aux prédateurs et leur permet de rejoindre les côtes (les requins restant leur principaux prédateurs tout au cours de leur cycle de vie, Fergusson et al. 2000, Simpfendorfer et al. 2001). Le changement d'alimentation induit par le changement d'habitat permettrait aux juvéniles d'accéder à des ressources plus nutritives et de maximiser leur taux de croissance (Bolten 2003, modèle de 'croissance compensatoire' Bjorndal et al. 2003).

##### ○ *Le régime alimentaire et les habitats*

A partir de cette phase du cycle de vie, l'accessibilité des tortues marines (via les captures et les observations) permet d'acquérir davantage d'informations sur leur écologie alimentaire. Ainsi, leur régime alimentaire peut directement être déterminé via des observations directes, des lavages stomacaux, des nécropsies, ou l'analyse de fèces, et indirectement, via l'analyse d'isotopes stables, les outils télémétriques et le biologging. L'analyse d'isotopes stables d'azote, de carbone et de soufre permet de retracer les sources d'alimentation et les interactions trophiques des individus échantillonnés (Post 2002, Tarboush et al. 2006). Ainsi, Cardona et al. (2009) ont montré, chez de jeunes tortues vertes (SCL de 26-59 cm) capturées sur les côtes de Mauritanie, que l'adoption du régime herbivore suite à la phase post-émergence n'était pas synchronisée avec le début de la phase néritique. A partir de lavages stomacaux, des cas d'omnivorie de jeunes tortues vertes néritiques (SCL de 37 à 73 cm) ont également été rapportés sur la côte Pacifique de la Colombie (Amorocho & Reina 2007, **Fig. 23**).

Au cours de la phase de développement, l'utilisation de l'habitat est soumise à des **contraintes morphologiques** liées à l'âge. A partir de l'analyse d'isotopes stables d'azote et de carbone, Godley et al. (1998) montrent que le niveau trophique des proies des tortues caouannes augmente avec l'âge des individus, probablement du fait de leur capacité à attraper des proies plus grandes. Ce phénomène n'est pas observable pour des tortues vertes s'alimentant de phanérogames marines. Nous montrons cependant une répartition

horizontale de deux classes de tailles de tortues sur l'herbier de N'Gouja en relation avec la distribution des communautés de phanérogames (**CHAPITRE 3**). Une répartition verticale pourrait cependant s'observer chez les populations s'alimentant sur les récifs coralliens, puisque les capacités de plongées sont liées à la taille des individus (Hoscheid et al. 2007, Blumenthal et al. 2009, **CHAPITRE 5**). Blumenthal et al. (2009) montrent en effet que chez les tortues imbriquées, les individus de plus grande taille exploitent des profondeurs plus importantes que les plus jeunes, créant une répartition verticale des individus de la population basée sur la taille, et donc sur l'âge. Il en résulte une moindre compétition intraspécifique et une augmentation de la capacité d'accueil du site. Par ailleurs, en atteignant des profondeurs plus importantes, les individus de plus grande taille ont accès à une plus grande abondance d'éponges et un habitat préservé des impacts météorologiques et humains (Blumenthal et al. 2009). A l'image des tortues imbriquées, il serait intéressant de vérifier **si les tortues vertes s'alimentant sur les récifs de l'île de La Réunion présentent effectivement une répartition spatiale par classe de tailles**, comme cela a précédemment été suggéré. En tant qu'**ectotherme**, la température de l'eau représente également un critère de sélection des habitats des jeunes tortues comme nous le montrons sur l'herbier de N'Gouja (**CHAPITRE 3**). Chez les tortues luth, Eckert (2002) montre que les individus n'ayant pas atteint une longueur courbe de dossière de 100 cm occupent des eaux dont la température est supérieure à 26°C. Enfin, pour les plus jeunes individus, la **prédation** joue encore un rôle important dans la distribution spatiale et le choix des sites d'alimentation. En Basse Californie, Koch et al. (2007) observent une ségrégation spatiale des tortues vertes en relation avec leur taille : les plus jeunes individus se nourrissant au sein de la mangrove bénéficieraient probablement d'une meilleure protection face aux éventuelles attaques de requins, tandis que les adultes se nourrissent en milieu plus ouvert. Associée à cette ségrégation spatiale, une dichotomie des régimes alimentaires est observée : les individus les plus jeunes tendraient à sélectionner des algues tandis que les plus âgées se nourriraient de phanérogames. Toutefois, à ce stade de l'étude, sans analyse de la distribution, de la richesse et de la diversité des ressources alimentaires disponibles à cette population, aucune conclusion ne peut être faite quant à une éventuelle stratégie alimentaire liée à l'âge.

### ○ *La dynamique spatiale*

Au cours de leur phase de développement, les jeunes tortues vertes semblent fidèles à leur habitat, bien que sous la dépendance d'un apport alimentaire suffisant à leur besoin de croissance (Bjorndal et al. 2000, Brooks 2005). Il est prédit qu'à taille adulte, les tortues rejoignent leur habitat définitif d'alimentation (**Fig. 22**, Musick & Limpus 1997). Or, contrairement à des sites uniquement exploités par des jeunes tortues vertes (exemple des Bahamas d'après Bjorndal et al. 2000, ou sur Europa d'après Bourjea & Ciccione 2009), d'autres habitats de développement peuvent également correspondre à des sites d'alimentation d'adultes (cas de populations mixtes : dans le Queensland d'après Limpus & Reed 1985, en Basse Californie d'après Koch et al. 2007, ou à Mayotte et La Réunion vus dans notre étude). De cette dichotomie, deux schémas d'histoire de vie peuvent être émis : 1) les jeunes tortues vertes quittent leur habitat de développement une fois leur taille adulte atteinte et rejoignent une nouvelle aire d'alimentation, et 2) les jeunes tortues vertes conservent le même site d'alimentation au cours de leur vie si celui-ci permet de supporter une population d'adultes. Nous pouvons également émettre l'hypothèse que des sites d'alimentation uniquement exploités par des jeunes individus aujourd'hui pourraient refléter une population jeune qui sera composée à l'avenir d'individus sub-adultes et adultes (et de nouveaux juvéniles immigrants). A ce jour, aucune étude menée sur une durée suffisamment longue n'a permis de décrire la dynamique spatiale des jeunes tortues vertes en phase de développement au sein d'habitats accueillant des individus adultes. Aussi, serait-il intéressant de **suivre sur un programme à long terme des populations de tortues juvéniles telles que celle de Mayotte (juvéniles associés aux adultes) et de celle d'Europa (uniquement juvéniles)**.

#### *10.2.2.3 La phase adulte*

Au cours des phases précédant l'âge adulte, les stratégies alimentaires sont principalement dictées par **les risques de prédation et le besoin de croissance rapide**. A l'âge adulte, puis à maturité sexuelle, les tortues marines sont soumises à la forte **contrainte énergétique de la reproduction**.

○ *Le régime alimentaire et les habitats*

Du fait de leur très vaste répartition géographique (**Fig. 8**), les tortues vertes possèdent un régime alimentaire extrêmement varié en termes d'espèce, bien que la majorité soit des plantes sous-marines (**Annexe 4**). Au sein des habitats nourriciers, les stratégies alimentaires adoptées par les tortues vertes dépendent de la composition des ressources, comme nous en avons discuté précédemment (**CHAPITRE 3**). Les choix alimentaires sont alors gouvernés par l'abondance et/ou la qualité nutritionnelle des espèces présentes. Des choix similaires ont été observés chez des espèces carnivores ou omnivores de tortues marines telles que la tortue de Kemp (Shaver 1991) et la tortue imbriquée (León & Bjorndal 2002). Bien que notre étude n'ait montré aucune différence de sélection alimentaire entre les sexes de tortues vertes matures sur l'herbier marin de N'Gouja, Ferreira et al. (2006) montrent, à partir de l'analyse de contenus stomacaux de tortues vertes matures, différentes abondances spécifiques parmi les algues consommées entre les mâles et les femelles d'une même population. Il serait alors intéressant de **vérifier l'existence d'une telle différence entre les mâles et les femelles s'alimentant d'algues à La Réunion.**

Grâce à l'avancée technologique (isotopes, biologging...) et les efforts d'observation multipliés ces dernières années, le statut d'herbivore exclusif de la tortue verte à l'âge adulte est régulièrement remis en question (Godley et al. 1998, Heithaus et al. 2002, Hatase et al. 2006, Seminoff et al. 2006). Ces variations de régime alimentaire pourraient être l'origine ou la conséquence de la dichotomie spatiale observée chez certaines populations des Galapagos (Seminoff et al. 2008) et du Japon (Hatase et al. 2006) entre habitats nourriciers néritiques et océaniques. Une dichotomie spatiale des individus peut être la conséquence d'une pression de prédation. En effet, des compromis entre le maintien d'une bonne condition corporelle et le risque de prédation ont été décrits chez des tortues vertes menacées par les requins tigres *Galeocerdo cuvier* à Shark Bay en Australie. Heithaus et al. (2007) observent que les individus en mauvaise condition corporelle sélectionnent des habitats plus profitables mais à haut risque de prédation par les requins-tigres, tandis que les individus en bonne condition physique sélectionnent des habitats moins exposés à la prédation mais dont la profitabilité est moindre. Ce compromis est régulièrement observé dans le règne animal (Festa-Bianchet 1988, Cowlshaw 1997, Heithaus & Dill 2002, Grignolio et al. 2007).

A travers leur interaction trophique, les tortues vertes, comme les tortues imbriquées (León & Bjorndal 2002) et caouannes (Bjorndal 2003) ont **un rôle fonctionnel reconnu dans la structure des communautés benthiques. Toutefois, la variété des habitats et des régimes alimentaires complexifie l'étude du rôle fonctionnel des tortues marines au sein de leurs écosystèmes et rend nécessaire le développement de programmes de recherche au sein des régions les moins étudiées.**

○ *La dynamique spatiale*

Les tortues vertes adultes sont décrites comme fidèles à leur site d'alimentation (Meylan 1982, Mortimer & Carr 1987, Limpus et al. 1992, Limpus et al. 1994, Broderick et al. 2007). Toutefois, la notion de fidélité dépend de l'échelle temporelle, mais également spatiale, à laquelle il est fait référence. En effet, le domaine vital de la tortue verte est dépendant non seulement de la distribution et de l'accessibilité des ressources trophiques mais également de la distribution et de la qualité des dortoirs. Le domaine vital des tortues vertes est plus restreint lorsque celles-ci se nourrissent au sein d'un herbier de phanérogames marines, plutôt que d'algues et d'invertébrés dont la distribution peut être plus dispersée (Godley et al. 2003, Hays et al. 2006, Seminoff & Jones 2006, Chevalier et al. **article en préparation, Fig. 18**) Cette fidélité au site d'alimentation est également décrite chez des tortues caouannes s'alimentant en zone néritique (Limpus & Limpus 2001, Luschi et al. 2006, Broderick et al. 2007), bien que certaines populations puissent réaliser des migrations hivernales vers des eaux plus chaudes (Hawkes et al. 2007).

Au cours de leur phase de ponte, les tortues vertes peuvent également occuper des habitats nourriciers provisoires. Les femelles nidifiant sur l'île de Chypre (Hays et al. 2002) ou sur Mayotte (Ballorain et al. données non publiées) peuvent profiter des ressources disponibles (phanérogames marines) pour supporter une partie de l'importante dépense énergétique liée à la reproduction. Toutefois, les sites de ponte des tortues vertes ne présentent pas tous la même profitabilité alimentaire; pour exemple, l'île d'Ascension dépourvue d'algues et de phanérogames susceptibles d'être consommées (Hays et al. 2002).

A terme, dans le cadre de l'étude de l'écologie trophique des tortues vertes, l'objectif sera de comprendre **comment le comportement d'approvisionnement maximise l'aptitude biologique des individus en quantifiant le lien direct entre les**



**stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources trophiques.** Les stratégies d'allocation des ressources trophiques visent à assurer la maintenance des fonctions physiologiques vitales, la croissance et la reproduction.

### 10.3 ALLOCATION DES RESSOURCES TROPHIQUES

#### 10.3.1 La balance énergétique

Le temps et l'énergie sont les facteurs déterminants de l'écologie animale qui conditionnent la survie individuelle et, de manière ultime, la dynamique de population. Ainsi, **la mesure de la dépense énergétique des animaux évoluant librement dans leur milieu est une étape clef pour évaluer leur rôle dans les écosystèmes.**

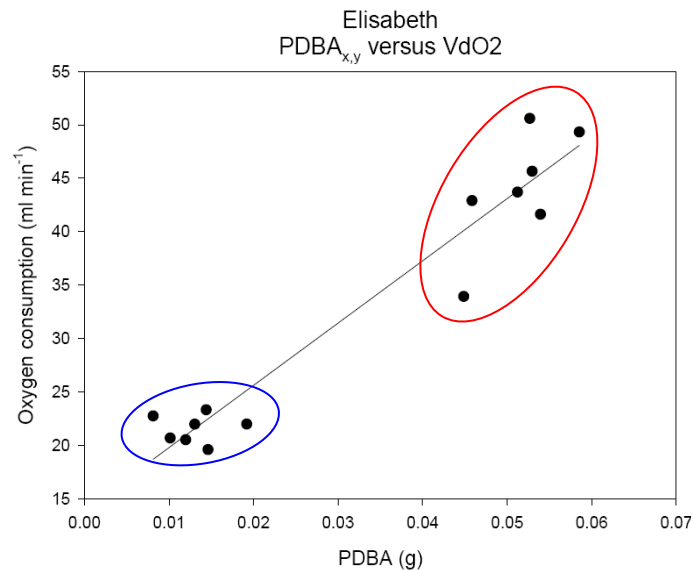
En tant qu'ectothermes, les tortues marines ont un métabolisme globalement plus bas que les endothermes, ce qui a pour conséquence une moindre dépense énergétique. Les tortues marines figurent ainsi parmi les vertébrés marins effectuant les plus longues plongées. A ce jour, les records de durée de plongée recensés dans la littérature sont de 1.4 h pour la tortue imbriquée (van Dam and Diez 1996), 1.4 h pour la tortue luth (Sale et al. 2006), 3.3 h pour la tortue olivâtre (McMahon et al. 2007), 5 h pour la tortue de Kemp (Byles 1988), 5.7 h pour la tortue verte (Hazel et al. 2009) et 10.2 h pour la tortue caouanne (Broderick et al. 2007).

La physiologie de la plongée reste encore peu comprise chez les tortues marines en raison de la difficulté de travailler en milieu marin. Les expérimentations en laboratoire en milieu contrôlé sont donc une première étape à l'étude des mécanismes physiologiques liés au comportement de plongée (Wallace & Jones 2008). L'estimation de la dépense énergétique des tortues marines est une mesure délicate à réaliser, si bien qu'à ce jour, seules deux méthodes sont utilisées avec plus ou moins de succès, tandis qu'une troisième est actuellement en cours de développement. (1) La méthode de l'eau doublement marquée a été utilisée avec succès sur les mammifères et les oiseaux pour fournir une estimation globale de la production de CO<sub>2</sub> sur une période de mesure globale (Speakman 1998). Cette méthode ne peut cependant pas être adaptée aux tortues marines qui présentent un turnover d'oxygène élevé (Jones et al. 2009). (2) La mesure de la fréquence cardiaque, qui

nécessite également une validation en laboratoire, fournit une estimation de la dépense énergétique à une résolution suffisamment importante pour permettre des estimations de dépenses énergétiques en fonction des différents comportements observés. Cette méthode a été testée avec succès chez différentes espèces dont les reptiles (Williams et al. 1993, Butler et al. 2002, Froget et al. 2002, Southwood et al. 2003). (3) Une dernière méthode est actuellement en cours de développement au centre Kelonia, à partir de la mesure de l'accélération instantanée de l'animal via des systèmes d'acquisition embarqués. Cette méthode nécessite également une calibration en laboratoire pour établir la relation entre un indice d'activité dynamique de l'animal (dérivé de la mesure de l'accélération 3D) et sa consommation d'oxygène par respirométrie en circuit ouvert (Wilson et al. 2006, Hasley et al. 2009). Cette technique repose sur la thermodynamique des réactions de dégradation des molécules organiques qui nécessitent de l'oxygène et produisent de l'énergie à l'organisme. La consommation d'oxygène par unité de temps d'un être vivant, permet alors de mesurer sa dépense énergétique. L'objectif de l'étude et de **mesurer, en conditions contrôlées, les relations entre le comportement de plongée de tortues vertes équipées d'enregistreurs miniaturisés de pression, température et d'accéléromètres et les dépenses énergétiques quantifiées par respirométrie ouverte et cardiofréquencemètre**. L'objectif sous-jacent est d'évaluer la pertinence de deux dernières méthodes (fréquence cardiaque et accélérométrie) dans l'estimation de la dépense énergétique chez des tortues vertes évoluant librement dans leur milieu naturel. Le projet est actuellement mené sur des tortues maintenues en captivité dans les bassins du centre Kelonia où elles ont été entraînées à évoluer dans un canal de nage et à faire surface dans un dôme de respirométrie (**Fig. 24**, Enstipp et al. données non publiées). Au terme de l'étude, **les modèles de dépense énergétique établis en conditions expérimentales permettront d'estimer la quantification des bilans énergétiques associés à l'alimentation en plongée chez des tortues vertes sauvages (N'Gouja, Mayotte), dont le comportement de plongée est connu** (profondeur, température, accélérométrie, rythme d'alimentation).

Comme la plupart des processus physiologiques vitaux, le comportement alimentaire vise à assurer une situation pour laquelle l'apport énergétique résultant de la prise alimentaire est en équilibre avec la dépense énergétique de l'organisme. Une situation d'équilibre se traduit alors par la stabilité du niveau des réserves énergétiques, et donc de la

masse grasse et du poids qui en sont le reflet. Toutefois, les tortues marines profiteraient des phases d'alimentation pour accumuler des réserves graisseuses afin d'assurer les dépenses énergétiques nécessaires aux migrations génésiques (nage, accouplements, pontes...). **Reste donc à identifier si l'ingestion d'aliments des tortues vertes s'aligne sur les seules exigences énergétiques du comportement de plongée, et si non, à quel rythme les tortues stockent-elles de l'énergie.**



**Fig. 24** Résultats préliminaires : exemple de la relation liant la consommation d'oxygène (VdO<sub>2</sub>) et l'indice<sub>x,y</sub> de l'accélération propre (PDBA pour *partial dynamic body acceleration*) d'une femelle tortue verte *Chelonia mydas* (SCCL de 95 cm pour 121 kg) maintenue en captivité au centre Kelonia (Enstipp et al. données non publiées). Le dispositif consistait en un canal de nage dont la seule ouverture aérienne correspondait à un dôme de respirométrie. Les faibles valeurs (cercle bleu) correspondent aux phases de repos (1 à 2 h) et les valeurs plus élevées (cercle rouge) correspondent aux phases actives (de nage, 30 à 90 min).

### 10.3.2 Les contraintes de reproduction

La migration des tortues marines reproductrices entre les zones d'alimentation et de nidification ainsi que les efforts fournis lors des pontes successives nécessitent une quantité

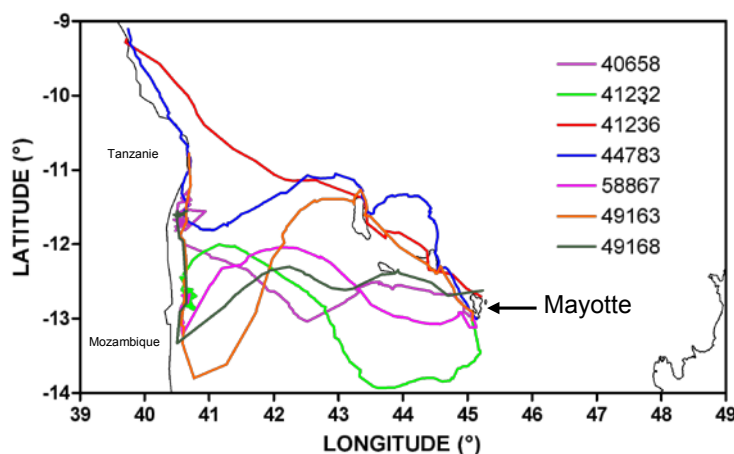
importante d'énergie. De plus, les femelles sont contraintes de stocker une quantité importante de lipides indispensables à la vitellogénèse, dont le processus doit être achevé avant le départ en migration de reproduction (Miller 1997, Hamann et al. 2002, Rostal 2007). La vitellogénèse s'étalant sur 10 à 12 mois (Miller 1997), les femelles de la plupart des espèces présentent donc un intervalle de deux à trois ans entre deux saisons de ponte. **Le stockage de l'énergie nécessaire à la reproduction dépend alors de l'efficacité de la phase d'alimentation la précédant.**

#### *10.3.2.1 La qualité de la phase d'alimentation*

Bjorndal (1982) et Moll (1983) proposent d'expliquer la différence de succès reproducteur entre les femelles nidifiant aux Caraïbes et celles nidifiant au Brésil par la différence de la qualité de leur ressources alimentaires. De même, Fossette (2008) émet l'hypothèse que les femelles tortues luth s'alimentant en milieu néritique, qui procure des ressources trophiques prévisibles, en grande abondance et de bonne qualité nutritive, se reproduiraient plus fréquemment que les femelles s'alimentant en zones océaniques où la disponibilité en ressources trophiques est variable. Cette même hypothèse de quantité/qualité changeante des ressources alimentaires pourrait également expliquer l'importante variabilité annuelle du nombre de nids de tortues vertes sur l'île d'Ascension (Hays 2000). Limpus & Nicholls (1988, 2000) observent une relation entre les variations annuelles des paramètres de reproduction et des événements climatiques. Par exemple, un impact des événements ENSO (El Nino Southern Oscillation) est observé sur la fécondité de tortues vertes du Pacifique : au cours des années El Nino, l'augmentation de la température favoriserait le développement des végétaux dont se nourrissent les tortues, si bien que de nombreuses pontes sont recensées la deuxième année suivant un événement ENSO. A l'inverse, suite aux périodes La Nina qui refroidissent les eaux de surface, le nombre de pontes annuelles chute lors de la deuxième année suivant cette période (Limpus & Nicholls 1988, 2000). Chaloupka et al. (2008) montrent une relation inverse chez les tortues caouannes : le refroidissement des eaux pourrait être associé à une plus grande abondance de proies, si bien que la capacité reproductrice des femelles en serait améliorée. La phase d'alimentation joue donc un rôle primordial dans la fécondité et le succès reproducteur des tortues marines. Les changements environnementaux associés aux changements climatiques n'affectent cependant pas de la même manière les différentes espèces de tortues marines.

### 10.3.2.2 L'identification des trajets migratoires

Deux principales méthodes à ce jour permettent de renseigner les aires de répartition des individus : la télémétrie et la technique de capture-marquage-recapture (CMR) au moyen de bagues d'identification individuelle. Les possibilités de capture des tortues marines étant facilitées sur les plages de ponte, l'essentiel de l'information relative aux voies migratoires concerne les trajectoires partant des aires de ponte aux aires d'alimentation. Les deux méthodes de suivis, utilisées sur des femelles nidifiant sur les îles du sud-ouest de l'Océan Indien, dont Mayotte, révèlent **l'importance de la côte est africaine comme site d'alimentation** (suivi Argos : Benhamou et al. données non publiées, **Fig. 25**, technique CMR : exemples de tortues marquées en phase de ponte à Mayotte et aux Comores et recapturées au Mozambique Costa et al. 2007, ou en Tanzanie C. Muir - Sea Sense et M. Quillard - CDM com. pers.). Afin de pouvoir quantifier le lien direct entre les stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources trophiques, il paraît indispensable d'orienter **les études à venir sur les individus dont on peut connaître l'effort de reproduction et dont on a identifié le site d'alimentation.**



**Fig. 25** Trajets migratoires (tracés Argos) de 7 femelles tortues vertes *Chelonia mydas* au départ de leur site de ponte (Mayotte) vers leurs sites d'alimentation sur la côte est africaine, Mozambique et Tanzanie (2004-2005, Benhamou et al. données non publiées).

Concernant les tortues vertes s'alimentant à Mayotte, leur parcours migratoire n'est quasiment pas connu. A ce jour, seule une relecture de bague nous a permis d'identifier une femelle se reproduisant à Mohéli sur les plages d'Itsamia (Comores) en train de s'alimenter

sur l'herbier marin de N'Gouja (Mayotte). Nous avons également recensé un cas de tortue sédentaire : une femelle a été observée à plusieurs reprises sur deux plages de ponte de Mayotte (dont celle de N'Gouja) puis sur l'herbier de N'Gouja au cours de la même année et des trois années suivantes. Des sites tel que Mayotte, offrant à la fois des sites de ponte et d'alimentation importants, pourraient favoriser un comportement sédentaire des populations. Une prochaine étape de notre étude menée sur N'Gouja pourrait **cibler la recherche des femelles en phase d'alimentation dont l'état physiologique révélerait le proche départ en migration** (via par exemple les taux hormonaux sanguins d'œstradiol et de testostérones, Owens 1997) afin de les équiper d'outils télémétriques et d'enregistreurs d'activités. Les résultats d'une telle étude permettraient de comprendre **comment les tortues vertes ajustent leur approvisionnement alimentaire à leur parcours migratoire et à leur reproduction.**

Par ailleurs, un des enjeux principaux dans la conservation des espèces migratrices est d'identifier la dynamique spatiale des individus. Dans le cas des tortues marines, la compréhension de cette dynamique permettra de mieux cerner les interactions possibles avec les pêcheries, notamment lors de la phase océanique de la migration, et de fournir une base de réflexion à la conciliation des activités de pêches et la préservation des tortues marines. Dans le cadre du South West Indian Ocean Fisheries Project, un nouveau programme initié en 2008 repose ainsi en grande partie sur le suivi Argos de tortues marines de façon à identifier l'existence d'éventuelles voies préférentielles de migration (voir : [www.swiofp.net](http://www.swiofp.net) et [www.ifremer.fr/lareunion](http://www.ifremer.fr/lareunion), Bourjea 2009). Parallèlement, un programme scientifique, actuellement mené par le CNRS-CEFE (en collaboration avec IFREMER et Kelonia), vise à comprendre les mécanismes d'orientation impliqués dans la navigation des tortues en pleine mer (Projet Ecologie Spatiale des Tortues Vertes de l'Océan Indien, ESTVOI).

## 10.4 APPLICATION A LA CONSERVATION

### 10.4.1 Le contexte des changements globaux

Georges & Le Maho (2003) montrent l'évidence d'une relation entre la dynamique des écosystèmes marins et les changements environnementaux associés aux changements climatiques et soulignent le manque de compréhension dans les phénomènes impliqués. L'étude de l'influence de la variabilité environnementale sur la dynamique des écosystèmes est alors à la base des modèles prédictifs de la distribution et de l'abondance des ressources vivantes.

Les changements environnementaux peuvent affecter directement les organismes, au travers de leurs exigences physiologiques, ou indirectement, par la modification de leurs ressources.

#### 10.4.1.1 *Les tortues marines*

Une caractéristique des tortues marines, commune à la majorité des animaux marins, tient à leur nature ectotherme : leurs dépenses énergétiques (Southwood et al. 2003), et par corollaire leurs besoins alimentaires, augmentent avec la température. Dans le contexte du réchauffement global (+ 1 à 3.5°C de la température moyenne atmosphérique d'ici la fin du 21<sup>ème</sup> siècle, Watson et al. 1996), on s'attend donc à ce que les tortues exploitent à l'avenir des quantités croissantes de ressources. A partir d'expérimentations menées en conditions contrôlées, Davenport et al. (1989) ont effectivement montré que la prise alimentaire de juvéniles post-émergence de tortues vertes augmente avec la température l'eau. Inversement, Hochscheid et al. (2004) ont montré que le refroidissement de l'eau entraîne la diminution de la ration alimentaire chez de jeunes tortues caouannes. **Cette hypothèse pourrait également être testée sur des tortues vertes matures, captives du centre Kelonia.** Une augmentation des besoins alimentaires auraient des conséquences importantes sur le fonctionnement de leur écosystème. Nous l'avons montré dans notre étude, la pression d'herbivorie des tortues vertes représente un facteur déterminant de la structure des communautés végétales (**CHAPITRE 7**). Toutefois, à l'inverse, la quantité et la qualité des ressources en phanérogames peuvent contrôler les effectifs des populations de tortues vertes. **Le système tortues vertes – ressources**

végétales est alors régulé par les incidences de forces ascendantes, régies par l'herbier, et descendantes, régies par les tortues.

#### 10.4.1.2 *Les phanérogames marines*

Dans ce contexte des changements climatiques, de nombreux facteurs écologiques, tels que l'augmentation de la température, du niveau de la mer, des phénomènes d'eutrophisation, de l'intensité des rayons ultraviolets, du taux de carbone ou encore de la fréquence et de l'intensité de l'activité cyclonique, affectent la croissance, la reproduction, la distribution et la production des phanérogames marines. Toutefois, il existe une importante **disparité dans les limites de tolérance des différentes espèces de phanérogames en fonction de l'intensité du facteur écologique considéré** (Short & Neckles 1999). Les réponses variées des phanérogames marines aux changements climatiques ont été rapportées chez différentes espèces et compilées dans des articles tels que Edwards 1995, Short & Wyllie-Echeverria 1996, Short & Neckles 1999, Duffy 2006, Brown 2009, DeWitt 2009, ou Nelson 2009 : par exemple, l'augmentation de la température peut entraîner une diminution des capacités photosynthétiques des espèces au profit de la respiration ou au contraire faciliter la croissance et la production des espèces par l'accroissement simultané des activités respiratoires et photosynthétiques. L'augmentation de la température peut également affecter la distribution et l'abondance des phanérogames marines en agissant sur la floraison et la germination des espèces. De plus, l'augmentation de la température peut favoriser le développement d'algues épiphytes qui réduisent la production des espèces en limitant l'absorption par les feuilles de la lumière et du carbone. L'augmentation du niveau de la mer affecte également les capacités photosynthétiques, et donc la production des phanérogames, par l'atténuation de la lumière. Associées à l'augmentation du niveau de la mer, des perturbations du régime des marées (profondeur, température, salinité, dessiccation) et de la courantologie sont prédites. L'hydrodynamisme résultant pourrait alors influencer la pollinisation des phanérogames et la capacité de colonisation d'espèces faiblement enracinées. L'enrichissement en CO<sub>2</sub> peut par contre favoriser l'activité photosynthétique et la croissance des phanérogames selon leur environnement nutritionnel, thermique et lumineux. Cependant, une exposition prolongée à de forts taux de CO<sub>2</sub> peut entraîner des modifications morphologiques telles que la réduction des surfaces foliaires. Enfin, l'augmentation de l'intensité des rayons UV, davantage marquée en zone intertidale, pourrait inhiber l'activité photosynthétique.



**Au stade des connaissances actuelles, nous pouvons proposer un schéma du fonctionnement d'un habitat nourricier de tortues vertes tel que celui de N'Gouja, bien qu'il nécessite d'être complété, notamment au regard des réponses spécifiques des phanérogames marines aux variations climatiques prédites (Fig. 26).**

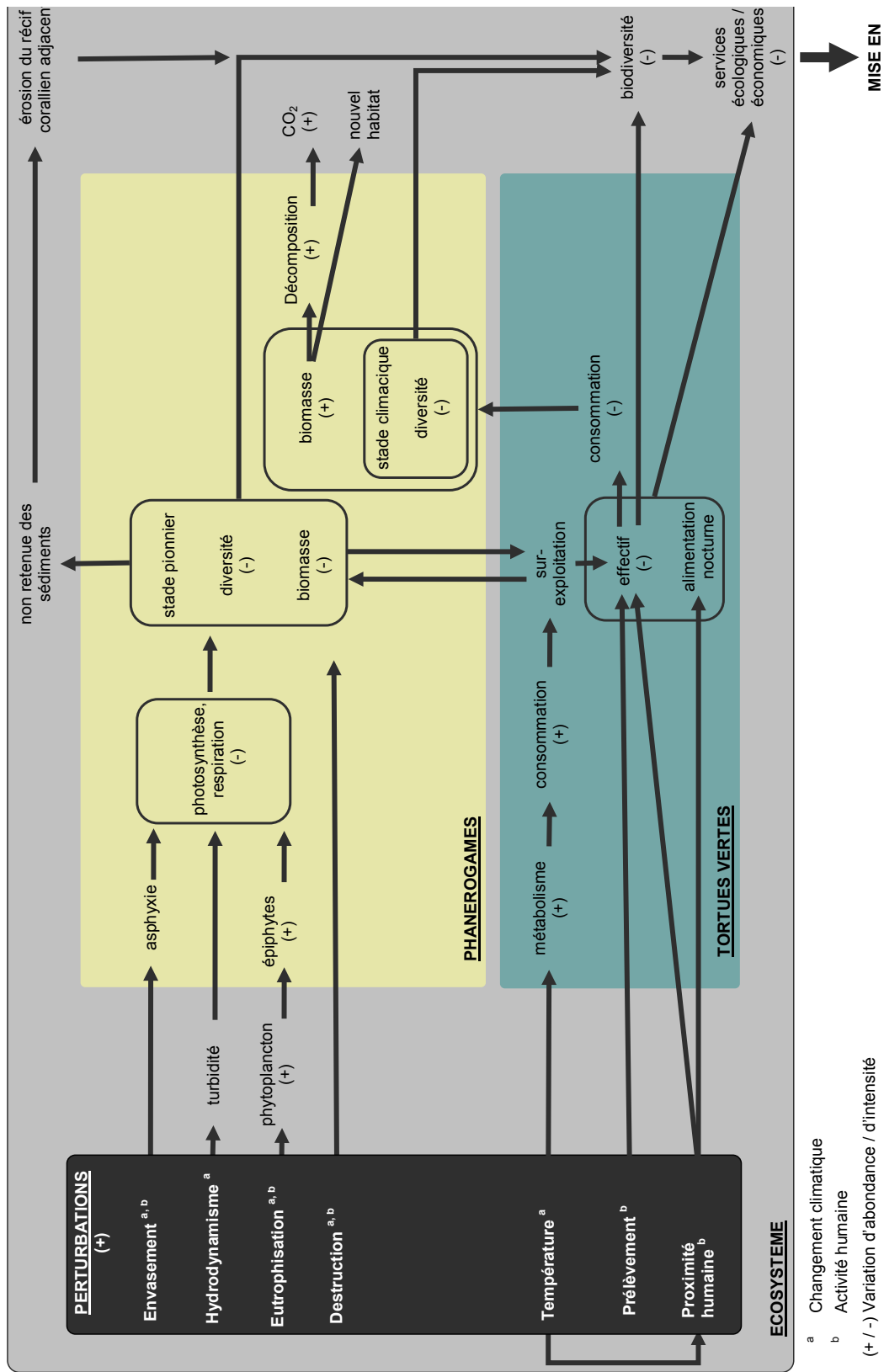
#### *10.4.1.3 Les activités anthropiques*

Le réchauffement climatique affecte la distribution des activités touristiques récréationnelles qui se concentrent davantage en zones littorales et engendrent une pression plus importante sur les écosystèmes littoraux et la biodiversité associée (Hawkins & Roberts 1993, Eckrich & Holmquist 2000, Wilkinson 2004, Coombes et al. 2008, 2009). Les modes de consommation touristique occasionnent des dégradations qui peuvent également renforcer localement celles provoquées par l'urbanisation et les pressions démographiques (Saffache 2000) et par les changements climatiques. **Les écosystèmes littoraux fournissent ainsi des milieux privilégiés pour l'étude de l'impact anthropique sur les ressources naturelles. L'étude comparative de milieux anthropisés et non-anthropisés reste toutefois une étape indispensable à la mesure de la pression des activités humaines sur les ressources naturelles.**

### **10.4.2 Préservation et restauration**

#### *10.4.2.1 Les herbiers marins de Mayotte*

**Par la diminution des effectifs de tortues marines ou par la sur-abondance de tortues marines (en réponse à une réduction des ressources en phanérogames marines), les herbiers marins plurispécifiques de Mayotte peuvent être menacés.** Les herbiers marins plurispécifiques correspondent à des états successionnels intermédiaires. Ils possèdent par conséquent de **meilleures capacités de résilience** que les herbiers monospécifiques, du fait d'une banque de graines importante et diversifiée, des espèces à optimum écologique étendu et à dynamique rapide. Toutefois, au-delà d'un certain état de dégradation, ou seuil d'irréversibilité, les écosystèmes résilients ne peuvent se reconstituer de manière spontanée et des techniques de gestion interventionnistes, dites de restauration active, sont alors nécessaires. Au Japon, de nombreuses tentatives ont été faites pour reconstituer des herbiers de *Zostera marina*, à partir de graines germées en aquarium,



**Fig. 26** Fonctionnement du système 'herbier marin - tortues vertes' de N'Gouja en réponse à l'augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité de perturbations environnementales d'origine climatiques<sup>a</sup> ou anthropiques<sup>b</sup>. Ces tendances prédictives sont basées sur les résultats de notre étude et de la littérature (Edwards 1995, Short & Wylle-Echeverria 1996, Short & Neckles 1999, Duarte 2000, Eckrich & Holmquist 2000, Rice et al. 2000, Schwartz et al. 2000, Seminoff et al. 2002, Duffy 2006, Brown 2009, Coombes et al. 2009, DeWitt 2009, Nelson 2009). Seules les réponses prévisibles sont illustrées.

ou de boutures. Le succès de ces actions a montré l'intérêt des réimplantations d'herbier de phanérogames marines face à l'importance de leur régression à travers le monde et la lenteur de leur recolonisation naturelle. Depuis, la restauration des herbiers tempérés comme tropicaux fait l'objet de nombreux programmes qui visent à restaurer une partie des bénéfiques écologiques que fournissent les phanérogames marines aux écosystèmes littoraux (Thorhaug 1998). Face à l'évolution du site pilote de notre étude, N'Gouja, il paraît **indispensable que le monitoring des herbiers de Mayotte figure parmi les préoccupations premières du futur Parc Marin de Mayotte.**

#### *10.4.2.2 Les outils*

L'importance des activités touristiques dans l'économie des collectivités insulaires s'est considérablement accrue ces dernières années. Or, pour une large part, ces activités reposent sur le bon état de santé des écosystèmes littoraux. Il en résulte une considération croissante de 1) la préservation de la biodiversité dans les politiques de développement et d'aménagement et de 2) la mise en place de politiques environnementales de conservation. La France détient toutefois un record mondial de sous représentation d'aires marines protégées. Malgré son exceptionnel patrimoine écologique marin, la France n'a à ce jour créé qu'un seul Parc National marin (le Parc National de Port Cros en 1963 couvrant 1 288 hectares). A titre d'exemple, l'Australie dont la superficie maritime est comparable à celle de la France possède 7.5 % de ses eaux en aires marines protégées, contre 0.0001 % en France (Lefebvre 2009). La gestion intégrée des zones côtières s'appuie désormais davantage sur l'approche écosystémique qui reconnaît la complexité des écosystèmes marins et l'existence d'interconnexions entre leurs composantes. L'utilisation de cette approche permet de tenir compte des liens entre les principales composantes de l'écosystème et de la socio-économie maritime lors de la planification et de la gestion d'aires marines protégées. Ainsi, **au-delà de son intérêt scientifique propre, le présent travail s'inscrit dans une optique de développement durable qui implique l'étude des ressources naturelles et une coopération globale pour parvenir à la mise en place de stratégies de gestion durable des ressources marines.** Depuis 2002, les données collectées à Mayotte dans le cadre des programmes scientifiques d'étude des tortues marines et de leurs habitats (Kelsonia/IFREMER/CNRS/CDM/DAF) ont déjà été **valorisées directement dans le cadre de la préservation de patrimoines naturels exceptionnels** : 1) le projet de Réserves Naturelles du Lagon de Mayotte, 2) l'élaboration de l'Inventaire des Zones

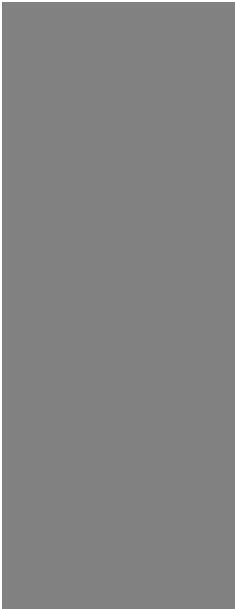
Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) de Mayotte, 3) la révision de l'Arrêté Préfectoral du site naturel remarquable de N'Gouja, 4) l'élaboration du Livre Blanc de la Collectivité de Mayotte visant une gestion durable de l'environnement, 5) l'expertise environnementale du site hôtelier de N'Gouja, 6) l'étude d'impact de l'allongement de la piste de l'aéroport de Pamandzi, et 7) la consultation pour la rédaction d'un Arrêté de Protection de Biotope relatif au site naturel remarquable de N'Gouja. Ces données révélaient essentiellement l'importance de Mayotte comme site d'alimentation et de reproduction pour les tortues vertes (et dans une moindre mesure pour les tortues imbriquées), la grande richesse spécifique en phanérogames marines des récifs frangeants et barrières (**Annexe 1**), et l'altération d'un site d'alimentation majeur de tortues vertes (N'Gouja).

#### *10.4.2.3 Le site de N'Gouja*

Identifié comme étant un site majeur d'alimentation pour les tortues vertes, un des herbiers les plus riches de l'île en espèces de phanérogames marines, et un lieu privilégié pour l'observation de cette espèce, le statut de l'herbier marin de N'Gouja justifie que des mesures spécifiques soient prises pour préserver ses caractéristiques : gestion des usages et sensibilisations des usagers. D'autant plus aujourd'hui que d'importants signes d'altération apparaissent (**CHAPITRE 4**). Bien qu'il soit classé en zone de protection par l'Arrêté Préfectoral N°42-DAF de 2001 (**Annexe 2**) et qu'il figure parmi les zones remarquables du Plan de Gestion du Lagon de Mayotte et parmi les Espaces Naturels Patrimoniaux du Plan d'Aménagement et de Développement Durable de Mayotte, le site de N'Gouja ne possède pas de réglementation applicable et clairement signalée (**CHAPITRE 8**). Pourtant, le site fait l'objet d'un fort usage touristique avec l'implantation d'un hôtel (18 bungalows) et une importante fréquentation touristique à vocation balnéaire le week-end, les jours fériés et durant les vacances. Le site devient également une cible privilégiée du tourisme de masse qui tend à se développer sur l'île (depuis l'arrivée de grandes compagnies de croisiéristes sur le marché local). Toutefois, la direction de la structure hôtelière Le Jardin Maoré, installée en arrière plage du site, travaille en étroite collaboration avec les autorités locales, les organismes de recherche et les associations locales de protection de l'environnement afin de réduire au mieux l'impact de la fréquentation de leur clientèle sur le site.

A la lecture de la **Fig. 26** il convient dès aujourd'hui de prévenir l'accélération de la dégradation du site par la réduction de l'impact des activités humaines et la mise en place

d'une réglementation ou d'une gestion adaptée. Nous proposons par exemple de : 1) confirmer les dispositions de l'arrêté préfectoral en vigueur par un Arrêté de Protection de Biotope, 2) de renforcer la réglementation relative aux embarcations et engins nautiques, 3) d'installer des bouées d'amarrage adaptées à la préservation des herbiers (ancres hélicoidales), 4) d'améliorer la signalisation et l'information sur site et aux principaux embarcadères de l'île, 5) d'indiquer la zone de protection sur les cartes marines, 6) de limiter à marée basse la pression de dérangement des tortues et de destruction de l'herbier et du récif corallien par les baigneurs (emprunt d'un chenal), 7) de garantir l'assainissement du site, 8) d'aménager d'autres sites à vocation balnéaire sur l'île afin de diluer les flux touristiques, ou encore 9) de proposer des activités cohérentes avec une gestion durable du site (éco-tourisme). A N'Gouja, comme sur l'ensemble de l'île, un tourisme écologique, qui s'inscrit dans la durée en respectant et préservant à long terme les ressources naturelles, est la seule alternative qui assure la préservation de la richesse biologique de l'île. **L'enjeu consiste à associer des activités écologiquement viables et économiquement appropriées et rentables. Mayotte pourrait alors constituer la démonstration qu'un développement touristique maîtrisé permet le développement durable de la région et la valorisation de ses atouts naturels et de sa biodiversité.**



## Références bibliographiques



- Abal EG, Dennison WC (1996) Seagrass depth range and water quality in southern Moreton Bay, Australia. *Marine and Freshwater Research* 47: 763-771. In: *Seagrasses and nutrients*. Devlin M (1999) *Reef Research* 9(1).
- Alcoverro T, Mariani S (2002) Effects of sea urchin grazing on seagrass (*Thalassodendron ciliatum*) beds of a Kenyan lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 226: 255-263.
- Aleem AA (1984) Distribution and ecology of seagrass communities in the Western Indian Ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 31: 919-933.
- Allen MS (1996). Physical constraints on voluntary intake of forage by ruminants. *Journal of Animal Sciences* 74: 3063-3075.
- Amorocho DF, Reina RD (2007) Feeding ecology of the East Pacific green sea turtle *Chelonia mydas agassizii* at Gorgona National Park, Colombia. *Endangered Species Research* 3: 43-51.
- André J, Gyuris E, Lawler IR (2005). Comparison of the diets of sympatric dugongs and green turtles on the Orman Reefs, Torres Straight, Australia. *Wildlife Research* 32: 53-62.
- Andrew NL (1991) Changes in subtidal habitat following mass mortality of sea urchins in Botany Bay, New South Wales. *Austral Ecology* 16: 353-362.
- Angel MV (1993) Biodiversity of the pelagic ocean. *Conservation Biology* 7: 760-772.
- Aragones LV, Lawler IR, Foley WJ, Marsh H (2006). Dugong grazing and turtle cropping: grazing optimization in tropical seagrass systems? *Oecologia* 149: 635-647.
- Balazs GH (1980) Synopsis of biological data on the green turtle in the Hawaiian Islands. NOAA Technical Memo NMFS-SWFSC 7: 1-141.
- Baldwin JR, Loworn JR (1994) Expansion of seagrass habitat by exotic *Zostera japonica*, and its use by dabbling ducks and brunt in Boundary Bay, British Columbia. *Marine Ecology Progress Series* 103: 119-127.
- Ballorain K (2003) Etude comportementale des tortues marines de N’Gouja (Mayotte). Rapport d’étude, Université Rennes 1.
- Ballorain K (2005) Etude de la structure et du fonctionnement d’un herbier marin soumis à l’herbivorie d’une population de tortues vertes *Chelonia mydas* (Mayotte). Rapport d’étude Kelonia, Université Bordeaux 1.
- Ballorain K (2006) Ecologie trophique d’une population de tortues vertes *Chelonia mydas* sur un herbier de phanérogames marines de Mayotte. Rapport d’étude CNRS IPHC - Kelonia, Université de Strasbourg.
- Beaumont NJ, Austen MC, Atkins J, Burdon D, Degraer S, Dentinho TP, Derous S, Holm P, Horton T, Van Ierland E, Marboe AH, Starkey DJ, Townsend M, Zarzycki T (2007) Identification, definition and quantification of goods and services provided by marine biodiversity: Implications for the ecosystem approach. *Marine Pollution Bulletin* 54: 253-265.
- Beck MW, Heck KL Jr, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51(8): 633-641.
- Belovsky GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105-134.
- Bergvall UA, Lemar O (2005) Plant secondary compounds and the frequency of food types affect food choice by mammalian herbivores. *Ecology* 86: 2450-2460.
- Beudard F (2005). Structure et production primaire des herbiers à phanrogames marines : impact des facteurs environnementaux et de l’herbivorie à Itsamia (Mohéli – Archipel des Comores). Rapport d’étude, Université de La Rochelle, Kelonia.
- Bigot L (1991). Contribution à l’étude des variations circadiennes de la faune vagile des herbiers superficiels de phanérogames marines dans le Sud Ouest de Madagascar (Région de Tuléar). Rapport d’étude, Université Aix-Marseille III.
- Bjorndal KA (1979) Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtles, *Chelonia mydas*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 63A: 127-133.
- Bjorndal KA (1980) Nutrition and grazing behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*. *Marine Biology* 56: 147-154.

- Bjorndal KA (1982) The consequences of herbivory for the life history pattern of the Caribbean green turtle. In *Biology and conservation of sea turtles*. Bjorndal KA (Ed), Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA. pp 111-116.
- Bjorndal KA (1985) Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia* 3: 736-751.
- Bjorndal KA, Bolten AB (1988) Growth rates of immature green turtles, *Chelonia mydas*, on feeding grounds in the southern Bahamas. *Copeia* 3: 555-564.
- Bjorndal KA, Bolten AB, Moore JE (1990). Digestive Fermentation in Herbivores: Effect of Food Particle Size. *Physiological Zoology* 63: 710-721.
- Bjorndal KA (1990) Digestibility of the sponge *Chondrilla nucula* in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Bulletin of Marine Science* 47: 567-570.
- Bjorndal KA (1995) *Biology and Conservation of Sea Turtles*. Bjorndal KA (Ed), Smithsonian Institution Press.
- Bjorndal KA (1997) Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In *The biology of sea turtles*. Lutz PL & Musick JA (Eds), Boca Raton, Florida, CRC Press. pp 199-231.
- Bjorndal KA, Bolten AB, Chaloupka MY (2000) Green turtle somatic growth model: evidence for density dependence. *Ecological Applications* 10(1): 269-282.
- Bjorndal KA (2003) Roles of loggerhead sea turtles in marine ecosystems. In: *Loggerhead sea turtles*. Bolten AB & Witherington BE (Eds), Smithsonian Books, Washington, DC, pp 235-254.
- Bjorndal KA, Bolten AB, Dellinger T, Delgado C, Martins HR (2003) Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: response to a stochastic environment. *Ecology* 84: 1237-1249.
- Black JL, Kenney PA (1984) Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research* 35: 565-578.
- Blumenthal JM, Austin TJ, Bothwell JB, Broderick AC, Ebanks-Petrie G, Olynik JR, Orr MF, Solomon JL, Witt MJ, Godley BJ (2009) Diving behavior and movements of juvenile hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs* 28: 55-65.
- Bolten AB (2003) Variation in sea turtle life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages. In: *The Biology of Sea Turtles, Volume II*. Lutz PL, Musick J, Wyneken J (Eds), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA pp 243-257.
- Bolten AB, Bjorndal KA (1992) Blood profiles for a wild population of green turtles (*Chelonia mydas*) in the southern Bahamas: size specific and sex-specific relationships. *Journal of Wildlife Diseases* 28: 407-413.
- Bolton JJ, Leliaert F, De Clerck O, Anderson RJ, Stegenga H, Engledow HE, Copejans E (2004) Where is the western limit of the tropical Indian Ocean seaweed flora? An analysis of intertidal seaweed biogeography on the east coast of South Africa. *Marine Biology* 144: 51-59.
- Bonenfant C, Gaillard JM, Coulson TH, Festa-Bianchet M, Loison A, Garel M, Loe LE, Blanchard P, Pettorelli N, Owen-Smith N, Du Toit J, Duncan P (2009) Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41: 313-357.
- Bortolus A, Iribarne O, Martinez MM (1998) Relationship between waterfowl and the seagrass *Ruppia maritima* in a Southwestern Atlantic coastal lagoon. *Estuaries* 21: 710-717.
- Bosc P. & Le Gall JY (1986) Nest Site Fidelity of the Green Turtle *Chelonia-Mydas* on Tromelin-Island (Indian-Ocean). *Oceanologica Acta* 9: 489-495.
- Bost CA, Le Maho Y (1993) Seabirds as bio-indicators of changing marine ecosystems: New perspectives. *Acta Oecologica* 14: 463-470.
- Botkin DB, Saxe H, Araújo MB, Betts H, Bradshaw RHW, Cedhagen T, Chesson P, Dawson TR, Etterson JR, Faith DP, Ferrier S, Guisan A, Hansen AS, Hilbert DW, Loehle C, Margules C, New M, Sobel MJ, Stockwell DRB (2007) Forecasting effects of global warming on biodiversity. *Bioscience* 57(3): 227-236.
- Bouchard SS, Bjorndal KA (2000) Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 81 : 2305-2313.
- Boudouresque CF (1996) Impact de l'homme et conservation du milieu marin en Méditerranée. 2<sup>nd</sup> ed. GIS Posidonie publ. pp 1-243.



- Bourjea J (2009) Movement of sea turtle between nesting sites and feeding grounds in the South West Indian Ocean: regional migratory knowledge and interaction with open sea fisheries for management issues. South West Indian Ocean Fishery Project (SWIOFP), Mauritius.
- Bourjea J, Ciccione S, Ratsimbazafy R (2006a) Marine Turtles Surveys in Nosy Iranjakely, north-western Madagascar, Western Indian Ocean Journal of Marine Sciences 5(2): 209-212.
- Bourjea J, Gravier-Bonnet N, Boulet V, Ciccione S, Rolland R (2006b) Mission Europa. Rapport de mission. 20p. Bourjea J, Ciccione S (2009) Sea turtle development habitats in the South West Indian Ocean: identification, abundance and strategic importance. 6<sup>th</sup> Western Indian Ocean Marine Science Association Scientific Symposium, St Denis, La Réunion.
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, Ciccione S, Roos D, Hughes G, Grizel H (2007a) Mayotte Island: Another important green turtle nesting site in the South West Indian Ocean. Endangered Species Research 3: 273-282.
- Bourjea J, Lapègue S, Gagnevin L, Broderick D, Mortimer A, Ciccione S, Roos D, Taquet C and Grizel H (2007b) Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean. Molecular Ecology 16: 175-186.
- Bowler DE, Benton TG (2005) Cause and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biological Revue 80: 205-225.
- Brand-Gardner SJ, Lanyon JM, Limpus CJ (1999) Diet selection by immature green turtles, *Chelonia mydas*, in subtropical Moreton Bay, south-east Queensland. Australian Journal of Zoology 47: 181-191.
- Broderick AC, Coyne MS, Fuller WJ, Glen F and Godley BJ (2007) Fidelity and over-wintering of sea turtles. Proceedings of the Royal Society B 274: 1533-1538.
- Broderick AC, Frauenstein R, Glen F, Hays GC, Jackson AL, Pelembe T, Ruxtonand GD, Godley BJ (2006) Are green turtles globally endangered? Global Ecology and Biogeography 15: 21-26.
- Brooks LB (2005) Abundance and tidal movements of green turtle (*Chelonia mydas*) in BCS, Mexico. MS thesis. San Jose State University, San Jose.
- Brown JS (2000) Foraging ecology of animals in response to heterogeneous environments. In The ecological consequences of environmental heterogeneity: the 40<sup>th</sup> symposium of the British Ecological Society, held at the University of Sussex, 23-25 March 1999, Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (Eds), Oxford: Blackwell Science. pp 181-214.
- Brown CA (2009) The effect of hydrodynamic factor on seagrasses. In: Seagrasses and Protective Criteria: A Review and Assessment of Research Status. Nelson WG (Ed). Office of Research and Development National Health and Environmental Effects Research Laboratory, US Environmental Protection Agency, Newport, 5.1-5.22.
- Bruggemann JH (1995) Parrotfish grazing on coral reefs: a trophic novelty. PhD thesis, University of Groningen.
- Butler PJ, Frappel PB, Wang1 T, Wikelski M (2002) The relationship between heart rate and rate of oxygen consumption in Galapagos marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*) at two different temperatures. The Journal of Experimental Biology 205: 1917-1924.
- Byles R (1988) Satellite telemetry of Kemp's ridley sea turtle, *Lepidochelys kempi*, in the Gulf of Mexico. Report to the National Fish and Wildlife Foundation. 40 p.
- Candolle AP (1813) Theorie élémentaire de la botanique ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. Deterville, Paris.
- Cardinale BJ, Nelson K, Palmer MA (2000) Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. Oikos 91: 175-183.
- 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. Marine Biology 156: 1487-1495.
- Carr A (1987) New perspectives on the pelagic stage of sea turtle development. Conservation Biology 1: 103-121.
- Cebrian J (1999) Patterns in the fate of production in plant communities. American Naturalist 154: 449-468.

- Cebrian J (2002) Variability and control of carbon consumption, export, and accumulation in marine communities. *Limnology and Oceanography* 47: 11-22.
- Cezilly F, Benhamou S (1996) Les stratégies optimales d'approvisionnement / Optimal foraging strategies a review. *Revue d'Ecologie* 51(1): 43-86.
- Chabanet P (1994) Etude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichtyologiques sur le complexe récifal de St-Gilles/La Saline (Ile de la Réunion). Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille III. 235p.
- Chaloupka M, Kamezaki N, Limpus C (2008) Is climate change affecting the population dynamics of the endangered Pacific loggerhead sea turtle? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356: 136-143.
- Chamaille-Jammes S, Valeix M, Fritz H (2007) Managing heterogeneity in elephant distribution: interactions between elephant population density and surface-water availability. *Journal of Applied Ecology* 44: 625-633.
- Chambers RM, Fourqurean JW, Macko SA, Hoppenot R (2001) Biogeochemical effects of iron availability on primary producers in a shallow marine carbonate environment. *Limnology and Oceanography* 46: 1278-1286.
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129-136.
- Charpy-Roubaud CJ, Sournia A (1990) The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Web* 4(1): 31-57.
- Ciccione S (2001) Autopsie de tortues marines *Chelonia mydas*, retrouvées mortes à la Réunion. *Bulletin Phaethon* 13: 14-15.
- Ciccione S, Bourjea J (2006) Nesting of Green Turtles in Saint Leu, Réunion Island. *Marine Turtle Newsletter* 112: 1-3.
- Ciccione S, Bourjea J (2009) Nesting beach revegetation and its influence on green turtle (*Chelonia mydas*) conservation in Reunion Island. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, in press.
- Ciccione S, Bourjea J, Jean C, Ballorain K, Rolland R, Quillard M, Mari A (2004) Assistance à la DAF de Mayotte pour l'encadrement scientifique et la formation des agents sur les programmes d'étude et de conservation des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte., Rapport de convention 2004, DAF de Mayotte/Kelonia/IFREMER.
- Ciccione S, Bourjea J, Jean C, Ballorain K, Rolland R, Quillard M, Mari A (2005) Inventaire quantitatif et qualitatif des herbiers basé sur du SIG. In: Assistance à la DAF de Mayotte pour l'encadrement scientifique et la formation des agents sur les programmes d'étude et de conservation des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte. Ciccione S and Roland R (Eds). Rapport de Convention 2005, DAF de Mayotte/Kelonia/Ifremer, pp 17-21.
- Ciccione S, Ross D, Le Gall JY (1999) Bilans et perspectives pour la connaissance et la conservation des tortues marines du sud-ouest de l'Océan Indien. *Kelonia l'Observatoire des tortues marines, La Réunion*, 135p.
- Ciccione S, Taquet M, Roos D, Taquet C, Ballorain K (2003) Assistance à la DAF de Mayotte pour l'encadrement scientifique et la formation des agents sur les programmes d'étude et de conservation des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte. Rapport de convention DAF/CEDTM/IFREMER.
- Cleveland CJ (2008) Biological diversity in Madagascar and the Indian Ocean Islands. In: *Encyclopedia of Earth*. Cutler J (Eds), Topic Editor, Cleveland Washington DC, Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment.
- Coley PD (1980). Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284: 545-546.
- Coombes EG, Jones AP, Sutherland WJ (2008) The biodiversity implications of changes in coastal tourism due to climate change. *Environmental Conservation* 35: 319-330.
- Coombes EG, Jones AP, Sutherland WJ (2009) The Implications of Climate Change on Coastal Visitor Numbers: A Regional Analysis. *Journal of Coastal Research* 25: 981-990.

- Costa A, Motta H, Pereira MAM, Videira EJS, Louro CMM, Joã J (2007) Marine Turtles in Mozambique: Towards an Effective Conservation and Management Program, Marine Turtle Newsletter 117: 1-3.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, Van der Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Courbis SS, Worthy GAJ (2003) Opportunistic rather than incidental carnivory by Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*)? *Aquatic Mammal* 29: 104-107.
- Cowlishaw G (1997) Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour* 53: 667-686.
- Coyne MS (1994) Feeding ecology of subadult green sea turtles in South Texas waters. PhD thesis, University of Florida.
- Crawley MJ (1997) *Plant Ecology*. Crawley MJ (Ed), 2<sup>nd</sup> Edition, Blackwell Science, Oxford, UK.
- Cuet P, Naim O, Faurc G, Conan JY (1988) Nutrient-rich groundwater impact on benthic communities of la Saline fringing reef (Reunion Island): preliminary results. In: *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia* 2: 207-212.
- Davenport J, Antipas S, Blake E (1989) Observations of gut function in young green turtles *Chelonia mydas* L. *Herpetological journal* 1(8): 336-342.
- Davenport J (1997) Temperature and the life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 22: 479-488.
- Davidson DW (1993) The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23-35.
- Dayton PK, Tegner MJ, Parnell PE (1992) Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecological Monographs* 62: 421-445.
- Dayton PK, Thrush SF, Agardy T, Hofman RJ (1995) Viewpoint: environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 5 : 205-232.
- Delepine R (*date inconnue*) Rôle des algues marines dans l'économie régionale de l'Océan Indien Occidental. Rapport d'étude, contrat C.N.E.X.O. n° 73720 pp 285-292.
- Delgado O, Ruiz JM, Pérez M, Romero J, Ballesteros E (1999) Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) beds in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic matter cessation. *Oceanologica Acta* 22(1): 109-117.
- de Mazancourt C, Loreau M, Abbadie L (1998) Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79: 2242-2252.
- de la Torre-Castro M, Rönnbäck P (2004) Links between humans and sea-grasses: an example from tropical East-Africa. *Ocean and Coastal Management* 47: 361-387.
- de Troch, M, Mees J, Papadopoulos I, Wakwabi EO (1996) Fish communities in a tropical bay (Gazi Bay, Kenia): seagrass beds vs. unvegetated areas. *Netherlands Journal of Zoology* 46: 236-252.
- den Hartog C, Kuo J (2006) Taxonomy and biogeography of seagrasses. In: *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Larkum AWD, Orth RJ & Duarte CM (Eds), Springer, Dordrecht, Germany pp 1-23.
- Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, Bergstrom PW, Batiuk RA (1993) Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience* 43: 86-94.
- Descamps S, Gauthier-Clerc M, Gendner JP, Le Maho Y (2002) The annual breeding cycle of unbanded king penguins *Aptenodytes patagonicus* on Possession Island (Crozet). *Avian Science* 2: 87-98.
- DeWitt TH (2009) The effects of bioturbation and bioirrigation on seagrasses In: *Seagrasses and Protective Criteria: A Review and Assessment of Research Status*. Nelson WG (Ed), Office of Research and Development National Health and Environmental Effects Research Laboratory, US Environmental Protection Agency, Newport, 10.1-10.23.
- DIREN Réunion (2006) Profil environnemental de La Réunion. Direction Régionale de l'Environnement de La Réunion.
- Duarte CM (1991) Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40: 363-377.

- Duarte CM, Chiscano CL (1999) Seagrass biomass and production: A reassessment. *Aquatic Botany* 65: 159-174.
- Duarte CM (2000) Marine biodiversity and ecosystem services: an exclusive link. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250(1-2): 117-131.
- Duarte CM (2002) The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation* 29(2): 192-206.
- Dulphy JP, Baumont R, L'Hotelier L, Demarquilly C (1999) Improvement of the measurement and prediction of forage ingestibility in sheep by taking into account the variations of their intake capacity using a standard forage. *Annale de Zootechnie* 48: 469-476.
- Duffy JE, Hay ME (2001) Ecology and evolution of marine consumer-prey interactions. In: *Marine community ecology*. Bertness M, Hay ME, Gaines SD (Eds) Sinauer, Sunderland, Mass. pp 131-157.
- Duffy JE (2006) Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 311: 233-250.
- Durant D (2003) The digestion of fibre in herbivorous *Anatidae*: a review. *Wildfowl* 54 :7-24.
- Eckert SA (2002) Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. *Marine Ecology Progress Series* 230: 289-293.
- Eckrich CE, Holmquist JG (2000) Trampling in a seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. *Marine Ecology Progress Series* 201: 199-209.
- Edwards AJ (1995) Impact of climatic change on coral reefs, mangroves, and tropical seagrass ecosystems. In: *Climate Change: Impact on Coastal Habitation*. Eisma D (Ed), CRC Press, Boca Raton, pp 209-234.
- Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Eklöf JS, de la Torre-Castro M, Adelsköld L, Kautsky N, Jiddawi NS (2005). Differences in macrofauna and seagrass assemblages in seagrass beds with and without seaweed farms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 385-396.
- Eklöf JS, de la Torre-Castro M, Gullström M, Uku J, Muthiga N, Lyimo T, Bandeira SO (2008) Sea urchin overgrazing of seagrasses: a review of current knowledge on causes, consequences and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 569-580.
- Fabriciusa K, De'atha G, McCook L, Turaka E, Williams D McB (2005) Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef Marine. *Pollution Bulletin* 51: 384-398.
- Fenchel T (1970) Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography* 15: 14-20.
- Fenchel TM, McRoy CP, Ogden JC, Parker P, Ralney WE (1979) Symbiotic cellulose degradation in green turtles, *Chelonia mydas*. *Applied and Environmental Microbiology* 37: 348-350.
- Fergusson IK, Compagno LJV, Marks MA (2000) Predation by white sharks *Carcharodon carcharias* (*Chondrichthyes: Lamnidae*) upon chelonians, with new records from the Mediterranean Sea and a first record of the ocean sunfish *Mola mola* (*Osteichthyes: Molidae*) as stomach contents. *Environmental Biology of Fishes* 58: 447-453.
- Ferreira B, Garcia M, Jupp BP, Al-Kryumi A (2006) Diet of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Ra's Hadd, Sultanate of Oman. *Chelonian Conservation and Biology* 5(1):141-145.
- Festa-Bianchet M (1988) Seasonal forage selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia*, 75, 580-586.
- Field CB, Behrenfeld M J, Randerson JT, Falkowski P (1998) Terrestrial and Oceanic Components Primary Production of the Biosphere: Integrating Science 281: 237-240.
- Fontaine S, Sinapayel S (2006) Le comportement trophique de la tortue verte *Chelonia mydas*. Rapport d'étude Université de La Réunion-Kelonia.
- Forbes GA (1994) The diet of the green turtle in an algal-based coral reef community (Heron Island, Australia). In: *Proceedings of the 13th Annual Symposium of Sea Turtle Biology and Conservation*. Schroeder BA, Witherington BE (Eds) NOAA Technical Memo NMFS-SEFSC-341, pp 57-59.

- Fossette S (2008) Ecologie de la tortue luth *Derموchelys coriacea* en relation avec les conditions océanographiques en Atlantique. PhD dissertation, Université de Strasbourg, CNRS-IPHC.
- Fourqurean JW, Durako MJ, Hall MO, Hefty LN (2002) Seagrass distribution in south Florida: a multi-agency coordinated monitoring program. In Porter JW, Porter KG (Ed) The Everglades, Florida Bay, and the coral reefs of the Florida Keys. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp 497-522.
- Frank DA, SJ McNaughton, Tracy BF (1998) The ecology of the earth's grazing ecosystems: comparing the Serengeti and Yellowstone. *BioScience* 48: 513-521.
- Frankovich TA, Fourqurean JW (1997) Seagrass epiphyte loads along a nutrient availability gradient, Florida Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series* 159: 37-50.
- Frazier J (1971) Observations on sea turtles at Aldabra Atoll. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 260: 373-410.
- Frazier J (1975) Marine turtles of the western Indian Ocean. *Oryx* 13(2): 164-175.
- Frazier J (1980) Exploitation of marine turtles in the Indian Ocean. *Human Ecology*, 8: 329-370.
- Freeland WJ, Janzen DH (1974) Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269-289.
- Fretey J, Fourmy J (1996) The status of sea turtle conservation in French territories of Indian Ocean: Mayotte. In: Status of Sea Turtle Conservation in the Western Indian Ocean. Humphrey SL, Salm RV (Eds), Regional Seas Reports and Studies. IUCN/UNEP.
- Frick J (1976) Orientation and behaviour of hatchling green sea turtles (*Chelonia mydas*) in the sea. *Animal Behavior* 24: 849-857.
- Fritz H, Duncan P, Gordon IJ, Illius AW (2002) Megaherbivores influence trophic guild structure in African ungulate communities. *Oecologia* 131: 620-625.
- Froget G, Handrich Y, Le Maho Y, Rouanet JL, Woakes AJ, Butler PJ (2002) The heart rate/oxygen consumption during cold exposure of the king penguin: a comparison with that during exercise. *Journal of Experimental Biology* 205: 2511-2517.
- Gacia E, Duarte CM, Marba N, Terrados J, Kennedy H, Fortes MD, Tri NH (2003) Sediment deposition and production in SE-Asia seagrass meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 909-919.
- Garnett ST, Price IR, Scott FJ (1985) The diet of the green turtle, *Chelonia mydas* (L), in Torres Strait. *Australian Wildlife Research* 12:103-112.
- Georges JY, Le Maho Y (2003) Réponses des écosystèmes marins et insulaires aux changements climatiques, *Compte rendu Geosciences* 335: 551-560.
- Girard C, Sudre J, Benhamou S, Roos D, Luschi P (2006) Homing in green turtles *Chelonia mydas*: oceanic currents act as a constraint rather than as an information source. *Marine Ecology Progress Series* 322: 281-289.
- Gobert S (2002) Variations spatiales et temporelles de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Thèse de Doctorat Université de Liège pp 1-207.
- Godley BJ, Thomson DR, Waldron S, Furness RW (1998) The trophic status of marine turtles as determined by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 166: 277-284.
- Godley BJ, Lima EHS M, Åkesson S, Broderick AC, Glen F, Godfrey MH, Luschi P, Hays GC (2003) Movement patterns of green turtles in Brazilian coastal waters described by satellite tracking and flipper tagging. *Marine Ecology Progress Series* 253: 279-288.
- Gourbesville P, Thomassin BA (2000) Coastal environment assessment procedure for sustainable wastewater management in tropical islands: the Mayotte example. *Ocean and Coastal Management* 43: 997-1014.
- Gravier N (1970) Etudes des Hydriaires épiphytes des Phanérogames marines de la région de Tuléar (Sud-Ouest de Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, Fascicule hors série supplémentaire* 10: 111-161.
- Gray JS (1997). Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6: 153-175.
- Green EP, Short FT (2003) World Atlas of Seagrasses. Prepared by the UNEP World Conservation Monitoring Centre. University of California Press, Berkeley, USA.

- Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC (1996) Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 195: 91-110.
- Grignolio S, Rossi I, Bassano B, Apollonio M (2007) Predation risk as a factor affecting sexual segregation in Alpine ibex. *Journal of Mammalogy* 88: 1488-1497.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1988) *Comparative Plant Ecology*. Unwin-Hyman, London.
- Guerniou A, Nicet JB (2001) Inventaire des herbiers marins du récif frangeant de Mayotte (Côte Ouest). Rapport Collectivité Territoriale de Mayotte, Direction de l'Agriculture et de la Forêt, Service des Pêches et de l'Environnement Marin, 56 p.
- Gillander BM (2006). Seagrasses, fish, and fisheries. In: *Seagrass: Biology, Ecology and Conservation*. Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM (Eds), Springer, The Netherlands, pp 503-536.
- Guillemain M, Fritz H, Duncan P (2002) Foraging strategies of granivorous dabbling ducks wintering in protected areas of the French Atlantic coast. *Biodiversity and Conservation* 11(10): 1721-1732.
- Guillemain M, Duncan P, Fritz H (2001) Switching to a feeding method that obstructs vision increases head-up vigilance in dabbling ducks. *Journal of Avian Biology* 32: 345-350.
- Gullström M, de la Torre Castro M, Bandeira SO, Björk M, Dahlberg M, Kautsky N, Rönnbäck P, Öhman MC (2002) Seagrass Ecosystems in the Western Indian. *Ocean. Ambio* 31: 588-596.
- Gyuris E (1994) The rate of predation by fishes on hatchlings of the green turtle (*Chelonia mydas*). *Coral Reefs* 13:137-144.
- Halsey LG, Shepard ELC, Quintana F, Gomez Laich A, Green JA, Wilson RP (2009) The relationship between oxygen consumption and body acceleration in a range of species. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 152: 197-202.
- Hamann M, Limpus CJ, Whittier JM (2002) Patterns of lipid storage and mobilisation in the female green sea turtle (*Chelonia mydas*). *Journal of Comparative Physiology B* 172: 485-493.
- Hatase H, Sato K, Yamaguchi M, Takahashi K, Tsukamoto K (2006) Individual variation in feeding habitat use by adult female green sea turtles (*Chelonia mydas*): are they obligately neritic herbivores? *Oecologia* 149: 52-64.
- Hawkes L, Broderick A, Godfrey M, Godley B (2007) Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* 13: 923-932.
- Hawkins JP, Roberts CM (1993) Effects of Recreational Scuba Diving on Coral Reefs: Trampling on Reef-Flat Communities. *Journal of Applied Ecology* 30: 25-30.
- Hay ME, Steinberg PD (1992) The chemical ecology of plant-herbivore interactions in marine versus terrestrial communities. In: *Herbivores: their interaction with secondary metabolites, evolutionary and ecological processes*. Rosenthal J & Berenbaum M (Eds) Academic Press, San Diego, pp 371-413.
- Hays GC (2000) The implications of variable remigration intervals for the assessment of population size in marine turtles. *Journal of Theoretical Biology* 206: 221-227.
- Hays GC, Glen F, Broderick AC, Godley BJ, Metcalfe JD (2002) Behavioural plasticity in a large marine herbivore: contrasting patterns of depth utilisation between two green turtle (*Chelonia mydas*) populations. *Marine Biology* 141: 985-990.
- Hays GC, Broderick A, Glen F, Godley B (2003) Climate change and sea turtles: a 150-year reconstruction of incubation temperatures at a major marine turtle rookery. *Global Change Biology* 9: 642-646.
- Hays GC (2004) Good news for sea turtles. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 349-351.
- Hays GC, Richardson AJ, Robinson C (2005) Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 337-344.
- Hartmann DL, Michelsen ML (1993) Large-scale effects on the regulation of tropical sea surface temperature. *Journal of Climate* 6: 2049-2062.
- Hazel J, Lawler IR, Hamann M (2009) Diving at the shallow end: Green turtle behaviour in near-shore foraging habitat *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371: 84-92.

- Heck KL Jr, JF Valentine (1995) Sea urchin herbivory: evidence for long-lasting effects in subtropical seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189: 205-217.
- Heck KL Jr, Valentine JF (2006) Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:420-436.
- Heijs FML (1985) The macroalgal component in monospecific seagrass beds from Papua New Guinea. *Aquatic Botany* 22: 291-324.
- Heithaus MR, Dill LM (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83:480-491.
- Heithaus MR, McLash JJ, Frid A, Dill LM, Marshall GJ (2002) Novel insights into green sea turtle behaviour using animal-borne video cameras. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 1049-1050.
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Dill LM, Fourqurean JW, 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. *Journal of Animal Ecology* in press.
- Hemminga M, Duarte CM (2000) *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press.
- Hester AJ, Edenius L, Buttenschon RM, Kuiters AT (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73: 381-391.
- Hobbs NT (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60: 695-713.
- Hochscheid S, Bentivegna F, Speakman JR (2004) Long-Term Cold Acclimation Leads to High Q10 Effects on Oxygen Consumption of Loggerhead Sea Turtles *Caretta caretta* *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 209-222.
- Hochscheid S, McMahan CR, Bradshaw CJA, MaVucci F, Bentivegna F, Hays GC (2007) Allometric scaling of lung volume and its consequences for marine turtle diving performance. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 148:360-367.
- Horsley SB, Stout SL, de Calesta DS (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications* 13: 98-118.
- Houghton JDR, Woolmer A, Hays GC (2000) Sea turtle diving and foraging behaviour around the Greek Island of Kefalonia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 761-762.
- Hughes GR (1973) The survival situation of the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) in Madagascar. *Biological Information* 5: 41-45.
- Hughes GR (1974a) The sea turtles of South-east Africa. I. Status, morphology and distributions. Investigational Report Oceanographic Research Institute, Durban 35, 168 p.
- Hughes GR (1974b) The sea turtles of south-east Africa II. The biology of the Tongaland loggerhead turtle *Caretta caretta* L with comments on the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* L and the green turtle *Chelonia mydas* L in the study region. Investigational Report Oceanographic Research Institute 36.
- Hutchings L, Pitcher GC, Probyn TA, Bailey GW (1994) The chemical and biological consequences of coastal upwelling. In: *Upwelling in the Ocean: Modern Processes and Ancient Records*. Wiley, New York. Summerhayes CP, Emeis KC, Angel MV, Smith RL, Zeitzschel B (Eds) pp. 65-81.
- Idier D, Romieu E, Delattre M, Pedreros R, De La Torre Y (2008) Hydrodynamique tidale du lagon de Mayotte : observations in-situ et modélisation. Xèmes Journées Nationales Génie Côtier – Génie Civil, Octobre, Sophia Antipolis.
- Illius AW, Clark DA, Hodgson J (1992) Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of Animal Ecology* 61, 183-194.
- Ingram JC, Dawson TP (2001) The impacts of a river effluent on the coastal seagrass habitats of Mahé, Seychelles. *South African Journal of Botany* 67: 483-487.
- Invers O, Kraemer GP, Pérez M, Romero J (2004) Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 303: 97-114.

- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638.
- Jarrige R, Morand-Fehr P, Hoden A (1978) Consommation d'aliments et d'eau. In *Alimentation des Ruminants*. INRA Editions, Paris. pp 177-206.
- Jean C, Ciccione S, Ballorain K, Georges JY, Bourjea J (2009a) Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. *Oryx* in press.
- Jean C, Ciccione S, Talma E, Ballorain K, Bourjea J (2009b) Photo-identification method for green and hawksbill turtles and first results from Reunion. *Indian Ocean Turtle Newsletter* in press.
- Jones TT, Hastings MD, Bostrom BL, Andrews RD, Jones DR (2009) Validation of the use of doubly labeled water for estimating metabolic rate in the green turtle (*Chelonia mydas* L.): a word of caution *Context Sensitive Links*. *Journal of Experimental Biology* 212: 2635-2644.
- Jonsen ID, Myers RA, James MC (2007) Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite-telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series* 337: 255-264.
- Kalugina-Gutnik AA, Perestenko LP, Titlyanova TV (1992) Species composition, distribution and abundance of algae and seagrasses of the Seychelles Islands. *Atoll Research Bulletin* (Chapitre 5) 369:1-67.
- Kinzig AP, Pacala SW, Tilman D (2001) The functional consequences of biodiversity. Kinzig AP, Pacala SW, Tilman D (Eds), Princeton University Press, 364p.
- Kirsch KD, Valentine JF, Heck KL Jr (2002) Parrotfish grazing on turtlegrass *Thalassia testudinum*: evidence for the importance of seagrass consumption in food web dynamics of the Florida Keys National Marine Sanctuary. *Marine Ecology Progress Series* 227: 71-85.
- Kiszka J, Vely M, Bertrand N, Breyse O, Wickel J, Maleck-Bertrand N (2003) Le dugong (*Dugong dugon*, Müller 1776) autour de l'île de Mayotte (Océan Indien occidental) : bilan récent des connaissances acquises et préconisations pour sa conservation. Rapport d'étude, Megapetra Océan Indien, Direction de l'Agriculture et de la Forêt de Mayotte, 30p.
- Klumpp DW, JT Salita-Espinosa, MD Fortes (1993) Feeding ecology and trophic role of sea urchins in a tropical seagrass community. *Aquatic botany* 45: 205-229.
- Koch V, Brook LB, Nichols WJ (2007) Population ecology of the green/black turtle (*Chelonia mydas*) in Bahía Magdalena, Mexico. *Marine Biology* 153: 35-46.
- Krebs JR, Davies NB (1997) Behavioural ecology: an evolutionary approach (4<sup>th</sup> edition). Blackwell Science Ltd. editions, Oxford, 456p.
- Kuiper-Linley M, Johnson CR, Lanyon JM (2007) Effects of simulated green turtle regrazing on seagrass abundance, growth and nutritional status in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research* 58: 492-503.
- Kuo J, den Hartog C (2001) Seagrass taxonomy and identification key. In: *Global seagrass research methods*. Short FT, Coles RG (Ed), Elsevier, Amsterdam. pp 31-58.
- Lagadic L, Caquet TH, Amiard JC (1997) Biomarqueurs en écotoxicologie : principes et définitions. In : *Biomarqueurs en écotoxicologie : Aspects fondamentaux*. Lagadic L, Caquet TH, Amiard JC, Ramade F (Eds) Masson, Paris, France. pp 1-9.
- Larkum WD, Orth RJ, Duarte CM (2006) Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Larkum WD, Orth RJ, Duarte CM (Eds), Dordrecht (The Netherlands): Springer.
- Lauret-Stepler M, Bourjea J, Roos D, Pelletier D, Ryan PG, Ciccione S, Grizel, H (2007) Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: a 20 yr study based on track counts. *Endangered Species Research* 3: 217-227.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes D (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Le Boeuf BJ, Laws RM (1994) Elephant seals: population ecology, behavior and physiology. University of California Press, Berkeley, California, USA, 414p.
- Lecointre G, Le Guyader H (2001) Classification phylogénétique du vivant (2<sup>ème</sup> éditions), Belin (Ed), 543p.



- Ledlie MH, Graham NAJ, Bythell JC, Wilson SK, Jennings S, Polunin NVC, Hardcastle J (2007) Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* 26: 641-653.
- Lefebvre C (2009) Une loi mer pour la France.... pourquoi et surtout pour qui ? VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement, Hors-série 5.
- Le Gall JY, Lebeau A, Kopp J (1984) Monitoring Green Turtles at Tromelin and Europa (Indian Ocean) 1970-1984. *Marine Turtle Newsletter* 29: 2-5.
- Le Gall JY, Chateau D, Bosc P (1985a) Rythme de reproduction inter annuel des tortues vertes *Chelonia mydas* sur les sites de ponte Tromelin et Europa (océan Indien). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, tome 301: 195-200.
- Le Gall JY, Lebeau A, Kopp J (1985b) Estimation of green turtle *Chelonia mydas* hatching on breeding places of Europa and Tromelin (Indian Ocean). *Océanographie Tropicale* 20: 117-133.
- Le Gall JY, Hughes GR (1987) Migrations de la tortue verte *Chelonia mydas* dans l'Océan Indien Sud-Ouest observées à partir des marquages sur les sites de ponte Europa et Tromelin (1970-1985). *Amphibia-Reptilia* 8: 277-282.
- Le Gall JY (1988) Biologie et évaluation des populations de tortues vertes *Chelonia mydas* des atolls Tromelin et Europa (Océan Indien S.O.). *Mésogée* 48: 33-42.
- Le Gall JY, Taquet M, Cluet D, Biais G (1988). Topographic and thermic characteristics of a major nesting site of the green turtle *Chelonia mydas* in the South West Indian Ocean: Europa. *Mésogée* 48: 43-49.
- León YM, Bjorndal KA (2002) Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 245: 249-258.
- Leriche A (2004) Does the structure at mega-, meso- and micro-scales of the *Posidonia oceanica* meadows (L.) Delile provide tools for their management? Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II).
- Le roux A (1989) Le peuplement d'oiseaux, indicateur écologique des changements des marais de l'ouest de la France. Thèse de Doctorat, Université Rennes I.
- Levine HG (1984) The use of seaweeds for monitoring coastal waters, 189-210. in *Algae as ecological indicators*. L.E. Shubert (Ed.). Academic Press (Londres) 434 p.
- Limpus CJ, Gyuris E, Miller JD (1988) Reassessment of the taxonomic status of the sea turtle genus *Natator* McCulloch, 1908, with a redescription of the genus and species. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 112: 1-9.
- Limpus CJ, Reed PC (1985) The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland, a preliminary description of the population structure in a coral reef feeding ground. In: *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Grigg G, Shine R, Ehmann H (Eds), Royal Society of New South Wales, Sydney, Australia, pp 47-52.
- Limpus C, Nicholls N (1988) The southern oscillation regulates the annual numbers of green turtles (*Chelonia mydas*) breeding around northern Australia. *Australian Journal of Wildlife Research* 15:157-161.
- Limpus CJ, Miller JD, Parmenter CJ, Reimer D, McLachlan N, Webb R (1992) Migration of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtles to and from eastern Australian rookeries. *Wildlife Research* 19: 347-58.
- Limpus CJ, Walker TA, West J (1994) Post-hatchling sea turtle specimens and records from the Australian region. In: James R (comp) *Proceedings of the Australian Marine Turtle Conservation Workshop*. Queensland Department of Environment and Heritage, and Australian Nature Conservation Agency, Canberra, pp 95-100.
- Limpus CJ, Limpus DJ (2000) Mangroves in the Diet of *Chelonia mydas* in Queensland, Australia. *Marine Turtle Newsletter*, 89: 13-15.
- Limpus C, Nicholls N (2000) ENSO regulation of Indo-Pacific green turtle populations. In *Applications of seasonal climate forecasting in agricultural and natural ecosystems*. Hammer G, Nicholls N, and Mitchell C (Eds), Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. pp 339-408.

- Limpus CJ, Limpus DJ (2001) The loggerhead turtle, *Caretta caretta* in Queensland: breeding migrations and fidelity to a warm temperate feeding area. *Chelonian Conservation Biology* 4: 142-153.
- Lindroth RL (1989) Biochemical detoxification mechanism of differential tiger swallowtail tolerance to phenolic glycosides. *Oecologia* 81: 219-224.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Loreau M, Naeem S, Inchausti P (Eds), Oxford University Press, 294p.
- Loricourt A (2005) Etude des herbiers à Phanérogames marines de Mayotte. Rapport de Master 2, Université de La Réunion, Kelonia, DAF-Mayotte.
- Loungnon A (1992) Sous le signe de la tortue. Voyages anciens à l'île Bourbon 1611-1725. Lib. Gérard Saint Denis.
- Lubchenco J, Gaines SD (1981) A Unified Approach to Marine Plant-Herbivore Interactions. I. Populations and Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 405-437.
- Luschi P, Lutjeharm JRE, Lambardi R, Mencacci R, Hughes GR, Hays GC (2006) A review of migratory behaviour of sea turtles off Southeastern Africa. *South African Journal of Sciences* 102:51-58.
- Luschi P, Benhamou S, Girard C, Ciccione S, Roos D, Sudre J, Benvenuti S (2007) Marine turtles use geomagnetic cues during open-sea homing. *Current Biology* 17: 126-133.
- Lutz PL, Musick JA, Wyneken J (2003) The biology of sea turtles, Vol 2. Lutz PL, Musick JA, Wyneken J (Eds), CRC Press, Boca Raton, Florida, 318p.
- Lyngby JE, Mortensen S, Ahrensberg N (1999) Bioassessment Techniques for Monitoring of Eutrophication and Nutrient Limitation in Coastal Ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 39: 212-223.
- Madsen J (1998) Experimental designs for migratory waterfowl in Danish wetlands: II. Tests of hunting disturbance effects. *Journal of Applied Ecology* 35: 398-417.
- Makowski C, Seminoff JA, 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. *Marine Biology* 148: 1167-1179.
- Mamboya F, Lugomela C, Mvungi E, Hamisi M, Kamukuru AT, Lyimo T (2009) Seagrass-sea urchin interaction in shallow littoral zones of Dar es Salaam, Tanzania. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems* 19: S19-S26.
- Marquis RJ (1992) The selective impact of herbivores. In *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution, and Genetics*. Fritz RS, Simms EL(Ed), University Chicago Press. pp 301-25.
- Mast RB, Bailey LM, Hutchinson BJ (2007) A Global Glimpse of Loggerhead Nesting. SWOT Report Volume II, Arlington, USA.
- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 11: 119-61.
- Mazzella L, Buia MC, Gambi MC, Lorenti M, Russo GF, Scipione MB, Zupo V (1992) Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea: a review. In: *Plant-animal interactions in the marine benthos*. John DM, Hawkins SJ, Price SH (Eds) Clarendon Press, Oxford, (Systematic Assoc Spec Vol 46) pp 165-187.
- McArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- McClanahan TR, Uku JN, Machano H (2002) Effect of macroalgal reduction on coral-reef fish in the Watamu Marine National Park, Kenya. *Marine and Freshwater Research* 53(2): 223-231.
- McIntyre S, Lavorel S, Tremont RM (1995) Plant lifehistory attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.
- McKee JK, Sciuili PW, Fooce CD, Waite TA (2003) Forecasting global biodiversity threats associated with human population growth. *Biological Conservation* 115: 161-64.
- McMahon CR, Bradshaw CJA, Hays GC (2007) Satellite tracking reveals unusual diving characteristics for a marine reptile, the olive ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*). *Marine Ecology Progress Series* 329: 239-252.

- McNaughton SJ (1979) Grazing as an optimization process: grass–ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113 :691-703.
- McNaughton SJ (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McQueen DJ, MRS Johannes, JR Post, TJ Stewart, DR Lean (1989) Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs* 53: 289-309.
- Metcalf J, Hampson K, Andriamizava A, Andrianirina R, Ramiarisoa C, Sondotra H, Cairnes T, Gray A (2007) The importance of north-west Madagascar for marine turtle conservation. *Oryx* 41: 232-238.
- Meylan AB (1982) Sea turtle migration: evidence from tag returns. In: *Biology and conservation of sea turtles*. Bjorndal KA (Ed), Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp 91-100.
- Michalowski C (2007) Étude de l'indice d'abondance et des facteurs de répartition d'une population de tortues vertes, *Chelonia mydas*, par la méthode du transect aérien sur la côte ouest de l'île de la Réunion (Océan Indien). *Biologos* 6: 15-28.
- Michot TC, Chadwick PC (1994) Winter biomass and nutrient values of three seagrass species as potential foods for redheads (*Aythya americana* Eyton) in Chandeleur Sound, Louisiana. *Wetlands* 14: 276-283.
- Miller JD (1997) Reproduction in Sea Turtles. In: *The biology of sea turtles*. Lutz PL & Musick JA (Eds) pp 51-81.
- Mohadji Ja FB, Zarcach HE, Mbindo C (1996) The status of sea turtle conservation in the Comoros. In: *Status of Sea Turtle Conservation in the Western Indian Ocean*. Humphrey SL, Salm RV). *Regional Seas Reports and Studies*. IUCN/UNEP.
- Moll D (1983) A Proposed Origin of Nesting Location Divergence and a Shared Feeding Range in Brazilian Green Turtle Populations. *Copeia* 1: 121-125.
- Moran KL, Bjorndal KA (2005) Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Marine Ecology Progress Series* 305: 235-247.
- Moran K, Bjorndal K (2007) Simulated green turtle grazing affects nutrient composition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology* 150: 1083-1092.
- Morellet N, Ballon P, Boscardin Y, Champely S (2003) A new index to measure roe deer (*Capreolus capreolus*) browsing pressure on woody flora. *Game and Wildlife Science* 20: 155-173.
- Mortimer JA (1981) The feeding ecology of the West Caribbean green turtle (*Chelonia mydas*) in Nicaragua. *Biotropica* 13: 49-58.
- Mortimer JA (1982a) Feeding Ecology of Sea Turtle. In: *Biology Conservation of sea turtles*. Bjorndal KA (Ed). Smithsonian Institution Press, Washington DC. p 103-109.
- Mortimer JA (1982b) Factors influencing beach selection by nesting sea turtles, In: *Biology and Conservation of sea turtles*. Bjorndal KA (Ed). Smithsonian Institution Press, Washington DC. p 45-51.
- Mortimer JA (1984) Marine turtles in the Republic of Seychelles: status and management. IUCN Conservation Library, Gland.
- Mortimer JA (1985) Recovery of green turtles on Aldabra. *Oryx* 19: 146-150.
- Mortimer J, Carr A (1987) Reproduction and Migrations of the Ascension Island Green Turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1: 103-113.
- Mortimer JA (1988) Green turtle nesting at Aldabra atoll – population estimates and trends. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 8: 116-128.
- Mortimer JA, Broderick D (1999) Population genetic structure and developmental migrations of sea turtles in the Chagos Archipelago and adjacent regions inferred from mtDNA sequence variation. In: *Ecology of the Chagos Archipelago*. Sheppard. CRC and Seaward, MRD (Eds). *Linnean Society Occasional Publications* 2: 185-194.
- Mortimer JA, Collie J, Jupiter T, Chapman R., Liljevik A, Betsy B (2002) Growth rates of immature hawksbills (*Eretmochelys imbricata*) at Aldabra Atoll, Seychelles Western Indian Ocean. *Proceedings of the 22<sup>nd</sup> Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, Miami, Florida, USA, 247-248.
- Mrosovsky N (1980) Thermal biology of sea turtles. *American Zoologist* 20: 531-547.

- Muir EC, Sallema A, Abdallah O, de Luca D, Davenport TRB (2003). The dugong (*Dugong dugon*) in Tanzania: A national assessment of status, distribution and threat. Wildlife Conservation Society (WCS)
- Musick JA, Limpus CJ (1997) Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. In: The Biology of Sea Turtles. Lutz PL & Musick JA (Eds), CRC press, Boca Raton, Florida. pp 137-159.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Naim O (1993) Seasonal responses of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Marine Ecology Progress Series* 99: 307-315.
- Neilson RP, Pitelka LF, Solomon AM, Nathan R, Midgley GF, Fragoso JMV, Lischke H, Thompson K. (2005) Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. *BioScience* 55:749-759.
- Nelson WG (2009) The interaction of epiphytes with seagrass under nutrient enrichment. In: *Seagrasses and Protective Criteria: A Review and Assessment of Research Status*. Nelson W G (Ed), Office of Research and Development National Health and Environmental Effects Research Laboratory, US Environmental Protection Agency, Newport, 7.1-7.23.
- North WJ, Anderson EK, Chapman FA (1990) Abundance changes in *Laminaria setchellii* and *Pterygophora californica* (Laminariales, *Phaeophyta*) near the Diablo Canyon Power Plant *Hydrobiologia* 204/205 : 233-239.
- Oakes JM, Connolly RM (2004) Causes of sulphur isotope variability in the seagrass, *Zostera capricorni*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302: 153-164.
- 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. *Endangered Species Research in press*.
- Olf H, Ritchie ME (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Olofsson J, Stark S, Oksanen L (2004) Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos* 105: 386-396.
- Orth RJ, Luckenbach ML, Marion SR, Moore KA, Wilcox DJ (2006) Seagrass recovery in the Delmarva coastal bays. *Aquatic Botany* 84: 26-36.
- Owens DW (1997) Hormones in the life history of sea turtles. In: *The Biology of Sea Turtles*. Lutz PL & Musick JA (Eds), CRC press, Boca Raton, Florida. pp 315-342.
- Packard JM (1984) Impact of manatees *Trichechus manatus* on seagrass communities in eastern Florida. *Acta Zoologica Fennica* 172: 21-22.
- Pavoni B, Caliceti M, Sporni L, Sfriso A (2003) Organic micropollutants (PAHs, PCBs, pesticides) in seaweeds of the lagoon of Venice. *Oceanologica acta*, 26: 585-596.
- Pérez T, Sartoretto S, Soltan D, Capo S, Fourt M, Dutrieux E, Vacelet J, Harmelin JG, Rebouillon P (2000) Etude bibliographique sur les bioindicateurs de l'état du milieu marin. Système d'évaluation de la qualité des milieux littoraux – Volet biologique. Rapport Agence de l'Eau.
- Pergent G (1991) Les indicateurs écologiques de la qualité du milieu marin en Méditerranée. *Océanis* 17: 341-350.
- Pergent G, Pergent-Martini C, Boudouresque CF (1995) Use of the seagrass *Posidonia oceanica* as bioindicator of the quality of Mediterranean coastal waters: state of the art. *Mésogée* 54: 3-27.
- Peterson CH, Lubchenco J (1997) Marine ecosystem services. In: *Natures' services: societal dependence on natural ecosystems*. Daily G (Ed), Island Press, Washington DC, USA. pp 177-194.
- Phillips RC, McRoy CP (1980) *Handbook of Seagrass Biology, An Ecosystem Perspective*. Phillips RC & McRoy CP (Eds), Garland STPM, Press, New York. 353p.
- Pilcher NJ, Enderby S, Stringell T, Batemen L (2000) Nearshore turtle hatchling distribution and predation. In: *Sea Turtles of the Indo-Pacific*. Pilcher NJ & Ali L (Eds), Asean Academic Press, London. pp 151-166.

- Polis GA, Strong DR (1996) Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist* 147: 13-846.
- Poppi DP, Hendricksen RE, Minson DJ (1985) The relative resistance to escape of leaf and stem particles from the tureen of cattle and sheep. *Journal of Agricultural Sciences (Camb.)* 105: 9.
- Porcher M, Schrimm M, Oberlinkels M, Morancy R, Nicot S, Gabrié C, Cheminée A, Quod JP, Bigot L, Esbelin C (2002) Etat des lieux des milieux côtiers et récifs-lagonaires à Mayotte. Volet n°2 du Plan de Gestion du Lagon de Mayotte. Carex Environnement, WWF, ARVAM.
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.
- Power ME (1992) Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology* 73(3): 733-746.
- Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Daily G, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT (1996) Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Preen A (1995) Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. *Marine Ecology Progress Series* 124: 201-213.
- Pulliam HR (1975) Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist* 109: 765-768.
- Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Rainbow PS (1995) Biomonitoring of heavy metal availability in the marine environment. *Marine Pollution Bulletin* 31: 183-192.
- Rakotonirina BP (1987) Les tortues marines dans le Sud de Madagascar. Etude bibliographique et enquêtes auprès des pêcheurs. Recherche sur la biométrie et l'alimentation de la tortue verte *Chelonia mydas* Linnaeus. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies d'Océanographie Appliquée, Université de Toliara.
- Rakotonirina BP, Cooke A (1994) Sea turtles of Madagascar – their status, exploitation and conservation. *Oryx* 28: 51-61.
- Ramanathan V, Collins W (1991) Thermodynamic regulation of ocean warming by cirrus clouds deduced from observations of the 1987 El Nino. *Nature* 351 : 27-32.
- Raunet M (1992) Ile de Mayotte : les facteurs d'érosion des terres et de l'envasement du lagon / Mayotte island (Comores Archipelago, Indian Ocean). Land erosion factors and lagoon sedimentation. Rapport Collectivité Territoriale de Mayotte, Centre International Recherche Agronomique Développement. Université de La Réunion, Saint-Denis.
- Redfern JV, Grant R, Biggs H, Getz WM (2003) Surface-water constraints on herbivore foraging in the Kruger National Park, South Africa. *Ecology* 84: 2092-2107.
- Reisser J, Proietti M, Kinas P, Sazima I (2008) Photographic identification of sea turtles: method description and validation, with an estimation of tag loss. *Endangered Species Research* 5: 73-82.
- René F, Roos D (1996) The status of sea turtle conservation in French territories of Indian Ocean: Isles Eparses. In: Status of Sea Turtle Conservation in the Western Indian Ocean. Humphrey SL, Salm RV (Ed), Regional Seas Reports and Studies. IUCN/UNEP.
- Rice MR, Balazs GH, 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. In: Proceedings of the 18<sup>th</sup> Annual International Symposium of Sea Turtle Biology and Conservation, Abreu-Grobois FA, Briseño-Duenas R, Márquez-Millán, Sarti-Martínez L (Eds), NOAA Technical Memo NMFS-SEFSC-438. p 229-231.
- Robbins CT (1993) Wildlife feeding and nutrition. Academic Press (Ed). 352 p.
- Rochet MJ, Trenkel VM (2003) Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 86-99.
- Rodriguez PH, Martinez LS (2000) Estimation of leatherback nesting females in Mexiquillo Beach during 1995-1996 and 1996-1997 nesting season using pit tags and photo-identification. In: Proceedings of the 18<sup>th</sup> International Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation

- Abreu-Grobois FA, Briseño-Duenas R, Márquez-Millán, Sarti-Martinez L (Eds), NOAA Technical Memo NMFS-SEFSC-438. pp 139-141.
- Rolland R, Boulet V (2005) Mayotte, Biodiversité et Evaluation Patrimoniale. Contribution à la mise en œuvre de l'inventaire ZNIEFF.
- Roos D, Pelletier D, Ciccione S, Taquet M, Hughes G (2005) Aerial and snorkelling Census Techniques (observations) for estimating green turtle abundance on foraging areas: a pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). Aquatic living resources in press.
- Ross JP (1985) Biology of the green turtle *Chelonia mydas* on an Arabian feeding ground. Journal of Herpetology 19: 459-468.
- Rostal DC (2007) Reproductive Physiology of the Ridley Sea Turtle. In Biology and conservation of ridley sea turtles, Plotkin PT (Ed), The Johns Hopkins University Press. pp 151-156.
- Ruiz J, Pérez M, Romero J (2001) Effects of fish farm loadings on seagrass (*Posidonia oceanica*) distribution, growth and photosynthesis. Marine Pollution Bulletin 42(9): 749-760.
- Ruiz JM, Romero J (2003) Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Pollution Bulletin 46: 1523-1533.
- Russell DJ, Balazs GH (1994) Colonization by the alien marine alga *Hypnea musciformis* (Wulfen) J. Ag. (*Rhodophyta: Gigartinales*) in the Hawaiian Islands and its utilization by the green turtle, *Chelonia mydas* L. Aquatic botany 47(1): 53-60.
- Saffache P (2000) Le littoral Martiniquais : milieux, dynamiques et gestion des risques. Villeneuve d'Ascq : Presses Universitaires du Septentrion, 368 p.
- Sale A, Luschi P, Mencacci R, Lambardi P, Hughes GR, Hays GC, Benvenuti S, Papi F (2006) Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 328: 197-210.
- Salmon M, Jones TT, Horch KW (2004) Ontogeny of diving and feeding behavior in juvenile sea turtles: leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea* L.) and green sea turtles (*Chelonia mydas* L.) in the Florida current. Journal of Herpetology 38: 36-43.
- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics 2: 369-404.
- Schofield G, Katselidis KA, Dimopoulos P, Pantis JD (2008) Investigating the viability of photo-identification as an objective tool to study endangered sea turtle populations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 360: 103-108.
- Schramm W, PH Nienhuis (1996) Marine benthic vegetation: recent changes and the effects of eutrophication. Schramm W, PH Nienhuis (Eds), Ecological Studies 123, Springer, 470p.
- Schtickzelle N, Baguette M (2003) Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. Journal of Animal Ecology 72: 533-545.
- Schwartz MW, Brigham CA, Hoeksema JD, Lyons KG, Mills MH, Van Mantgem PJ (2000) Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. Oecologia 122: 297-305.
- Seebacher F, Franklin CE (2005). Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. Journal of Comparative Physiology B 175: 533-541.
- Seminoff JA, Resendiz A, Nichols WJ (2002) Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico. Marine Ecology Progress Series 242: 253-265.
- Seminoff JA, Jones TT (2006) Daily movements of green turtles (*Chelonia mydas*) at a temperate foraging area in the Gulf of California, México. Herpetological Conservation and Biology 1: 81-86.
- Seminoff JA, Jones TT, Marshall GJ (2006) Underwater behaviour of green turtles monitored with video-time-depth recorders: what's missing from dive profiles? Marine Ecology Progress Series 322: 269-280.
- Seminoff JA, Shanker K (2008) Marine turtles and IUCN Red Listing: a review of the process, the pitfalls, and novel assessment approaches. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 356: 52-68.

- Seminoff JA, Zárata P, Coyne MS, Foley DG, Parker D, Lyon B, Dutton PH (2008) Post-nesting migrations of Galapagos green turtles, *Chelonia mydas*, in relation to oceanographic conditions of the Eastern Tropical Pacific Ocean: integrating satellite telemetry with remotely-sensed ocean data. *Endangered Species Research* 4: 57-72.
- Servan J (1976) Écologie de la tortue verte à l'île Europa, Canal du Mozambique. *La Terre et la Vie* 30(3): 421-464.
- Shaver DJ (1991) Feeding ecology of wild and head-started Kemp's ridley sea turtles in south Texas waters. *Journal of Herpetology* 25: 327-334.
- Short FT, Burdick DM, Kaldy JE III (1995) Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography* 40: 740-749.
- Short FT, Wyllie-Etcheverria S (1996) Natural and human induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation* 23: 17-27.
- Short FT, Neckles HA (1999) The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany* 63: 169-196.
- Simpfendorfer CA, Goodreid AB, McAuley RB (2001) Size, sex, and geographic variation in the diet of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Western Australian waters. *Environmental Biology of Fishes* 61:37-46.
- Smith MM, Salmon M (2009) Habitat Choices Made by Hatchling and Juvenile Green Turtles and Loggerheads. *Marine Turtles Newsletter* 126: 9-13.
- Solbrig OT (1993) Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Schulze ED, Mooney HA (Eds), Springer-Verlag, Berlin. pp 97-116.
- Southwood AL, Darveau, C.A, Jones DR (2003) Metabolic and cardiovascular adjustments of juvenile green turtles to seasonal changes in temperature and photoperiod. *Journal of Experimental Biology* 206: 4521-4531.
- Speakman JR (1998) The history and theory of the doubly labeled water technique. *American Journal of Clinical Nutrition* 68: 932-938.
- Speed CW, Meekan MG, Bradshaw CJA (2007) Spot the match – wildlife photo- identification using information theory. *Frontiers in Zoology* 4: 1-11.
- Spotila JR, O'Connor MP, Paladino FV (1997) Thermal Biology. In: *The Biology of Sea Turtles*. Lutz PL & Musick JA (Eds), CRC press, Boca Raton, Florida. pp 297-314.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*, Princeton University Press, New Jersey.
- Strong DR (1992). Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in specious ecosystems. *Ecology* 73 : 747-757.
- Tamisier A, Allouche L, Aubry F, Dehorter O (1995) Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. *Wildfowl* 46: 76-88.
- Tamisier A, Dehorter O (1999) Camargue, Canards et Foulques: fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre Ornithologique du Gard (Ed). 369 p.
- Tansley AG (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Taquet C, Taquet M, Dempster T, Soria M, Ciccione S, Roos D, Dagorn L (2006) Foraging rhythms of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. *Marine Ecology Progress Series* 306: 295-302.
- Taquet C (2007) Diversité et différenciation génétiques des populations de tortues vertes (*Chelonia mydas*) dans les sites de ponte et d'alimentation du sud-ouest de l'océan Indien : Application aux stratégies de conservation de l'espèce. Thèse de Doctorat de l'Université de la Réunion, Biologie Marine, 226p.
- Tarboush RA, MacAvoy SE, Macko SA, Connaughton V (2006) Contribution of catabolic tissue replacement to the turnover of stable isotopes in *Danio rerio*. *Canadian journal of Zoology* 84(10): 1453-1460.
- Thayer GW, Engel DW, Bjorndahl KA (1982) Evidence for shortcircuiting of the detritus cycle of seagrass beds by the green turtle, *Chelonia mydas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 62: 173-183.

- Thayer GW, Bjorndahl KA, Ogden JC, Williams SL, Zieman JC (1984) Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries* 7: 351-376.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Tomasko DA, Dawes CJ, Hall MO (1996) The effects of anthropogenic nutrient enrichment on turtle grass (*Thalassia testudinum*) in Sarasota Bay, Florida. *Estuaries* 19 : 448-456.
- Thomassin B (1996) Bibliographie des travaux sur les milieux marins et littoraux de l'île de Mayotte, des bancs coralliens et fonds marins adjacents (y compris les Bancs du Geysier et de la Zéléé). GIS "« LAG-MAY ».
- Thorhaug A, Cruz T (1998) Seagrass restoration in the pacific tropics. In: Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium, Australia. Vol.2. J.H. Choat, D. Barnes, M.A. Borowitzka, J.C. Coll, P.J. Davies, P. Flood, B.G. Hatcher et al. (Eds), pp 415-419.
- Tiffin P (2000) Are tolerance, avoidance, and antibiosis evolutionarily and ecologically equivalent responses of plants to herbivores? *American Naturalist* 155: 128-138.
- Toïgo C, Gaillard JM, van Laere G, Hewison AJM, Morelle, N (2006) How does environmental variation influence body mass, body size and body condition ? Roe deer as a case study. *Ecography* 29: 301-308.
- Tollrian R, Harvell CD (1999) The Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Tollrian R, Harvell CD (Eds), Princeton University Press. 383p.
- Tremblay JP (2005) Relations entre les perturbations induites par les cervidés et la dynamique de régénération des écosystèmes forestiers boréaux. Thèse de Doctorat, Université de Laval, Québec.
- Udy JW, Dennison WC (1997) Physiological responses of seagrasses used to identify anthropogenic nutrient inputs. *Marine and Freshwater Research* 48: 605-614.
- UICN (2009). Liste rouge 2009 des espèces menacées : la France en première ligne au niveau mondial Communiqué de presse, 3 novembre 2009.
- Valiela I (1995). *Marine Ecological Processes*, 2<sup>nd</sup> edition, Springer Verlag. 686p.
- van Dam RP, Diez CE (1997) Diving behavior of immature hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in a caribbean reef habitat. *Coral Reefs* 16: 133-138.
- van Katwijk, MM, Vergeer LHT, Schmitz GHW, Roelofs JGM (1997) Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series* 157:159-173.
- Vincent JP, Bideau E, Hewison AJM, Angibault JM (1995) The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology* 236: 371-382.
- Vourc'h G, De Garine-Wichatitsky M, Labbé A, Rosolowski D, Martin JL, Fritz H (2002) Monoterpene effect on feeding choice by deer. *Journal of Chemical Ecology* 28: 2411-2427.
- Walker TA (1994) Post-hatchling dispersal of sea turtles. In: Proceedings of the Australian Marine Turtle Conservation Workshop. James R (comp), Queensland Department of Environment and Heritage, and Australian Nature Conservation Agency, Canberra, pp 79-94.
- Walker TA, Parmenter CJ (1990) Absence of a pelagic phase in the life cycle of the flatback turtle, *Natator depressa* (Garman). *Journal of Biogeography* 17: 275-278.
- Wallace BP, Jones TT (2008) What makes marine turtles go: A review of metabolic rates and their consequences *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356: 8-24.
- Wamukoya GM, Ottichilo WK, Salm RV (1997) Aerial Survey of dugongs (*dugong dugon*) in Ungwana Bay and the Lamu Archipelago, Kenya. Kenya Wildlife Service.
- Watson RT, Zinyowera MC, Moss RH (1996) Climate Change 1995: Impacts, Adaptation, and Mitigation of Climate Change – Scientific-Technical Analysis – Contribution of Working Group II to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Watson RT, Zinyowera MC, Moss RH (Eds), Cambridge: Cambridge University Press.



- Wear DJ, Sullivan MJ, Moore AD, Millie DF (1999) Effects of water-column enrichment on the production dynamics of 3 seagrass species and their epiphytic algae. *Marine Ecology Progress Series* 179: 201-213.
- Weishampel JF, Dean A (2004) Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology* 10: 1-4.
- Westoby M (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist* 108: 290-304.
- Westoby M (1978). What are the biological bases of varied diets? *American Naturalist* 112: 627.
- Wikelski M, Hau M (1995) Is there an endogenous tidal foraging rhythm in marine iguanas? *J Biol Rhythms* 10: 335-50.
- Wilkinson C (2004) *Status of Coral Reefs of the World: 2004*. Townsville, Australia: Australian Institute for Marine Science.
- Williams TM, Friedl WA, Haun JE (1993) The physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): heart rate, metabolic rate and plasma lactate concentration during exercise. *Journal of Experimental Biology* 179: 31-46.
- Wilmshurst JF, Fryxell JM, Colucci PE (1999) What constrains daily intake in Thomson's gazelles. *Ecology* 80: 2338-2347.
- Wilson R, White C, Quintana F, Halsey L, Liebsch N, Martin G, Butler, PJ (2006) Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: the case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology* 75: 1081-1090.
- Witham RM (1980) The 'lost years' question in young sea turtles. *American Zoologist* 20: 525-530.
- White TCR (1985) When is a herbivore not a herbivore? *Oecologia* 67:596-597.
- White CA, Feller MC, Bayley S (2003) Predation risk and the functional response of elk-aspen herbivory. *Forest Ecology and Management* 181: 77-97.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314: 787-790.
- Yalçın-Özdilek S, Aureggi M (2006) Strandings of Juvenile Green Turtles at Samandağ, Turkey. *Chelonian Conservation and Biology* 5(1): 152-154.
- Yamamuro M, Kayanne H, Yamano H (2003)  $\delta^{15}\text{N}$  of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrients increases in coral reef ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 46(4): 452-458.
- Zannèse A, Baisse A, Gaillard JM, Hewison AJM, Saint-Hilaire K, Toïgo C, van Laere G, Morellet N (2006) Hind foot length: a new biological indicator for monitoring roe deer populations at a landscape scale. *Wildlife Society Bulletin*, 34(2): 351-358.
- Zemke-White WL, Ohno M (1999) World seaweed utilisation: An end-of-century summary. *Journal of Applied Phycology* 11: 369-376.



## **Annexes**



## ANNEXE 1

### LES PHANEROGAMES DE MAYOTTE

---

(d'après KELONIA / IFREMER / CNRS-IPHC /DAF Mayotte)

#### Cymodoceaceae

##### **Cymodocea**

1- *Cymodocea rotundata* Ehrenberg and Hemprich ex Ascherson

2- *Cymodocea serrulata* (R. Brown) Ascherson and Magnus

##### **Halodule**

3- *Halodule uninervis* (Forsskal) Ascherson

##### **Syringodium**

4- *Syringodium isoetifolium* (Ascherson) Dandy

##### **Thalassodendron**

5- *Thalassodendron ciliatum* (Forsskal) den Hartog

#### Hydrocharitaceae

##### **Enhalus**

6- *Enhalus acoroides* \* (Linnaeus f.) Royle

##### **Halophila**

7- *Halophila stipulacea* (Forsskål) Ascherson

8- *Halophila ovalis* (R. Brown) Hooker

##### **Thalassia**

9- *Thalassia hemprichii* (Ehrenberg) Ascherson

#### Zosteraceae

##### **Zostera**

10- *Zostera capensis* Setchell

11- *Zostera capricorni* Ascherson

\* à vérifier : Coqueugniot et al. 2004, référence non trouvée

## ANNEXE 2

<b>MAYOTTE</b> — <b>REPRÉSENTATION DU GOUVERNEMENT</b> — <b>DIRECTION DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORÊT</b>	<b>RÉPUBLIQUE FRANÇAISE</b> <i>Liberté Égalité Fraternité</i>  <b>ARRETE N° 42 / DAF / 01</b>  portant création d'une zone de protection sur le site naturel remarquable de Nguouja
<b>LE PREFET, REPRESENTANT DU GOUVERNEMENT CHEVALIER DE LA LEGION D'HONNEUR</b> —	
VU	la loi n° 76-1212 du 24 décembre 1976, relative à l'organisation de Mayotte, modifiée par la loi n°79-1113 du 22 décembre 1979 relative à Mayotte ;
VU	le décret du 09 janvier 1852 modifié sur l'exercice de la pêche maritime ;
VU	le décret n°99-95 du 25 janvier 1990 pris pour l'application de l'article 3 du décret du 09 janvier 1852 modifié sur l'exercice de la pêche maritime ;
VU	le décret du 15 juillet 1998 de Monsieur le Président de la République, nommant Monsieur Pierre BAYLE, Préfet, Représentant du Gouvernement ;
VU	le décret n°99-1021 du 13 avril 1999 relatif à la délégation des pouvoirs propres au Représentant du Gouvernement à Mayotte ;
VU	le relevé de conclusion de la réunion du 2 mars 2001 tenue en présence Monsieur Pierre BAYLE, Préfet de Mayotte, Représentant du Gouvernement ;
 — <b>ARRETE</b>	
Article 1er	Il est créé une « zone de protection » sur le site naturel remarquable de Nguouja.
Article 2	Les limites de cette zone de protection sont définies en coordonnées géographiques ( <i>système international de référence terrestre ; système géodésique mondial de 1984 – WGS84</i> ) sur l'extrait de la carte IGN (n°4410 échelle d'origine 1/25 000) annexée au présent arrêté.
Article 3	La zone de protection est divisée en 3 secteurs distincts, nommés respectivement « secteur A », « secteur B » et « secteur C ». Les coordonnées de ces trois secteurs sont définies en coordonnées géographiques ( <i>système international de référence terrestre ; système géodésique mondial de 1984 – WGS84</i> ) sur l'extrait de la carte IGN (n°4410 échelle d'origine 1/25 000) annexée au présent arrêté et s'étendent à terre jusqu'au niveau des plus hautes mers.
 <small>Créé le 04/05/01 11:17</small>	

- Article 4** La zone de protection intègre le **cordon dunaire** localisé sur l'extrait de la carte IGN (n°4410 échelle d'origine 1/25 000) annexée au présent arrêté et qui représente un couloir de 7 mètres dont la largeur débute de la plage (*avant les premières strates végétales*) en direction du côté montagne.
- Article 5** A l'intérieur du périmètre de la **zone de protection** définie à l'article 2 du présent arrêté, sont interdits :
- 5.1. tous procédés de pêche quels qu'ils soient ;
  - 5.2. le ramassage de coquillages de toutes natures ;
  - 5.3. la destruction ou le ramassage des coraux (morts ou vivants) ;
  - 5.4. l'ancrage en dehors de bouées spécifiquement dédiées à cet usage ;
  - 5.5. le dérangement (encercler, toucher, accrocher, éclairer) des tortues marines.
- Article 6** Toute modification du couvert végétal au sein le cordon dunaire ne pourra s'effectuer sans un avis favorable des services de la Direction de l'Agriculture et de la forêt.
- Article 7** Le **secteur A** constitue un périmètre de **très forte protection** à l'intérieur duquel il est formellement interdit de pénétrer dans le lagon (à pied, à la nage, en bateau ou à l'aide de tout autre moyen de navigation) à marée haute comme à marée basse, sauf pour des missions scientifiques ou de police des pêches.
- Article 8** Le **secteur B** constitue un périmètre **protégé** à l'intérieur duquel il est formellement interdit de naviguer à l'aide d'embarcations motorisées, sauf pour des missions scientifiques ou de police des pêches.
- Article 9** Le **secteur C** constitue un périmètre **réglementé** à l'intérieur duquel la navigation est autorisée. La vitesse de navigation est limitée à 1 nœud et l'échouage des embarcations n'est autorisé que temporairement et pour les bateaux de l'hôtel.
- Article 10** Les contrevenants aux dispositions du présent arrêté s'exposeront aux peines prévues à l'article 6 § 6 du décret du 9 janvier 1852 modifié, sur l'exercice de la pêche maritime.
- Article 11** Le Secrétaire Général Adjoint, le Directeur de l'Agriculture et de la Forêt, le Chef du service des pêches et de l'environnement marin, le Chef du service des affaires maritimes, le Chef d'escadrons commandant de la Compagnie de Gendarmerie de Mayotte, sont chargés, chacun en ce qui les concerne de l'exécution du présent arrêté qui sera enregistré et communiqué partout où besoin sera et publié au recueil des actes administratifs de Mayotte.

11 JUIN 2001

AMPLIATIONS

Préfet .....	1
SG .....	1
Cabinet .....	1
SCAF .....	1
DAF .....	1
DAF/SPEM.....	1
Dél. Env. ....	1
Aff. Mar. ....	1
Gendarmerie.....	1
Archives .....	2
Justice .....	1
Chrono .....	2
Préfecture : RAA .....	1



Pour le Préfet,  
Représentant du Gouvernement

Pierre BAYLE

## ANNEXE 3

### LES ALGUES DE LA REUNION

#### RHODOPHYCEES

*Acanthophora s picifera* (Vahl) Borgesen / *Acanthophora w ightii* J. Agardh / *Fucus s picifer* Vahl / *Fucus acanthophorus* Lamouroux / *Acanthophora thierryi* Lamouroux  
*Actinotrichia fragilis* (Forsskal) Borgesen / *Fucus fragilis* Forsskål / *Galaxaura rigida* Lamouroux / *Actinotrichia rigida* (Lamouroux) Decaisne  
*Amansia glomerata* C. Agardh / *Melanamansia glomerata* (C. Agardh) R. Norris  
*Beckerella biserrata* (Børgesen) Fan & Papenfuss / *Gelidium biserratum* Børgesen / *Ptilophora biserrata* (Børgesen) R. Norris  
*Carpopeltis affinis* (Harvey) Okamura / *Gigartina affinis* Harvey  
*Digenesa simplex* (Wulfen) C. Agardh / *Digenea wulfenii* Kützting / *Conferva simplex* Wulfen / *Fucus lycopodium* Turner / *Caulerpa lycopodium* C. Agardh / *Cladostephus lycopodium* (C. Agardh) C. Agardh  
*Galaxaura filamentosa* R. Chou  
*Gelidiella acerosa* (Forsskal) Feldmann et Hamel / *Echinocaulon acerosus* (Forsskål) Børgesen / *Fucus acerosus* Forsskål / *Fucus spiniformis* Lamouroux / *Gelidium rigidum* (C. Agardh) Greville  
*Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux / *Sphaerococcus musciformis* (Wulfen) C. Agardh / *Fucus musciformis* Wulfen  
*Laurencia flexilis* Setchell  
*Laurencia papillosa* (Agardh) Greville / *Chondria papillosa* C. Agardh / *Fucus papillosus* Forsskål  
*Lyngbya majuscula* (Dillwyn) Harvey / *Conferva majuscula* Dillwyn  
*Melanamansia dietrichiana* (Grunow) R. Norris / *Amansia dietrichiana* Grunow  
*Neurymenia fraxinifolia* (Mert.) J. Agardh / *Epineuron fraxinifolium* (Mertens ex Turner) Harvey ex Kützting / *Dictyomenia fraxinifolia* (Mertens ex Turner) J. Agardh / *Amansia fraxinifolia* (Mertens ex Turner) C. Agardh / *Fucus fraxinifolius* Mertens ex Turner  
*Osmundaria melvillii* (J. Agardh) R. Norris / *Vidalia melvillii* (J. Agardh) Schmitz / *Amansia melvillii* J. Agardh  
*Peyssonnelia sp.*  
*Phacelocarpus tristichus* J. Agardh / *Phacelocarpus affinis* Hariot  
*Portieria hor nemannii* (Lyngbye) P. Silva / *Desmia pulvinata* J. Agardh / *Desmia hor nemannii* Lyngbye / *Chondrococcus hornemannii* (Lyngbye) Schmitz

#### PHEOPHYCEES

*Chnoospora minima* (K. Hering) Papenfuss / *Fucus minimus* Hering / *Chnoospora fastigiata* J. Agardh var. *pacifica* (J. Agardh) J. Agardh  
*Colpomenia sinuosa* (Mertens ex Roth) Derbès & Solier / *Asperococcus sinuosus* (Mertens ex Roth) Bory de Saint-Vincent / *Hydroclathrus sinuosus* (Mertens ex Roth) Zanardini  
*Cystoseira myrica* (S. Gmelin) C. Agardh / *Polycladia commersonii* Montagne in Kützting / *Fucus myrica* S. Gmelin  
*Dictyopteris delicatula* Lamouroux / *Haliseris delicatula* (Lamouroux) C. Agardh  
*Dictyota adnata* Zanardini / *Dictyota ceylanica* Kützting var. *rotundata* Weber-van Bosse  
*Hydroclathrus clathratus* (C. Agardh) M.A. Howe / *Encoelium clathratum* C. Agardh / *Asperococcus clathratus* (C. Agardh) J. Agardh / *Hydroclathrus cancellatus* Bory de Saint-Vincent  
*Lobophora variegata* (Lamouroux) Womersley ex Oliveira / *Zonaria nigrescens* Sonder / *Pocockiella nigrescens* (Sonder) Papenfuss  
*Padina sp.*  
*Sargassum sp.*  
*Sargassum duplicatum* (J. Agardh) J. Agardh  
*Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh / *Sargassum turbinatum* (Linnaeus) C. Agardh var. *ornatum* (Turner) C. Agardh / *Turbinaria denudata* Bory de Saint-Vincent

#### CHLOROPHYCEES

*Boergesenia forbesii* (Harvey) J. Feldmann / *Valonia forbesii* Harvey / *Pseudovalonia forbesii* (Harvey) Iyengar  
*Boodlea composita* (Harvey) F. Brand / *Boodlea siamensis* Reinbold / *Cladophora composita* (Harvey) Kützting / *Aegagropila composita* (Harvey) Kützting  
*Caulerpa nummularia* Harvey ex J. Agardh / *Caulerpa peltata* Lamouroux var. *nummularia* (Harvey ex J. Agardh) Weber-van Bosse / *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh var. *nummularia* (Harvey ex J. Agardh) D. Dixit  
*Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh / *Caulerpa obtusa* Lamouroux / *Fucus racemosus* Forsskål / *Caulerpa uvifera* C. Agardh  
*Caulerpa sertularioides* (S.G. Gmelin) M.A. Howe / *Fucus sertularioides* S. Gmelin / *Fucus plumaris* Forsskål / *Caulerpa plumaris* (Forsskål) C. Agardh  
*Codium arabicum* Kützting / *Codium coronatum* Setchell / *Codium coronatum* Setchell var. *aggregatum* Børgesen  
*Codium dwarkense* Borgesen  
*Dictyosphaeria cavernosa* (Forsskal) Borgesen / *Dictyosphaeria favulosa* (C. Agardh) Decaisne ex Endlicher / *Valonia favulosa* C. Agardh / *Ulva cavernosa* Forsskål  
*Dictyosphaeria verluysii* Weber-van Bosse / *Dictyosphaeria setchellii* Børgesen  
*Halimeda sp.*  
*Ulva fasciata* Delile / *Ulva lactuca* Linnaeus forma *fasciata* (Delile) Hering in Krauss / *Phycoseris fasciata* (Delile) Montagne

Les noms soulignés correspondent aux noms d'usage retenus par : University Herbarium, UC Berkeley; Indian Ocean Catalogue ; les noms soulignés correspondent aux synonymes.

## ANNEXE 4

<b>Magnoliophyta</b>	<i>Ulva rigida</i>	<i>Neurymenia fraxinifolia</i>	<i>Cerithiidae non-identifiés</i>
<b>Terrestres</b>	<b>Rhodophyta</b>	<i>Phaeococarpus tristichus</i>	<i>Donacidae non-identifiés</i>
<i>Avecinnia marina</i>	<i>Acantophora</i> sp.	<i>Phyllophora</i> sp.	<i>Gastropoda non-identifiés</i>
<i>Ficus</i> sp.	<i>Acantophora spicifera</i>	<i>Platysiphonia</i> sp.	<i>Janthina exgua</i>
<i>Hibiscus</i> sp.	<i>Actinotrichia</i> sp.	<i>Polysiphonia</i> sp.	<i>Marginellidae non-identifiés</i>
<i>Ochroma</i> sp.	<i>Ahnfeltia concinna</i>	<i>Poroliphon gardineri</i>	<i>Mytilus</i> sp.
<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Ahnfeltia plicata</i>	<i>Portiera hornemannii</i>	<i>Nassaridae non-identifiés</i>
<b>Marines</b>	<i>Amansia dietrichiana</i>	<i>Prionites obtusa</i>	<i>Rissoina</i> sp.
<i>Cymodocea nodosa</i>	<i>Amansia glomerata</i>	<i>Prionites</i> sp.	<i>Semele</i> sp.
<i>Cymodocea rotundata</i>	<i>Amansia</i> sp.	<i>Pterocladia capillacea</i>	<i>Terebridae non-identifiés</i>
<i>Cymodocea serrulata</i>	<i>Botryocladia</i> sp.	<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	<i>Triphora</i> sp.
<i>Halodule uninervis</i>	<i>Bryocladia</i> sp.	<i>Rhodymenia</i> sp.	<i>Trochidae non-identifiés</i>
<i>Halodule wrightii</i>	<i>Carpopeltis</i> sp.	<i>Scinaia</i> sp.	<i>Turbinidae non-identifiés</i>
<i>Halophila engelmanni</i>	<i>Caulacanthus</i> sp.	<i>Spyridia filamentosa</i>	<b>Polychaeta</b>
<i>Halophila hawaiiiana</i>	<i>Ceramium</i> sp.	<i>Tolyptocladia glomerulata</i>	<i>Non identifiées</i>
<i>Halophila ovalis</i>	<i>Ceramium</i> sp.	<i>Validalia</i> sp.	<i>Eunice</i> sp.
<i>Halophila ovata</i>	<i>Champia parvula</i>	<i>Vidalia</i> sp.	<i>Aphroditidae non-identifiés</i>
<i>Halophila</i> sp.	<i>Champia</i> sp.	<b>Pheophyta</b>	<i>Chaetopteridae non-identifiés</i>
<i>Halophila spinulosa</i>	<i>Chondria</i> sp.	<i>Chnoospora implexa</i>	<i>Sabellidae</i> sp.
<i>Posidonia oceanica</i>	<i>Coelothrix</i> sp.	<i>Cystoseira</i> sp.	<i>Terebellidae non-identifiés</i>
<i>Syringodium filiforme</i>	<i>Corallina</i> sp.	<i>Dictyopterus</i> sp.	<b>Bryozoa</b>
<i>Syringodium isoetifolium</i>	<i>Cryptonemia</i> sp.	<i>Dictyosphaeria verluysii</i>	<i>Vesiculariidae non-identifiés</i>
<i>Thalassia hemprichii</i>	<i>Dasia</i> sp.	<i>Dictyota acuteloba</i>	<i>Walkeridae non-identifiés</i>
<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Digenesa</i> sp.	<i>Dictyota dichotoma</i>	<b>Cnidaria</b>
<i>Zostera capricorni</i>	<i>Erentiocladia</i> sp.	<i>Dictyota</i> sp.	<i>Aglaopheniidae non-identifiés</i>
<i>Zostera marina</i>	<i>Eucheuma muricatum</i>	<i>Hormophysa triquetra</i>	<i>Actynaria non-identifiés</i>
<i>Zostera</i> sp.	<i>Eucheuma</i> sp.	<i>Hydroclathrus clathratus</i>	<i>Alcyonacea non-identifiés</i>
<b>Chlorophyta</b>	<i>Falkenbergia</i> sp.	<i>Lobophora variegata</i>	<i>Campanulinidae non-identifiés</i>
<i>Anadyomene</i> sp.	<i>Galaxaura</i> sp.	<i>Lobophora variegata</i>	<i>Catostylus mosaicus</i>
<i>Caulerpa brachypus</i>	<i>Gelidella acerosa</i>	<i>Nizamuddinina zanardinii</i>	<i>Physalia physalis</i>
<i>Caulerpa cupressoides</i>	<i>Gelidella</i> sp.	<i>Padina australis</i>	<i>Physalia</i> sp.
<i>Caulerpa lentillifera</i>	<i>Gelidiopsis acrocarpa</i>	<i>Padina crassa</i>	<i>Ptilosarcus</i> sp.
<i>Caulerpa racemosa</i>	<i>Gelidiopsis</i> sp.	<i>Padina japonica</i>	<i>Pocillopora</i> sp.
<i>Caulerpa serrulata</i>	<i>Gelidiopsis variabilis</i>	<i>Padina tetrastrumatica</i>	<i>Veleva velella</i>
<i>Caulerpa sertularioides</i>	<i>Gelidium crinale</i>	<i>Roschera</i> sp.	<b>Tunicata</b>
<i>Caulerpa</i> sp.	<i>Gelidium pusillum</i>	<i>Rosenvingea orientalis</i>	<i>Ascidiacea non-identifiés</i>
<i>Caulerpa urvilliana</i>	<i>Gelidium</i> sp.	<i>Sargassum illicifolium</i>	<i>Doliolidae non-identifiés</i>
<i>Chaetomorpha aerea</i>	<i>Gracilaria bursapastoris</i>	<i>Sargassum polyphyllum</i>	<i>Salpidae non-identifiés</i>
<i>Chaetomorpha</i> sp.	<i>Gracilaria canaliculata</i>	<i>Sargassum</i> sp.	<b>Porifera</b>
<i>Chlorella</i> sp.	<i>Gracilaria coronopifolia</i>	<i>Spatoglossum asperum</i>	<i>Aliclonia</i> sp.
<i>Chlorodesmis hildebrandtii</i>	<i>Gracilaria crassa</i>	<i>Sphacelari tribuloides</i>	<i>Chondrilla nucula</i>
<i>Cladophora fascicularis</i>	<i>Gracilaria salicornia</i>	<i>Sphacelaria</i> sp.	<i>Haliclona rubens</i>
<i>Cladophora</i> sp.	<i>Gracilaria</i> sp.	<i>Sphacelaria tribuloides</i>	<i>Spongia oceanica</i>
<i>Cladophoropsis javanica</i>	<i>Gracilariopsis</i> sp.	<i>Sporochnus</i> sp.	<b>Crustacea</b>
<i>Codium arabicum</i>	<i>Grateloupia</i> sp.	<i>Stoechospermum marginatum</i>	<i>Cirripedia pedunculata</i>
<i>Codium coneatum</i>	<i>Grayeloupia filicina</i>	<i>Turbinaria ornata</i>	<i>Hyperia medusarum</i>
<i>Codium dwarnkense</i>	<i>Griffithsia</i> sp.	<i>Turbinaria</i> sp.	<i>Penneus</i> sp.
<i>Codium edule</i>	<i>Halymenia</i> sp.	<i>Zonaria variegata</i>	
<i>Codium phasmaticum</i>	<i>Heterosiphonia</i> sp.	<b>Cyanophyta</b>	
<i>Codium</i> sp.	<i>Hypnea cervicornis</i>	<i>Lyngbya</i> sp.	
<i>Enteromorpha flexuosa</i>	<i>Hypnea chordacea</i>	<i>Lyngbya majuscula</i>	
<i>Enteromorpha</i> sp.	<i>Hypnea musciformis</i>	<i>Oscillatoria</i> sp.	
<i>Halimeda</i> sp.	<i>Hypnea</i> sp.	<i>Microcoleus lyngbyaceus</i>	
<i>Halimeda discoidea</i>	<i>Hypoglossum</i> sp.	<b>Coelenterata</b>	
<i>Microdictyon japonicum</i>	<i>Jania capillacea</i>	<b>Urochordata</b>	
<i>Microdictyon setchellianum</i>	<i>Laurencia brongniartii</i>	<i>Non-identifiés</i>	
<i>Penicillus</i> sp.	<i>Laurencia</i> sp.	<b>Echinodermata</b>	
<i>Pseudobryopsis oahuensis</i>	<i>Lenormandiopsis lorentzii</i>	<i>Non-identifiés</i>	
<i>Rhizoclonium</i>	<i>Lenormandiopsis</i> sp.	<b>Cephalopoda</b>	
<i>Udotea</i> sp.	<i>Leveilla jungermannioides</i>	<i>Bivalvia non-identifiés</i>	
<i>Ulva fasciata</i>	<i>Liagora</i> sp.	<i>Brachidontes crebristriatus</i>	
<i>Ulva reticulata</i>	<i>Lyngbya</i> sp.	<i>Cancellariidae non-identifiés</i>	

**Annexe 3** Compilation des taxons recensés dans le régime alimentaire des tortues vertes *Chelonia mydas* s'alimentant en milieu néritique (d'après Balazs 1980, Bjorndal et al. 1980, Mortimer 1981, 1982, Garnett et al. 1985, Ross 1985, Bjorndal 1990, 1997 Wershoven & Wershoven 1992, Coyne 1994, Forbes 1994, Russell & Balazs 1994, Brand-Gardner et al. 1999, Limpus & Limpus 2000, Seminoff et al. 2002, Ferreira et al. 2006, Fontaine & Synapayel 2006, Seminoff et al. 2006, Yalçin-Özdilek & Aureggi 2006, Amorocho & Reina 2007, Cardona et al. 2009, Ballorain-cette étude). L'identification des taxons a été réalisée à partir d'observations directes, de lavages stomacaux, de nécropsies, et de l'analyse de fèces.



## *Remerciements*



La concrétisation de ce projet qui me tenait tant à cœur est le fruit de soutiens inébranlables, de formidables complicités, de nombreuses coopérations et de centaines de petits coups de mains... Aussi, je tiens particulièrement à dire :

Un immense merci à

Jean-Yves Georges, Stéphane Ciccione, Jérôme Bourjea, Henri Grizel, Simon Benhamou, Michel Vely et Pierre Stefanica, sans qui cette thèse n'aurait pas eu lieu. Merci du fond du cœur pour votre confiance et ces années d'expérience... (L'« agent OOK », sous sa couverture de « petit soldat », est prête à reprendre du service !)

Merci également aux équipes

du DEPE : Yvon Le Maho, Stéphane Blanc, René Grocolas, Jacqueline Brenckle, Martine Schneider, Guy Guith, Yannick Bertho, Yan Robert-Coudert, Akiko Kato, Yves Handrich, Sylvie Massemin, Jean-Patrice Robin, François Criscuolo...

... et bien sûr : Sab, Marion, Mary, Nicoloc, Audrey, Virginie, Damien (et Axel), Poupon, Mikl, Syi, Claire, Vinc', Cédric, Ilka, Hélène, Goetz, et Manfred...

de KELONIA : Murielle, Claire, François, Alain et Alain, Eric, Bernardin, Gérard, Emilie, Maryse, Natacha, Corine, Joëlle, Claudette, Marie, Aléna, Christelle, ... et les super petits soldats de terrain, Aline, Christophe (Chatelet), Christophe (Ducordeau), Maël, Julie, Laurie...

de la DAF de Mayotte : Caroline Guillaume, Robin Rolland, Jean-Pierre Arnaud, Marc Lefauvre, David, Pauline, Alban, Collette, Fabien, Vincent, Danny Laybourne...

de la CDM : Dahalia Chanfi, Kamardine Ahmed, Mimi (& Tiana), Ali, Didier, Nawawi, les 3 M...

du Jardin Maori : « and the dream can start ! » : Pierre, Fred, Bruno, Steph, Sandra, Mumu, Manu, Nirina, Cathie, Jean-Paul, Grégoire, Olivier, Arlette, Champria, Manoro, Romu, Raissa, Mairé, Ibou, Ali, Nafion, Djé, Dzoudjou, Momo, Ismael, Issouf Magalie, Darhi,...

de l'Université de La Réunion : Philippe Bannet, Béatrice Mandrin...

de la Brigade Nature de Mayotte et de l'ONCFS...

de l'Association Oulanfa na Nyamba : Franck, Patricia, Coraline...

de l'Association les Naturalistes de Mayotte...

Mais aussi à,

Leila, Mathias, Jean-Marie, Hendrik, Julien, Manue, Yannick, Didier, Pascal, Felix, Nicolas, Delphine, David Roos, Patrick Legier, Bernard Bonnet, Béa & Jacky, Evelyne, ...

Et les incontournables (peut-être déjà cités, tant pis !),

Cel, Tine, Mumu, Léa, Steph, Mimi, Jérôme, Nirmal, Karel, Jojotte, Camille, Marion, Mary, Nicoloc, Virginie, Vaness, Am', Dood, Lorien, Sab, Sophie, Oliv', Sahondra, Fleuris, mes parents, ma sœur, Guillaume, ... et bien sûr mes deux petits anges qui ont su me redonner le sourire avec tant d'innocence.

... et Elmo !

Merci pour ce soutien... et quels qu'aient été les kilomètres qui me séparaient... du Médoc, des Etats-Unis, des Galápagos, de l'Afrique du Sud, de l'Antarctique, de Crozet, de La Réunion, de Corse, de la Grèce, du Languedoc-Roussillon, de la Vendée, de la Bretagne, de Normandie, du Royaume-Uni, de Mayotte...

Enfin, je remercie bien sûr Hervé Fritz, Charles François Boudouresque, Henrich Bruggemann, Georges Hughes, Simon Benhamou et Stéphane Ciccione d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Cette thèse a été financée par le Conseil Régional de La Réunion, le Fond Social Européen, l'Agence National de la Recherche (Projet ESTVOI), Kelonia, et le CNRS-DEPE.

Katia.