

Rapport Final

Janvier 2018

« Ecologie trophique des tortues marines dans les Antilles françaises et dispersion à l'échelle Atlantique »

Document rédigé par Damien CHEVALLIER¹

¹ Centre National de la Recherche Scientifique

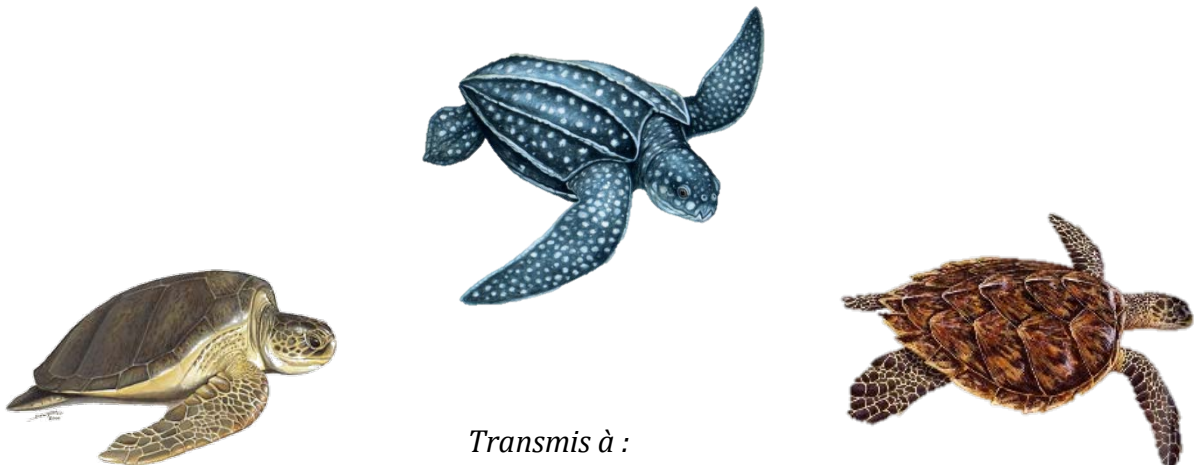
Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien

Département Ecologie, Physiologie et Ethologie

23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg

damien.chevallier@iphc.cnrs.fr

<http://www.iphc.cnrs.fr/-Damien-CHEVALLIER-.html>



Transmis à :



Ce document a pour objet de présenter le rapport final des études menées en Martinique sur la tortue verte, sous la responsabilité scientifique du CNRS-IPHC Strasbourg dans le cadre de la Convention de partenariat de recherche n°014-03-2015, ainsi que les perspectives de recherche qui s'en dégagent.

Ce document est adressé à Madame Michéla ADIN, Directrice générale de l'Office De l'Eau Martinique (ODE).

Nous tenons à remercier toutes les structures, organismes, naturalistes locaux et bénévoles pour l'intérêt qu'ils portent aux tortues marines ainsi qu'à leur conservation, et pour leur participation aux opérations de terrain. Tous ces partenaires ont participé et contribué au bon déroulement de la campagne, notamment l'Office De l'Eau (ODE) Martinique, la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DEAL) Martinique, l'ONCFS (SMPE & CT), l'ONEMA, l'Office National des Forêts (ONF), le Parc Naturel Régional de Martinique (PNRM), l'IFREMER, l'UCPA Saint-Pierre, l'Association SurfRider Martinique, le Carbet des Sciences, les Clubs de plongée (Aliotis, Plongée Passion), les Collèges Cassien Sainte-Claire et Petit Manoir.

Les tortues marines sont classées en Annexe 1 de la Convention de Washington et comme étant globalement en voie de disparition sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). L'état de certaines populations, dans certaines régions du globe (Seminoff et Shanker, 2008), pourrait nous faire oublier qu'à l'instar d'autres espèces marines, la capture accidentelle par la pêche entraîne une mortalité importante au sein des populations de tortues marines. A cette menace s'ajoute la dégradation de l'habitat marin et de nidification (Wallace et al., 2013), mais également le braconnage, malgré leur statut de conservation et leur protection juridique (Koch et al., 2006). Globalement, les prises accessoires, la dégradation de l'habitat, la consommation humaine de viande et d'œufs de tortues et la vente de leurs coquilles ont entraîné une diminution de 48 à 66% des populations de tortues vertes dans le monde entier (Seminoff et al., 2002).

Les tortues marines sont des espèces emblématiques de la biodiversité menacée et des éléments structurant des écosystèmes et de la dynamique des ressources naturelles. Elles constituent ainsi une priorité majeure en termes de gestion durable et de conservation de la biodiversité pour les régions qui les accueillent. Elles sont également un atout important en termes de valorisation de la biodiversité, en particulier au niveau écotouristique et donc économique, du fait de l'attrait touristique qu'elles génèrent. Néanmoins, les connaissances actuelles sur l'écologie des tortues marines sont encore très pauvres. Il est donc crucial de comprendre comment ces espèces utilisent les ressources marines au cours de leur cycle de vie, si nous voulons élaborer et mettre en œuvre des mesures d'atténuation des menaces plus efficaces (Wallace et al., 2013).

Le projet « Ecologie trophique des tortues marines dans les Antilles françaises et dispersion à l'échelle de l'Atlantique »

La haute mer est un milieu hétérogène, de par la diversité de ses caractéristiques physicochimiques et de la variabilité climatique saisonnière et interannuelle. Cette complexité se traduit par une production inégale des ressources sur un large éventail d'échelles spatio-temporelles. Or, les prédateurs pélagiques supérieurs marins ayant fait l'objet d'investigations semblent généralement utiliser activement les caractéristiques océaniques durant leurs déplacements. Du fait de la dispersion spatio-temporelle des ressources marines, la détermination des facteurs déterminant la distribution en mer des

prédateurs marins et des consommateurs secondaires, ainsi que la compréhension de leur stratégie d'alimentation, en fonction de l'évolution des conditions océanographiques et de la variabilité climatique, constituent par conséquent des défis majeurs à la frontière entre l'océanographie et l'écologie. Bien qu'ils occupent la plus grande partie des océans, les consommateurs secondaires semblent concentrer leur activité de recherche alimentaire dans des zones comportant des caractéristiques méso-échelles où la biomasse des ressources est susceptible d'être élevée. Ces zones sont, dans certaines conditions, pressenties être d'une importance primordiale pour les écosystèmes pélagiques. Elles correspondraient en fait à des « hot spots » où la production biologique est particulièrement élevée. Des travaux récents suggèrent l'importance de certaines caractéristiques océanographiques, telles que les structures tourbillonnaires de méso-échelle, structures qui fourniraient entre autres des possibilités d'alimentation pour les tortues marines et les autres prédateurs comme les oiseaux marins.

À ce jour, les connaissances sur la façon dont les différentes espèces de tortues marines évoluent et s'alimentent dans leur environnement dynamique sont encore rudimentaires. Les trois espèces de tortues marines présentes en Martinique (tortue verte, imbriquée et luth) exploitent principalement les zones côtières et pélagiques de la Martinique et des pays voisins. Le littoral martiniquais subit l'influence directe du système de dispersion amazonien et se caractérise par la présence de nombreuses structures tourbillonnaires.

Dans ce contexte, parce qu'elles évoluent dans des niches écologiques distinctes, l'étude du comportement alimentaire de ces trois espèces de tortues marines va offrir une occasion idéale d'explorer la manière dont les processus océanographiques stimulent et façonnent l'environnement marin et leurs ressources trophiques, et par conséquent conditionnent leur distribution et leurs déplacements. Une telle approche est rendue possible en équipant les tortues de capteurs miniaturisés permettant d'acquérir simultanément des informations détaillées sur leur comportement alimentaire et sur leur environnement proche, et ce à des échelles d'espace et de temps importantes.

La Martinique accueille des zones clés définies comme des habitats de développement pour les tortues vertes et imbriquées (Cayol, 2007). Dans ce contexte, les structures locales de gestion et de conservation de la faune et les Plans Nationaux d'Action (Cayol, 2007; Houmeau et Delcroix, 2008) préconisent d'étudier l'importance de ces sites

d'alimentation pour les tortues marines, afin de déterminer la dynamique des populations et d'identifier les menaces qui pèsent sur elles.

Mené en partenariat avec les institutions locales concernées, ce projet s'inscrit dans le cadre du Plan National d'Action pour la Protection des Tortues Marines en Martinique (coordonné par la DEAL Martinique), et pourra contribuer à répondre aux objectifs des actions suivantes :

- **Action C2.3 : Etude de l'évolution des effectifs de tortues marines sur les zones d'alimentation ;**
- **Action F1.3 : Etude des zones d'alimentation des tortues marines nidifiant en Martinique par suivi satellitaire ;**
- **Action F2.1 : Réalisation d'une synthèse des données sur l'aire de répartition des tortues se nourrissant dans les Antilles françaises ;**
- **Action F2.3 : Réalisation d'une étude sur la fidélité aux sites d'alimentation par identification individuelle.**

Afin de répondre aux actions citées précédemment, notre projet a pour objectif d'étudier l'écologie trophique d'une population de tortues vertes et imbriquées s'alimentant sur des herbiers, ainsi que sur les préférences alimentaires.

Nous projet vise ainsi à :

- déterminer dans un premier temps la structure (composition spécifique, distribution, abondance) des zones d'alimentation (herbiers, algueraies, spongiaires, etc.),
- évaluer, dans un deuxième temps, la structure et la distribution de la population de tortues marines (suivi Capture-Marquage-Recapture),
- déterminer les domaines vitaux et zones d'activité principale des individus,
- déterminer le temps alloué à chaque activité (alimentation, repos, respiration, déplacements, interaction, etc.) en fonction du type d'habitat,
- caractériser les habitats utilisés par les tortues marines (herbiers monospécifiques vs. multispécifiques),
- identifier les espèces consommées et le temps alloué à la consommation de chaque espèce/proie (préférence alimentaire),

- étudier le rôle des tortues vertes dans l'expansion, la stabilisation ou la disparition d'*H. stipulacea* en Martinique et dans les Antilles françaises en général.

Les résultats obtenus permettront d'apporter une aide à la décision pour la mise en œuvre de mesures de conservation adéquates.

La Tortue verte *Chelonia mydas*



A. Contexte scientifique

*La thèse de Flora Siegwalt (2017-2020, Sciences de la Vie et de la Santé, Université de Strasbourg), intitulée « Rôle et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea* » (Directeur de thèse : Chevallier Damien), s'inscrit dans cette étude.*

1. Ecologie trophique de la tortue verte sur les zones de développement

*Les relations interspécifiques sont un indicateur naturel de l'état de santé des écosystèmes et de leur évolution. Ainsi, les interactions existantes entre les espèces marines et leurs ressources trophiques permettent de mieux comprendre la dynamique de la biodiversité marine. Depuis quelques années, les Antilles voient leurs herbiers indigènes progressivement envahis par une espèce de phanérogame (*Halophila stipulacea*) originaire de la Mer Rouge. La colonisation des herbiers insulaires par cette espèce entraîne des changements dans leur diversité spécifique et leur dynamique, mais aussi dans la survie des espèces qui s'y nourrissent. Afin de prévoir les conséquences du développement rapide de cette espèce de phanérogame invasive sur les habitats et les espèces indigènes, nous proposons d'étudier l'écologie trophique d'une espèce de tortue marine herbivore, la tortue verte (*Chelonia mydas*). Cette approche intégrée s'intéresse particulièrement à la distribution, aux déplacements, aux comportements de plongée, à l'habitat et à l'activité de fourragement des tortues vertes. Cette espèce constitue ainsi un modèle privilégié pour étudier l'écologie trophique et fonctionnelle des tortues marines in situ. Les données seront obtenues via des systèmes d'acquisition embarqués, l'observation directe et des relevés phytoécologiques.*

L'invasion des habitats marins par des espèces non indigènes est de plus en plus fréquente et souvent difficile à gérer (Williams et Smith, 2007), car elles imposent des changements dans les communautés indigènes, via des mécanismes qui modifient leur habitat et leur composition spécifique des espèces locales (Willette *et al.*, 2012). Dans les habitats des herbiers côtiers, certaines algues et plantes marines ont été introduites et sont devenues envahissantes (Willette et Ambrose, 2009), induisant le déclin ou la disparition des macrophytes indigènes, comme c'est le cas de l'herbe marine *Zostera japonica*, originaire du Japon, qui a envahi la côte pacifique de l'Amérique du Nord, (Short *et al.*, 2007).

Certaines espèces envahissantes telles que *Caulerpa taxifolia*, accidentellement introduites par l'homme dans la mer Méditerranée (Williams, 2007), ont remplacé les communautés florales indigènes et les ont transformé en lits d'algues peu diversifiés. L'invasion des Caraïbes orientales par l'herbe marine de l'océan Indien, *Halophila stipulacea*, et son expansion continue, amènent à nous demander comment les espèces herbivores indigènes sont affectées par cette phanérogame à croissance rapide, écologiquement flexible. Parmi les espèces d'herbivores marines, les grands vertébrés tels que les tortues marines et les dugongs représentent une grande partie de la biomasse consommatrice d'herbes marines (Bjorndal, 1980; Preen, 1995; Burkholder et al., 2011).

Halophila stipulacea est une angiosperme marine dont la zone de répartition comprend la mer Rouge et le golfe Persique, ainsi que les îles côtières de l'Afrique orientale et la côte Sud-Est du sous-continent indien. Cette espèce a envahi la mer Méditerranée en 1894 (Willette et al., 2013) et a été observée dans les îles des Caraïbes pour la première fois en 2002 au large des côtes de la Grenade (Willette et Ambrose, 2009). Elle était absente en Martinique en 1984 selon la mission CORANTILLES (Atlas Herbiers 2011). Depuis lors, cette phanérogame a été observée dans de nombreuses îles des Petites Antilles, dont la Martinique (Vedie, 2010 ; Willette et al., 2013). Son expansion est très rapide et souvent comparée à celle de l'algue invasive *Caulerpa taxifolia* (Hily et al., 2010). Le vecteur de propagation semble être les navires récréatifs arrivant de la Méditerranée (Willette et Ambrose, 2009). *Halophila stipulacea* est généralement observée dans les ancrages populaires fréquentés par les navires commerciaux et récréatifs, cependant, sa distribution n'est pas limitée à ces sites (Carturan, 2011).

En Martinique, les herbiers couvrent environ 4956 ha, dont 4636 ha sur les côtes Sud de l'île, entre les Anses d'Arlet et du Robert (Legrand, 2010) et sont principalement composés de *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*. Les autres espèces présentes dans ces herbiers sont *Halodule wrightii*, *Halodule beaudettei*, *Halophila baillonis*, *Halophila decipiens* et *Halophila stipulacea*. *H. stipulacea* est largement répartie le long de la côte Ouest et dans les baies principales le long de la côte Est de l'île. Cette phanérogame a été observée jusqu'à 30 m de profondeur et se rencontre à la fois sous forme d'herbier monospécifique et/ou mélangée à d'autres herbes marines indigènes. Cette espèce pousse également à proximité des récifs coralliens et dans de petites zones sableuses à l'intérieur du système récifal (Willette et al., 2013). Son succès invasif est facilité par sa tolérance

aux intensités lumineuses faibles à élevées (Schwarz et Hellblom, 2002), à sa tolérance d'une large gamme de salinité (Por, 1971), à son adaptabilité aux eaux turbides (Pereg et al. 1994) et sa rapide expansion végétative (Willette et Ambrose, 2012).

Pour les espèces dépendantes des habitats marins indigènes, les espèces invasives induisent un changement dans l'abondance et la disponibilité des ressources alimentaires, ainsi que dans l'efficacité d'utilisation par les espèces qui les consomment telles que les tortues vertes (Ballorain, 2010). Les tortues vertes pourraient donc ajuster leur distribution et l'utilisation de l'habitat en fonction de l'abondance relative des phanérogames indigènes et invasives, en modifiant de façon importante leur comportement alimentaire en réponse à cette invasion. Il a été montré que les tortues vertes broutent continuellement les mêmes herbiers marins dans des prairies marines monospécifiques de *Thalassia testudinum* : de tels comportements de fourragement aboutissent à la création de parcelles persistantes composées de jeunes pousses exemptes d'épiphytes, avec des feuilles facilement digestibles riches en azote, qui peuvent être exploitées continuellement durant 16 mois (Moran et Bjorndal, 2007). Il a été montré que dans les herbiers multispécifiques, les tortues vertes se nourrissent soit en fonction de l'abondance relative des espèces de phanérogames (Lopez-Mendilaharsui *et al.*, 2008), soit en ciblant spécifiquement des espèces (Coyne, 1994). Enfin, dans les zones où les herbes et les algues marines coexistent, Brand-Gardner et al. (1999) ont montré que les tortues vertes immatures choisissent les espèces les plus digestibles et les moins abondantes. À ce jour, notre connaissance sur l'écologie des tortues vertes dans les herbiers multispécifiques dans la mer des Caraïbes reste parcellaire. En effet, très peu d'études ont été réalisées sur cette espèce au cours de son activité d'alimentation (Houmeau et Delcroix, 2008) et seulement 10% de la littérature se concentre sur la recherche alimentaire des tortues marines.

Les sites d'alimentation disponibles dans la Caraïbe sont peu nombreux, ce qui fait des petites Antilles françaises des zones clefs pour les tortues vertes immatures durant leur phase de développement (Cayol, 2007), tout en jouant un rôle crucial dans l'évolution de la dynamique de population à l'échelle de l'Atlantique et des Caraïbes (Cayol, 2007; Houmeau and Delcroix, 2008). Néanmoins, on estime que les populations de tortues vertes actuelles correspondent à 10% de leur état originel. Leur diminution à l'échelle mondiale a poussé les instances internationales à les considérer en danger d'extinction.

Dans ce contexte, nous devons nous inquiéter de l'impact du développement d'*H. stipulacea* sur l'habitat de développement des tortues vertes immatures. Cette invasion pourrait mettre en péril cette espèce car, rappelons-le, les immatures des Petites Antilles contribuent à alimenter les colonies de tortues vertes reproductrices de l'Océan Atlantique.

Notre projet a pour objectif d'étudier *i)* l'écologie trophique d'une population de tortues vertes immatures s'alimentant sur les herbiers multispécifiques de la Martinique et *ii)* leur rôle dans le développement d'*Halophila stipulacea*.

Ce projet s'inscrit dans le cadre du Plan d'Action pour les Tortues Marines des Antilles françaises. Les résultats obtenus devront servir de base pour les recommandations de gestion et de conservation des sites majeurs d'alimentation des tortues vertes.

2. Suivi de la dynamique de population des tortues vertes sur les zones de développement

Comprendre comment les changements climatiques altéreront la planète et son fonctionnement, est une question majeure. Les questions concernant l'impact de ce changement sont aujourd'hui centrales dans de nombreuses études écologiques (Hays *et al.* 2005). Cependant, malgré un intérêt croissant pour l'impact du changement climatique, les effets directs de la température sur les stratégies d'histoire de vie et les interactions biotiques dans les systèmes marins n'ont pas été clairement étudiés. Malgré certaines données manquantes, le changement climatique est maintenant considéré comme l'un des principaux dangers affectant la biodiversité mondiale (Root *et al.* 2003; Harley *et al.* 2006). Le changement climatique peut modifier la répartition des écosystèmes, la variété des espèces qu'ils accueillent, et leur capacité à fournir les avantages écologiques dont dépend l'existence même de la société humaine (GIEC, 1997). En outre, le changement climatique représente un stress supplémentaire important pour les systèmes naturels soumis à une exploitation accrue des ressources et de la pollution. Étant donné que les écosystèmes sont intrinsèquement dynamiques et sensibles à la variabilité climatique, la compréhension de la dynamique de la population d'une espèce dans un environnement en mutation, exige une étude rigoureuse de la relation réciproque

entre les perturbations naturelles et anthropiques, en distinguant leur impact relatif sur les processus écologiques (Hallett *et al.* 2004).

Comprendre comment le réchauffement climatique peut affecter les tortues marines permettrait de donner un aperçu dans la relation entre le climat, les écosystèmes et les processus évolutifs. En effet, ces animaux sont des témoins de millions d'années d'adaptation aux changements dans leur environnement et de milliers de kilomètres de migration annuelle à travers les océans du globe. Pour ces raisons, ils sont de véritables ambassadeurs de l'océan, de la diversité marine et des écosystèmes côtiers auxquels ils sont liés.

Présentes dans tous les océans, à l'exception des eaux polaires, les tortues marines comptent sept espèces. La diminution radicale des populations de tortues marines a galvanisé la communauté internationale pour prendre des mesures en faveur de la conservation, y compris la classification de l'Annexe 1 de la Convention de Washington et de la Liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN 2009, Seminoff & Shanker 2008). Les principales menaces pour les tortues marines sont la modification des habitats naturels, la surpêche, la pollution et le braconnage, qui contribuent directement ou indirectement à leur déclin global (Lutz *et al.* 2003).

En raison de leur statut d'ectotherme, les tortues marines, comme la plupart des animaux marins, sont également exposées aux effets des changements des températures atmosphériques et océaniques (Seebacher et Franklin 2005). Dans le contexte du changement global, diverses études ont rapporté un impact du changement climatique sur la biologie, le comportement et la dynamique des populations de tortues marines. Les exemples incluent le sex-ratio en faveur des femelles ou l'évolution du modèle de reproduction et de migration (McMahon et Hays 2006 ; Hawkes *et al.* 2007 ; Chaloupka *et al.* 2008). En outre, si les coûts énergétiques engendrés par les migrations les plus longues, la perturbation des cycles de vie, etc., et en tant que besoins alimentaires corollaires, augmentent avec la température, les tortues marines pourraient nécessiter des ressources croissantes sous l'influence des conditions climatiques. Les tortues marines, comme les oiseaux et certains mammifères marins (Le Boeuf & Laws 1994 ; Descamps *et al.* 2002) dépendent à la fois du sol (pour la nidification) et du milieu marin (pour l'alimentation). Cette caractéristique est une contrainte évolutive majeure pour ces espèces, mais aussi un avantage pour les scientifiques : il est possible d'apprécier leurs

brefs incursions à terre pour étudier ces animaux avec des contraintes logistiques minimales. Cependant, la phase d'alimentation est un jalon pour la survie et le succès reproducteur des individus. La compréhension actuelle de l'écologie trophique des tortues marines est très incomplète en raison de la difficulté d'étudier les animaux en mer.

Dans un contexte de changement global, où les espèces menacées doivent subir de nouveaux processus biologiques, la compréhension des réponses démographiques aux turbulences océaniques historiques nécessite une nouvelle approche intégrée.

Cette approche intégrée nécessite donc de mettre en commun une expertise scientifique en écologie spatiale, en écologie comportementale et en démographie pour une approche multidimensionnelle de l'étude des mécanismes biologiques sous-jacents qui façonnent la condition physique, la dynamique des populations et les interactions trophiques des tortues marines.

Notre projet vise à comprendre comment les changements environnementaux (climatiques et anthropiques) peuvent influencer les modèles adaptatifs des espèces de tortues marines et comment ils pourraient affecter leur réponse en termes de démographie et de comportement (optimisation de la recherche alimentaire/habitat et/ou optimisation de la recherche alimentaire/reproduction). Plus précisément, nous voulons examiner la plasticité phénotypique du comportement résident/migrateur des tortues marines et utiliser ces données dans le but d'établir des lignes directrices pour la protection et la gestion des habitats. Les tortues marines peuvent ainsi servir d'espèces parapluie dans les écosystèmes marins en raison de leur exposition actuelle aux changements globaux importants et à l'accroissement des activités humaines (Kelle et al., 2009, Baudouin et al., 2014, Chambault et al., 2015, 2016).

Les objectifs principaux de cette étude sont de déchiffrer les aspects non couverts des traits d'histoire de vie des tortues marines, de la bioécologie, de la conservation et des modèles adaptatifs.

Pour ce faire, nous utiliserons une approche en deux étapes incluant : **(i)** une approche CMR (Capture-Marquage-Recapture) permettant d'estimer les taux de survie des immatures sur les zones de développement et **(ii)** une approche stratégique optimale basée sur la modélisation des déplacements des individus et la prise de décision. Cela nous

permettra de prédire à l'échelle de la population, les réponses démographiques et évolutives au changement des conditions océaniques, qui devraient fournir la base de référence pour les processus de reproduction et de survie actuels et à long terme. Le projet sera guidé par une approche multidimensionnelle complexe comprenant **(i)** l'étude d'une espèce et de plusieurs sites pour tester nos hypothèses à différentes échelles spatiales, **(ii)** en utilisant plusieurs approches scientifiques qui offrent la possibilité de travailler à plusieurs échelles temporelles, **(iii)** sur plusieurs unités biologiques, des populations aux colonies de nidification et aux individus.

Le projet portera dans un premier temps sur la tortue verte *Chelonia mydas*, une espèce présente en Martinique qui bénéficie d'un suivi des populations de tortues vertes immatures initié par la DEAL Martinique en 2010. Ce projet est depuis poursuivi par le CNRS-IPHC (en collaboration avec la DEAL et l'ODE Martinique), sur les tortues vertes immatures et reproductrices à l'échelle de l'Atlantique, fournissant ainsi une base pertinente pour la mise en œuvre de notre projet actuel.

Nous nous attendons à ce que la survie soit très sensible à la variabilité environnementale et qu'elle diminue avec l'augmentation de la température de l'océan, ce qui mettrait en évidence l'incapacité des espèces à s'adapter au changement global.

Nous nous attendons à trouver une relation entre le déclin des populations à l'échelle de l'atlantique et l'augmentation du temps de migration (et donc de la distance) au cours des dernières décennies. La capacité à expliquer la variation démographique permettra d'améliorer la définition des unités de gestion et de conservation, et d'évaluer le potentiel pour les populations de tortues marines à répondre à l'évolution de leur environnement dans un contexte de changement global.

3. Suivi de la croissance des tortues vertes sur les zones de développement

La taille corporelle dans le règne animal est une caractéristique qui influe de façon importante au cours de la vie d'une espèce, sur le métabolisme, le comportement reproducteur, la locomotion, mais également sur la structuration de la communauté, en relation avec son habitat et son utilisation (Damuth et MacFadden, 1990 ; Fariña et al., 1998, Cardillo et al., 2005 ; Churchill et al. 2014). Au cours de la saison de reproduction,

certaines espèces de tortues marines allouent leurs réserves corporelles à la reproduction, en diminuant leurs activités au cours de l'interponte (déplacement et alimentation). Si cette stratégie (reproducteur sur capital) semble se vérifier pour les espèces de tortues marines de grandes tailles (Hays et al., 2002, Baudouin et al., 2015, Chambault et al., 2015), certains individus peuvent ajuster leur consommation alimentaire (reproducteur sur revenu) durant l'interponte (Jönsson, 1997; Myers et Hays, 2006 ; Chambault et al. 2016), comme cela a été montré sur deux populations de tortues vertes gravides ; l'une se nourrissant au cours de l'interponte tandis qu'aucune activité de fourragement n'était observée chez l'autre population (Myers et Hays, 2006).

L'évolution de la taille corporelle peut révéler des informations importantes sur l'environnement *in situ* et peut être décisive sur le potentiel de survie et le succès reproducteur d'une population (Clutton-Brock, 1991, Gaillard et al., 2000). La relation entre la taille et la masse corporelle a été démontrée dans de nombreuses études sur des animaux de laboratoire, des parcs zoologiques, des zones de semi-liberté ou en milieu naturel (Smith et Jungers, 1997). Cependant, il existe une importante variation de la masse entre les animaux en milieu naturel et ceux en captivité ou semi-captivité. En effet, Fooden et Izor (1983) ont montré que les orang-outan en captivité ont une masse moyenne plus élevée de 80% que leurs congénères sauvages. Une estimation de la relation entre la masse et la taille corporelle a été réalisée chez les insectes (Rogers et al., 1977, Schoener, 1980), les araignées (Sage, 1982; Brady et Noske, 2006), les mammifères marins (Trites et Pauly, 1998) et les poissons (Kohler et al., 1995, Martin-Smith, 1996, Froese et Palomares, 2000). En revanche, il n'existe que quelques études sur la relation entre la taille et la masse corporelle chez les tortues marines dans leur environnement naturel. Cette relation a été montrée chez les adultes de tortues vertes (Hays et al., 2002) et de tortues imbriquées (*Eretmochelys imbricata*, Santos et al., 2010).

Cependant, cette relation n'a jamais été réalisée chez les tortues marines immatures. Ce manque d'information sur les tortues juvéniles peut s'expliquer par le fait qu'elles vivent exclusivement en mer à ce stade de leur vie. Ainsi, le comportement des immatures rend difficile la détermination de cette relation taille-masse corporelle, et plus généralement l'étude de leur écologie et de leur évolution démographique (Bass et Witzell, 2000, Pelletier et al., 2002).

En effet, si la méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR) est généralement utilisée

chez les adultes gravides durant la saison de ponte, lorsqu'ils viennent pondre à terre (Casale et al., 2007), elle est plus compliquée à appliquer chez les immatures, compte tenu qu'elle nécessite leur capture et recapture en mer (Chaloupka, 1997). Néanmoins, les Petites Antilles, sont reconnues être une zone clé pour la population de tortues vertes immatures au cours de leur phase de développement. La Martinique accueille un nombre important d'individus qui s'y nourrissent avec une fidélité aux sites d'alimentation qui semble très marquée, suggérant une bonne qualité des écosystèmes et des ressources disponibles (Chevallier, 2016).

Cette fidélité aux sites est une occasion de développer, simultanément au suivi CMR et à l'observation des immatures en alimentation tout au long de l'année, un suivi de la croissance sur le long terme. Dans cette étude, nous tenterons également d'établir une équation prédictive de la masse corporelle des tortues vertes immatures en utilisant différentes variables morphologiques, à partir des tailles corporelles.

4. Diversité génétique & Migration post-développement

Les tortues marines ont un cycle de vie complexe qui englobe les habitats terrestres, marins et/ou océaniques. À l'exception de la Tortue à dos plat et de la tortue luth qui adoptent un modèle de vie particulier (exclusivement néritique et exclusivement océanique, respectivement), les cinq espèces restantes alternent entre les habitats néritiques et océaniques pendant leur cycle de vie (Bolten, 2003). Après avoir passé plusieurs années dans les milieux océaniques, c'est-à-dire les « années perdues », dans des environnements océaniques (Putman et Naro-Maciel, 2013; Reich et al. 2007), les tortues juvéniles recrutent ensuite des habitats néritiques peu profonds (Musick et Limpus, 1997). Elles passeront plusieurs années, voir des décennies dans ces habitats de développement (Turner Tomaszewicz et al., 2015) jusqu'à ce qu'elles atteignent la maturité sexuelle avant de migrer vers les habitats de reproduction ou les zones d'alimentation des adultes (Bjorndal et al., 2005; Patrício et al., 2011).

Compte tenu de leur longévité, de leur croissance lente, de leur comportement migratoire et de leur maturité sexuelle tardive (par exemple, entre 15 et 50 ans pour la tortue verte, Avens et Snover, 2013; Bell et al., 2005; Bjorndal et al., 2000; Patrício et al., 2014), certaines parties de leur cycle de vie restent encore mal connues, surtout après avoir

quitté leur habitat de développement. Afin de combler cette lacune dans notre connaissance, les analyses génétiques sont couramment utilisées pour évaluer la structure d'une population de tortues juvéniles dans leur aire d'alimentation et retracer les liens entre les habitats des juvéniles et des adultes. Dans l'Atlantique occidental, plusieurs études ont été menées pour évaluer l'origine natale des tortues vertes immatures et ont mis en évidence une forte diversité génétique, en particulier dans les Caraïbes (Bass et al., 2006; Bass et Witzell, 2000; Lahanas et al., 1998 Luke et al., 2003). Bien que ces études génétiques soient les seules qui tentent de relier la migration du développement des tortues vertes immatures des Caraïbes aux habitats des adultes, les trajectoires de migration utilisées par les immatures au cours des années précédant la première reproduction sont encore inconnues.

Le suivi satellitaire a récemment été appliqué aux tortues vertes immatures pour suivre leurs déplacements dans la région Caraïbes-Atlantique et peut ainsi fournir des informations cruciales sur la migration post-développement des individus immatures. Bien que la télémétrie satellitaire ait permis de quantifier les domaines vitaux des tortues vertes immatures dans différentes régions de la Caraïbes et de l'Atlantique (González Carman et al., 2012; Hart et Fujisaki, 2010; Makowski et al., 2005; Meylan et al. 2011), il n'existe toujours pas de données disponibles pour les tortues vertes immatures situées dans les Antilles françaises (territoire comprenant les îles françaises de la Guadeloupe et de la Martinique). En Martinique, la tortue verte a été surexploitée pour sa chair et ses œufs pendant 500 ans (Chevalier, 2005), entraînant la disparition des femelles reproductrices sur ce site. Trois décrets (en 1991, 1993 et 2005) ont donc été adoptés pour contrer le déclin de la population. Le ministère français de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie a renforcé ces mesures en faisant de la Tortue verte une espèce prioritaire du PNA des tortues marines des Antilles françaises. L'un des principaux objectifs de ce plan était d'étudier la répartition des tortues vertes immatures à l'aide de la télémétrie par satellite, ainsi que l'analyse génétique pour retracer leur origine natale.

Pour atteindre l'objectif principal du PNA et contribuer à la première conception d'une AMP basée sur l'habitat des générations futures de tortues vertes, nous avons suivi 24 tortues vertes immatures équipées sur l'île de la Martinique. L'utilisation de deux techniques complémentaires (suivi satellitaire et analyse génétique) devrait fournir de

nouvelles informations sur les voies de connexion entre l'habitat de développement de la Martinique et les habitats des adultes à travers l'Atlantique. En identifiant les voies utilisées par les tortues vertes immatures, la présente étude devrait également fournir une base solide pour la conservation adéquate de cette espèce menacée en protégeant les futurs reproducteurs.

5. Stratégies alimentaires et optimisation du comportement de Plongée chez les tortues marines, en lien avec les conditions océanographiques.

Cette étude s'inscrit dans la thèse de Lorène Jeantet (2017-2020, Sciences de la Vie et de la Santé, Université de Strasbourg) intitulée « Stratégies alimentaires et optimisation du comportement de plongée chez les tortues marines » (Directeur de thèse: Chevallier Damien).

Le réchauffement climatique observé depuis les années 1950 s'est accompagné de changements environnementaux majeurs. Les océans, sensibles aux modifications climatiques, ont vu leur température croître, leur salinité se modifier et leur acidification augmenter (GIEC 2014). Ces changements climatiques affectent directement et indirectement les écosystèmes marins (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). Les espèces marines ectothermes telles que les tortues marines, sont beaucoup plus sensibles aux variations climatiques. Ainsi, leur survie dépendra de leur capacité d'adaptation à de nouvelles conditions environnementales. Aujourd'hui, la situation des populations des tortues marines est jugée préoccupante. Sur sept espèces de tortues marines, six d'entre elles sont inscrites sur la liste rouge des espèces menacées (IUCN, 2008). Dans ce contexte, la compréhension des mécanismes d'adaptation aux changements environnementaux est fondamentale pour leur conservation. La stratégie alimentaire en migration et en inter-ponte détermine les performances reproductrices des tortues marines. La reproduction représente un coût énergétique important qui peut être compensé par la consommation de ressources. Néanmoins, cette dernière nécessite une recherche alimentaire qui peut également être coûteuse en énergie, pouvant entraîner un bilan énergétique négatif en cas d'échec. Ainsi, différentes stratégies ont été observées au sein d'une même espèce chez les tortues marines, en fonction de leur environnement au cours de la saison de reproduction. Les « reproducteurs sur revenu » entreprennent des recherches actives

pour se nourrir (Hays et al. 2002), alors que les « reproducteurs sur capital » allouent l'énergie, stockée sur les zones d'alimentation (hors saison de reproduction), à la reproduction et l'oviposition (Reina et al. 2005; Hays et al. 2000). Peu d'études ont été réalisées sur le comportement en mer des tortues marines, ainsi que sur leur écophysiologie, du fait des contraintes logistiques et méthodologiques. En effet leur observation directe en mer est rendue inaccessible compte tenu qu'elles peuvent prospecter leur environnement à une échelle de plusieurs centaines, voire milliers de kilomètres selon l'espèce, et sont capables de plonger à plusieurs centaines de mètres. Le développement des accéléromètres a rendu possible l'enregistrement à distance d'un grand nombre de données hautes résolutions, assez précises pour en déduire le comportement fin de l'animal.

A notre connaissance, seulement 15 articles scientifiques relatent l'étude de comportement des tortues marines à partir de données accélérométriques. Les chercheurs ont utilisé les loggers pour identifier les différents comportements exprimés par les tortues en mer grâce à l'interprétation des signaux accélérométriques obtenus. A partir de ces résultats, ils ont pu déterminer la stratégie alimentaire, réaliser un budget temps ou détailler le comportement de plongé des individus étudiés. Néanmoins, les signaux accélérométriques utilisés dans ces études, pour identifier les comportements des tortues marines en immersion, n'ont jamais été validés au préalable.

Dans ce contexte, il est primordial de valider dans un premier temps, l'identification de comportements fins des tortues marines à partir des signaux accélérométriques issu de loggers posés sur des individus évoluant en bassin, afin d'obtenir des interprétations plus rigoureuses des données accélérométriques d'individus en mer. Le second objectif de cette thèse est d'étudier comment les tortues marines ajustent leur comportement de plongée à la surface (où elles respirent) et la profondeur à laquelle elles s'alimentent en fonction des conditions environnementales, et de déterminer leur bilan énergétique lié à chaque activité. L'utilisation de loggers combinant accéléromètres 3D-capteurs de pression-GPS, nous permettra d'étudier le comportement fin de plongée (prise alimentaire et dépense énergétique) des tortues marines en lien avec leur environnement *in situ*. La combinaison des données comportementales aux données spatiales permettra de caractériser les habitats optimaux des tortues marines, et de définir des zones de conservation adaptées à leurs besoins.

B. Méthodologie

1. Sites d'étude

L'étude est réalisée en Martinique ($14^{\circ}40'12''N$ $61^{\circ}0'0''W$). Les principaux sites d'études concernés pour le suivi des tortues en alimentation, les relevés de la biocénose, les relevés de densité et le suivi Capture-Marquage-Recapture sont les Anses d'Arlet (Grande Anse, Anse du Bourg d'Arlet et Petite Anse), l'Anse Chaudière, l'Anse Noire et l'Anse Dufour. L'ensemble de ces sites ont été sélectionnés selon les recommandations des partenaires locaux et des apnéistes ayant déjà participé aux missions de captures les années précédentes.

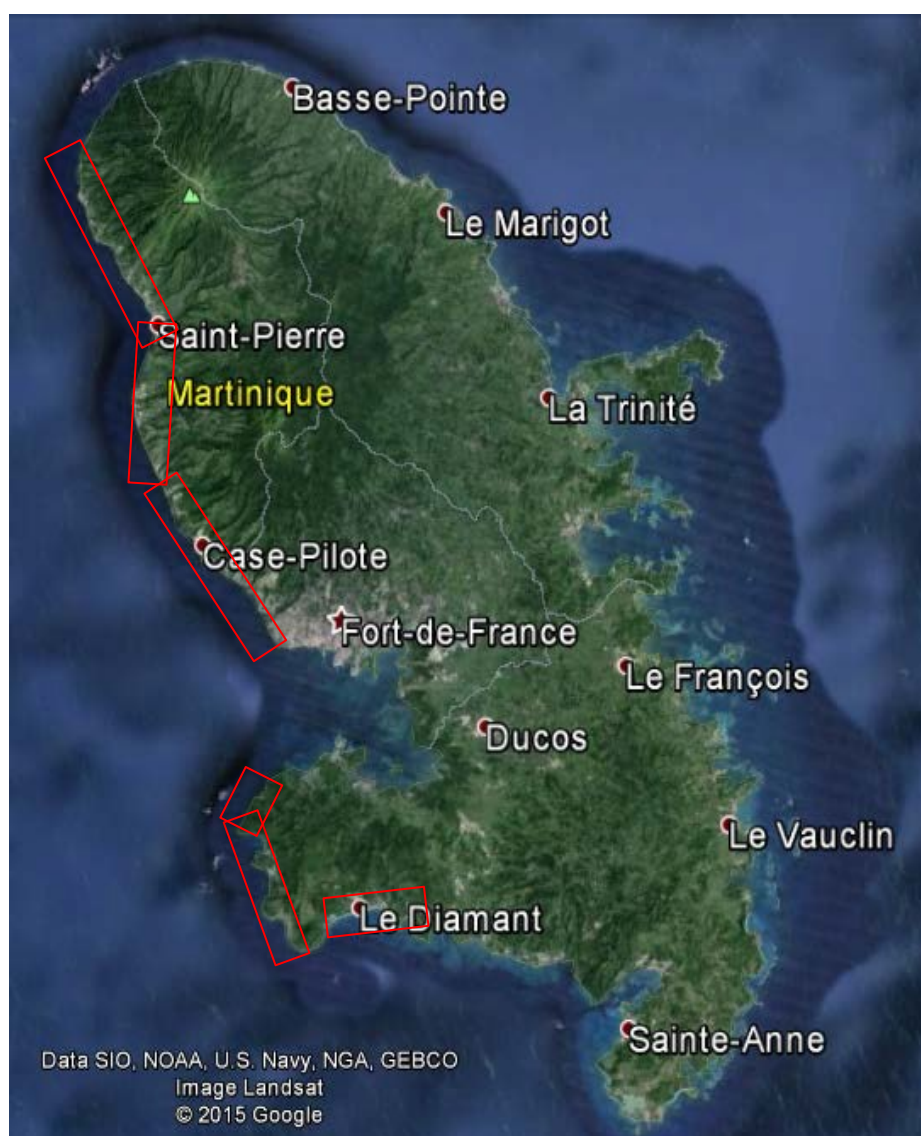


Figure 1 : Zones de capture

2. Suivi télémétrique des Tortues marines

2.1. Capture des tortues

L'opération de captures en mer s'est déroulée sur trois années (2013, 2015, 2016 et 2017) sur les secteurs suivants :

- Grande Anse d'Arlet (14.504073 N, -61.088057 W)
- Anse du Bourg (14.489681 N, -61.081575 W)
- Anse Chaudière (14.479618 N, -61.080262 W)
- Petite Anse (14.466590N, -61.070858 W)
- Anse Noire (14.528764 N, -61.089005 W)
- Anse Dufour (14.526277 N, -61.091167 W)
- Le Carbet (14.709010 N, -61.179811 W)
- Saint-Pierre (14.748277 N, -61.175753 W)
- Le Prêcheur (14.796820N, -61.221405 W)



Les captures sont effectuées à une profondeur comprise entre 2 et 20 mètres.

La capture de chaque tortue est réalisée par un binôme ou trinôme d'apnéistes, préférentiellement lorsque la tortue est en phase de repos ou d'alimentation.

En équipe : la tortue est encerclée et distraite pas les apnéistes, pendant que d'autres plongent pour attraper la tortue par l'arrière.

En binôme : lorsque l'animal est en phase d'alimentation (tête baissée), l'apnéiste plonge silencieusement et une fois arrivé à l'aplomb de l'animal, il le maintient au niveau des écailles nucales et des plaques pygales de la carapace. Une fois la tortue capturée, l'apnéiste la positionne contre son thorax, en lui maintenant les nageoires antérieures contre le plastron, puis remonte à la surface.

Cette méthode de capture nécessite de faire appel à des apnéistes de très haut niveau, appuyés eux-mêmes par d'autres apnéistes assurant leur sécurité et les aidant à maintenir la tortue en surface. Une autorisation préfectorale de manipulations de tortues est accordée au CNRS ainsi qu'aux personnes sous leur responsabilité pour la durée de cette mission. Rappelons que le dérangement intentionnel en dehors de l'étude est une infraction verbalisable.

2.2. Transport des tortues

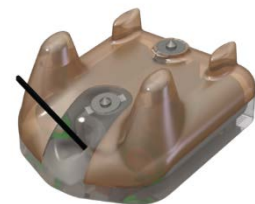
Une fois capturées, les tortues sont récupérées par une autre équipe située dans un zodiac (4 pers. max. à bord). La tortue est alors placée sur une frite en mousse, pour limiter ses mouvements afin qu'elle ne se blesse pas durant le trajet jusqu'au catamaran (12.6 x 7.4 m, 20 pers. max à bord) ou à terre sur le site du Club de plongée.

2.3. Pose des Balises Argos

Les balises Argos utilisées sont des modèles **Argos GPS Fastloc SPLASH10 F296A** (Wildlife Computers, USA, $n=10$ en 2013, $n=1$ en 2015, 86 x 85 x 29 mm, 192 g.), **Argos GPS SRDL** (SMRU, Ecosse, $n=9$ en 2015, 100 x 70 x 40 mm, 370 g.), **Argos SPOT 352** (Wildlife computer, USA, $n=12$ en 2016 et 2017, 72 x 56 x 22 mm, 129 g.) qui ont été déployées entre 2013 et 2017 sur des tortues vertes immatures proches ou ayant atteint la maturité sexuelle. La masse des modèles de balise utilisés n'a jamais excédé 2% du poids des individus équipés.



SPLASH10 F296A



Argos GPS SRDL

Argos SPOT 352

Une fois à bord, les animaux sont placés dans des enclos où sont réalisées les manipulations suivantes, afin de limiter la désorientation de l'animal au moment de son relâcher :

- la balise est fixée sur la carapace selon les étapes suivantes :

- o la carapace est alternativement nettoyée et dégraissée à l'aide d'un papier de verre (grain n°80) et d'un tissu imbibé d'acétone pour retirer les éventuels épibiontes, dégraisser la surface d'encollage et ainsi garantir une bonne fixation de la balise.

- o La balise est alors fixée sur la zone la plus haute de la carapace à l'aide d'une résine époxy inerte à prise rapide (PowerFast®), communément utilisée pour cette application.

- Pendant la période de séchage/durcissement de la résine,
 - o l'état de vigilance de l'animal est contrôlé en continu par une personne dédiée.
 - o Des photos sont prises de l'animal dans son ensemble et de ses profils faciaux pour alimenter la base de données d'identification individuelle et pour un usage de vulgarisation/diffusion auprès des médias.
- Une fois la résine durcie (le temps de séchage est inférieure à 60 mn), la tortue est remise à l'eau sur le lieu de la capture.

2.4. Acquisition des données (suivi satellitaire)

Ces instruments permettent d'enregistrer simultanément les données qui sont transmises au système satellite Argos. Les balises ont été programmées pour une durée de suivi comprise entre 4 mois et 2 ans, suivant le type de données attendues, telles que l'utilisation/sélection des habitats de développement en Martinique, les comportements de plongée, les trajectoires migratoires, les zones d'alimentation finales et enfin leurs zones de reproduction finales sur les différents continents (Amérique Centrale, Amérique du Sud, Caraïbes, Afrique, etc.), communes à celles des adultes.

2.5. Analyse des données

L'analyse des données sera réalisée par le CNRS-IPHC dans le cadre des thèses de Flora Siegwalt* et Lorène Jeantet**, Doctorantes au CNRS-IPHC, au sein du Département Ecologie, Physiologie et Ethologie (Strasbourg).

Les données ont été téléchargées quotidiennement via Argos Message Retriever (WC-DAP, Wildlife Computers-Data Analysis Programs). Afin de fournir une précision de localisation optimale et d'augmenter le nombre de positions disponibles pour contrebalancer les erreurs causées par la proximité de la côte. Parmi les 24 balises Argos posées, les 10 Balises GPS-SRDL ont été programmées pour enregistrer simultanément les emplacements Argos et GPS. L'intervalle d'échantillonnage GPS a été réglé à 15 min. Les estimations de position des balises argos (données Argos) ont été améliorées en appliquant un algorithme de filtrage de Kalman pour tenir compte de l'erreur Argos (CLS, Collecte Localisation Satellites, Toulouse, France). La proximité de la côte et l'éventuelle

erreur Argos ont fait que 51% des positions ont été trouvées sur terre après l'application du filtre de Kalman. Nous avons utilisé le produit altimétrique fourni par le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine Nationale (SHOM) à une résolution de 25 m² pour identifier ces positions erronées et les rejeter. Les positions associées à une vitesse de déplacement de plus de 10 km.h⁻¹ ont été écartées (8%), ainsi que celles associées à la classe de localisation Z (0,1%), considérées comme insuffisamment précises.

*2017-2020 **Flora Siegwalt** : Doctorat en Sciences de la Vie et de la Santé (Université de Strasbourg) Ecologie trophique de la tortue verte dans les Antilles françaises : Rôle et conséquences dans la dynamique des écosystèmes dans un contexte de colonisation d'*Halophila stipulacea* (Directeur de thèse : Chevallier Damien).

2017-2020 **Lorène Jeantet : Doctorat en Sciences de la Vie et de la Santé (Université de Strasbourg). Stratégies alimentaires et optimisation du comportement de plongée chez les tortues marines (Directeur de thèse : Chevallier Damien).

3. Suivi Capture-Marquage-Recapture (CMR)

Cinq campagnes de marquage ont été réalisées en 2013 ($n=1$), 2015 ($n=2$), 2016 ($n=1$) et 2017 ($n=1$).

Pour chaque tortue nouvellement rencontrée : l'individu est marqué d'un **transpondeur PIT** (Passive Integrated Transponder) de type ID-100 (TROVAN®) implanté dans le triceps droit. La présence du transpondeur nouvellement injecté est vérifiée à l'aide d'un lecteur manuel de type GR250 ou GR251 (TROVAN®). Pour chaque individu, il est noté la date, l'heure, l'espèce, le numéro du PIT, le numéro de bague (si présence), le numéro de Photo-identification, le lieu de capture, et autres observations utiles (état de santé de l'animal, numéro de balise, numéro sur la carapace, numéro de biopsie).

Depuis 2015, dans le cadre de *l'application de la photo-identification comme méthode alternative de suivi des populations de tortues marines aux Antilles*, chaque individu capturé fait l'objet d'une photo du profil gauche et droit de la tête.



4. Estimation de la densité de tortues marines

Plusieurs protocoles sont régulièrement utilisés pour mesurer la densité des tortues marines (Roos *et al.*, 2005, Sykora-Bodie *et al.*, 2017). En Martinique, il est compliqué de les appliquer car l'eau, parfois turbide, et la profondeur des sites rendent impossible le comptage aérien, en drone ou en avion. De plus, certaines anses, telles que Grande Anse, sont trop larges pour utiliser le protocole de snorkeling.

Afin d'obtenir une image plus précise du nombre de tortues présentes sur ces anses, et par soucis d'homogénéité, il a été décidé d'utiliser un bateau type zodiac tractant deux observateurs (Figure 2), équipés d'une bouée de sécurité et de masques et tubas. Le pilote du bateau suit des transects tracés au préalable sous QGIS puis intégrés sur le GPS Garmin 64S. Dès qu'une ou plusieurs tortues sont aperçues, un des observateurs le communique à un opérateur sur le bateau à l'aide de signes (Figure 3) indiquant le nombre de tortues vues simultanément, leur comportement et la direction de nage si elle est avérée. Le nom de l'observateur concerné est noté. L'opérateur signale l'observation au pilote du bateau qui prend alors un point sur le GPS. Ce dernier prend également un point à chaque début et fin de transect.

La surface prospectée par anse est calculée en hectares (ha) grâce à un buffer créé sous QGIS 2.18 autour des tracés des transects effectués. La densité est exprimée en nombre de tortues par ha et par anse ainsi qu'en nombre de tortues par ha d'herbier pour Grande Anse, Anse du Bourg et Anse Chaudière grâce aux cartographies des biocénoses benthiques.

La première estimation de la densité de tortues marines a été réalisée en bateau (zodiac DEAL Martinique) sur les anses (côté Caraïbes) suivantes :

- Grande Anse d'Arlet (14.504073 N, -61.088057 W)
- Anse du Bourg (14.489681 N, -61.081575 W)
- Anse Chaudière (14.479618 N, -61.080262 W)
- Petite Anse (14.466590N, -61.070858 W)
- Anse Noire (14.528764 N, -61.089005 W)
- Anse Dufour (14.526277 N, -61.091167 W)
- Grande Anse du Diamant (14.480066 N, -61.029353 W)

5.1. Constitution de l'équipe

Une personne est en charge du pilotage du bateau (Zodiac DEAL Martinique) qui suit un transect prédéfini sur un GPS (programmé en mode trace), en maintenant une vitesse constante. **Un Observateur (n°1 & 2)**, tracté par le bateau via une corde transmet à l'observateur n°2 des informations, à l'aide signes, sur les tortues observées en activité ou en repos. **Un opérateur** situé sur le bateau, relève et traduit les signes transmis par l'Observateur n°1 & 2.

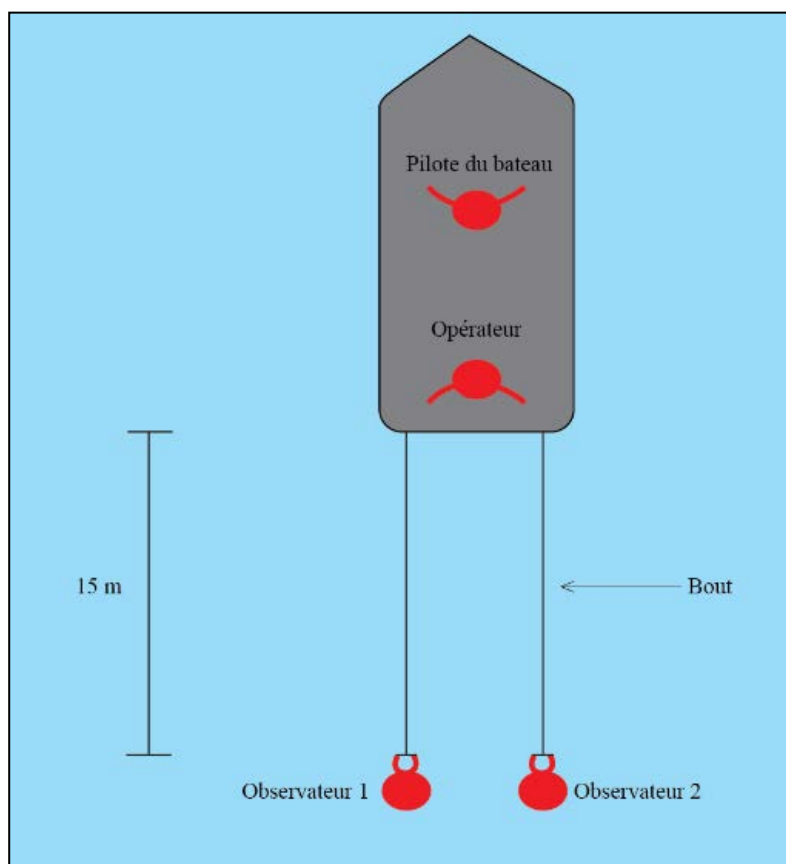


Figure 2. Schéma du dispositif utilisé pour le comptage de tortues



5.2. Manipulation des signes

- Les signes doivent être maintenus pendant une assez grande période pour être visible et compris par l'opérateur.
- Dans le cas où des signes concernant deux tortues différentes devraient s'enchaîner les uns à la suite des autres, ces derniers seront séparés par un contact de la main à la surface de l'eau dans le but de bien pouvoir les distinguer.

5.3. Les signes

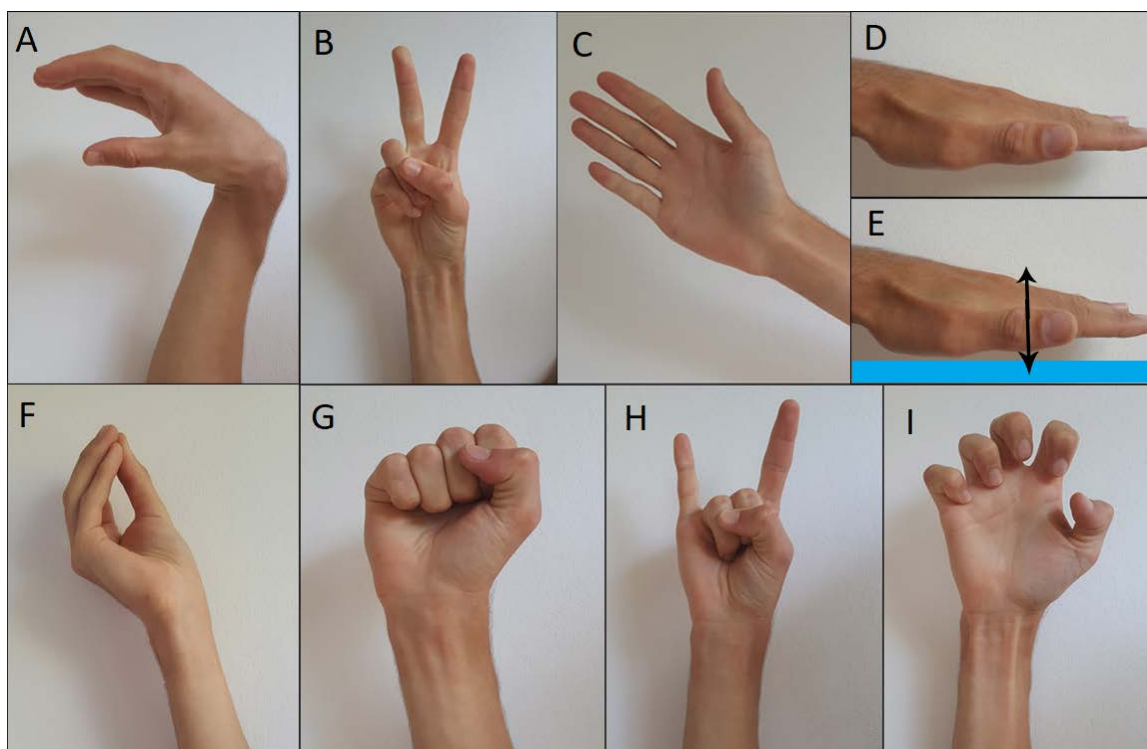


Figure 3. Signes utilisés lors du comptage de tortues. **A** : Alimentation, **B** : Nombre de tortues observées (ici 2), **C** : Transit (direction indiquée par le bras), **D** et **E** : profondeur où se situe la tortue, soit à mi-profondeur (**D**) soit au sol (**E**), **F** : Respiration / **G** : Repos / **H** : Interaction / **I** : Grattage.

5.4. Quadrillage de la zone

L'ensemble des relevés de densités ont été réalisés en suivant des transects prédéfinis en amont (figure 4). Le quadrillage de la zone d'étude (transects englobant l'ensemble des Anses) est intégré au GPS dès le début de l'étude afin que chaque relevé corresponde au transect prédéfini.

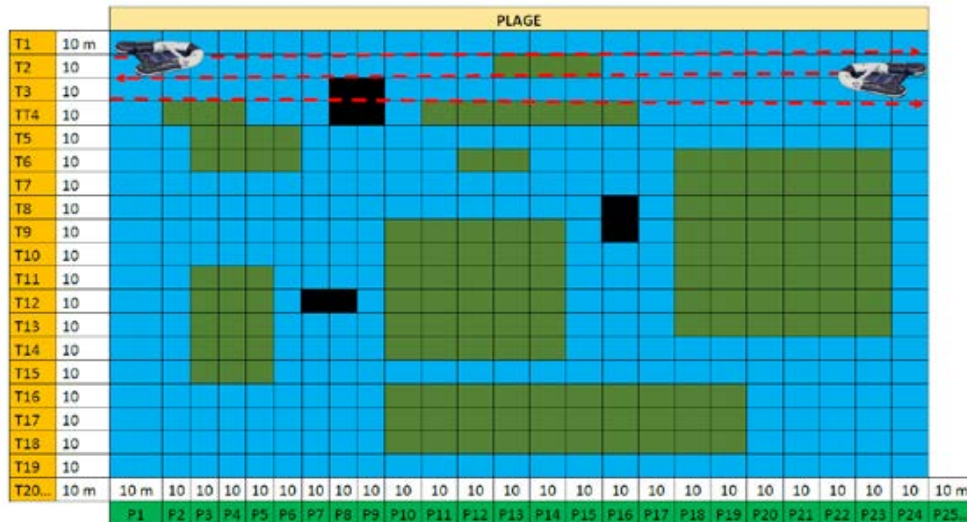


Figure 4. Représentation schématique du quadrillage de la zone d'étude

5. Suivi de la croissance

Afin d'affiner la relation taille-masse corporelle, de nombreuses mesures ont été réalisées au cours des campagnes CMR, telles que :

- la **longueur curviligne centrale de la carapace (CCL)**,
- les **longueurs curviligne gauche et droite de la carapace (LCCL)**,
- la **longueur de la queue**,

Les mesures de la longueur centrale sont réalisées à l'aide d'un mètre ruban souple, à partir du point-médian de l'écaille nucale jusqu'à l'écaille supracaudale centrale, gauche ou droite (Figure 5).

- la **largeur curviligne centrale de la carapace (CCCW)**,
- la **largeur haute de la carapace (HCCW)**,
- la **largeur basse de la carapace (LCCW)**.

La mesure de la largeur curviligne centrale (CCCW) est réalisée entre les limites des écailles costales 2 et 3, entre les limites des écailles costales 1 et 2 pour la largeur curviligne haute (HCCW) et entre les écailles costales 3 et 4 pour la largeur curviligne basse (LCCW) (Fig. 5).

Concernant la LCCW, les erreurs de mesures entre deux manipulateurs étant trop importantes, nous n'avons pas utilisé ces données.

- la **circonférence** des individus a été réalisée à la moitié de la longueur centrale. Les données n'ont pas été utilisées compte tenu du faible nombre d'individus mesurés.

- la **masse** de chaque individu à l'aide d'un dynamomètre électronique (masse max. : 600 kg).

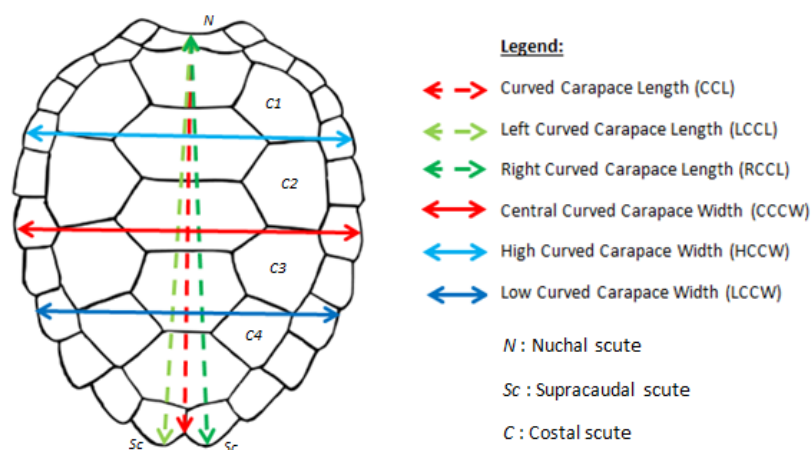


Figure 5. Représentation schématique des mesures réalisées sur les tortues vertes

6. Caractérisation des habitats - Suivi des herbiers

Dans le cadre de l'étude sur la sélection de l'habitat des tortues vertes, nous avons réalisé l'inventaire floristique des habitats les plus exploités par cette espèce sur Grande Anse, l'Anse du Bourg et l'Anse Chaudière. Les méthodes standards ont été mis en place pour estimer la composition spécifique, le taux de recouvrement et la biomasse disponible. Les résultats de ces relevés seront mis en relation avec ceux issus du suivi satellitaire des tortues vertes équipées de Balises Argos de 2013 à 2017 (sélection de l'habitat), ainsi que des observations directes des tortues en alimentation et des analyses isotopiques (sélection alimentaire). Ces résultats pourront également être intégrés dans les éventuelles bases de données régionales.

6.1. Quadrillage de la zone

L'ensemble des relevés (biocénose, bathymétrie) ont été réalisés en suivant les mêmes transects prédéfinis en amont (figure 4) dans le cadre de l'étude de l'estimation des densités de tortues marines. Le quadrillage de la zone d'étude (transects englobant l'ensemble des trois Anses) est intégré au GPS dès le début de l'étude afin que chaque relevé corresponde au transect prédéfini.

6.2. Transect Biocénose et Bathymétrie

Les relevés ont été réalisées tous les dix mètres dans ces baies, jusqu'à une profondeur de 20 m, sur l'ensemble des transects, à l'aide d'une caméra (Kit Gopro Hero2 filaire, Gopro Hero2 modifiée) reliée à un écran par un câble de plusieurs dizaines de mètres (Figure 6), ou d'un appareil photo via des scaphandriers autonomes.

Caméra (Kit Gopro Hero2 filaire, Gopro Hero2 modifiée) : La caméra est installée sur une structure permettant de prendre une photo « en piquée » de la biocénose située à l'intérieur du cadre (base de la structure, Figure 6). Une fois la structure posée au fond, l'opérateur 1 (sur le bateau) qui est en possession de l'écran, déclenche la photo lorsqu'il juge la netteté suffisante pour une analyse ultérieure. A chaque relevé, l'opérateur 2 note *le nom de l'opérateur, la date, l'heure, la position GPS du relevé, le numéro de Transect (ex : T4/P6), le numéro de la photo et la Bathymétrie (exemple dans le tableau 1)*. La date et l'heure de la caméra sont synchronisées (à la seconde près) avec l'heure du GPS et de la montre de chaque opérateur. L'utilisation de la caméra étant plus longue d'utilisation sur le terrain, les relevés ont été réalisés par la suite par des scaphandriers autonomes.

Scaphandriers autonomes : les photos sous-marines de quadras de 0,8 m² ont été réalisées tous les dix mètres dans ces baies, jusqu'à une profondeur de 20 m (Figure 7). Pour chaque photo réalisée, les coordonnées GPS ainsi que la profondeur ont été notées. Ce protocole a été effectué par deux plongeurs en scaphandre et un plongeur en palmes-masque-tuba en surface qui prend en note les coordonnées GPS et la profondeur du relevé.

Les données (caméra, appareil photo, coordonnées GPS, etc.) sont déchargées sur l'ordinateur à chaque fin de session de terrain et durant laquelle le CNRS-IPHC analyse

les photos sur un PC afin de définir le taux de recouvrement de chaque espèce.

Tableau 1. Exemple de relevé réalisé sur un transect

Nom de l'opérateur	Site	Date	Heure	Point GPS	Longitude	Latitude	Numéro transect	Numéro photo	Bathy.
CNRS IPHC	Grande anse	10/11/15	09:02:28	1	14,500365	-61,084303	T11P1	1	3,7
CNRS IPHC	Grande anse	10/11/15	09:03:04	2	14,500724	-61,084707	T11P2	2	3,9
CNRS IPHC	Grande anse	10/11/15	09:03:04	3	14,500845	-61,084717	T11P3	3	4,6
CNRS IPHC	Grande anse	10/11/15	09:03:47	4	14,499841	-61,084938	T11P4	4	5
CNRS IPHC	Grande anse	10/11/15	09:04:27	5	14,500061	-61,084951	T11P5	5	5,2

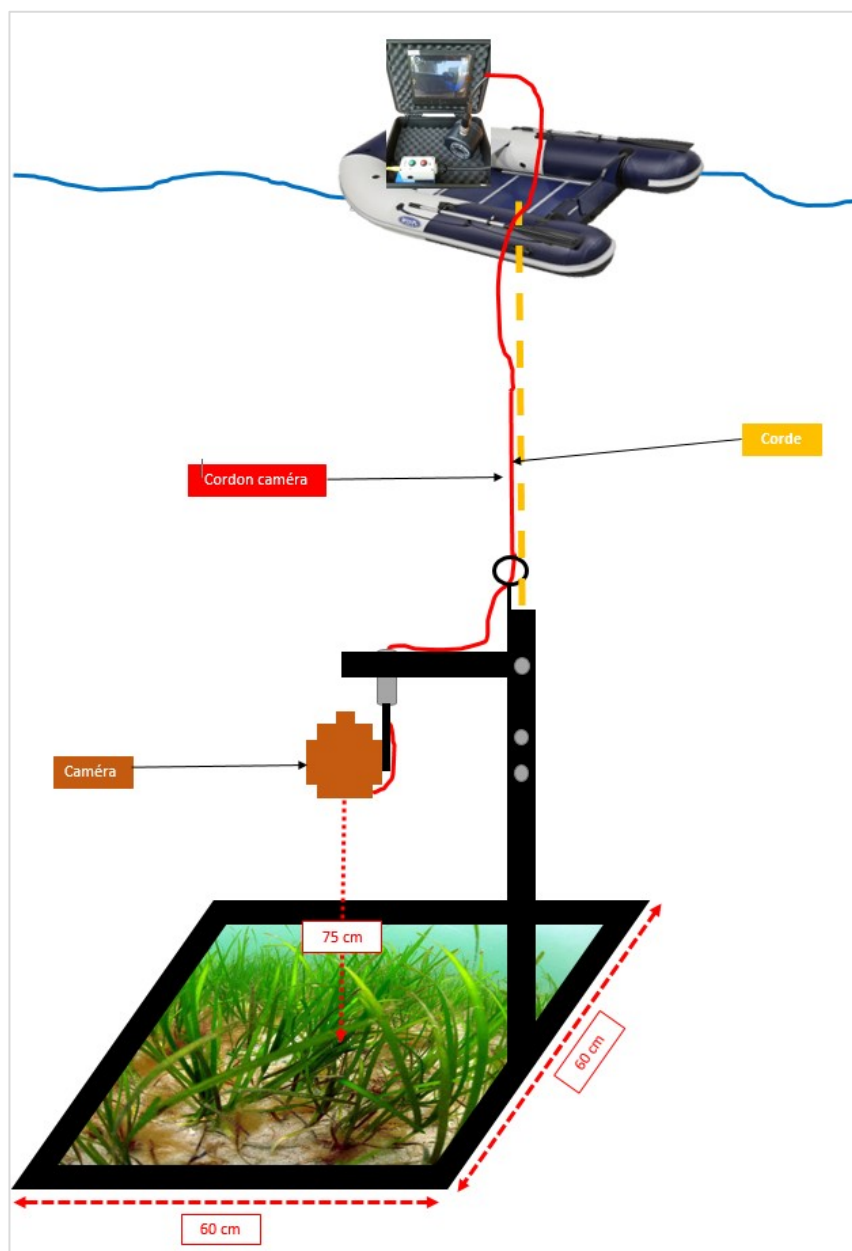


Figure 6. Représentation schématique du système d'acquisition (Kit GoPro Hero2 filaire) des données de relevé de la biocénose

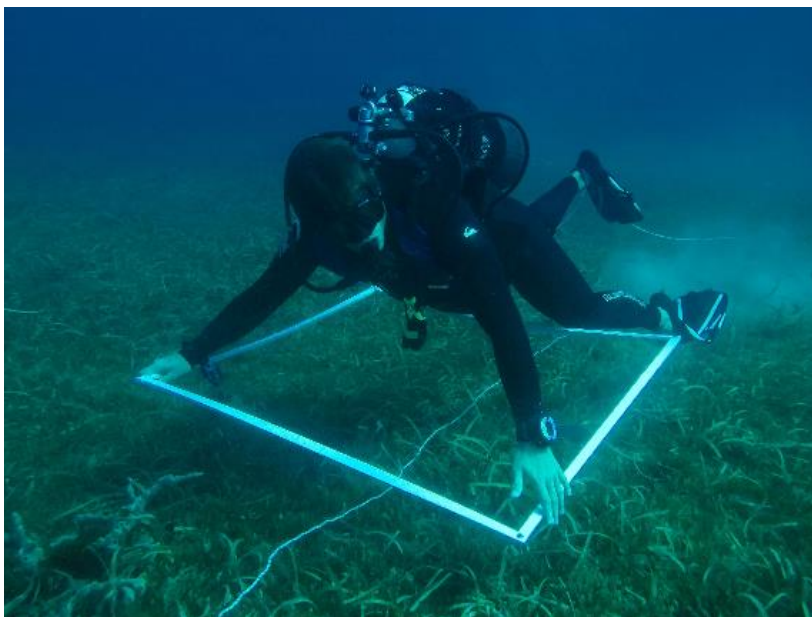


Figure 7. Acquisition des données de relevé de la biocénose en scaphandrier autonome

7. Signatures isotopiques (ou ratio isotopique)

L'analyse des isotopes stables a pour objectif d'utiliser la propriété qu'ont les tissus vivants de fixer intrinsèquement des informations relatives au régime alimentaire et la provenance géographique des aliments. Cette technique, permettant de tracer l'origine géographique d'espèces ou de certains lieux qu'elles utilisent (Hobson, 2004). Les atomes sont présents dans le milieu sous différentes formes et se distinguent par un nombre spécifique de neutrons. Chaque forme se nomme isotope (exemple : Carbone 13 ou 14 se nomment ^{13}C ou ^{14}C). On appelle ratio isotopique (ou signature isotopique) la proportion mesurée entre les différents isotopes d'un même atome à un endroit donné (Lormée, 2004). Lorsqu'elle se nourrit, la tortue va allouer une partie des nutriments, et donc des atomes ingérés, pour l'élaboration ou la restauration de certains tissus (écailles, os, muscles, globules sanguins, etc.). Ces tissus intégreront, pour un atome donné, le même ratio isotopique que celui contenu dans l'habitat (végétaux, eau, etc.) où elle s'est nourrit. La signature isotopique perdure selon la durée de vie de chaque tissu et plus ou moins longtemps au sein de l'organisme (quelques jours pour des globules sanguins, plusieurs mois à années pour des écailles, Hobson 2004).

7.1. Biopsies

Dans le cadre d'une étude sur les signatures isotopiques, une biopsie a été réalisée (au cours des campagnes CMR) avec un Bio-Punch ($\varnothing = 4$ ou 6 mm) stérile sur la nageoire antérieure des tortues vertes capturées en mer, ainsi que sur la partie la plus épaisse de l'écaille costale 2. La peau est préalablement désinfectée à l'aide d'une compresse stérile imbibée d'alcool dénaturé avant d'être localement anesthésiée par vaporisation d'un spray froid (ColdSpray®). Une fois le prélèvement de tissu achevé, la zone sera à nouveau désinfectée à l'aide d'une compresse imbibée de Bétadine®. Sur chaque type de tissus, des analyses de marqueurs chimiques de l'alimentation (isotopes stables du carbone et de l'azote) seront effectués, ce qui permettra de tracer les sources d'alimentation des tortues vertes et leurs habitats. Trois types de tissus sont généralement collectés car chacun d'eux incorporent l'alimentation à différentes échelles de temps : le sang incorpore l'alimentation sur plusieurs semaines, alors que la peau et les écailles incorporent l'alimentation sur plusieurs mois à plusieurs années, respectivement. Les résultats obtenus nous permettront de mieux comprendre l'alimentation des tortues et leurs variations spatio-temporelles. Une fois les échantillons et les données biométriques collectées, les animaux sont relâchés le plus rapidement possible.

Les prélèvements réalisés sur une journée sont conservés à bord du bateau dans une glacière avant d'être ramenés à terre pour conditionnement et conservation dans un congélateur à -20°C . D'autres prélèvements et observations pourront être réalisés à la demande des acteurs locaux du PNATMM.

7.2. Relevés de Phanérogames, algues et proies potentielles

Des échantillons de Phanérogames, macroalgues et proies potentielles (éponges, crabes, méduses, etc.) sont collectés tout au long de l'année (afin de déceler les variations temporelles des signatures isotopiques), sur chaque site d'étude. Les signatures isotopiques de ces sources potentielles d'alimentation seront associées avec celles issues des biopsies des tortues vertes.

7.3. Analyses isotopiques

Le rapport des isotopes stables correspond à la proportion mesurée entre deux formes d'un certain atome avec un nombre différent de neutrons. Lorsque ce rapport est comparé à un standard, il est appelé valeur isotopique ou " δ ". Dans notre étude, les valeurs isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ se réfèrent à $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$. Les signatures isotopiques des organismes sont utiles dans les analyses nutritionnelles, car elles renseignent sur le niveau trophique ainsi que sur l'habitat et les ressources alimentaires (Arthur et al., 2008). Pour mieux caractériser le régime des tortues vertes à partir de signatures isotopiques, des prélèvements tissulaires (biopsie au niveau du triceps) ont été réalisés sur le terrain lors des campagnes CMR en 2013, 2015 et 2016 à Grande Anse et Anse du Bourg, caractérisées par différentes associations et dominances végétales.

Les espèces végétales récoltées sur les deux sites pour la détermination des signatures isotopiques étaient les trois phanérogames d'intérêt (*T. testudinum*, *S. filiforme*, *H. stipulacea*) et les algues suivantes: *Acanthophora spicifera*, *Avrainvillea fulva*, *Avrainvillea nigricans*, *Caulerpa cupressoides*, *Caulerpa sertularioides*, *Cerarium ciliatum*, *Dictyota dichotoma*, *Halimeda incrassata* et *Penicillus capitatus*.

Les analyses isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été réalisées au laboratoire Littoral ENvironnement et Sociétés (LIENS, Université La Rochelle), utilisant la spectrométrie de masse, dans le cadre d'une collaboration avec le CNRS-IPHC.

8. Analyse de la sélection de l'habitat

Dans un premier temps, nous avons créé une carte matricielle composite (cellules de 1m^2), en utilisant QGIS 2.14.3 (2016), basée sur 16 classes mélangeant les proportions relatives des trois espèces de phanérogames (*H. stipulacea*, *S. filiforme*, *T. testudinum*) et les algues observées. Compte tenu que 7 classes n'ont jamais été utilisées par aucune des tortues suivies, et que d'autres classes semblaient être fonctionnellement équivalentes, nous l'avons simplifiée pour obtenir une carte de 8 classes, qui représentait la disponibilité des différentes classes d'habitats. L'utilisation de l'habitat a été calculée en fonction du temps passé par les tortues suivies ($n = 29$) dans les différentes cellules. Nous avons testé les ratios utilisation/disponibilité pour les 8 classes d'habitat à travers une analyse de composition (Aebischer et al. 1993). Le résultat attendu sous l'hypothèse nulle

(aucune préférence d'habitat, c'est-à-dire que toute classe est utilisée proportionnellement à sa disponibilité) a été déterminé en utilisant des permutations de Monte Carlo (10 000 répliquats) des étiquettes de classe. De plus, des tests de permutation par paires ont été effectués afin de comparer toute préférence relative ou évitement d'un couple de classes d'habitat.

9. Composition énergétique des plantes

Échantillonnage des plantes: Pour déterminer le contenu énergétique des plantes, des échantillons ont été prélevés de 2015 à 2017 à 12 endroits dans la baie de Grande Anse. Au moins 250 g de matière végétale fraîche ont été recueillis pour chacun des échantillons afin d'obtenir suffisamment de matière sèche (MS) afin de dupliquer les analyses. Le nombre d'échantillons par espèce dépend de leur disponibilité dans la zone. Par conséquent, nous avons décidé de recueillir 20 échantillons d'*H. stipulacea*, 15 échantillons de *T. testudinum* et 5 échantillons de *S. filiforme*, afin d'avoir un impact minimal sur les communautés d'herbiers marins. Il y avait trop peu d'algues pour permettre leur collecte.

Pesées et séchages: De retour au laboratoire, les rhizomes ont été séparés des feuilles avant la pesée de la matière fraîche (MF) de chaque échantillon ($\pm 0,1$ g). Ensuite, les feuilles ont été nettoyées et rincées 3 fois en eau douce afin d'éliminer les débris et les invertébrés, mais aussi les épiphytes et les algues. Les échantillons ont été essorés avec un séchoir à salade et pesés à nouveau ($\pm 0,1$ g) avant d'être séchés à 60°C dans un four pendant quatre jours ou jusqu'à ce que la masse soit constante. Ils ont été pesés à nouveau ($\pm 0,1$ g) et placés dans des sacs étanches étiquetés.

Préparation des échantillons pour la bombe calorimétrique: Afin de contrôler la qualité de la dessiccation, les échantillons ont été lyophilisés deux fois ou jusqu'à ce qu'on atteigne une masse constante (c'est-à-dire que les pesées successives d'un échantillon séché n'étaient pas différentes de plus de 0,1%). Par cette étape, les échantillons ont été déshydratés sous basse pression par sublimation de l'eau solide, ce qui a permis de déterminer la teneur totale en eau dans la MF. Ensuite, les échantillons ont été broyés (broyeur RETSCH ZM 200) en une poudre homogène qui a été lyophilisée à nouveau 48 h avant les analyses pour éliminer toute trace d'eau.

Détermination de la teneur en énergie: La valeur calorifique a été déterminée par l'utilisation d'une bombe calorimétrique Parr 6200 (Parr Instrument Co., Moline, Illinois, USA). L'énergie brute des échantillons a été déterminée après la combustion complète, par l'élévation de la température de l'eau (ΔT) dans le calorimètre, qui avait un équivalent calorifique: (CE) de 10116,4 J/°C. Les valeurs ont été corrigées pour la combustion des fils métalliques (E_{wire}) et la formation d'acides minéraux (acides nitrique et sulfurique) (E_{acids}). En tenant compte du poids de l'échantillon sec (W_{sample}), sa valeur calorifique (CV) a été calculée comme suit: $CV \text{ (J/g)} = [(CE \times \Delta T) - E_{\text{wire}} - E_{\text{acids}}] / W_{\text{sample}}$

L'analyse de l'échantillon précédent, la linéarité de la réponse de l'appareil a été évaluée sur toute sa gamme, la courbe obtenue (masse vs. énergie) avait un coefficient $R^2 > 0,999$. De plus, un étalon de pastilles d'acide benzoïque a été utilisé quotidiennement pour l'étalonnage (range de la valeur théorique $< 0,9\%$). A partir de la poudre de plante obtenue, des pastilles de 1 g ont été préparées et les échantillons ont été analysés en double (la différence moyenne entre les doublons était $< 1,17 \pm 1,79\%$). Le contenu énergétique de la MF a été calculé en utilisant la teneur énergétique moyenne de chaque échantillon et sa teneur en eau.

Analyses statistiques du contenu énergétique: Les analyses ont été réalisées à l'aide de la version 3.3.3 du logiciel R (2017). La normalité et l'homogénéité des variances ont d'abord été vérifiées pour chaque ensemble de données en utilisant respectivement les tests de Shapiro-Wilk et de Bartlett. Comme les hypothèses d'homoscédasticité n'ont pas toujours été respectées et en raison de la faible taille des échantillons, les tests-t de Welch à deux échantillons ont été sélectionnés. En premier lieu, le test a été utilisé pour comparer la teneur énergétique en MF entre les deux espèces indigènes *S. filiforme* et *T. testudinum*. Des échantillons de ces deux espèces ont ensuite été regroupés dans la catégorie des « espèces indigènes » afin d'aller au-delà de l'asymétrie de la conception de la collection. Nous avons ensuite tenté de détecter toute différence significative dans la teneur en énergie de la MF entre des plantes d'origines différentes, c'est-à-dire les plantes indigènes et l'espèce *H. stipulacea* introduite. Tous les tests statistiques ont été effectués en utilisant un niveau de signification de $\alpha = 0,05$. Les résultats sont exprimés en moyennes \pm écart-type.

10. Analyses génétiques

Extraction AND et Géotypage des Régions de Contrôles D-Loop

Des poinçons de biopsie ont été prélevés dans le tampon de lyse EasyMAG (BioMérieux, Marcy l'Etoile, France) à 4°C pendant une nuit, puis dans du tampon Tris-SDS et de la protéinase K à 56°C avant broyage. L'ADN a été isolé à l'aide du bio-robot NucliSENS EasyMAG® (BioMérieux, Marcy l'Etoile, France) en suivant des protocoles standards pour les tissus. Le culot d'ADN extrait a été remis en suspension dans du PPI H₂O et conservé à -20°C jusqu'à utilisation. Les amorces LCM15382 et H950 (Abreu-Grobois et al., 2006) ont été utilisées pour amplifier la région de contrôle (boucle D) de l'ADN mitochondrial (ADNmt) de 118 individus. Les PCR ont été réalisées en utilisant une procédure standard avec le kit BIOTAQ™ DNA Polymerase PCR (BioLine Reagents Limited, Londres, Royaume-Uni). La PCR a été réalisée dans une PCR de 48µL contenant 2µL d'ADN génomique, 5µL de tampon 10^x, 3µL de MgCl₂, 5µL de dNTP, 4µL de chaque amorce et 0.5µL de BIOTAQ DNA Polymerase (BioLine, Londres, Royaume-Uni). Les conditions de cyclage comprenaient une étape de dénaturation initiale à 95°C pendant 5 minutes, suivie de 36 cycles de dénaturation à 94°C pendant 30 secondes, un recuit de 30 secondes à 50°C et un allongement à 72°C pendant 30 secondes. Une dernière étape d'extension de 10 min à 72°C suivait le dernier cycle. Beckman Coulter Genomics a effectué le séquençage (Beckman Coulter Genomics, Takeley, Royaume-Uni).

Analyse du séquençage de l'ADN Mitochondrial D-Loop

Les séquences d'ADN ont été éditées et alignées avec Mega 6.06 (Tamura et al., 2013). La diversité génétique (H_s), la diversité nucléotidique (π) et la différenciation génétique (F_{ST} moyennée sur loci) (Weir et Cockerham 1984) ont été obtenues pour chaque population à partir d'Arlequin 3.5 (Excoffier et al., 1992) avec 99 999 permutations. La distribution des haplotypes a été établie à l'aide de DNASP 5.10.1 (Rozas et Rozas 1995, Rozas 2009) et les réseaux d'haplotypes ont été construits en utilisant l'algorithme du réseau de jonction médian mis en œuvre dans Network 5.0 (Bandelt et al. 1999). Des analyses de stocks mixtes ont été utilisées pour estimer les origines natales des juvéniles de tortues vertes échantillonnées en Martinique. Ces analyses suivent une approche bayésienne, estimant la contribution de différentes populations sources (colonies) à une population mixte (Bolker et al., 2007). Les haplotypes trouvés dans les aires d'alimentation, qui ne peuvent pas être retracés jusqu'à la population source

(haplotypes «orphelins»), ont été exclus des analyses. De la même manière, les haplotypes trouvés dans les colonies mais pas dans les aires d'alimentation de Martinique ont été exclus des analyses. L'approche bayésienne *many-to-one* des analyses de stocks mixtes a utilisé et évalué la contribution de chaque population nicheuse à la population martiniquaise en considérant que chaque colonie analysée aurait la même probabilité de contribuer au stock mixte. Le diagnostic de Gelman et Rubin (1992) a permis de tester la force de convergence des chaînes. Les facteurs de rétraction estimés proches de 1 indiquent la convergence, et les valeurs acceptables sont inférieures à 1,2 (Kass et al., 1998).

11. Observation des tortues en alimentation-Budget temps

11.1. Observations directes (visuelles)

Le suivi comportemental des tortues vertes en alimentation a débuté en 2015 sur les deux Anses (Grande Anse d'Arlet et Anse du bourg) à partir d'observations directes. La méthode d'observation des tortues en alimentation est basée suivant le protocole indiqué dans la thèse de Katia Ballorain (2010). Ainsi, l'observation des tortues s'effectue en binôme (un observateur à la surface de l'eau et un observateur sous l'eau, tous les deux munis de palmes, masque et tuba). A chaque observation d'une tortue, un point GPS est enregistré afin de localiser la position de l'animal (information qui pourra, par la suite, être mise en relation avec les données biocénoses). Compte tenu du passage de bateaux à moteur dans l'anse, le binôme, équipé d'une bouée de signalisation, permet également d'assurer la sécurité de l'observateur.

Une approche à allure faible et distante est nécessaire pour ne pas perturber et éviter la fuite de la tortue. Lorsqu'une tortue est repérée, l'observateur se place de manière à minimiser son dérangement, en faisant en sorte de ne pas rester au-dessus d'elle, afin d'éviter d'être dans la trajectoire où celle-ci pourrait remonter respirer. L'observateur se place ainsi à l'arrière ou sur les côtés de la tortue, à une distance de 3 à 4 mètres minimum. Il peut augmenter cette distance lorsque la visibilité le permet. Les sites d'études sont fréquentés par un grand nombre de touristes et résidents, « tolérés » par les tortues, qui ne semblent pas affecter leur comportement.

Ainsi, il a été considéré que la présence d'un observateur n'altérerait pas le comportement

de la tortue, sous réserve de respecter les conditions et comportements indiqués plus haut. A chaque observation, l'observateur en surface notait la *météo*, la *visibilité verticale et horizontale*, la *position GPS du début et de la fin de l'observation*. L'observateur, muni d'une plaquette immergeable, note toutes les informations concernant la tortue observée, à savoir *la date, l'heure, le point GPS, l'activité* (alimentation, repos, déplacement, fuite, respiration, etc.), *le type d'aliment prélevé, l'espèce prélevée, la durée de chaque plongée, le substrat de l'habitat* (sable, herbiers, rochers, etc.) et toutes autres *observations complémentaires* sur l'individu (numéro sur la carapace de la tortue, inscrit lors de la mission de capture de 2015, estimation de la taille de l'individu, présence de *fibropapillomavirus*, blessures, balise Argos, caméra, etc.). De plus, le plongeur est muni d'un GPS programmé en mode « trace » (placé en surface sur une planche de natation et relié au plongeur), ce qui lui permettra ainsi d'obtenir indirectement le « parcours » des tortues suivies.

Les résultats obtenus à partir des observations des tortues en alimentation pourront être mis en relation avec ceux issus **(1)** du suivi satellitaire des tortues équipées de Balises Argos GPS en 2015, **(2)** des relevés de la biocénose (sélection de l'habitat) et **(3)** de l'analyse isotopique (sélection alimentaire) et **(4)** des données issues des caméras embarquées.

11.2. Observation directe avec caméra GoPro

Afin de mieux comprendre l'utilisation des ressources des tortues vertes, le comportement de recherche alimentaire et évaluer le budget temps alloué à chaque activité (% de temps dédié aux principales activités telles que l'alimentation, le repos, les mouvements verticaux et horizontaux, la respiration, les rapports sociaux, etc.), les tortues sont enregistrées en continu à l'aide d'une caméra vidéo haute définition GoPro Hero4, programmée avec une résolution de 720 à 60 fps, munie d'un boîtier étanche à 40m. Ces observations sont réalisées en trinôme (en palmes, masques et tuba) afin de pouvoir effectuer une rotation toutes les heures (ou demi-heure) dans le cas où le suivi d'une tortue est possible durant plusieurs heures. Ainsi, la durée de la session d'enregistrement en continu pour chaque observateur, muni de la caméra Go pro, n'excède pas une heure. Un observateur se situe à la surface de l'eau, muni d'une bouée de signalisation et d'un GPS programmé en mode « trace » (placé en surface sur une

planche de natation et relié au plongeur), ce qui lui permettra ainsi d'obtenir indirectement le « parcours » des tortues suivies. L'observateur en surface permet non seulement d'assurer la sécurité du plongeur, mais également de sensibiliser les touristes qui s'approchent de la zone d'observation. Afin de pouvoir enregistrer l'animal à distance, sans le perturber, on utilise une perche télescopique sur laquelle est installée la caméra avec un angle de 90°, de sorte à ce que la caméra ait un angle de vue optimal. L'approche de l'animal est similaire à celle opérée pour l'observation visuelle. Les enregistrements sont réalisés entre 7H et 19H tout au long de la période de suivi, en décalant les heures d'enregistrement (7H à 12H, 11H à 14H et 14H à 19H), afin de couvrir au maximum les activités des tortues au cours de la journée. L'observateur dirige la caméra vers la tête de l'animal et approche lentement jusqu'à ce qu'il soit à une distance de 4 à 6 mètres de la tortue. Si l'animal réagit à la présence de l'observateur, celui-ci doit reculer de quelques mètres, tout en continuant à enregistrer en direction de la tortue. Si la tortue retrouve un comportement « normal », c'est à dire continu par exemple de s'alimenter au bout de quelques secondes ou minutes, l'observateur poursuit l'enregistrement. Dans le cas contraire, il doit abandonner cette tortue pour en rechercher une nouvelle. Chaque animal doit être suivi durant 35 à 45 mn, ou bien jusqu'à ce qu'il soit dérangé (plongeur, pêcheur, tortue, etc.) et prenne la fuite, ou alors jusqu'à ce que la tortue se déplace dans des zones qui ne sont plus accessibles pour l'observateur. Durant le suivi, l'observateur devra impérativement diriger la caméra en direction de la tête de la tortue, suivre l'animal par derrière et limiter les mouvements et bruits. Les résultats obtenus à partir des observations des tortues en alimentation pourront être mis en relation avec ceux issus **(1)** du suivi satellitaire des tortues équipées de Balises Argos GPS en 2015, **(2)** des relevés de la biocénose (sélection de l'habitat) et **(3)** de l'analyse isotopique (sélection alimentaire) et **(4)** des données issues des caméras embarquées.

Les données sont téléchargées sur l'ordinateur à chaque fin de session de terrain dans des dossiers individuels. Les vidéos sont ensuite recueillies et analysées sur PC, et les observations sont consignées dans un tableur Excel (Figure 8). Les critères suivants sont enregistrés :

- le temps d'apnée,
- la taille de la tortue (qualitatif),
- l'activité principale (nage, alimentation, respiration, chasse, repos, gratte etc.),

- le détail de l'activité (détails supplémentaires sur l'activité principale),
- évènement particulier (rencontre de tortues ou autres évènements non banales),
- le substrat de l'habitat (herbier, sable, roche, corail ou combinaison de plusieurs substrats),
- le type de phanérogame, algue ou proie ingérée,
- signes distinctifs de la tortue (bagues, balise Argos, maladie, tâches particulières...)
- données GPS.

A	B	C	D	E	F		G	H	I	J		K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W
1	Lieu	Date	Nom Vidéo	Número d'observation	Waypoint 1		Heure de début d'année	Heure de fin d'année	Waypoint 2		Météo	Niveau de Mer	Vitesse vent	Visibilité verticale	Observateur	Heure de début vidéo	Durée Total observation	Début de l'année	Fin de l'année	Temps sans	Temps sans Est	Activité/comportement principale		
2					Latitude	Longitude			Latitude	Longitude														
3	Grande Azee			1			15:40:59	15:41:43										00:00:00	00:00:44	00:00:44	44.00		Alimentation	
4	Grande Azee			1			15:41:44	15:41:52										00:00:45	00:00:53	00:00:08	8.00		None	
5	Grande Azee			1			15:41:52	15:43:42										00:00:53	00:02:43	00:01:50	110.00		None	
6	Grande Azee			1			15:43:43	15:45:01										00:02:44	00:04:02	00:01:08	78.00		None	
7	Grande Azee			1			15:45:02	15:45:11										00:04:03	00:04:12	00:00:09	9.00		None	
8	Grande Azee			1			15:45:12	15:54:18										00:04:13	00:15:19	00:09:06	546.00		None/Alimentation	
9	Grande Azee			1			15:54:19	15:54:26										00:15:20	00:15:27	00:00:07	7.00		None	
10	Grande Azee			1			15:54:27	15:54:34										00:15:28	00:15:35	00:00:07	7.00		None	
11	Grande Azee			1			15:54:35											00:15:36	00:17:43	00:02:05	235.00		Alimentation	
12	Grande Azee			1				16:00:01										00:17:44	00:17:53					
13	Grande Azee			1			16:00:02	16:00:01										00:17:54	00:18:04	00:00:05	5.00		None	
14	Grande Azee			1			16:00:03	16:00:23										00:18:05	00:18:40	00:00:35	35.00		None	
15	Grande Azee			1			16:00:23	16:02:27										00:18:40	00:19:44	00:02:04	124.00		None/Alimentation	
16	Grande Azee			1			16:02:28	16:02:33										00:19:45	00:19:50	00:00:05	5.00		None	
17	Grande Azee			1			16:02:34	16:02:39										00:19:51	00:19:56	00:00:05	5.00		None	
18	Grande Azee			1			16:02:40	16:11:59										00:19:57	00:19:05	00:08:48	538.00		Alimentation	
19	Grande Azee	02/06/2016		1			16:11:59	16:12:08										00:19:16	00:19:25	00:00:09	9.00		None	
20	Grande Azee			1			16:12:08	16:12:12										00:19:25	00:19:29	00:00:04	4.00		None	

Figure 8. Aperçu des données brutes issues des vidéos enregistrées avec les GoPro

11.3. Caméra embarquée

Le suivi par caméra embarquée, complémentaire au suivi par observation directe (visuelle et par caméra GoPro), permettra d'identifier avec précision les ressources sélectionnées par les tortues vertes et les différents habitats utilisés. Nous pourrions ainsi déterminer les préférences alimentaires de cette espèce en fonction des variables environnementales



(température, luminosité, profondeur, salinité, composition des herbiers, etc.) et des paramètres intrinsèques des individus (sexe, taille, masse, présence de pathogènes, etc.). Une caméra (CATS Diary Cam WIFI basic, 1920 x 1080 px FullHD, jusqu'à 60 fps, 115 mm x 40 mm de diamètre, CATS Allemagne) sera couplée à un enregistreur de plongée (GPS, accéléromètre, gyromètre, magnétomètre, hydrophone, pression, température, luminosité, salinité, CATS Allemagne), permettant de caractériser les profils de plongées, l'activité de l'animal et les caractéristiques de son environnement in situ. Le départ de l'enregistrement des caméras est programmé pour être différé de quelques heures afin de limiter les comportements liés au stress de la capture et de la manipulation. Les caméras sont programmées de telle façon à ce qu'elles obtiennent une durée d'enregistrement allant jusqu'à 30 heures non-stop. Tous les instruments sont

rassemblés et synchronisés pour constituer une seule unité, et des antennes VHF et Argos permettent de localiser le système embarqué dès sa remontée à la surface de la mer. Le dispositif est fixé sur l'écaïlle centrale la plus proche de la tête, via des ventouses ou des serflex reliés à des drop-off programmés pour les briser 1 heure après la fin de l'enregistrement prévu. Il est donc possible de programmer le temps de relargage du système à l'heure près. Le déploiement d'une caméra est donc prévu pour une durée de 31 heures (maximum) avant que les caméras ne se libèrent automatiquement de l'animal.



12. Etude des comportements-Validation des signaux accélérométriques-Budget temps en Bassin (Aquarium et Centre de soin)

Cette étude s'inscrit dans la thèse de Lorène Jeantet (2017-2020, Sciences de la Vie et de la Santé, Université de Strasbourg) intitulée « Stratégies alimentaires et optimisation du comportement de plongée chez les tortues marines » (Directeur de thèse : Chevallier Damien).

L'objectif est d'étudier comment les tortues marines ajustent leur comportement de plongée à la surface (où elles respirent) et la profondeur à laquelle elles s'alimentent en fonction des variations environnementales et de déterminer leur bilan énergétique pour chaque activité. La combinaison des données comportementales aux données spatiales permettra de caractériser les habitats optimaux des tortues marines, et de définir des zones de conservation adaptées à leurs besoins. Les données obtenues permettront d'avoir une première approche des caractéristiques de l'utilisation de l'espace par ces espèces d'enregistrer avec précision les activités et les comportements détaillés de chaque individu selon les paramètres environnementaux et le type de ressources alimentaires.

Dans un premier temps, nous avons effectué des tests sur des tortues marines présentées dans des bassins (tortue verte, imbriquée et caouanne). Ces tests se traduisent par **1)** la pose d'une plateforme équipée d'une caméra embarquée ainsi qu'un enregistreur de données, composé d'un *accéléromètre 3D*, d'un *magnétomètre*, d'un *gyroscope* et de *capteurs PTL* (Pression, Température, Luminosité) **2)** l'enregistrement

vidéo de leurs comportements par des caméras extérieures. Ces données vidéo sont utilisées pour corréler les signaux de l'enregistreur avec le comportement de chaque tortue. Ainsi, nous devrions obtenir des postures corporelles et certains comportements dynamiques des tortues.

Dans un deuxième temps, nous avons équipé des tortues vertes avec des loggers combinant Accéléromètre 3D-Magnétomètre-Gyroscope-PTL-GPS en Martinique entre février et mai 2018.

12.1. Test du matériel employé

- Caméras numériques (n=3) :

o *Au CNRS de Strasbourg :*

- o Test des différentes résolutions d'images en fonction de la mémoire (cartes SD 32 Go) et l'autonomie de la batterie.
- o Tester la qualité de l'image rendue selon les différents niveaux de lumière.

o *En bassin :*

- o Les caméras ont été testées quelques jours avant la pose des loggers, afin de vérifier les différentes positions pour obtenir le meilleur champ de vision possible, tout en ayant une bonne qualité d'image à différents horaires de la journée.
- o Les caméras ont été installées à l'extérieur des bassins d'exposition.
- o Les caméras seront alimentées électriquement (220 V).
- o L'heure des caméras a été réglé à l'horloge internationale.

- CATS-Cam multi-sensor platform (n=3) :

- o Ces enregistreurs de données combinent *Enregistrement Vidéo, Pression, Température et Luminosité, l'Accélération 3D, la Vitesse angulaire et la Magnétométrie 3D.*
- o Les repères horizontaux et verticaux des accéléromètres ont été testés
- o L'heure des caméras a été réglé à l'horloge internationale.

12.2. Préparation du matériel et des animaux pour les tests

- **Au CNRS de Strasbourg :**
 - Fiches de terrain où seront détaillées la date et l'heure de toutes les actions faites au cours des expériences, les paramètres d'utilisation du matériel, les informations concernant l'individu (sexe, âge, masse), l'identifiant du logger (N°ID) posé sur chaque animal, la masse des éléments posés sur l'individu (logger), les effectifs présents et les informations les concernant (nom, prénom, fonction, appartenance).
 - La CATS-cam est fixée sur la dossière de la tortue à l'aide de trois **ventouses** (figure ci-dessous).



Exemple du dispositif de fixation de la plateforme CATS-Cam sur une tortue verte.

- **En bassin:**
 - Les responsables et agents des aquariums ont été prévenus des expériences qui vont être réalisées dans les bassins d'exposition afin de ne pas déranger l'animal étudié.
 - Si intervention des agents dans les bassins d'exposition durant la manip, il faut noter le type d'intervention et la date-heure.
 - Les dates et plages horaires de distribution de l'alimentation ont été définies.
 - Les animaux ne devaient pas être nourri la veille des expériences.

12.3. Expériences (par ordre chronologique)

- **En bassin: Expérience sur Tortue verte, imbriquée et Caouanne**
 - Mise en route des CATS-Cam. Noter la date et l'heure. Faire des Photos afin d'avoir un repère temporel de la manip (régler date et heure de l'appareil photo).
 - Laisser les CATS-Cam immobiles dans l'eau 2 minutes pour identifier le bruit. Date et Heure notées.
 - 2 Tests repères *horizontaux* et *verticaux* (10 mouvements dans chaque direction) pour chaque accéléromètre – Date et Heure notées pour les deux tests.
 - Déclenchement des caméras 15 min avant le lâcher de la tortue – Vérification de la date et l'heure des caméras – Noter date et heure.
 - **9H** : Capture de la **tortue Caouanne**- Pesée –Mesure (longueur, largeur) Pose du logger – Noter date et heure - Photos
 - A partir du moment où le logger est en marche, effectuer les remises en aquarium selon les plages horaires définies préalablement – Laisser les animaux au calme après chaque remise en aquarium (aucune intervention durant les 24h qui suivent) – Vérifier continuellement le bon fonctionnement des caméras (1 observateur / aquarium d'exposition).
 - Si pas de possibilité de prises de vue nocturne – Eteindre la caméra la nuit.
 - La durée de la manip devra durer minimum 24h, donc l'autonomie des loggers et des caméras devra être adaptée en conséquence.
 - A la fin de la manip :
- **Recapture de la tortue** dans le bassin d'exposition
 - Noter date et heure - Photos
 - Enlèvement du logger – 2 Tests repères *horizontaux* et *verticaux* devant caméra (10 mouvements dans chaque direction) pour chaque accéléromètre – Noter la date et l'heure pour les deux tests.
 - Eteindre les loggers – Noter date et heure
 - Eteindre la caméra – Enlever le dispositif – Noter date et heure

C. Résultats obtenus

1. Ecologie trophique de la tortue verte sur les zones de développement

1.1. Caractérisation des habitats-Suivi des herbiers

En 2016 et 2018, 4419 relevés ont été réalisés à Grande-Anse, Anse du Bourg et Anse Chaudière. La surface couverte par les relevés réalisés en 2016 représente 62 ha pour Grande-Anse et 71 ha pour l'Anse du Bourg et Anse Chaudière (Figure 9). La surface couverte par les relevés réalisés en 2018 représente 52 ha pour Grande-Anse. Les relevés sont actuellement en cours pour l'Anse du Bourg et Anse Chaudière (Figure 9).

	Surface étudiée (m ²)		
	2016	2018	Surface commune
Grande Anse d'Arlet	62 ha	52,1 ha	45,3 ha
Anse du Bourg d'Arlet – Anse Chaudière	71 ha	<i>Relevés en cours</i>	

Figure 9. Surfaces couvertes par les relevés sur les trois sites en 2016 et 2018

L'analyse du taux de recouvrement par espèce et par relevé a été réalisé sur les 3 baies et a permis de réaliser la cartographie de la biocénose avec le taux de recouvrement par espèce et leur répartition sur les trois anses (Figures 10).

X	Y	date	heure	Name	Taux de recouvrement				Herbier multispecificque
					Thalassia	Syringodium	Halophila	Algae	
-61.086128	14.502887	10/04/2018	13:54	1	0,125	0,125	0,000	0,000	TS
-61.086163	14.502987	10/04/2018	13:56	2	0,060	0,375	0,000	0,000	TS
-61.08621	14.503073	10/04/2018	13:56	3	0,060	0,375	0,000	0,000	TS
-61.086259	14.503171	10/04/2018	13:57	4	0,125	0,375	0,375	0,000	TSH
-61.086292	14.503277	10/04/2018	13:58	5	0,125	0,375	0,375	0,000	TSH
-61.08631	14.503374	10/04/2018	13:59	6	0,060	0,625	0,000	0,060	TSA
-61.086337	14.503472	10/04/2018	14:00	7	0,125	0,000	0,875	0,000	TH
-61.086383	14.503568	10/04/2018	14:00	8	0,125	0,000	0,875	0,000	TH
-61.086422	14.503657	10/04/2018	14:01	9	0,125	0,000	0,875	0,000	TH
-61.086455	14.503731	10/04/2018	14:02	10	0,125	0,000	0,875	0,000	TH
-61.086498	14.503829	10/04/2018	14:03	11	0,060	0,000	0,875	0,060	THA

Figure 10. Exemple de résultats obtenus à partir des relevés biocénoses, sur le taux de recouvrement par espèce sur les Anses d'Arlet.

Relevés 2016 (Grande Anse, Bourg et Anse Chaudière)

Les résultats obtenus et les représentations cartographiques (Figures 11) montrent qu'*Halophila stipulacea* domine sur les trois anses (84,4±9,7%), suivi de *Thalassia* (55±4%) et de *Syringodium* (29,3±3%). Les algues sont également très représentées sur les trois anses (58,1±3,77%).

	Recouvrement total (%)			
	Halophila stipulacea	Thalassia testudinum	Syringodium filiforme	Algae
Grande Anse 2016	91,69	52,17	31,50	55,46
Bourg 2016	78,00	57,85	27,21	60,80
Moyenne	84,84	55,01	29,35	58,13
SD	9,68	4,01	3,04	3,77

Relevés 2018 (Grande Anse)

Les résultats obtenus et les représentations cartographiques (Figures 12) montrent qu'*Halophila stipulacea* domine sur Grande anse (91,2%), suivi de *Thalassia* (62%) et de *Syringodium* (29,8%). Les algues sont également très représentées dans cette anse (61,8%).

	Recouvrement total (%)			
	Halophila stipulacea	Thalassia testudinum	Syringodium filiforme	Algae
Grande Anse 2018	91,23	62,43	29,79	61,80

Grande Anse 2016 vs. 2018

Les résultats obtenus sur la surface commune aux deux relevés (45,3 ha), montrent que la répartition d'*Halophila stipulacea* n'a pas évolué entre 2016 et 2018, et s'est même stabilisée (-0,46%), alors que *Syringodium* semble en diminution (-1,72%). En revanche, la répartition de *Thalassia* et des algues ont augmenté respectivement de 10% et 6 % (Figure 13). Les cartes de dominance des espèces au sein des biocénoses benthiques de Grande Anse de 2018 (figures 11 & 12) montre qu'*H. stipulacea* est toujours la phanérogame dominante.

	Recouvrement total (%)			
	Halophila stipulacea	Thalassia testudinum	Syringodium filiforme	Algae
Grande Anse 2016	91,69	52,17	31,50	55,46
Grande Anse 2018	91,23	62,43	29,79	61,80
Evolution	-0,46	10,26	-1,72	6,34

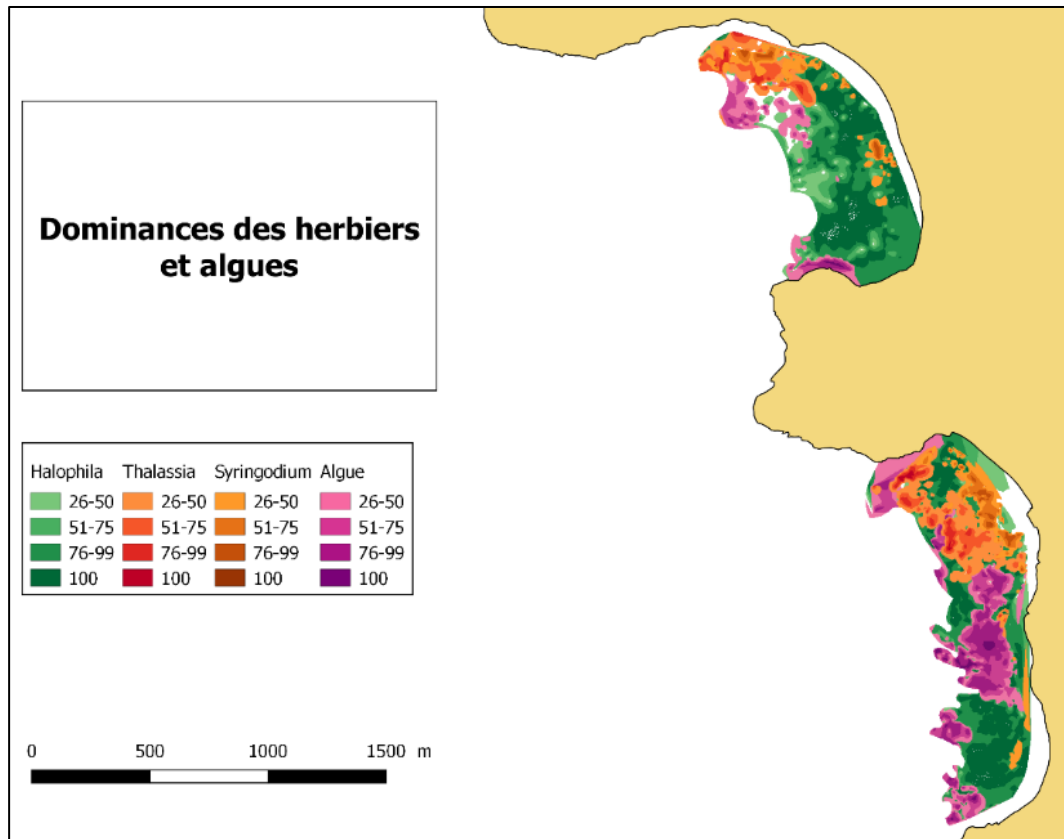


Figure 11. Répartition spatiale des Phanérogames et Algues sur les Anses d'Arlet en 2016

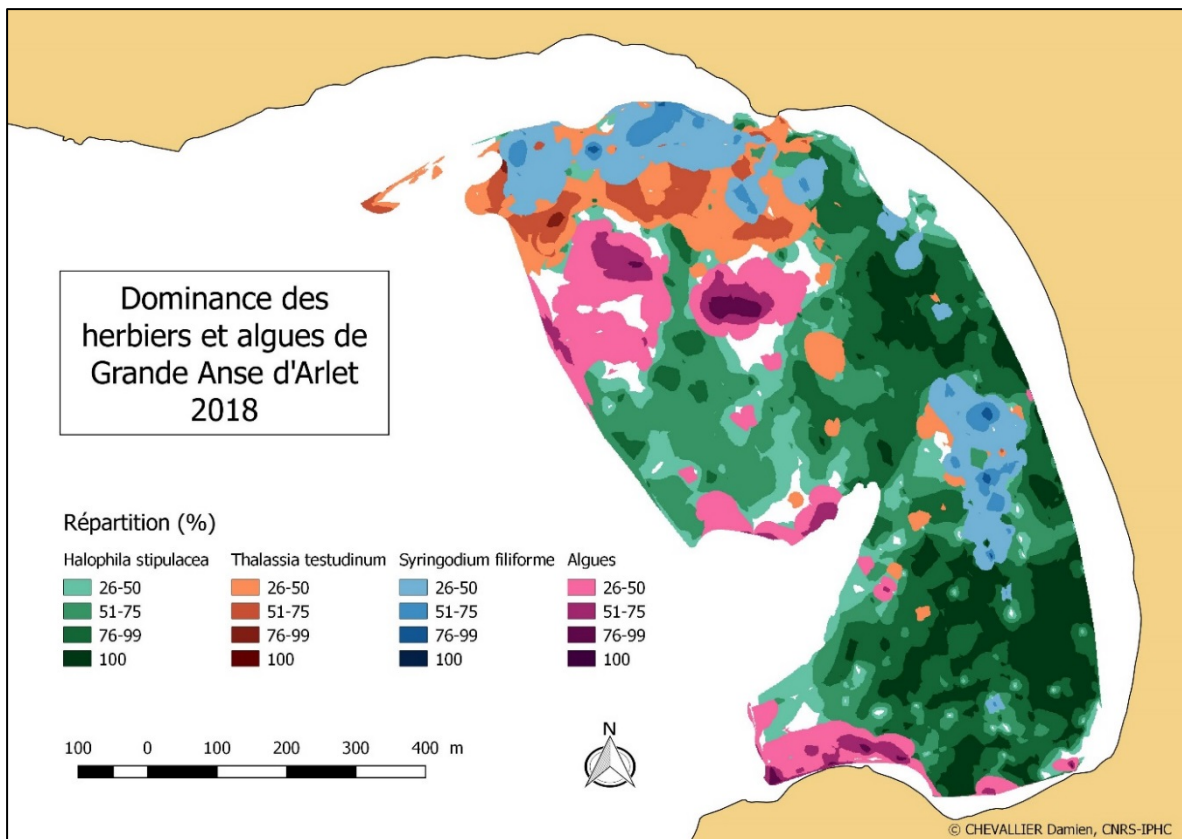


Figure 12. Répartition spatiale des Phanérogames et Algues sur Grande Anse en 2018

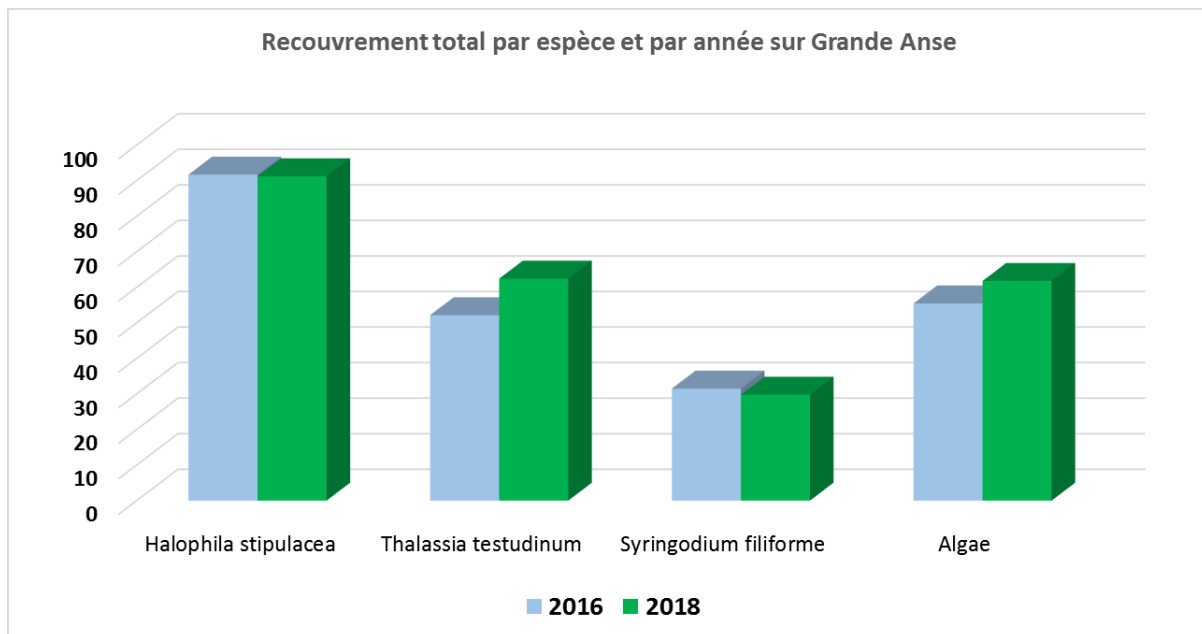


Figure 13. Taux de recouvrement (%) par espèces à Grande Anse selon les années

Ces résultats ont été couplés à ceux issus du suivi satellitaire et de l'observation directe des tortues en alimentation et seront intégrés dans l'article de Flora Siegwalt (Doctorante CNRS-IPHC) en cours de rédaction: « Habitat preferences of the green turtle (*Chelonia mydas*) in a multispecific seagrass meadow colonized by the invasive phanerogam *Halophila stipulacea*».

1.2. Sélection de l'habitat

En considérant les trajectoires des animaux suivis (observation directe), les individus immatures ont adopté des modèles d'utilisation de l'espace cohérents avec des types d'habitats non choisis au hasard (test de chi-deux de Pearson avec permutation de Monte Carlo: $\lambda = 0.03258$, $\chi^2 = 99.29$, $p < 0.001$). En effet, les superficies occupées lors de l'alimentation se chevauchent substantiellement et lorsque la surface relative est prise en compte, les tortues vertes utilisent préférentiellement les habitats **C** (*S. filiforme*), **B** (*H. stipulacea*) et **D** (*H. stipulacea* mélangés à une autre plante), alors que d'autres classes étaient presque toujours évitées.

Ce résultat appuie un ordre de préférence élevé dans les types d'habitat, et donc l'existence de la sélection de l'habitat d'alimentation (habitat C > B > D >>> G > F >>> H > A >>> E, avec >>> indiquant différences) (Figure 14).

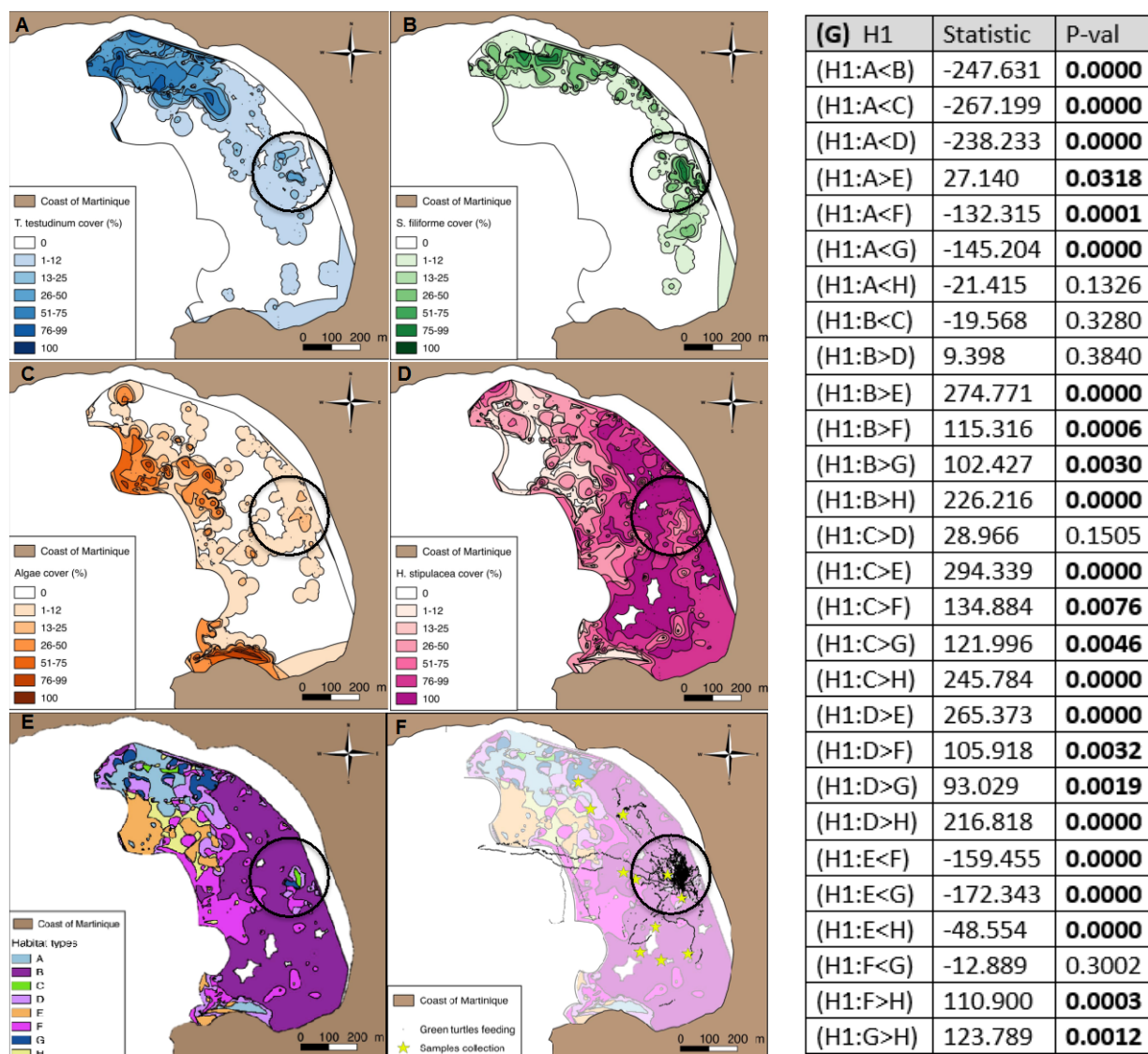


Figure 14. Cartes montrant la végétation et la distribution principale des tortues en alimentation (cercle noir). (A-D) Cartes algo-floristiques avec couverture en pourcentage de (A) *T. testudinum*, (B) *S. filiforme*, (C) *Algues*, (D) *H. stipulacea*. (E) 8 types d'habitat regroupant des herbiers marins et des algues (détails dans le tableau 2). (F) Distribution des tortues vertes pendant l'alimentation. (G) Tableau résumant les résultats du test de permutation par paires effectué sur les 8 habitats. Les valeurs de p < 0,05 sont indiquées en gras.

Les tortues ont concentré leurs activités d'alimentation dans une zone restreinte de la

partie centrale de la baie, près de la côte et à une profondeur de 0 à 5 mètres (figure 14F), notamment dans les zones d'herbiers multispécifiques où le taux de recouvrement d'espèces indigènes tels que *S. filiforme* est élevé. En effet, les individus ont utilisé une zone principale où *S. filiforme* dominait (taux de recouvrement allant jusqu'à 99%) *T. testudinum* (taux de recouvrement de 13-50%) et *H. stipulacea* (taux de recouvrement de 26%).

Tableau 2. Disponibilité et caractéristiques des 8 classes créées à partir des différentes communautés végétales présentes à Grande Anse.

Class	Disponibilité (% couverture de la zone considérée)	Communautés végétales correspondantes
A	11	Une combinaison de types d'habitats n'apparaissant jamais dans le choix des tortues. Riche en algues ou en <i>T. testudinum</i> / un mélange d'algues et <i>T. testudinum</i> ou <i>S. filiforme</i> / un mélange de <i>T. testudinum</i> et <i>S. filiforme</i> / Faible en <i>T. testudinum</i> ou <i>S. filiforme</i> et encore plus dans tout le reste de l'anse
B	46	Riche en <i>H. stipulacea</i> .
C	1	Riche en <i>S. filiforme</i> .
D	17	Mélange de <i>H. stipulacea</i> et d'autres plantes
E	8	Faible en algues, encore plus que dans tout le reste de l'anse.
F	11	Faible en <i>H. stipulacea</i> , encore plus dans tout le reste de l'anse.
G	3	Quelques plantes de chaque type.
H	3	Très faible couverture de multiples plantes

1.3. Teneur énergétique des phanérogames

Concernant les teneurs énergétiques en MF (Figure 15), les espèces indigènes *S. filiforme* (moyenne: 1493 ± 262 kJ/g de MF) et *T. testudinum* (moyenne: 1584 ± 362 kJ/g de MF) n'étaient pas significativement différentes (Test de Welch à deux échantillons: $t = -0,607$, $df = 9,607$, $p\text{-value} = 0,558$). Nous avons ensuite comparé les teneurs en énergie en MF en fonction de l'origine des plantes. La valeur moyenne de *H. stipulacea* (moyenne: 1026 ± 177 kJ/g de MF) différait significativement de celle des espèces indigènes (moyenne: 1562 ± 336 kJ/g de MF), qui était 1,5 fois plus élevé (Test de Welch à deux échantillons : $t = -6,314$, $df = 28,769$, $p\text{-value} < 0,001$).

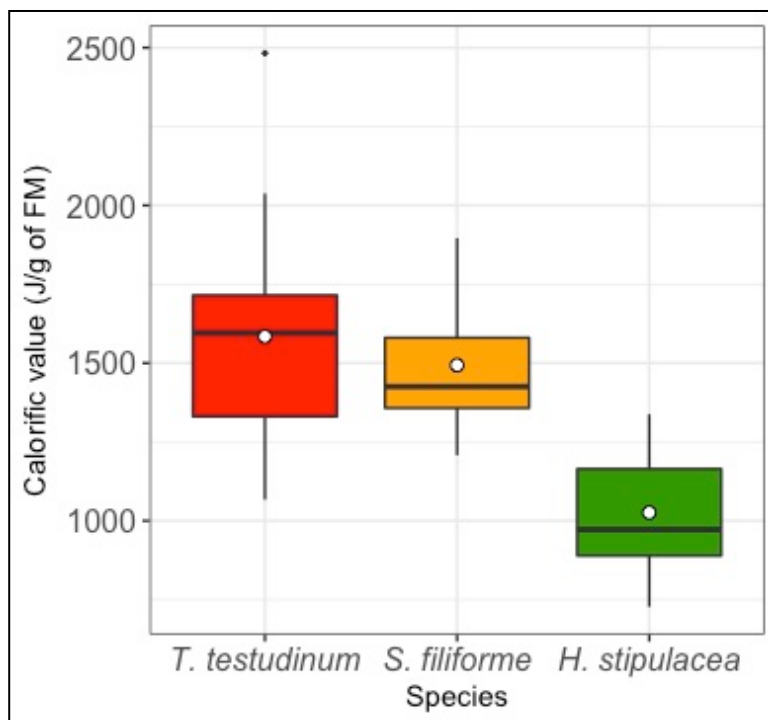


Figure 15. Teneur énergétique de trois espèces de phanérogames en valeur calorique par gramme de matière fraîche (MF) de feuilles. Les cercles ouverts représentent les moyennes.

1.4. Sélection alimentaire

Globalement, il y avait une différence significative dans la consommation d'espèces végétales ($F(24)=27,75$, $p=1,4 \cdot 10^{-6}$), la proportion de *T. testudinum* étant significativement différente des autres plantes. *H. stipulacea* est l'espèce la plus sélectionnée, représentant $50,6 \pm 4,9\%$ de la consommation alimentaire, suivie de *T. testudinum* ($32,4 \pm 7,6\%$) et de *S. filiforme* ($13,2 \pm 5,1\%$). Les algues représentaient $3,8 \pm 5,6\%$ de l'apport alimentaire. Il n'y avait pas de différence significative entre les tortues selon la taille ($F(22) = 0$, $df = 22$ $p = 1$), ni d'interaction entre les espèces végétales et la taille ($F(16) = 1,11$, $p = 0,4$). Cependant, les petits individus ont tendance à consommer moins de *S. filiforme* et à compenser avec une plus grande utilisation de l'espèce envahissante par rapport aux animaux de plus grande taille (Figure 16).

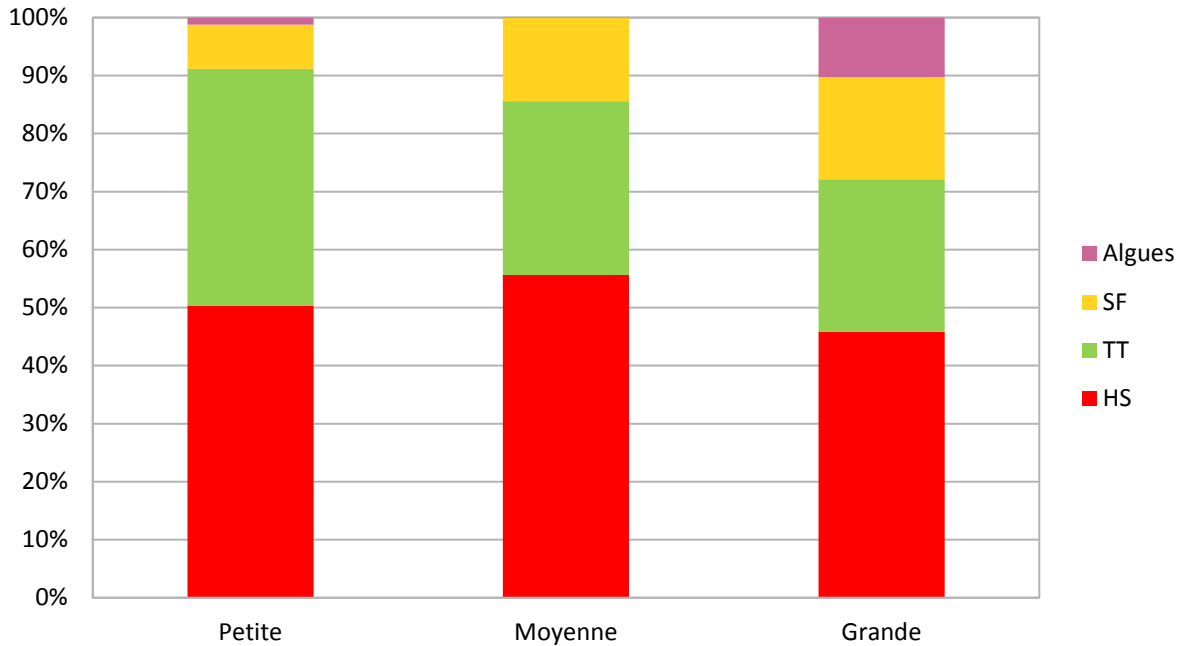


Figure 16. Proportion des différentes plantes consommées en fonction de la taille des individus (suivis 2016-2017-2018)

Il n'y a pas de différence significative en $\delta^{13}\text{C}$ entre Grande Anse et Anse du Bourg, ce qui aidera à détecter la sélection des aliments lorsque les tortues se déplaceront entre les sites, d'autant plus qu'il y a un grand écart entre $\delta^{13}\text{C}$ des algues et des phanérogames ($-12,1 \pm 3,5 \text{‰}$ vs. $-7,4 \pm 1,4 \text{‰}$, respectivement, $F(1)=26,73$, $p=9,59 \cdot 10^{-6}$). Il existe également une différence significative entre les espèces de phanérogames ($F(11) = 12,83$, $p = 8,96 \cdot 10^{-7}$). Le rapport isotopique est significativement différent entre *S. filiforme* et *H. stipulacea* ($-4,69 \pm 1,82 \text{‰}$ contre $-8,50 \pm 0,72 \text{‰}$, respectivement, $p=0,027$). Les autres comparaisons ne sont pas significatives (*T. testudinum*-*H. Stipulacea*: $p > 0,999$ et *T. testudinum*-*S. filiforme*: $p = 0,224$, avec $\delta^{13}\text{C}$ de *T. testudinum* étant $-7,86 \pm 0,46 \text{‰}$).

Pour $\delta^{15}\text{N}$ des plantes, il n'y a pas de différence entre les sites mais on observe une différence significative entre les algues et les phanérogames ($1,78 \pm 2,52 \text{‰}$ contre $-0,06 \pm 0,95 \text{‰}$, respectivement, $F(1) = 8,9$, $p < 0,006$). Les différences n'étaient pas significatives entre les espèces de phanérogames. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ étaient de $-0,42 \pm 0,47 \text{‰}$ pour *T. testudinum*, de $-0,78 \pm 1,05 \text{‰}$ pour *S. filiforme* et de $0,47 \pm 0,79 \text{‰}$ pour *H. stipulacea*). Les résultats des comparaisons multiples par paires sont: *S. filiforme*-*T. testudinum*: $p > 0,999$, *H. stipulacea*-*T. testudinum*: $p=0,996$, *H. stipulacea*-*S. filiforme*: $p=0,951$).

$\delta^{13}\text{C}$ est significativement différent selon la taille de la tortue ($\chi^2 (2) = 33.07, p=6.58.10^{-8}$, grande taille: $-7,96\pm 1,03\text{‰}$, taille moyenne : $-9,22\pm 1,67\text{‰}$, petite taille: $-12,51\pm 1,42\text{‰}$).

Les comparaisons multiples sont: grande taille-taille moyenne: $p < 0,0007$, grande taille-petite taille: $p = 1,8. 10^{-9}$, taille moyenne-petite taille: $p = 3.1. 10^{-5}$. De même, $\delta^{15}\text{N}$ est significativement différent selon la taille de la tortue ($\chi^2 (2) = 21.343, p = 2.32. 10^{-5}$, grande taille : $4.60\pm 1.10 \text{‰}$, taille moyenne : $4.97\pm 1.01 \text{‰}$, petite taille : $7.86\pm 1.9\text{‰}$). Les comparaisons multiples sont: grande taille-taille moyenne : $p = 0,33$ (non significatif), grande taille-petite taille : $p = 2,2. 10^{-6}$, taille moyenne-petite taille : $p = 6.9. 10^{-5}$).

D'après la figure 17, nous pouvons voir que les consommateurs ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ similaires à celles des plantes étudiées mais que les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ dépassent le ratio des plantes de 5 ‰ au maximum.

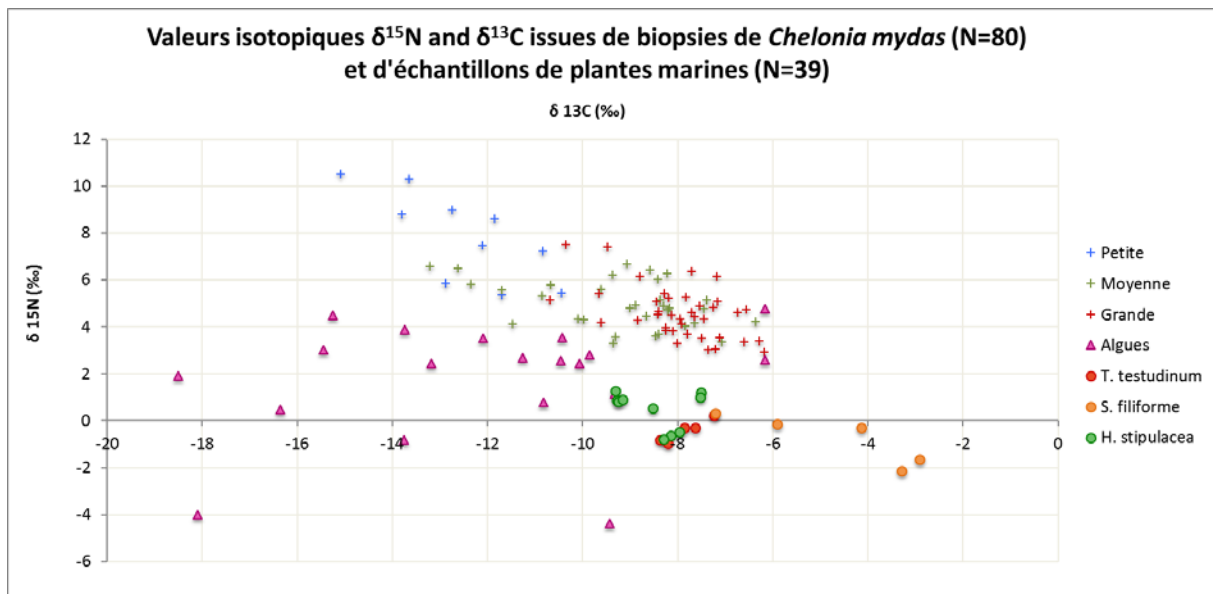


Figure 17. Rapports isotopiques $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de tortues de tailles différentes (croix) et de plantes (les triangles représentent les algues et les cercles représentent les phanérogames).

1.5. Observation des tortues en alimentation-Budget temps

Les suivis focaux ont été réalisés, de mai à septembre 2016 (120 h, $n=88$), de décembre 2016 à mai 2017 (49 h, $n=84$), février à mars 2018 (26 h, $n=17$), de 7h à 19H, sur Grande Anse, Anse du Bourg, Anse chaudière, Anse noire et Anse Dufour. La majorité des suivis focaux ont été réalisés à Grande Anse. L'objectif étant de dégager des tendances dans le comportement des tortues en fonction du type d'herbier, du site, et également de déterminer le temps alloué à chaque activité.

Les résultats obtenus ont permis de déterminer sur l'ensemble de la période de suivi :

- **le temps alloué à chaque activité suivant**
 - o les mois,
 - o l'heure de la journée,
 - o le type d'herbier,
- **le temps passé sur chaque type d'herbier durant l'alimentation**
- **les espèces de phanérogames consommées.**

Ainsi, sur l'ensemble de la période suivie (2016-2017-2018), **53±13 % du temps des tortues vertes est consacré à l'alimentation, 29±7 % à la nage, 7 % au repos, 11±3 % à la respiration et 4% aux activités telles que le nettoyage, la chasse et les interactions entre individus** (Figure 18 & 19). L'activité d'alimentation domine au mois de septembre (80%).

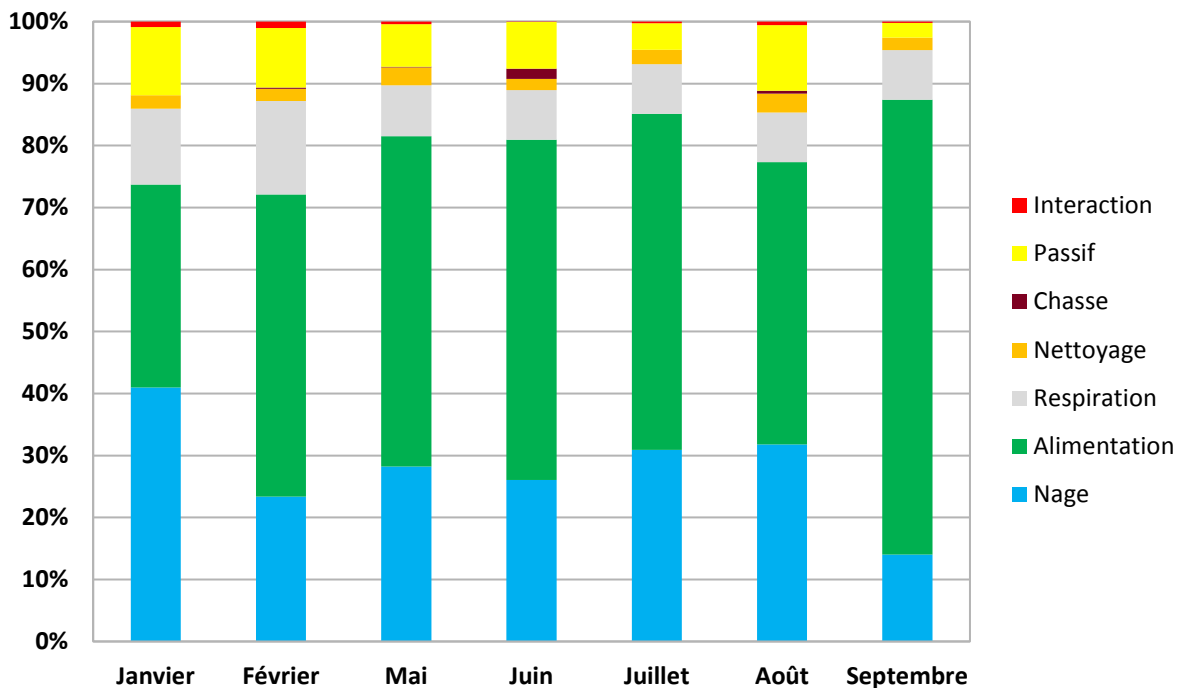


Figure 18. Proportion de temps alloué à chaque activité selon les mois

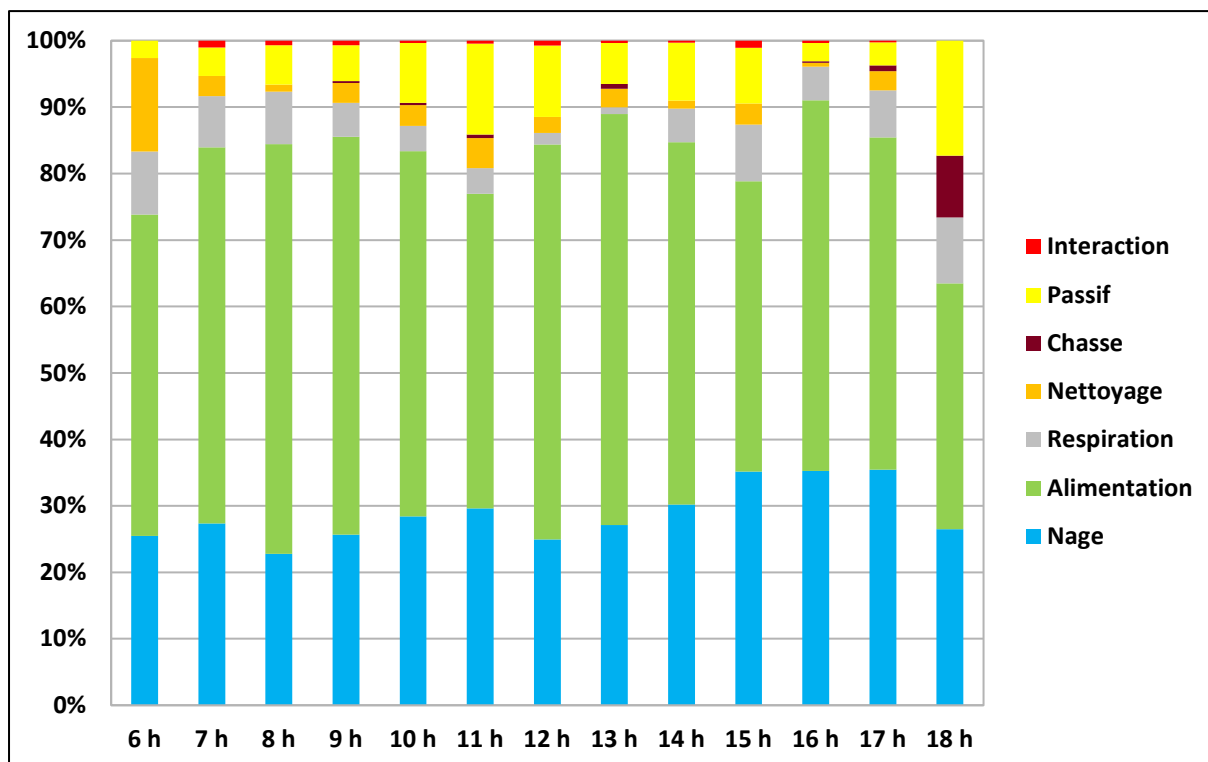


Figure 19. Proportion de temps alloué à chaque activité selon les horaires.

Sur l'ensemble de la période de suivi (2016 à 2018), les tortues vertes se sont principalement alimentées sur des herbiers multispécifiques à HS-TT-SF (43 %) et HS-TT (38 %). 15 % de l'activité d'alimentation a eu lieu sur des herbiers monospécifiques à HS. Ces résultats (analyse en cours) montrent que les tortues se nourrissent principalement sur des herbiers multispécifiques où dominent *Thalassia testudinum* et *Halophila stipulacea* (Figure 20).

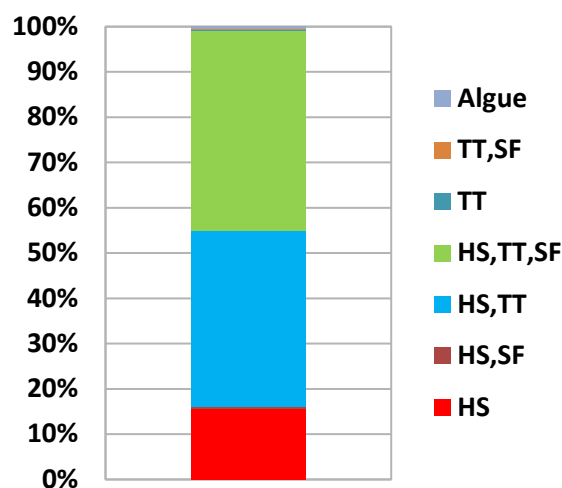


Figure 20. Proportion de temps passé sur chaque type d'herbier, au cours de l'alimentation (suivis 2016-2017-2018)

1.6. Observation des tortues en alimentation : Caméra embarquée

Depuis février 2018, nous avons équipé à Grande Anse une vingtaine de tortues de caméras embarquées. Les tortues ont été suivies entre 6h et 24 h non-stop.

Ces données sont actuellement en cours d'analyse dans le cadre des thèses de :

- **Lorène Jeantet** (<https://www.researchgate.net/project/These-CNRS-CNES-DEAL-Guyane-Strategies-alimentaires-et-optimisation-du-comportement-de-plongee-chez-les-tortues-marines>),
- **Flora Siegwalt** (<https://www.researchgate.net/project/These-CNRS-IPHC-UDS-2017-2020-Ecologie-trophique-de-la-tortue-verte-dans-les-Antilles-francaises-role-et-consequences-dans-la-dynamique-des-ecosystemes-dans-un-contexte-de-colonisation-dune-espece-de>).

2. Suivi de la dynamique de population des tortues vertes sur les zones de développement

La pression de capture associée au perfectionnement des apnéistes au cours des années, ont permis d'augmenter le nombre de tortues vertes capturées au fur et à mesure des années (84 individus capturés en 2016, et 101 en 2017, Fig. 21). Nous avons constaté une nouvelle fois que les tortues vertes perdaient régulièrement leurs bagues et portaient des blessures importantes dues à ces mêmes bagues. Cette perte de bague sur ces individus (immatures) pourrait être dues au fait qu'ils n'ont pas terminé leur croissance. En effet, les bagues ne suivent pas l'évolution de la croissance de l'animal et créent ainsi des blessures importantes au niveau des nageoires antérieures, avant de se détacher. A ce type de blessure pourrait s'ajouter des suspicions d'accrochage des bagues dans les filets, ainsi qu'une attraction (et donc morsure) des prédateurs du fait de la brillance du métal (observations personnelles).

Face à ce constat, en accord avec la DEAL Martinique, j'ai décidé de stopper le baguage des individus le 2 juin 2015. Lors de la campagne de capture 2016, 46 individus ont été munis d'un transpondeur, 36 étaient déjà munis d'un transpondeur PIT (individus marqués en 2013 et 2015). L'effort de capture des années 2013 et 2015 a permis d'obtenir un taux de recapture de 40 % en 2016 dont 95% des individus marqués en 2013 et 2015 (Fig. 21 & 22). Lors de la campagne de capture 2017, 60 individus ont été munis d'un transpondeur, 41 étaient déjà pités (individus marqués en 2012, 2013, 2015 et 2016). L'effort de capture des années 2013 à 2016 a permis d'obtenir un taux de recapture de 56 % en 2017 dont 58% des individus marqués en 2012, 2013 et 2015 (Fig. 21 & 22).

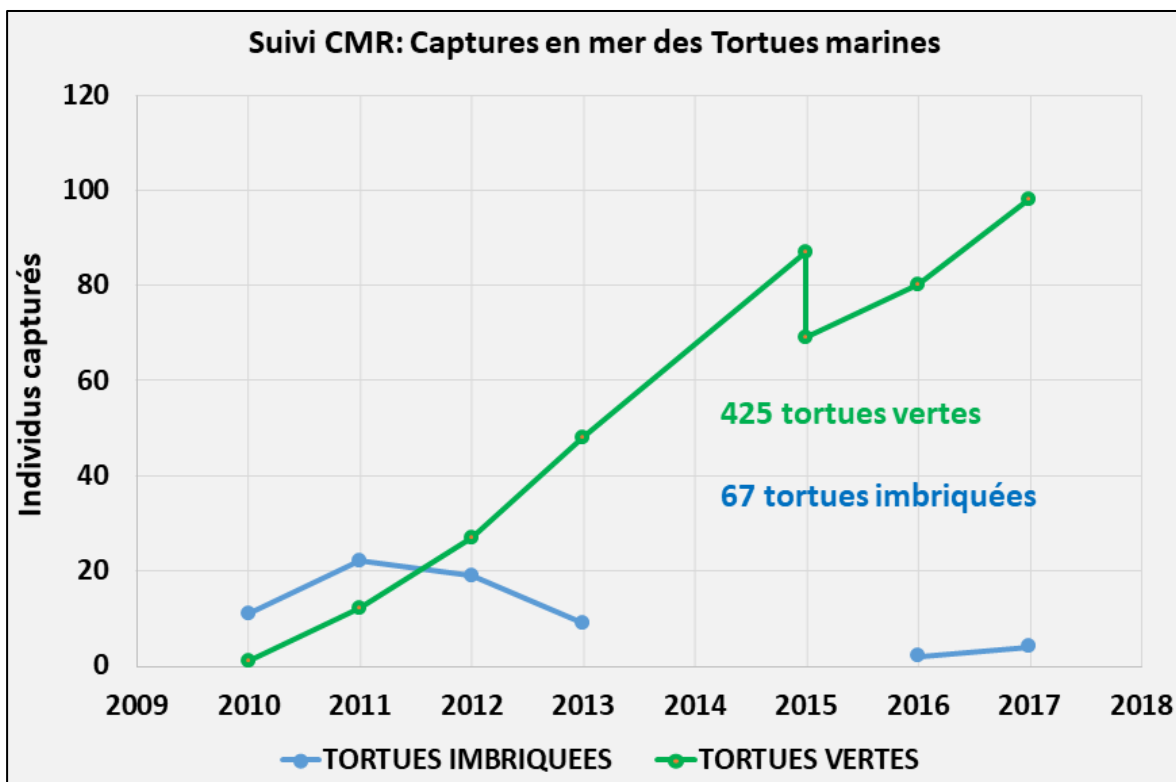


Figure 21. Nombre d'individus capturés au cours des sessions de capture de 2010 à 2017

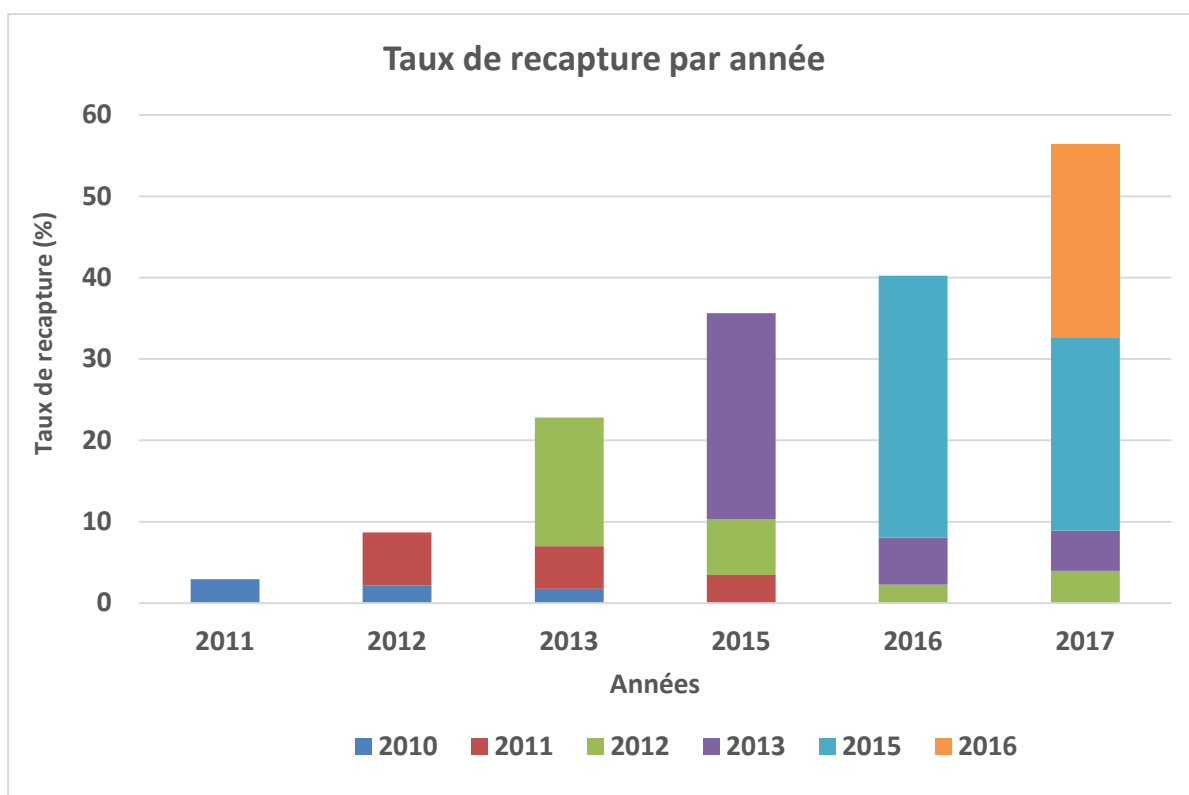


Figure 22. Nombre d'individus recapturés au cours des sessions de capture de 2011 à 2017

% recapture/année	2010	2011	2012	2013	2015	2016	2017
Tortue verte	-	3	9	23	35	40	56

3. Suivi de la densité de population des tortues vertes sur les zones de développement

Le protocole de comptage n'a pour l'instant été appliqué qu'à une partie des sites d'étude définis. Au cours des comptages de tortues, 130 transects ont été réalisés au cours desquels nous avons comptabilisé 186 tortues dont 39 % (n=73) à Grande Anse, 28% (n=52) à Petite Anse, 25% (n=46) à Anse du Bourg, 4 % (n=7) à Anse Noire, 2.2 % (n=4) à Anse Dufour, 1.6% à Grande Anse du Diamant (n= 3) et 0.5% (n=1) à Anse Chaudière. Aucune tortue n'a été observée à Anse Mitan (Figure 23). Compte tenu de la turbidité importante de l'Anse à l'âne, nous n'avons pu effectuer de comptages.

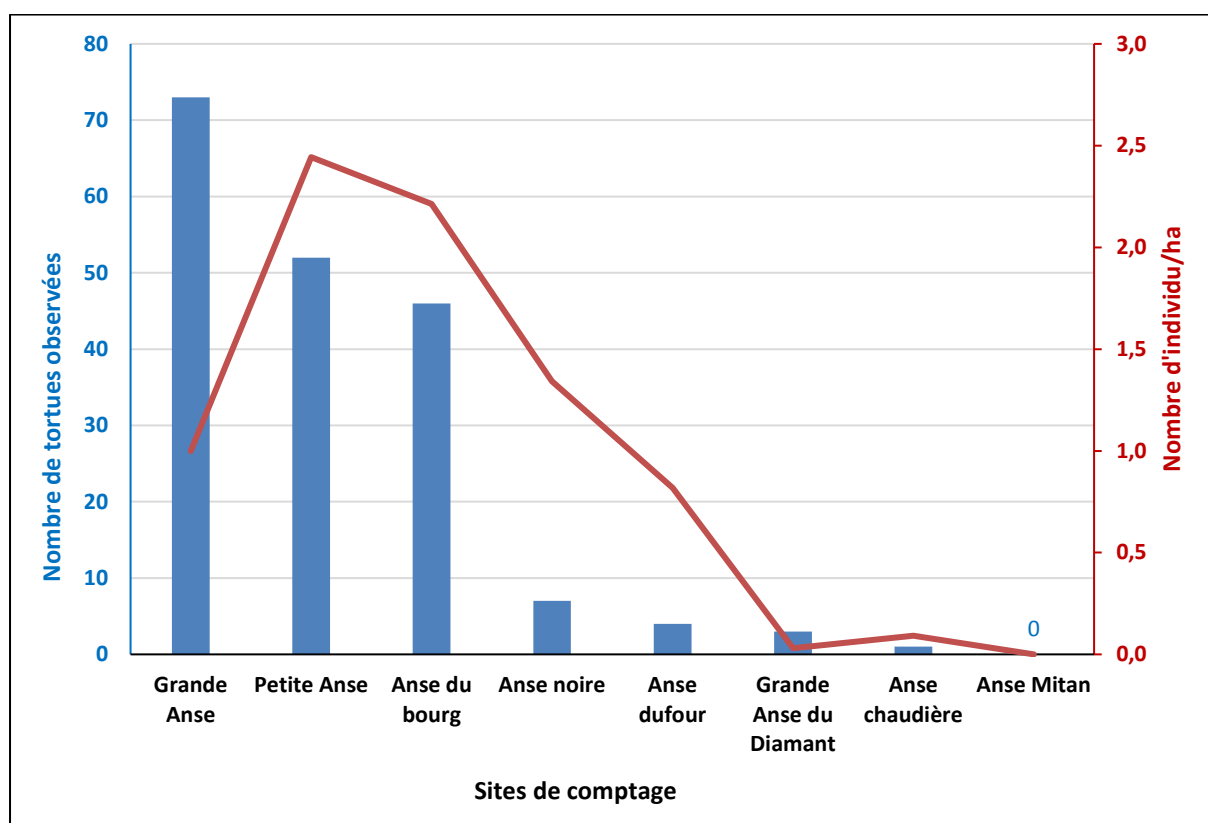


Figure 23. Nombre d'individus comptabilisés et densité/ha au cours des comptages 2018

L'histogramme de la Figure 23 montre les densités par hectare dans les différentes anses prospectées. Nous obtenons en moyenne 1 ± 1 individu/ha sur la zone prospectée. Ainsi, Petite Anse comporte la plus forte densité avec 2,4 individus/ha suivie par Anse du Bourg (2,2 individus/ha), Anse Noire (1,3 individus/ha), Anse Dufour (0,8 individus/ha), Grande Anse (1 individu/ha), Anse Chaudière (0,1 individu/ha) et Grande Anse du Diamant (0,03 individus/ha).

Le comptage des individus a eu lieu une seule fois par anse, mais sera répété trois ou quatre fois dans l'année. Ces résultats sont donc pour l'instant provisoires même s'ils sont fiables grâce à une prospection large des anses.

4. Suivi de la croissance des tortues vertes sur les zones de développement

En 2015, la longueur moyenne (longueur courbe centrale) des individus est de 67.8 ± 12.9 cm (min : 29.5 cm vs. Max. : 91.5 cm; $n=137$) pour une largeur de 61.9 ± 12 cm (min : 26.5 cm vs. 85.2 cm ; $n=137$). La masse moyenne des individus capturés est de 39.9 ± 19.8 kg (min : 3.4 kg vs. max : 88.8 kg ; $n=133$).

En 2016, la longueur moyenne (longueur courbe centrale) des individus est de 63.1 ± 14.2 cm (min : 23 cm vs. max : 90 cm; $n=82$) pour une largeur de 56.8 ± 13.1 cm (min : 22.5 cm vs. 83 cm ; $n=82$). La masse moyenne des individus capturés est de 30.4 ± 18.9 kg (min : 2.2 kg vs. max: 73.8 kg ; $n=82$).

En 2017, la longueur moyenne (longueur courbe centrale) des individus est de 61.6 ± 15.6 cm (min : 34.4 cm vs. max : 93.8 cm; $n=101$) pour une largeur de 55.8 ± 14.3 cm (min : 30 cm vs. 84.3 cm ; $n=101$). La masse moyenne des individus capturés est de 32.3 ± 22.8 kg (min : 4.6 kg vs. max: 98.8 kg ; $n=100$).

Grâce à la recapture des individus marqués ces dernières années, nous avons pu déterminer l'évolution de la croissance de 58 individus entre 2011 et 2017, avec une moyenne de 514 ± 273 jours entre deux captures (max : 2060 jours entre la première et la dernière mesure). L'évolution moyenne de la longueur (longueur courbe centrale) des individus, est de 6.1 ± 2.6 cm/an ($n=58$ individus). Néanmoins, nous avons pu constater que l'évolution de la croissance diffère selon la taille (et donc l'âge) des individus (Figure 24).

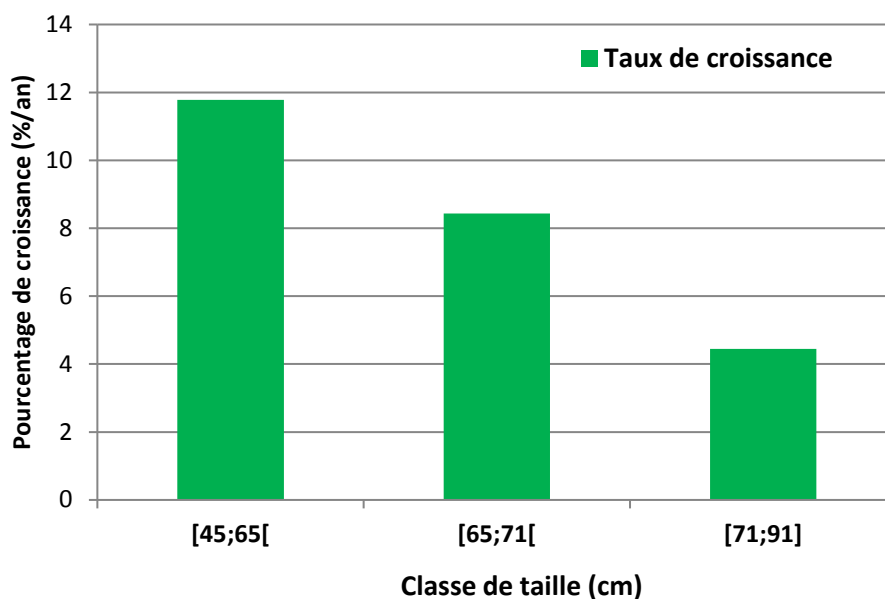


Figure 24. Evolution de la croissance des tortues vertes selon la classe de taille

A partir des données obtenues sur l'évolution de la croissance des individus capturés entre 2011 et 2017, nous avons pu déterminer la croissance théorique d'un individu lambda se développant en Martinique, jusqu'à ce qu'il atteigne sa maturité sexuelle (Figure 25).

Nous pouvons ainsi estimer qu'il faut 16 ans pour qu'une tortue verte passe d'une longueur centrale de 26 cm à 93 cm, avec une croissance de 4.4 ± 1.1 cm/an. Ces premiers résultats pourront être affinés à partir des données qui seront récoltées lors des prochaines campagnes de captures en mer (2018 et 2019).

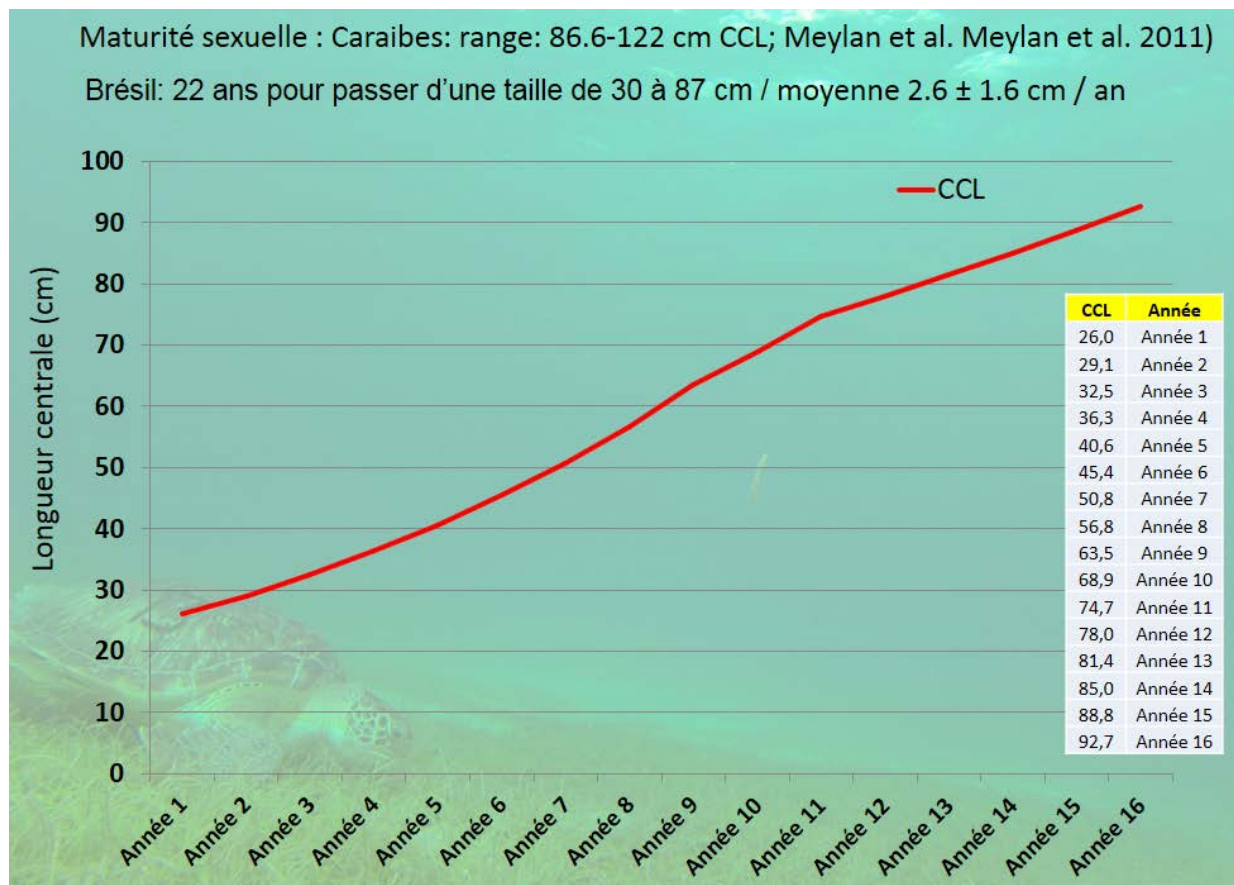


Figure 25. Evolution de la croissance d'un individu lambda en Martinique

Grâce aux mesures biométriques et pesées réalisées sur un très grand nombre d'individus, nous sommes en mesure de déterminer le rapport *masse/longueur centrale*. Ce rapport nous permettra par la suite d'estimer la masse des individus en fonction de leur longueur sans avoir à les peser.

Ainsi, nous pouvons désormais estimer la masse en fonction de la longueur centrale, et selon les classes de taille dans lesquelles se situent les individus, avec un pourcentage d'erreur ne dépassant pas 7%, à savoir :

- **longueur centrale < 65 cm : 6 % d'erreur,**
- **longueur centrale <65 cm et 71 cm> : 4 % d'erreur,**
- **longueur centrale <71 cm et 91 cm>: 7 % d'erreur.**

Les résultats font actuellement l'objet de la rédaction d'un article « Bonola et al. *The relationship body sizes-body mass in the immature green turtles (Chelonia mydas): for an estimation of the body mass from body sizes in the field*».

5. Diversité génétique et structure des populations, Analyse des stocks mixtes

Diversité génétique et structure des populations

La région de contrôle de l'ADN mitochondrial de 118 tortues vertes dans l'aire d'alimentation de Martinique (MT) ($n = 40$) et des colonies de Guyane française, à savoir Awala-Yalimapo (FGa) ($n = 24$) et Cayenne (FGc) ($n = 22$), et du Surinam (SU) ($n = 32$) de la Caraïbe orientale a été séquencé. Un total de 6 haplotypes ont été identifiés dans les zones d'alimentation MT (CM-A1, CM-A3, CM-A5, CM-A8, CM-A9 et CM-A50) et 4 autres ont été identifiés dans des échantillons des colonies (CM-A4, CM -A6, CM-10, CM-12). Cinq haplotypes ont été exclus des analyses: CM-A50 n'était représenté que par un individu en MT et un dans toutes les colonies (AI) et CM-A4, CM-A6, CM-10, CM-12 n'étaient pas représentées en alimentation MT (tableau 3). La diversité des gènes (H_s) et des nucléotides (π) était de $0,674 \pm 0,063$ et $0,005 \pm 0,003$ pour la Martinique; $0,476 \pm 0,128$ et $0,002 \pm 0,001$ pour Cayenne (Guyane française); $0,239 \pm 0,13$ et $0,000 \pm 0,000$ pour Awala-Yalimapo (Guyane française) et $0,0625 \pm 0,058$ et $0,000 \pm 0,000$ pour le Surinam. Des essais par paires (méthode de la distance Tamura et Nei) entre les MT et les colonies ont révélé une structure significative. La structure génétique semble être la plus forte entre Martinique et Awala-Yalimapo ($F_{st} = 0.225$, $p < 0.005$) et Martinique et Surinam ($F_{st} = 0.241$; $p < 0.005$) alors que la structure génétique entre Martinique et Cayenne semble être la plus faible ($F_{st} = 0.120$; $p < 0,005$). Des tests de différenciation globaux exacts ont montré une structure faible mais significative ($p < 0,005$) entre Cayenne et Awala-Yalimapo ($F_{st} = 0,033$, $p < 0,005$) et entre Cayenne et le Surinam ($F_{st} = 0,032$; $p < 0,005$). D'autre part, aucune structure n'a été trouvée entre Awala-Yalimapo et le Surinam.

Analyses des stocks mixtes

Les facteurs de rétraction estimés avec le diagnostic de Gelman et Rubin (1992) ont révélé des valeurs proches de 1 pour tous les stocks et confirment une force de convergence des chaînes (Kass et al., 1998). Les analyses *Many-to-one* ont indiqué que la Guyane française, le Surinam et l'île d'Aves sont la plus importante source de population de MT, et plus largement des Caraïbes orientales (Figure 25).

Haplotypes	CM-A1	CM-A3	CM-A4	CM-A5	CM-A6	CM_A8	CM-A9	CM-A10	CM-A12	CM-A50
MT	4	5	0	21	0	8	1	0	0	1
AV*	0	3	0	27	0	0	0	0	0	0
GD*	0	1	0	35	0	0	0	0	0	0
SU	0	0	0	31	0	1	0	0	0	0
FGc	0	0	0	17	1	2	0	1	1	0
FGa	0	0	1	21	0	0	0	0	0	0
CB*	3	16	0	0	0	0	0	0	0	0
FL*	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0
MX*	7	5	0	1	0	0	0	0	0	0
CR*	0	95	0	32	0	0	0	0	0	0
RA*	0	0	0	0	0	36	7	0	0	0
TI*	0	0	0	0	0	67	19	0	0	0
GB*	0	0	0	0	0	70	0	0	0	0
AI*	0	0	0	0	0	204	9	0	0	1
BI*	0	0	0	0	0	45	0	0	0	0
ST*	0	0	0	1	0	13	0	0	0	0

Tableau 3. Haplotypes de la zone d'alimentation étudiée (MT) et des colonies considérées dans cette étude. Les colonies de celles listées dans Jordao et al. (2016) sont marqués d'un astérisque (*). L'abréviation se réfère comme suit: MT, Martinique; AV, île d'Aves; GD, Guadeloupe; SU, Suriname; FGa, Awala-Yalimapo; FGc, Cayenne; CB, Cuba; FL, Floride ; MX, Mexique; CR, Costa Rica; RA, Atoll de Rocas; TI, île Trindade; GB, Guinée Bissau; AI, île de l'Ascension; BI, Bioko; ST, Sao Tomé.

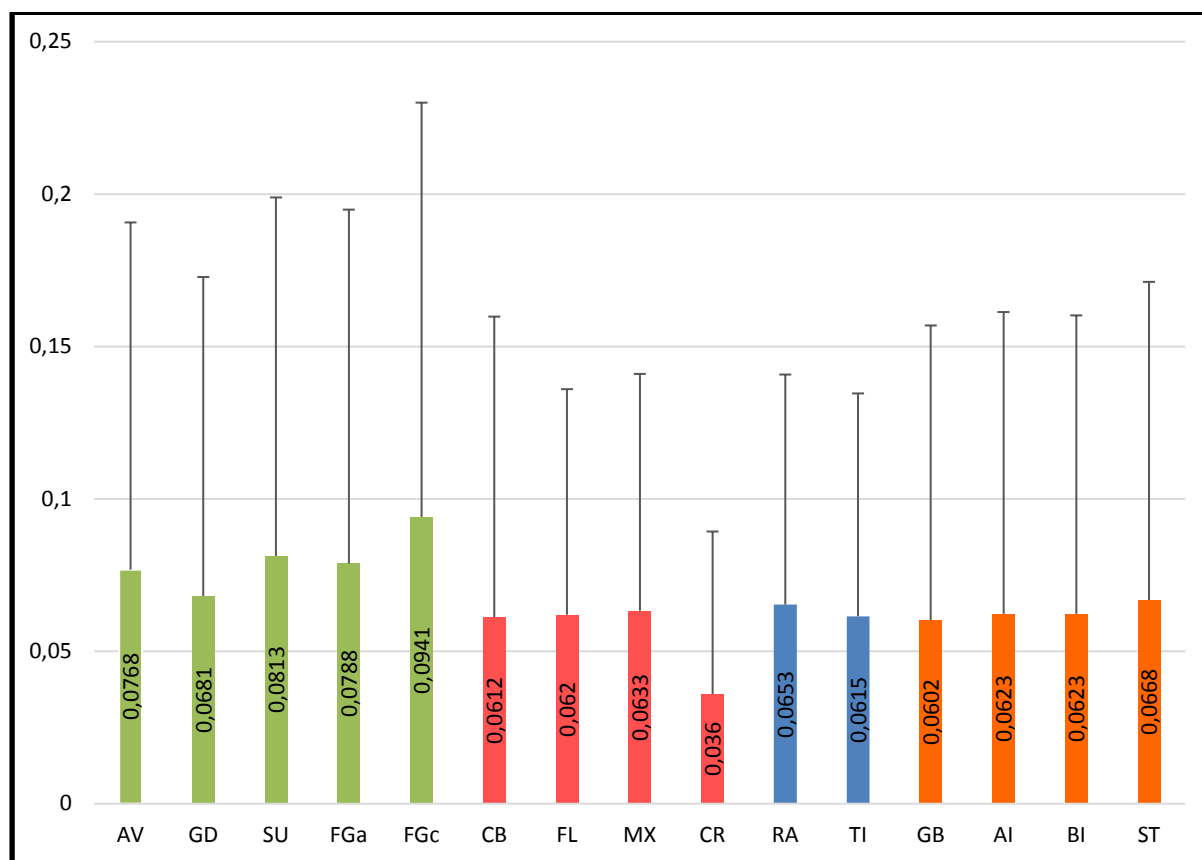


Figure 25. Contribution des stocks des colonies aux zones d'alimentation de la Martinique. En vert, les colonies des Caraïbes orientales; en rouge, les colonies des Caraïbes du Nord-Ouest; en bleu, les colonies de l'Atlantique Sud-Ouest; en orange, les colonies du sud-est de l'Atlantique. L'abréviation se réfère comme suit: AV, île d'Aves; GD, Guadeloupe; SU, Suriname; FGa, Awala-Yalimapo; FGc, Cayenne; CB, Cuba; FL, Floride ; MX, Mexique; CR, Costa Rica; RA, Atoll de Rocas; TI, île Trindade; GB, Guinée Bissau; AI, île de l'Ascension; BI, Bioko; ST, Sao Tomé.

6. Migration post-développement :

L'analyse a été réalisée dans le cadre de la Thèse de Philippine Chambault (CNRS-IPHC, Directeur de thèse : Chevallier Damien). Les premiers résultats obtenus sont détaillés dans les paragraphes suivants et font l'objet d'un article scientifique en cours de finalisation intitulé « *From developmental habitat to adult rookeries: connecting paths between juvenile and adult habitats of green turtles using genetics and satellite tracking* ». Cet article intègre les résultats issus de la partie précédente (Diversité génétique et structure des populations, Analyse des stocks mixtes) afin de mettre en évidence la diversité génétique des individus présents en Martinique, et confirmer les zones d'alimentation et de reproduction communes avec les tortues vertes adultes issues des mêmes populations.

6.1. Individus résidents

Parmi les dix-neuf tortues immatures équipées, 14 sont restés dans les eaux peu profondes des Anses d'Arlet ($n = 10$ en 2013 : #130773, #130774, #130776, #131346, #131347, #131348, #131349, #131350, #131351 et #131352 et $n = 4$ en 2015 : #149690, #149695, #149697 et #149698). Pour les 14 tortues résidentes, les balises Argos ont transmis une moyenne de 646 ± 483 localisations par individu (range : 51 à 1119, #149698 vs. #131346 respectivement), pour une durée de suivi allant de six jours (#149698) à 322 jours (#131352, moyenne : 157 ± 95 jours). La distance totale parcourue variait de 15 km (#149698) à 2022 km (#131347), et la vitesse moyenne observée était de $0,8 \pm 0,2$ km.h⁻¹ (range : $0,5 \pm 0,2$ à $0,9 \pm 0,61$ km.h⁻¹, #130774 vs. #131349 respectivement). La longueur de ces tortues vertes variait de 58.8 à 90.5 cm (moyenne : $56,4 \pm 20,6$ cm) et la masse de 23,4 à 89,9 kg. (moyenne : $56,4 \pm 20,6$ kg, #131346 vs. #131348). Au cours de la période de suivi (2013 et 2015), les individus sont restés proches des côtes des Anses d'Arlet. La surface occupée au cours de ce suivi était restreinte, que ce soit pour le domaine vital (19,1 km², Kernel 90%) ou pour le centre d'activité (3,4 km², Kernel 90%, Fig. 26).

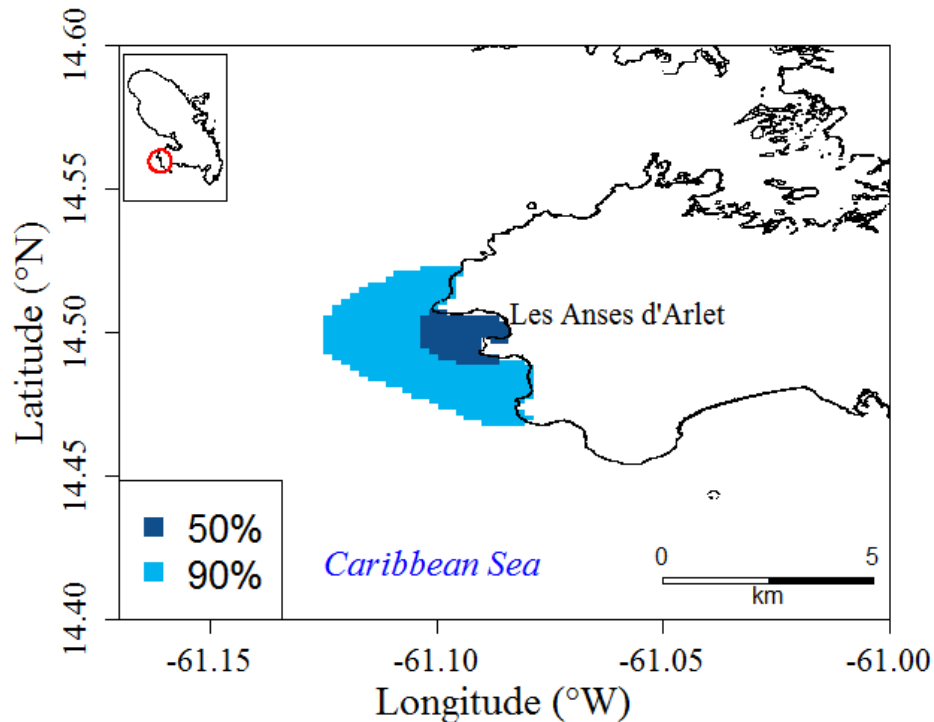


Figure 26. Domaine vital de 14 tortues vertes suivies par satellite en 2013 et 2015

6.2. Individus migrants

6.2.2. Données de suivi générales

Parmi les 24 tortues immatures suivies entre 2013 et 2018, 10 ont quitté la Martinique pour effectuer leur migration à travers la région Caraïbe-Atlantique (# 45811, # 149691, # 149692, # 149693, # 149694, # 149696, # 149697, # 150122, # 164547 et 164548). Les Balises Argos ont transmis en moyenne (moyenne \pm écart-type) 471 ± 275 positions argos (range: 142 à 886, # 149691 contre # 164548 respectivement). La longueur de ces individus migrants variait de 78,5 à 88,5 cm (moyenne \pm écart-type: $84,6 \pm 3,1$ cm, # 149697 vs # 164548, respectivement) et leur masse corporelle de 66,4 à 81,4 kg (moyenne \pm écart-type: $74 \pm 3,5$ kg, # 150122 vs # 149696, respectivement). La durée du suivi était en moyenne de 159 ± 83 jours et la distance totale parcourue variait de 1370 km (# 149697) à 7821 km (# 149696).

6.2.3. *Itinéraires migratoires*

Les dix individus se sont dirigés dans six directions différentes (Figure 27), et deux ont certainement atteint leur destination finale (#149694 et #149697, figures 27a et 27b). La Tortue #149694 s'est dirigée vers le nord-ouest pour atteindre la Floride, ce qui pourrait être considéré comme sa destination finale (figure 27a). Elle a ensuite rejoint les îles Vierges américaines, où elle y est restée pendant plusieurs semaines. La tortue #149697 est restée près de la Martinique pendant ~ 3 mois avant de se diriger vers Antigua-et-Barbuda (figure 27b).

Les tortues #150122 et #149691 ont migré vers le sud-ouest (figures 27c et 27d). Après avoir cessé d'émettre durant un mois (probablement en raison de problèmes de transmission liés au court laps de temps où elles restent en surface pour respirer), la balise #149691 a à nouveau transmis, indiquant que l'individu nageait le long des côtes de la Jamaïque jusqu'aux îles Caïman (Fig. 27d), tandis que la tortue #150122 a suivi la côte colombienne vers le Costa Rica (figure 27c). Les tortues #149692, #149693, #164547, #164548 et #45811 se sont dirigées dans la même direction, vers le sud-est, pour atteindre les côtes du Guyana (figures 27e, 27f, 27g, 27h et 27i). Après être restés à proximité des Antilles françaises pendant environ 50 jours, les individus #149692 et #149693 ont cessé de transmettre au niveau du panache de l'Amazone. Les deux dernières tortues équipées (#164547 et #164548) ont atteint les aires d'alimentation connues, et communes aux tortues vertes adultes, au large de l'État de Ceará au Brésil (figures 27g et 27h). Durant la période de suivi, cinq individus ont traversé environ 25 eaux territoriales dans la région Caraïbe-Atlantique (figures 27 et 28). Après avoir suivi la même direction que les cinq tortues précédentes, l'individu #149696 a quitté la côte surinamaïse pour se diriger vers l'Est en direction de la côte africaine, bénéficiant probablement du contre-courant équatorial (figures 27j et 28).

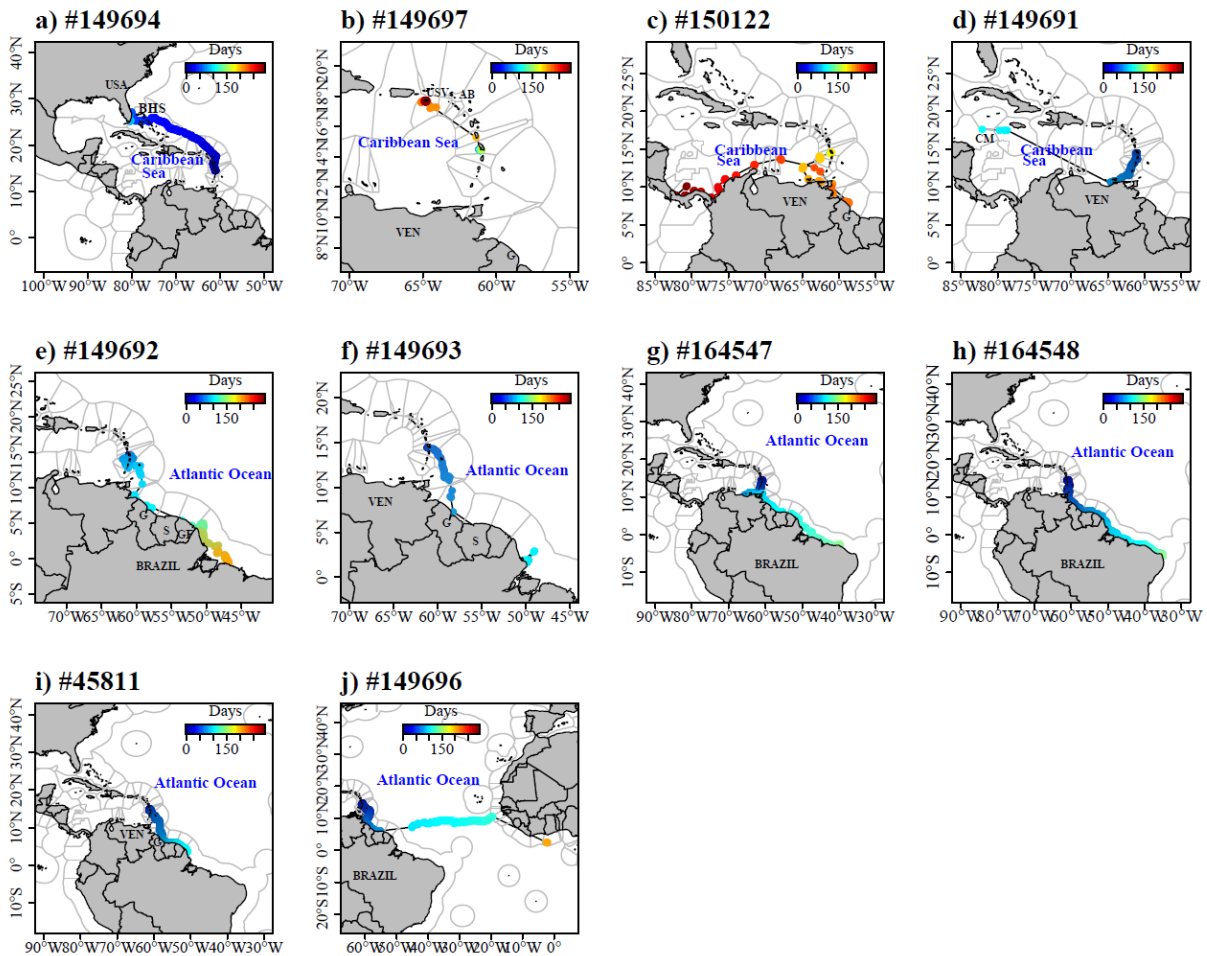


Figure 27. Trajectoires (lignes noires) et localisations (en couleur) des 10 tortues vertes immatures qui ont effectué leur migration de développement à partir de la Martinique. La barre de couleur indique le temps écoulé (en jours) depuis le déploiement de la balise. Les lignes noires sans points renvoient à des emplacements manquants en raison de problèmes de transmission de la balise. Les contours gris se réfèrent aux zones économiques exclusives traversées pendant la migration, à savoir AB (Antigua-et-Barbuda), BHS (Bahamas), CM (les îles Caïmans), GB (Guinée-Bissau), G (Guyana), VEN (Venezuela), S (Suriname), USA (États-Unis), USV (Îles Vierges américaines).

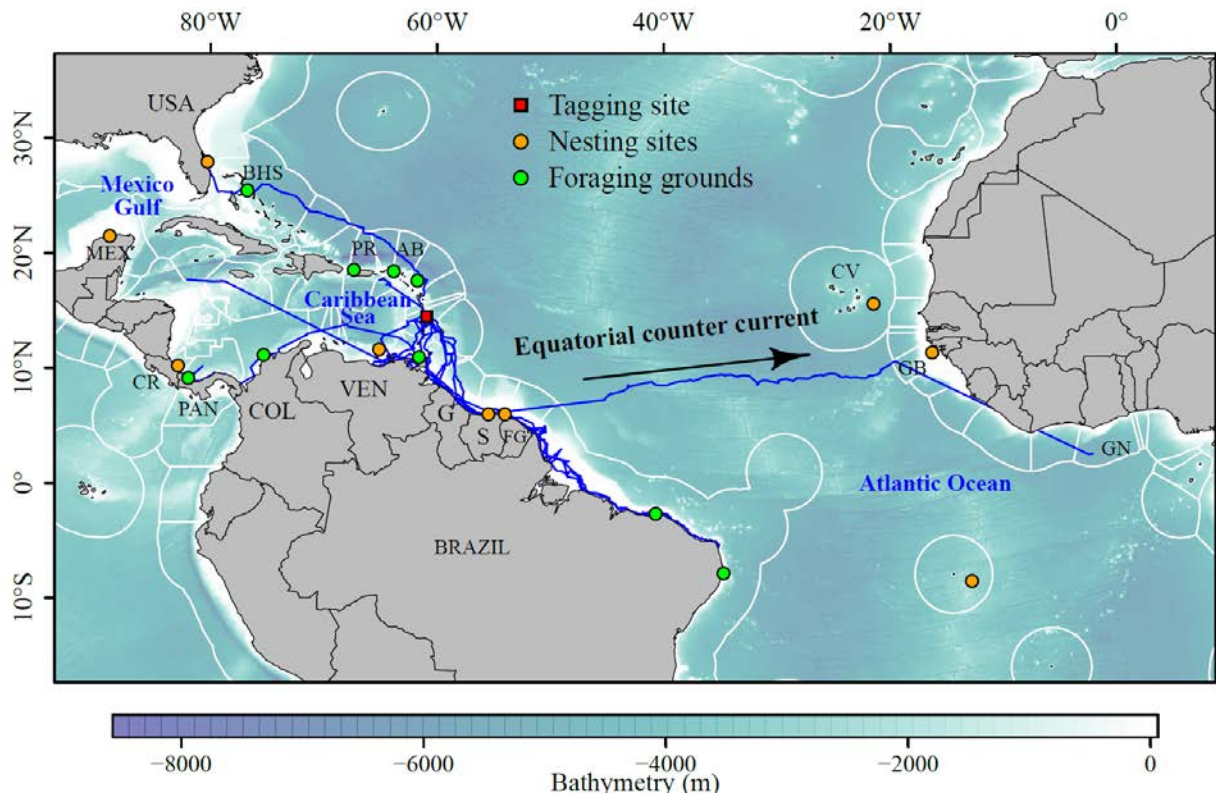


Figure 28. Trajectoires de 10 tortues vertes immatures en lien avec les aires de répartition connues de tortues vertes adultes dans la région des Caraïbes et de l'Atlantique, c'est-à-dire les sites de nidification (en orange) et les zones d'alimentation (en vert). Les contours blancs se réfèrent aux zones économiques exclusives : AB (Antigua-et-Barbuda), BHS (Bahamas), COL (Colombie), CM (les îles Caïmans), CR (Costa Rica), CV (Cap-Vert) - Bissau, G (Guyana), GN (Ghana), MEX (Mexique), PAN (Panama), PR (Porto Rico), VEN (Venezuela), S (Suriname), USA (États-Unis), USA (Îles Vierges américaines). La bathymétrie a été extraite de la base de données GEBCO (30-arc-second 1 km grid).

7. Etude des comportements-Validation des signaux accélérométriques-Budget temps en Bassin (Aquarium et Centre de soin)

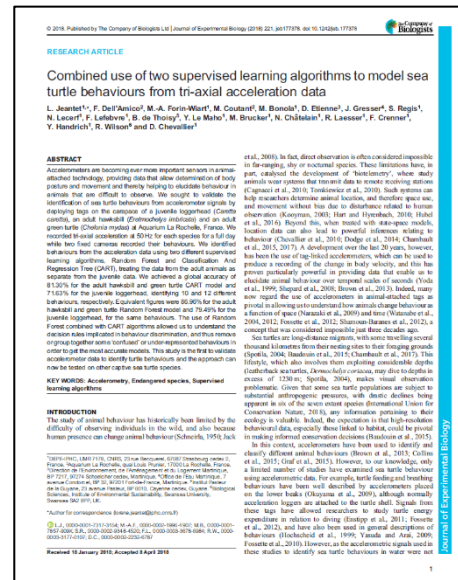
Cette étude s'est traduite par la publication d'un article scientifique dans *Journal of Experimental Biology* (Voir Annexe 2) "**Combined use of two supervised learning algorithms to model sea turtle behaviours from tri-axial acceleration data**".

L. Jeantet, F. Dell'Amico, M.-A. Forin-Wiart, M. Coutant, M. Bonola, D. Etienne, J. Gresser, S. Regis, N. Lecerf, F. Lefebvre, B. de Thoisy, Y. Le Maho, M. Brucker, N. Châtelain, R. Laesser, F. Crenner, Y. Handrich, R. Wilson and D. Chevallier.

Résumé

Les accéléromètres sont devenus des capteurs de plus en plus importants dans la technologie liée aux animaux, fournissant des données qui permettent de déterminer la posture et le mouvement du corps, et ainsi aider à élucider le comportement des animaux difficiles à observer en milieu naturel. Nous avons cherché à valider l'identification des comportements des tortues marines à partir des signaux accélérométriques en déployant des loggers sur la carapace d'une tortue caouanne juvénile (*Caretta caretta*), une tortue imbriquée adulte (*Eretmochelys imbricata*) et une tortue verte adulte (*Chelonia mydas*) à l'Aquarium de La Rochelle, France.

Nous avons enregistré une accélération tri-axiale à 50 Hz pour chaque espèce pendant une journée entière alors que deux caméras fixes enregistraient leurs comportements. Nous avons identifié les comportements à partir des données d'accélération en utilisant deux algorithmes d'apprentissage supervisé différents, Random Forest et Classification and Regression Tree (CART), traitant les données provenant des animaux adultes séparément des données sur les juvéniles. Nous avons atteint une précision globale de 81,30% pour le modèle CART des tortues imbriquées et des tortues vertes adultes et 71,63% pour la tortue caouanne juvénile, identifiant respectivement 10 et 12 comportements différents. Les chiffres équivalents étaient de 86,96% pour le modèle Random Forest de la tortue imbriquée adulte et de la tortue verte et de 79,49% pour la tortue caouanne juvénile, pour les mêmes comportements. L'utilisation de Random Forest combinée aux algorithmes CART nous a permis de comprendre les règles de décision impliquées dans la discrimination comportementale, et ainsi supprimer ou regrouper certains comportements « confus » ou sous-représentés afin d'obtenir les modèles les plus précis. Cette étude est la première à valider des données accélérométriques pour identifier les comportements des tortues marines et l'approche peut maintenant être testée sur d'autres espèces de tortues marines en captivité.



D. Discussion et Perspectives

1. Habitat de développement

L'identification des zones clés utilisées par les tortues vertes immatures est nécessaire pour assurer la conservation de cette espèce menacée, à travers le renouvellement des futurs reproducteurs. Cette étude avait pour objectif de 1) définir les Hotspot résidentiels et transitoires utilisés par les tortues vertes immatures dans leur habitat d'alimentation et durant leurs migrations de développement dans la Région des Caraïbes-Atlantique, 2) évaluer les liens possibles entre les aires d'alimentation et de reproduction des immatures et des adultes et 3) déterminer le rôle écologique des tortues vertes dans le développement d'*Halophila stipulacea*.

Dans un premier temps, 19 tortues vertes ont été suivies par satellite en Martinique pour une durée de suivi moyen de 152 jours. Parmi les 19 tortues vertes équipées de balises Argos, 14 sont restées durant 11 mois dans leur habitat côtier et de développement, situé aux Anses d'Arlet en Martinique. Les tortues résidentes ont montré une fidélité à ce site sur une zone restreinte de près de 3.5 km².

2. Migration post-développement

Cette étude a permis d'identifier des host spots transitoires des tortues vertes immatures dans la région Caraïbe-Atlantique. Ces zones nouvellement identifiées nécessitent une attention particulière pour assurer le renouvellement des futures générations de tortues vertes reproductrices. Avant notre étude, il y avait très peu d'informations sur les déplacements des tortues vertes immatures dans les Caraïbes, et en particulier pour les migrations post-développement. Nos résultats fournissent un nouvel élément à la littérature existante en identifiant les principales voies de migration des tortues vertes juvéniles et en présentant de nouvelles hypothèses sur les voies de connexion potentielles entre les habitats des juvéniles et des adultes, des Caraïbes jusqu'aux côtes africaines (Figure 27 et 28). Les données morphométriques de ces tortues migratrices (CCL: 84,6±3,1 cm, masse corporelle: 74±3,5 kg) étaient proches de celles trouvées par Meylan et al. (2011), qui ont effectué une série de laparoscopies (examen des gonades) sur des tortues vertes immatures au Panama afin de déterminer la taille minimale à maturité

sexuelle. La taille minimale trouvée dans leur étude (81,9 cm CCL), est plus courte que la taille moyenne des tortues marquées dans notre étude (84,6 cm CCL, range: 81-88,5 cm), suggérant que nos individus migrants étaient sur le point d'atteindre la maturité sexuelle et commencent donc leur migration, soit pour découvrir de nouveaux habitats de développement (Carr et al., 1978), soit pour atteindre directement les zones d'alimentation ou de reproduction des adultes. Bien que les tortues vertes atteignent la maturité sexuelle sur un large éventail de tailles et de masses corporelles (Bjorndal et al., 2012), les valeurs de CCL mesurées en Martinique sont plus courtes mais proches de la taille minimale observée chez les femelles nicheuses des différentes colonies des Caraïbes. X'Caecel (88,5-117,5 cm CCL), Tortuguero (90,3-122,6 cm CCL) et Panama (86,6-112,5 cm CCL, Meylan et al., 1994, 2011). Les origines multiples de ces tortues juvéniles dans la région Caraïbe-Atlantique pourraient être confirmées par les trajectoires de tortues migratrices qui se dirigent vers les habitats des adultes (colonies natales et aires d'alimentation). Un comportement similaire a été observé chez certaines tortues vertes immatures dans l'océan Indien; ces individus avaient une CCL plus courte que nos individus migrants ($73,5 \pm 4,9$ cm contre $84,6 \pm 3,1$ cm), et ont atteint avec succès les aires d'alimentation des adultes (Pelletier et al., 2003). Bien que la plupart des balises n'aient pas transmis de localisations avant que les tortues aient atteint leur destination finale, certaines hypothèses peuvent être faites au sujet des trajectoires enregistrées.

Deux individus (#149694 et #149697) se sont dirigés vers le nord-ouest, en passant par plusieurs aires d'alimentation des adultes (Îles Vierges américaines, Antigua-et-Barbuda, Porto Rico, République dominicaine et Bahamas). La Tortue #149697 a effectué une courte migration et est restée pendant plusieurs semaines dans les îles Vierges américaines, connues pour être un lieu d'alimentation célèbre pour les tortues vertes juvéniles et adultes qui se nourrissent de *Thalassia testudinum*, la même espèce que celle trouvée en Martinique (Ogden et al., 1983). La tortue #149694 s'est arrêtée sur un site en Floride, suggérant qu'elle avait ciblé une zone particulière plutôt que d'explorer de nouveaux habitats de développement: après avoir traversé les nombreuses colonies situées au nord de West Palm Beach (Roberts et al., 2014, Shamblin et al., 2014), et les habitats des récifs juvéniles (Stadler et al., 2014), cette tortue a terminé sa migration dans la baie de Biscayne. Ce site abrite différentes communautés d'herbiers et de macroalgues, ainsi que de nombreux groupes de mégafaune, y compris des tortues marines (Lirman et al., 2014). Les taxons d'algues et de macroalgues échantillonnés dans la baie de Biscayne

sont également similaires à ceux des Antilles françaises, à savoir *Halodule*, *Syringodium* et *Thalassia* (Chevallier et al., 2016; DEAL Guyane et Agence des Aires Marines Protégées, 2013), et y sont particulièrement abondants dans la zone où cet individu a passé la majeure partie de son temps, c'est-à-dire près la baie Manatee (Lirman et al., 2014). Deux autres tortues ont migré vers le sud-ouest (#149691 et #150122), respectivement vers les côtes vénézuélienne et panaméenne. Après un mois sans localisation, la balise de la tortue #149691 a recommencé à transmettre une fois que l'individu a traversé la côte vénézuélienne, indiquant que cette tortue se dirigeait vers le Honduras, ciblant éventuellement le site de nidification du Honduras ou d'autres habitats des adultes du golfe du Mexique. La tortue #150122 a suivi la côte du Panama, en ciblant soit la zone d'alimentation du Panama, soit la colonie du Costa Rica (Troëng et Rankin, 2005) - voir Fig. 28. Cinq tortues (#149692, #149693, #164547, #164548 et #45811) se sont dirigées vers le sud-est, peut-être vers les aires d'alimentation brésiliennes utilisées à la fois par les adultes venant de Guyane (Baudouin et al., 2015 Chambault et al. 2015) et les juvéniles (Godley et al., 2003, Lima et al., 1999, Lum et al., 1998). Ces résultats confirment la contribution significative de la colonie de Guyane française à la diversité génétique observée dans les aires d'alimentation brésiliennes (Jordao et al., 2015, Jordão et al., 2015). En comparant les traces de ces deux tortues avec la circulation océanique, nous notons un comportement de nage actif vers des destinations spécifiques; les individus ont nagé contre le courant des Guyane (direction nord-ouest) (Baklouti et al., 2007).

A l'inverse, la tortue #149696 a utilisé les courants dominants (durant la deuxième partie de la migration) pour atteindre sa destination. Cet individu a quitté la côte guyanaise pour effectuer la première migration transatlantique jamais enregistrée chez les tortues vertes juvéniles, nageant à travers le contre-courant équatorial (Fig. 28) (Fonseca et al., 2004) et vers la Guinée-Bissau, puis le Ghana. La Guinée-Bissau est le site de nidification le plus important pour les tortues vertes le long de la côte africaine (Catry et al., 2002) et contribue également à la diversité génétique des aires d'alimentation de l'Atlantique Ouest (Jordão et al., 2015). La probabilité que cette tortue ait terminé son voyage soit dans la colonie de Guinée-Bissau ou du Cap-Vert est renforcée par les simulations effectuées par Putman et al. (2013), qui ont démontré que la dispersion à l'Est de 14°W représentait 5-65% des tortues simulées trouvées dans les aires d'alimentation des Caraïbes et de l'Amérique du Nord après 5 années de simulations (Putman et Naro-Maciel, 2013). Pour confirmer les liens possibles entre l'habitat de développement de la Martinique et

l'habitat d'alimentation/reproduction des adultes, il est nécessaire d'équiper d'autres tortues vertes immatures en Martinique avec des balises avec une grande autonomie telles que les balises SPOT qui enregistrent uniquement les positions des animaux. Les migrations multidirectionnelles réalisées par ces 10 individus correspondent au stock mix génétiques des tortues vertes vivant dans des habitats communs de développement mais provenant de diverses plages natales dispersées dans les Caraïbes (Bass et Witzell, 2000, Luke et al. , 2003).

En utilisant les mêmes analyses génétiques que celles déjà effectuées pour la tortue caouanne (Engstrom et al., 2002), la tortue imbriquée (Meylan, 1999) et les tortues vertes (Bass et al., 2006, Luke et al. 2003), nous avons trouvé les origines naturelles de ces tortues immatures et confirmé si elles se dirigent vers des habitats communs aux adultes (alimentation ou reproduction) où elles y terminent leur développement jusqu'à leur maturité sexuelle. Étant donné que ce programme de recherche vise à assurer un suivi à long terme via la capture et le marquage (PIT) des individus sur tous les sites de Martinique, la recapture des tortues marquées dans les multiples sites de nidification de l'Atlantique, permettra bientôt de lier habitat de développement de la Martinique aux colonies natales.

L'identification des zones clés utilisées par les tortues vertes immatures est cruciale pour protéger les colonies des futurs reproducteurs, ce qui confirme la nécessité de suivre plus d'individus dans les différentes îles des Caraïbes pour assurer la conservation de ces espèces en péril à différents stades de leur vie et sur de larges échelles spatiales, comme les zones de développement, les aires d'alimentation et les habitats de reproduction. Les données provenant de ces études consolideront la prise de décision concernant l'application de mesures de conservation urgentes dans cette vaste zone composée de plusieurs eaux juridictionnelles. Cette étude, conjointement avec les données génétiques nouvellement acquises (Jordao et al., 2015), fournit également des données de suivi à jour et utiles qui pourraient aider à améliorer la conception et les limites géographiques des unités de gestion régionales (Wallace et al., 2010).

3. Sélection de l'habitat et Sélection alimentaire

Les cartes algo-floristiques illustrent bien la diversité de la végétation à Grande Anse. La zone prospectée contenait les trois espèces de phanérogames suivantes *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* et *Halophila stipulacea*. Les deux autres angiospermes marins *Halodule wrightii* et *Halophila decipiens* présents en Martinique n'ont pas été observés dans la baie. On peut noter une prévalence de *H. stipulacea*, présente dans toute la baie sauf dans le Nord-Ouest où dominent les algues. D'après la distribution des espèces, nous pouvons déduire que l'espèce introduite a rivalisé avec les espèces indigènes depuis son apparition dans la baie, et a parfois même supplanté les plantes indigènes. Néanmoins, *T. testudinum* et *S. filiforme* sont toujours présents au centre de la baie et dans la zone nord, où *H. stipulacea* présente un pourcentage de recouvrement inférieur.

Ces différences dans la couverture d'*H. stipulacea* peuvent être dues à divers facteurs agissant sur le succès de la colonisation. Plusieurs paramètres peuvent avoir facilité ou entravé l'expansion de *H. stipulacea* comme la profondeur, la saison de colonisation de la zone, ou même la façon dont la plante s'est étendue dans la zone (expansion horizontale par des rhizomes ou des fragments). Bien qu'il ait été démontré que cette espèce déplaçait les pousses de *S. filiforme* dans les 12 semaines suivant une expérience de transplantation sur le terrain, son expansion pourrait être restreinte dans les parcelles de diversité ou de densité plus élevées. Bien qu'il soit impossible de déduire le taux de recouvrement précédent à partir des observations actuelles, on pourrait imaginer que les zones profondes avec des zones de sable nues et une faible densité végétale ont été colonisées en premier et sont maintenant les plus envahies par *H. stipulacea*. Au contraire, les zones où *S. filiforme*, *T. testudinum* et les algues sont encore présents et forment une couverture dense, semblent résister à l'arrivée de *H. stipulacea*.

À l'origine, la répartition des espèces indigènes était probablement définie par l'interaction de leur tolérance écologique et des paramètres environnementaux, physiques, chimiques ou biologiques. Avec l'arrivée de *H. stipulacea*, une nouvelle pression biotique s'ajoute aux perturbations antérieures telles que le piétinement, l'ancrage, l'herbivorie ou les cyclones, remodelant la distribution des plantes indigènes.

Mais les plantes ne sont pas toutes égales face aux perturbations, et les espèces introduites ne sont pas épargnées. Bien qu'elles soient plus résistantes aux phénomènes météorologiques forts ou rares ou aux dommages d'ancrage dus à leur taux de croissance élevé, les espèces *Halophila* sont capables de recoloniser plus rapidement les zones dévastées mais peuvent réagir différemment aux perturbations faibles mais récurrentes. En effet, en tant qu'espèces pionnières, elles sont censées être moins résistantes au régime de turbulence de l'eau que les espèces climaciques telles que *T. testudinum*, qui se développent tardivement dans la communauté végétale suivant le modèle de succession écologique. Cela pourrait expliquer pourquoi *H. stipulacea* a des difficultés à coloniser la zone centrale orientale et peu profonde. Cette zone est située dans un endroit très touristique, accueillant des nageurs ainsi que des bateaux qui traversent la zone, causant peut-être des perturbations légères mais répétitives comme le mouvement de l'eau ou le piétinement. Avec leurs longues racines et leurs rhizomes puissants, permettant un bon ancrage dans le substrat, les herbiers indigènes peuvent résister à ces événements. Au contraire, les propagules à racines courtes ou les fragments de *H. stipulacea* récemment introduits dans la zone pourraient avoir du mal à faire face à des perturbations physiques survenant rapidement après leur arrivée, ce qui pourrait empêcher leur établissement. Quelles que soient les raisons qui ont conduit à l'expansion d'*H. stipulacea*, d'autres composantes de l'environnement, y compris les animaux, sont affectées et doivent faire face aux changements de la végétation. Nous pouvons tenter de comprendre ces effets sur la mégafaune marine en examinant l'utilisation des habitats végétalisés par l'étude de l'écologie des tortues vertes.

Comprendre l'utilisation de l'habitat et la sélection des aliments a conduit les chercheurs à penser en termes d'optimalité du processus et des décisions de recherche de nourriture. La « théorie de l'optimal foraging » indique que la sélection naturelle conduit à l'émergence de stratégies d'alimentation selon lesquelles les animaux doivent toujours sélectionner l'habitat fournissant le taux de croissance le plus élevé et le taux de mortalité le plus bas. Le choix est limité par les caractéristiques, les capacités ou les variables d'état de l'organisme dans un environnement et un contexte spécifiques et, selon le modèle, il est supposé être le plus approprié pour maximiser l'acquisition d'énergie. En ce qui concerne la composition du régime alimentaire, les herbivores, qui se nourrissent d'aliments à faible valeur nutritive, prolongeraient la période d'alimentation pour consommer de grandes quantités de nourriture; se spécialiseraient pour sélectionner les

plantes les plus énergétiques ou une combinaison des deux stratégies.

Par conséquent, l'étude de la sélection de l'habitat d'alimentation à Grande Anse, révèle que les tortues vertes utilisent principalement des herbiers multispécifiques dominés par des espèces indigènes. Cependant, des paramètres autres que la mixité de plantes peut influencer leur choix, car la zone nord n'a pas été sélectionnée. En effet, les fonds peu profonds et calmes au niveau courantométrie peuvent être mieux adaptés aux petits individus pour être stables lorsqu'ils se nourrissent, et l'eau plus chaude permet des taux de digestion plus élevés, les jeunes tortues ayant des capacités digestives moins efficaces que les tortues plus âgées.

Néanmoins, des herbiers riches en *H. stipulacea*, situés en périphérie de l'habitat C (*S. filiforme*), ont également été sélectionnés. Ces herbiers couvrent la moitié de la baie et sont les plus disponibles. Ici, la sélection de l'habitat d'alimentation n'est pas liée à la disponibilité des ressources mais serait plutôt corrélée à l'hétérogénéité spatio-temporelle de la distribution des plantes. Ce paramètre influence le temps passé à chercher ou à voyager entre les patches, car les herbivores trouvent les ressources à un rythme différent dans un environnement à granularité grossière et doivent choisir les patches à inclure dans leur trajectoire. Ce type d'habitat pourrait avoir été choisi en raison de sa grande distribution mais aussi de sa proximité de la zone centrale ciblée qui a une portée limitée. Bien que nous ne puissions pas encore conclure à une sélection des aliments, étant donné que des quantités différentes de chaque espèce peuvent avoir été consommées dans ces herbiers multispécifiques, nous pouvons assurer que les tortues vertes mangent les trois espèces de phanérogames ainsi que les algues. Le fait que les tortues vertes mangent *H. stipulacea* est donc établi mais les raisons expliquant sa consommation ne sont pas évidentes.

Globalement, les algues situées dans les régions extrêmes nord et sud ont été rarement sélectionnées, mais cette tendance semble variable selon le site d'étude. En Floride, où les herbiers sont entrecoupés d'algues, les tortues vertes semblent préférer les phanérogames (*Syringodium filiforme*, *Halodule wrightii*) malgré la présence d'algues, alors que dans la baie de Moreton, en Australie orientale, les indices de préférence et les fréquences d'ingestion ont révélés que les immatures sélectionnaient en priorité l'algue rouge *Gracilaria sp.*, qui était la plus digeste, la plus pauvre en fibres et la moins abondante. À Hawaii, quatre des principales espèces d'algues consommées par les tortues

vertes (*Amansia glomerata*, *Hypnea musciformis*, *Pterocladia capillacea* et *Ulva fasciata*) étaient parmi les plus énergiques, ce qui indique que la sélection alimentaire pourrait être guidée par le contenu énergétique afin de répondre aux besoins énergétiques. Nos premiers résultats montrent que 50% du régime alimentaire des tortues étudiées concerne l'espèce dominante invasive, mais nous ne pouvons exclure que les tortues consomment de grandes quantités d'*H. stipulacea* dans des herbiers multispécifiques, bien que les herbiers monospécifiques de cette espèce soient moins ciblées par les tortues.

En 1980, Bjorndal a montré des sélections d'habitat et alimentaire à petite échelle chez les tortues vertes qui pâturaient continuellement sur les mêmes herbiers monospécifiques. De tels comportements d'alimentation aboutissent à la création de parcelles persistantes de jeunes pousses exemptes d'épiphytes avec des feuilles facilement digestibles, riches en azote, phosphore et énergie, qui peuvent être récoltées en continu pendant 16 mois. Cela pourrait expliquer l'utilisation d'une petite aire d'alimentation en Martinique, dont le schéma de sélection est similaire dans le temps, indiquant un pâturage continu. De plus, la teneur en azote et en énergie des plantes a été liée au taux de croissance et aux paramètres de reproduction dans différentes expériences. Selon la littérature, le contenu énergétique pourrait être l'un des principaux facteurs influençant le choix, ce qui pourrait expliquer la croissance rapide mise en évidence dans notre étude en Martinique [Chevallier, 2017, communication personnelle].

Le contenu énergétique pourrait expliquer le choix de tortues vertes à se nourrir des communautés indigènes d'herbiers marins, résultat d'une étude réalisée en Floride où l'énergie digestible estimée était plus élevée pour *S. filiforme*. Nos résultats soutiennent également le fait que les tortues sélectionnent les herbiers multispécifiques (HS-TT-SF et HS-TT) où dominant *Thalassia testudinum* et *Halophila stipulacea*, *H. stipulacea* étant « moins intéressant » en tant que ressource alimentaire. Néanmoins, les prairies monospécifique densément végétalisées avec *H. stipulacea* sont utilisées à 15%. Dans le cas où une ressource est plus commune que l'autre, la première serait probablement sélectionnée, bien qu'elle soit moins nutritive ou plus difficile à gérer. Les herbiers très énergétiques étant moins denses dans les zones multispécifiques dominées par *H. stipulacea* et couvrant une surface plus petite dans la baie, ils peuvent être plus difficiles à trouver pour les juvéniles récemment arrivés ou bien « réquisitionnés » par les tortues y résidant depuis plusieurs années.

Cela implique que les tortues doivent parcourir une certaine distance pour atteindre les prairies indigènes et donc dépenser de l'énergie pour se déplacer et prospector les zones d'alimentation potentielles. Certains individus pourraient préférer s'alimenter dans de vastes prairies d'*H. stipulacea* (Anse noire et Anse Dufour), acquérant ainsi de l'énergie plus lentement en raison de l'augmentation du temps de récolte (dû à la teneur énergétique plus faible), mais économisant ainsi de l'énergie en limitant les déplacements, ce qui leur permettrait de conserver un équilibre énergétique similaire. Ces disparités dans l'utilisation de l'habitat peuvent être liées aux caractéristiques des plantes en interaction avec l'âge de la tortue, liées à la demande énergétique pendant la période de croissance, puis en prévision de la migration post-développement.

À un stade ultérieur, il sera intéressant de comparer les proportions d'éléments dans le régime alimentaire avec ceux de l'environnement.

Les différences du pouvoir calorifique de la MF peuvent provenir d'une composition végétale non énergétique telle que la teneur en eau ou en minéraux, ou être liées à la qualité ou à la quantité d'autres macromolécules. Des analyses plus approfondies de la teneur en énergie du MS et du MS sans cendres, ainsi que la détermination de la teneur en éléments nutritifs et en fibres peuvent permettre de mieux comprendre les facteurs influençant l'habitat d'alimentation et la sélection des aliments. En ce qui concerne les tissus végétaux, les tortues consomment rarement des rhizomes, mais cela arrive parfois, surtout avec *H. stipulacea* dont les rhizomes courts sont facilement extraits avec les feuilles. Le contenu énergétique peut également différer entre les feuilles plus âgées et les jeunes pousses qui sont continuellement broutées par les tortues. Par conséquent, il serait intéressant de comparer la structure et la composition des différents tissus des herbiers, mais aussi d'ajouter des algues dans les analyses. La prise en compte des dimensions temporelles et spatiales doit être envisagée, car la teneur en protéines peut varier considérablement selon les sites et les saisons. Cette aire d'alimentation restreinte à quelques hectares peut donc mettre en évidence une qualité de nourriture supérieure pour satisfaire les besoins nutritionnels des immatures, au cours de leur croissance, comme montré chez la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*) dans les Caraïbes.

La raison pour laquelle les tortues passent beaucoup de temps sur les herbiers multispécifiques à HS-TT-SF pourrait également être liée à une plus grande richesse spécifique associée aux herbiers natifs ou envahissants, et donc à la présence de la

macrofaune benthique ciblée par les individus en croissance, et riche en énergie. Avec une plus grande taille d'échantillons (analyse en cours), il serait intéressant de regarder de plus près les variations dans l'utilisation de l'habitat à travers le temps et entre les individus. Les variations saisonnières de la température et des précipitations peuvent influencer différemment la croissance des plantes selon les espèces. En effet, le mois de mai correspond à un passage de la saison sèche à la saison humide dans les Petites Antilles, avec une augmentation des températures et des fortes pluies associées aux eaux turbides, aux changements de salinité et aux houles cycloniques pouvant affecter les plantes à racines courtes telles qu'*H. stipulacea*. Si une perte de vigueur affecte réellement les espèces envahissantes à ce moment de l'année, cela pourrait entraîner une compétition affaiblie entre les espèces, menant à une efflorescence d'espèces indigènes. Ceci est cohérent avec une étude menée au Mexique, où les préférences alimentaires et la diversité ont changé au fil des saisons, coïncidant avec les changements saisonniers de la biomasse végétale.

Les tortues pourraient, à leur tour, modifier leurs habitudes tout au long de l'année en fonction de la disponibilité des plantes. Ainsi, la distribution spatiale de l'alimentation serait le résultat de modèles temporels dans les communautés végétales et liée aux contraintes physiologiques des tortues qui évoluent avec l'âge, comme la digestion, les besoins énergétiques ou la flottabilité, d'où la nécessité de prendre en compte la taille des individus. Enfin, les interactions agonistiques peuvent également jouer un rôle dans la sélection des sites telle que décrite chez les tortues caouannes (*Caretta caretta*) en période de reproduction, où les individus peuvent entrer en compétition pour trouver des zones de repos appropriées. Dans le contexte du comportement alimentaire, il est probable que la concurrence intraspécifique se produise si la population fluctue autour de la capacité de charge, comme cela a été montré à Union Creek, Caraïbes, d'où la nécessité de déterminer la taille de la population.

4. Observation des tortues en alimentation-Budget temps

Nous avons pu constater que l'alimentation est l'activité dominante chez les tortues vertes durant la journée et qu'elle a lieu majoritairement sur des herbiers mixtes où *Halophila stipulacea* et *Thalassia testudinum* dominant, ce qui correspond en partie au régime alimentaire connu dans la littérature, concernant *T. testudinum* (Mortimer, 1976). Ces premiers résultats confirment que les tortues vertes exercent également une forte

pression d'herbivorie sur *H. stipulacea* similaire à *Thalassia* et *Syringodium*. Ces résultats restent à confirmer car il est très difficile de déterminer les espèces ingérées lorsque la tortue s'alimente sur des herbiers multispécifiques. Cependant, nous n'avons aucune information sur **(1)** la quantité de phanérogames/algues ingérée selon l'espèce par les tortues vertes, ni les **(2)** valeurs énergétiques qui y sont associées.

Il est donc crucial de poursuivre cette étude, via la pose de caméras embarquées couplées à des GPS et capteurs haute résolution (Accéléromètres 3D, Magnétomètre, Gyroscope, Hydrophone, Pression, Température, Luminosité), permettant **(i)** un suivi continu (24 heures) de l'activité de l'animal avec une fine résolution et **(ii)** d'identifier les aliments sélectionnés et leur quantité. Une fois les résultats validés, nous serons en mesure de déterminer si la tortue verte exerce une pression d'herbivorie liée à la valeur énergétique des aliments ingérés (qualitatif) ou bien liée à l'abondance (quantitatif, opportunisme). En effet, **une des contraintes alimentaires majeures des herbivores résulte des faibles valeurs alimentaires et énergétiques de leur nourriture** (Durant 2003). Parmi les éléments nutritifs essentiels à leur alimentation, l'azote est présenté comme étant un des éléments limitants qui détermine les choix alimentaires des herbivores (White 1985). Par ailleurs l'accessibilité aux nutriments dépend également de la capacité à digérer les aliments. En effet, **les herbivores sélectionnent majoritairement les espèces végétales les plus digestes (faible teneur en lignine) et ayant une teneur plus élevée en azote** (Coley 1980). Dans ce contexte, nous nous attendons à ce que les tortues vertes développent des stratégies leur permettant de pallier à la faible valeur énergétique des ressources disponibles, en privilégiant la consommation **1)** des jeunes organes (jeunes feuilles ou rhizomes) et **2)** les aliments les plus énergétiques. Selon les ressources disponibles dans les herbiers martiniquais, les tortues vertes devront développer des stratégies leur permettant de pallier la faible valeur énergétique et alimentaire de leurs ressources. Les résultats obtenus pourront être combinés à ceux issus d'autres relevés, à savoir l'observation directe des tortues vertes en alimentation, l'analyse isotopique, le taux de recouvrement par espèce, la bathymétrie et le suivi satellitaire des tortues vertes. Ainsi, l'ensemble de ces résultats nous permettront de quantifier la pression d'herbivorie des tortues vertes selon l'espèce fourragée et de définir le rôle écologique de cette espèce au sein de cet écosystème.

5. Suivi Capture-Marquage-Recapture (CMR) & Evolution de la croissance

Compte tenu du succès obtenu dans le cadre des sessions de Capture-Marquage-Recapture de 2016 et 2017 (40% & 56 % de recapture respectivement), il est indispensable de poursuivre l'effort de suivi à long-terme (minimum 10 ans) afin d'obtenir **(i)** une vision précise de la structure et de la dynamique des populations de tortues marines en Martinique, mais également **(ii)** affiner les premiers résultats sur l'évolution de la croissance des immatures.

L'ensemble de ces données permettront également de **(iii)** déterminer le temps moyen de résidence d'un individu lambda en Martinique, et ainsi **(iiii)** évaluer l'âge moyen de reproduction des tortues vertes, via les résultats issus du suivi satellitaire et du suivi CMR sur les zones de nidification (Guyane française, suivi CNRS IPHC), information qui reste jusqu'à présent très subjective (jusqu'à 50 ans selon les différents auteurs).

6. Adaptation de la Tortue verte *Chelonia mydas* en réponse aux conditions environnementales dynamiques durant la migration post-développement

La saisonnalité entraîne la disponibilité et l'agrégation des ressources, ce qui en fait l'un des principaux facteurs écologiques qui affectent l'évolution et l'écologie des migrateurs longue distance. En effet, dans la plupart des cas, les besoins des espèces migratrices correspondent temporellement et spatialement au pic d'abondance des ressources, évitant ainsi l'épuisement de ces dernières. Les organismes migrateurs programment leurs déplacements selon leurs stades de vie et leurs différentes activités (croissance, alimentation, reproduction, etc.) afin d'exploiter de façon optimale les ressources saisonnières qui varient à l'échelle spatio-temporelle, en parcourant généralement de longues distances pour atteindre des sites adaptés à leurs besoins. Il est donc crucial d'évaluer les mouvements de dispersion et les habitats utilisés par les espèces migratrices afin de comprendre leur écologie et ainsi faciliter la mise en œuvre de politiques de conservation adéquates. Ce comportement migratoire a été étudié dans un large éventail de groupes marins tels que les mammifères, les oiseaux, les poissons et les reptiles. Les tortues marines sont des migrateurs longue distance qui entreprennent de longs déplacements depuis leurs sites de nidification ou de développement vers les sites

d'alimentation. La stratégie migratoire, associée à des zones d'alimentation spécifiques, varie considérablement selon les populations de tortues marines. La plupart des *Cheloniidae* adultes, tels que la tortue imbriquée, la tortue caouanne et la tortue verte, migrent habituellement à travers l'océan pour atteindre des zones d'alimentation néritiques. Cependant, alors que le suivi satellitaire a permis de décrire les itinéraires migratoires des adultes, nous n'avons aucune information sur la façon dont les tortues immatures choisissent leurs zones d'alimentation durant leur migration post-développement. Les *Cheloniidae* adultes se nourrissent de différentes ressources en fonction, entre autres, de leurs besoins écologiques, de leur alimentation et des caractéristiques de l'habitat, c'est-à-dire de la disponibilité des ressources, de la compétition, etc. Au stade adulte, la tortue verte est principalement herbivore, et est donc dépendante des herbiers ou des algues marines. Une grande diversité d'espèces d'herbes marines se retrouvent dans toute la partie occidentale de l'Atlantique tropical, depuis le golfe du Mexique jusqu'à la partie nord de la côte brésilienne (jusqu'à 10 ° S). Ces prairies marines constituent des zones d'alimentation pour plusieurs populations de tortues vertes provenant de sept colonies différentes : l'île de l'Ascension, Matapica (Suriname), l'île Aves (Venezuela), X'cacel et Isla Cozumel (Mexique), Tortuguero (Costa Rica), la côte Est de la Floride.

Les conditions rencontrées le long du parcours des tortues vertes peuvent affecter leurs comportements de plongée et leur dispersion. Lorsqu'elles partent de leur zone de développement, les tortues vertes doivent traverser des zones particulièrement turbulentes et ainsi développer des stratégies pour limiter leur dépense énergétique.

Nous proposons une étude basée sur le suivi satellitaire des tortues vertes immatures durant leur migration post-développement, afin d'étudier la façon dont les tortues vertes choisissent leurs zones d'alimentation et adaptent leur comportement de plongée et leurs trajectoires aux conditions environnementales dynamiques.

Les deux principaux objectifs de cette étude de la stratégie de migration des tortues vertes sont donc : **(i)** localiser les zones d'alimentation et caractériser de façon fine l'habitat ; et **(ii)** évaluer comment les conditions océanographiques rencontrées au cours de la migration peuvent affecter les déplacements des tortues en termes de dispersion et comportements de plongée.

7. Estimation de la densité de tortues vertes à l'échelle de la Martinique

Les résultats obtenus au cours des opérations de comptages de tortues sur les Anses d'Arlet prouvent que la méthode employée est optimale pour obtenir une image réaliste de la population de tortues vertes (et imbriquées) en Martinique.

Dans ce contexte, il est important d'élargir les comptages sur la côte Caribéenne mais également Atlantique sur les sites suivants :

- Le Carbet (14.709010 N, -61.179811 W)
- Saint-Pierre (14.748277 N, -61.175753 W)
- Le Prêcheur (14.796820N, -61.221405 W)
- Sainte-Luce (14.470101 N, -60.919891 W)
- Grand'Rivière (14.872884N, -61.177887 W)
- Anse à l'âne (14.541689 N, -61.067714 W)
- Anse Mitan (14.552089 N, -61.055421W)
- Schoelcher (14.619977 N, -61.100239 W)
- Case Pilote (14.642761 N, -61.137431 W)
- Macouba (14.876845 N, -61.140555 W)
- Basse-Pointe (14.870180 N, -61.119849 W)
- Le Marigot (14.819904 N, -61.030102 W)
- Sainte-Marie (14.778906 N, -60.993754 W)
- La Trinité (14.737814 N, -60.963249 W)
- Le François (14.613854 N, -60.904415 W)
- Le Vauclin (14.543392 N, -60.837916 W)
- Sainte-Anne (14.439520 N, -60.878883 W)
- Le Marin (14.470036 N, -60.865881W)

8. Les tortues marines comme sentinelle de l'environnement

Avec plus de 67 millions de substances organiques et inorganiques connues à ce jour (CAS, 2012), la surveillance et l'évaluation des effets de la pollution chimique sur les réseaux trophiques font nécessairement face à de grands défis. Les activités humaines ont un impact direct (aménagement, surpêche, pollution) ou indirect (changements globaux) sur ces écosystèmes marins. Il apparaît donc essentiel de prendre en compte les spécificités des réseaux trophiques marins martiniquais soumis à des facteurs naturels structurant dans les milieux peu anthropisés d'une part et d'autre part, de considérer les

perturbations liées aux activités humaines au niveau des espèces intégratrices que constituent les prédateurs supérieurs : poissons, tortues, oiseaux, mammifères marins. Ces perturbations comprennent la surpêche, la bioaccumulation d'éléments toxiques par les organismes, leur bioamplification dans les chaînes alimentaires et l'altération des réponses comportementales et écophysiological des espèces clés telles que les tortues marines, ainsi que des humains.

Impact des contaminants dans le milieu marin Martiniquais : Les Antilles comportent de nombreuses incertitudes sur le respect des modalités d'utilisation des contaminants se bio-accumulant à différents niveaux des réseaux trophiques marins et dans les produits de la mer consommés par l'homme. Se pose alors la question du risque et des effets pour la santé des populations humaines et les écosystèmes. Les recherches menées par l'ODE Martinique, portant sur la contamination des écosystèmes de Martinique ont principalement porté sur la problématique de la Chlordécone en milieu dulçaquicole et notamment sur le risque toxicologique pour les populations dont l'alimentation est basée sur la pêche. Ces études ont mis en exergue que toutes les espèces, quelles que soit leurs guildes alimentaires, étaient touchées par ce pesticide. La plupart des pesticides qui polluent les milieux naturels sont progressivement éliminés, mais ce n'est pas le cas de la Chlordécone qui, comme les dioxines ou les polychlorobiphényles (PCB) appartiennent au groupe des polluants organiques persistants.

Ainsi, les connaissances sur les différents contaminants et les phénomènes de bioaccumulation, qu'ils soient métalliques ou organiques, sont aujourd'hui très limitées pour le domaine marin. Les informations concernant les niveaux et effets de ces polluants sont inexistantes pour les espèces marines remarquables telles que les tortues marines, espèces longévives qui intègrent les contaminants accumulés le long des chaînes trophiques et qui sont de ce fait considérés comme d'excellentes sentinelles de l'état de santé des écosystèmes.

Dans ce contexte, l'influence de cette contamination pourrait être étudiée à partir d'une approche utilisant des biomarqueurs qui nous fourniraient des premiers éléments sur les niveaux de métaux lourds, pesticides organochlorés, PCB et hydrocarbures présents chez les populations de tortues marines inféodées aux habitats marins antillais. Les biomarqueurs sont des outils importants pour mesurer les effets sublétaux des produits chimiques chez les organismes sauvages, qui indiquent l'exposition à la

concentration interne de produits chimiques ou de métabolites. Les biomarqueurs (ex : vitellogénine, examen histopathologique, stress oxydatif, hormones de stress, télomères, métallothionéines, etc.) peuvent ainsi fournir des signaux d'alerte précoce d'un risque de déclin de la santé de l'organisme ou des perturbations environnementales.

Les organismes marins supérieurs sont susceptibles d'intégrer les contaminants accumulés le long des chaînes trophiques (Burger et Gochfeld 2004) et sont ainsi considérés comme de bons bioindicateurs de l'état de santé des écosystèmes. Il est donc nécessaire d'enrichir les connaissances sur l'éco-dynamique des contaminants dans les écosystèmes marins de la Martinique à la fois pour déterminer le risque écotoxicologique pour les organismes qui y vivent ou qui en dépendent pour leur survie, et pour surveiller, par l'utilisation de bioindicateurs tels que les Tortues marines, l'état de santé de ces écosystèmes.

L'objectif de cette étude est donc de créer une synergie autour des écosystèmes côtiers de la Martinique, venant renforcer les programmes de recherche déjà existant et permettant de préciser l'état des lieux sur les niveaux de contaminants prioritaires (Métaux lourds, PFASs et hydrocarbures) présents chez les tortues marines, pour évaluer les conséquences (hormones, immunité, succès reproducteur) des individus et estimer le risque pour les populations animales et humaines.

A partir des échantillons (sang, chair, écailles, biopsies), le dosage isotopes stables (marqueurs de l'habitat et du niveau trophique), des éléments traces des métaux lourds, HAP et composés poly-et perfluorés devront être recherchés en priorité et mis en relation avec des marqueurs physiologiques pertinents (hormones, stress oxydatifs, Costantini et al. 2014, Tartu et al. 2013, 2014), chez trois espèces de tortues marines, présentes en Martinique, qui évoluent dans des niches écologiques distinctes, à savoir la Tortue verte, la Tortue imbriquée et la Tortue Luth.

A partir des culots sanguins, seront mesurées les concentrations en métaux lourds par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA) sur des aliquotes de globules rouges lyophilisés. A partir du plasma sanguin, nous recherchons la présence de métabolites des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP: Benzo(a)pyrene, Acénaphthylène, Naphtalène, Phénanthrène, Fluoranthène) et des polluants organiques persistants (POPs) dits «d'héritage». Il s'agit de molécules interdites d'utilisations depuis des décennies (insecticides tels que le DDT, Chlordécone, composés industriels tels

que les PCB) mais très persistants, reprotoxiques et bioaccumulables (*Stockholm Convention on Persistent Organic Polluants*). Spécifiquement nous ciblerons: 7 PCB indicateurs (CB-28, -52, -101, -118, -138, -153 and -180) et 11 pesticides organochlorés (HCB, Lindane, Heptachlore, cis-chlordane, trans-nonachlor, 2,4' DDE, 4,4' DDE, 4,4' DDD, 2,4' DDT, 4,4' DDT et mirex) ainsi qu'un retardateur de flamme bromés (PBDE, BDE-47). A partir de ces mêmes échantillons, nous rechercherons les composés organiques dits « émergents » tels que les composés poly- et perfluorés (PFASs, utilisés comme imperméabilisants, antitaches, antiadhésifs). Pour les PFASs, nous rechercherons principalement l'acide perfluorooctanesulfonique (PFOS, linéaire + isomères ramifiées) et plusieurs acides perfluorocarboxyliques à chaîne longue.

Les dosages des métabolites des HAP, POPS d'héritage et POPS émergents seront réalisés par chromatographie en phase gazeuse couplée à un détecteur à capture d'électrons (GC- μ ECD), en utilisant l'étalonnage interne comme méthode de quantification. L'EPOC a récemment développé une méthode basée sur le couplage en ligne de l'extraction sur phase solide, la chromatographie liquide et la spectrométrie de masse en tandem (« online SPE-LC-MS/MS »). Cette méthode permet actuellement l'analyse simultanée de 15 PFASs à partir d'une prise d'essai de 25 μ L de plasma seulement. Il s'agit d'une avancée importante, permise par le financement de ce projet EC2CO, car il est désormais théoriquement possible de quantifier ces composés pour des espèces de petite taille.

9. Evaluation de l'âge et/ou du taux de vieillissement chez la tortue marine.

La détermination de l'âge des individus d'une population sauvage est d'une grande importance pour mieux comprendre les trajectoires de vie individuelles et leur variabilité au sein d'une population. Elle reste cependant un graal inaccessible pour la plus grande part des études menées en conditions naturelles. Le même dilemme existe pour caractériser le taux individuel de vieillissement, et la grande variabilité qui peut exister entre individus. Ceci constitue néanmoins la base sur laquelle la sélection naturelle va agir, favorisant les individus les plus performants, et sur laquelle repose la dynamique des populations étudiées. Les télomères sont des structures terminales des chromosomes linéaires des vertébrés qui s'érodent avec le temps lors des divisions cellulaires. Elles sont également sensibles au stress subi par les individus. Lorsque les télomères atteignent une

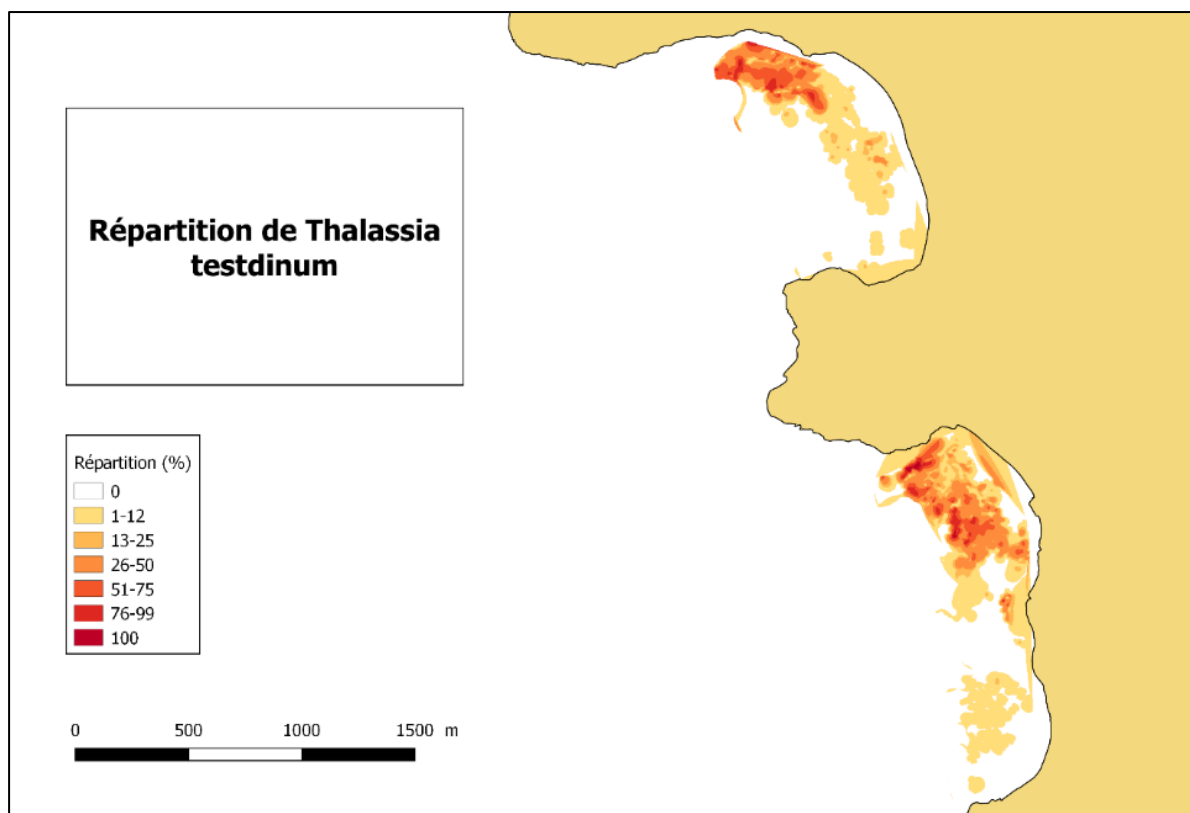
taille seuil minimale, elles induisent la senescence cellulaire. Plus récemment, les télomères ont été étudiés dans un cadre écologique, montrant leur intérêt pour l'évaluation de l'état biologique des individus indépendamment de l'âge. Mesurer les télomères doit donc permettre de mieux comprendre la variabilité individuelle des performances, et donc de mieux définir les variables écologiques expliquant les dynamiques de populations actuelles.

Nous proposons de vérifier si la longueur des télomères se raccourcit avec l'âge chez les tortues vertes et imbriquées, en mesurant leurs longueurs (indice télomérique du vieillissement, T/S), relatif à une seule copie de gène dans le sang total et l'épiderme chez les tortues immatures et adultes via la méthode PCR. Nous tenterons de vérifier l'hypothèse selon laquelle il y a une corrélation significative entre l'âge et les rapports T/S relatifs dans le sang.

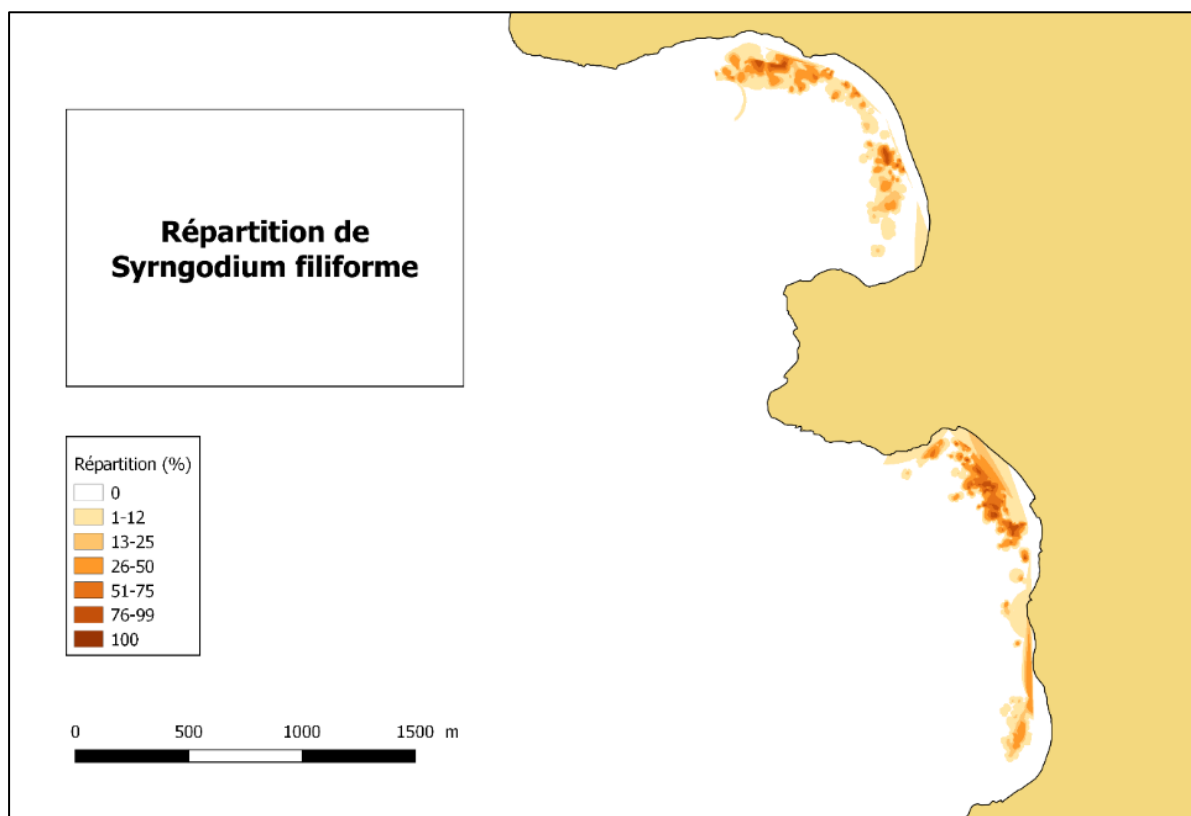
Nous tenterons de démontrer, chez ces deux espèces, que la longueur des télomères dans l'épiderme peut être utile en tant qu'estimateur d'âge des tortues marines. L'information relative à l'âge obtenue avec cette technique simple, rapide et non invasive peut aider à faire progresser notre compréhension de l'écologie de ces espèces menacées.

Dans le cadre de l'étude sur l'évaluation de l'âge et/ou du taux de vieillissement, une biopsie et un prélèvement sanguin sera prélevé dans une seringue héparinée, par ponction au niveau du sinus cervical et recueillis dans les 5 minutes de la capture pour minimiser le stress. La peau sera préalablement désinfectée à l'aide d'une compresse stérile imbibée d'alcool dénaturé avant d'être localement anesthésiée par vaporisation d'un spray froid (ColdSpray®). Une fois le prélèvement de sang achevé, la zone sera à nouveau désinfectée à l'aide d'une compresse imbibée de Bétadine®. Le sang sera ensuite transféré dans des microtubes de polypropylène avant d'être placé dans une glacière et transporté à notre laboratoire pour centrifugation. Les globules rouges et le plasma seront ensuite séparés et placés dans des tubes Eppendorf et stockés à -20°C jusqu'à l'analyse en laboratoire. Les analyses seront effectuées au CNRS-IPHC, Strasbourg, selon la procédure décrite par Plot et al. (2012) sur les Tortues luth *Dermochelys coriacea*.

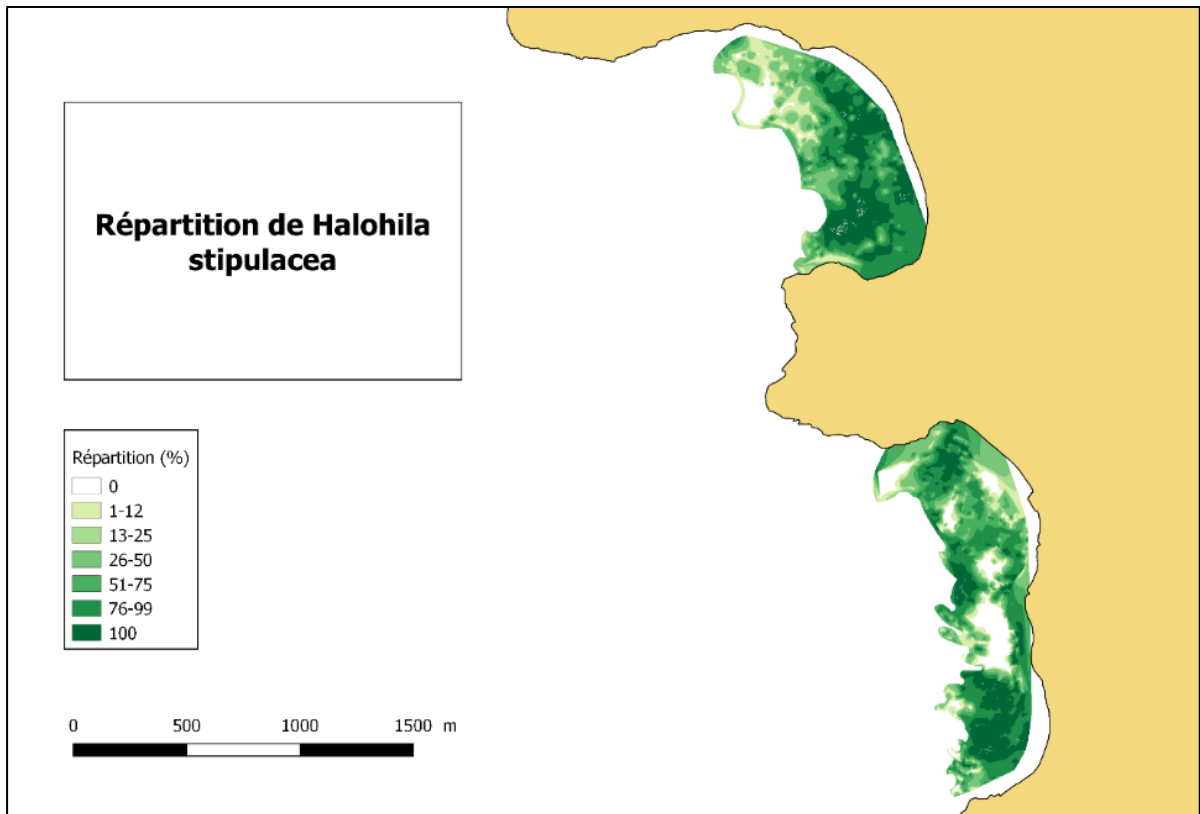
ANNEXE 1



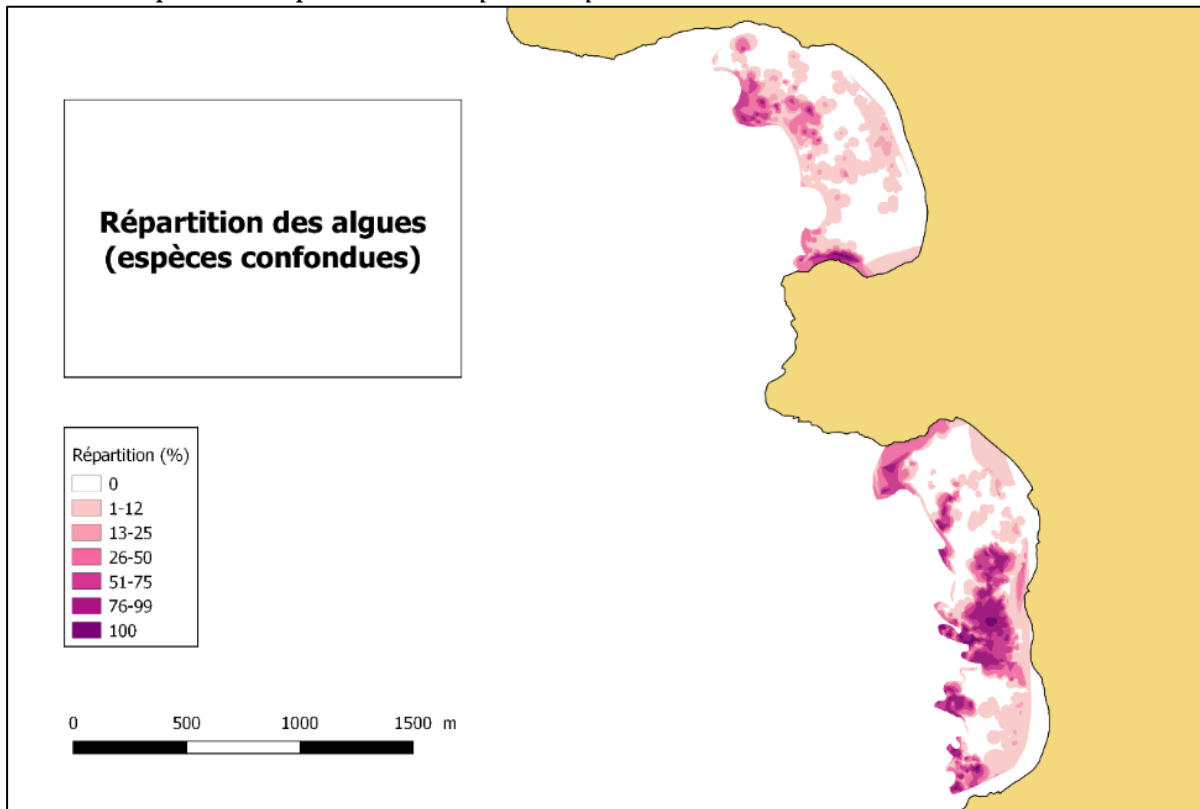
Répartition spatiale de *Thalassia testudinum* sur les Anses d'Arlet en 2016



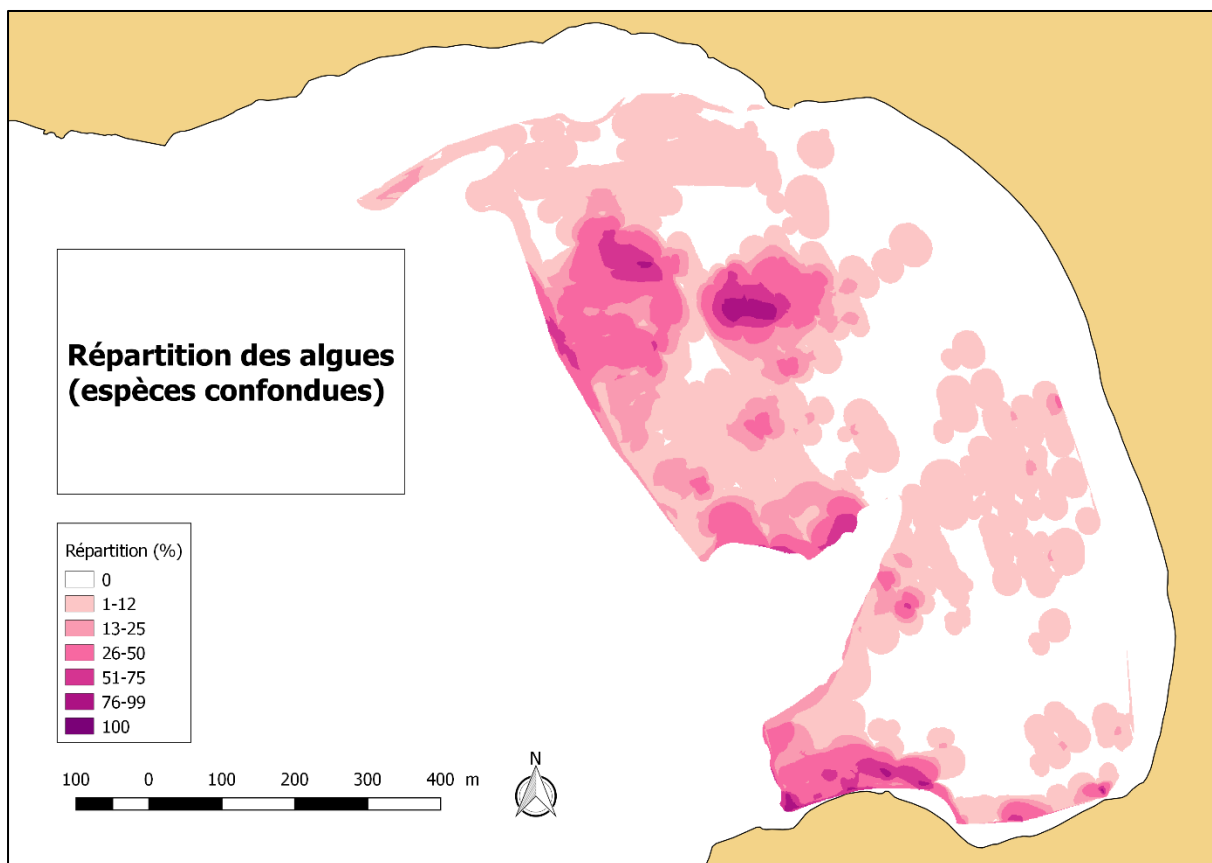
Répartition spatiale de *Syringodium filiforme* sur les Anses d'Arlet en 2016



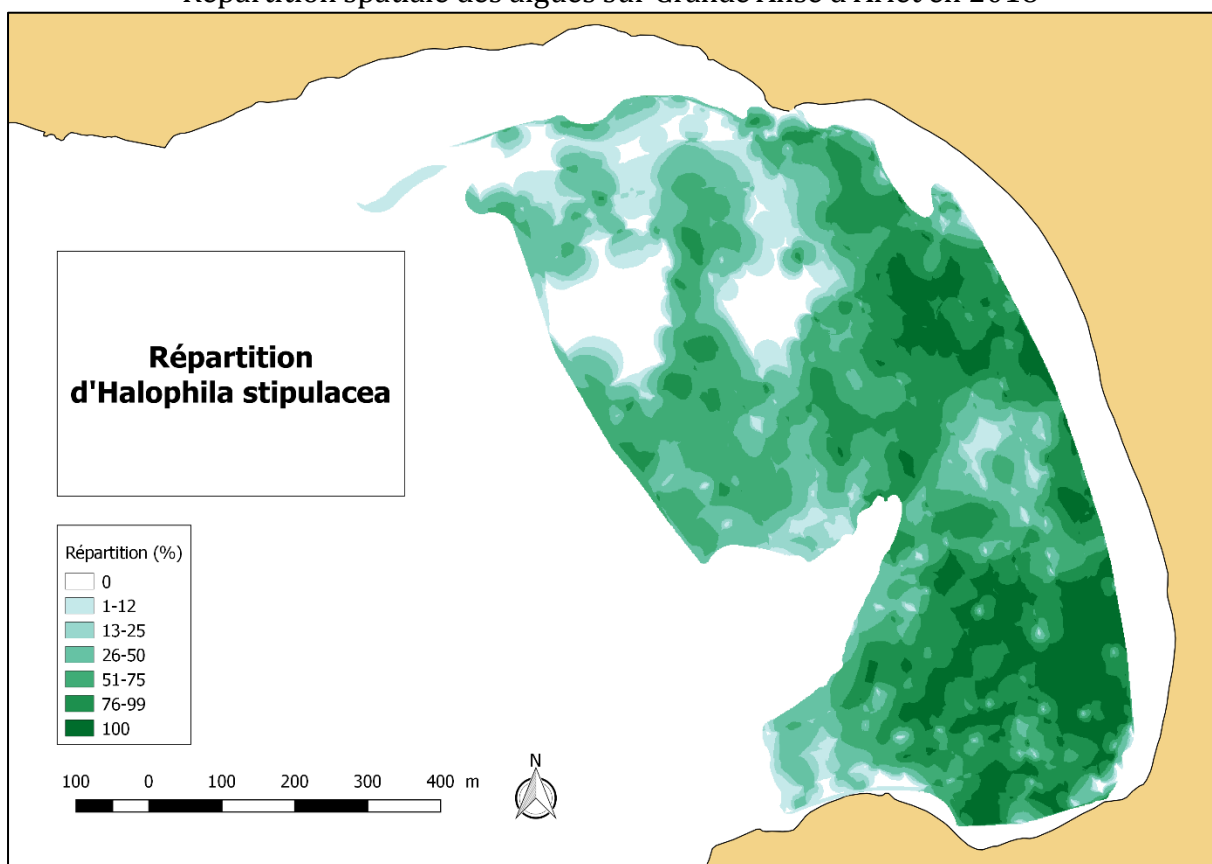
Répartition spatiale d'*Halophila stipulacea* sur les Anses d'Arlet en 2016



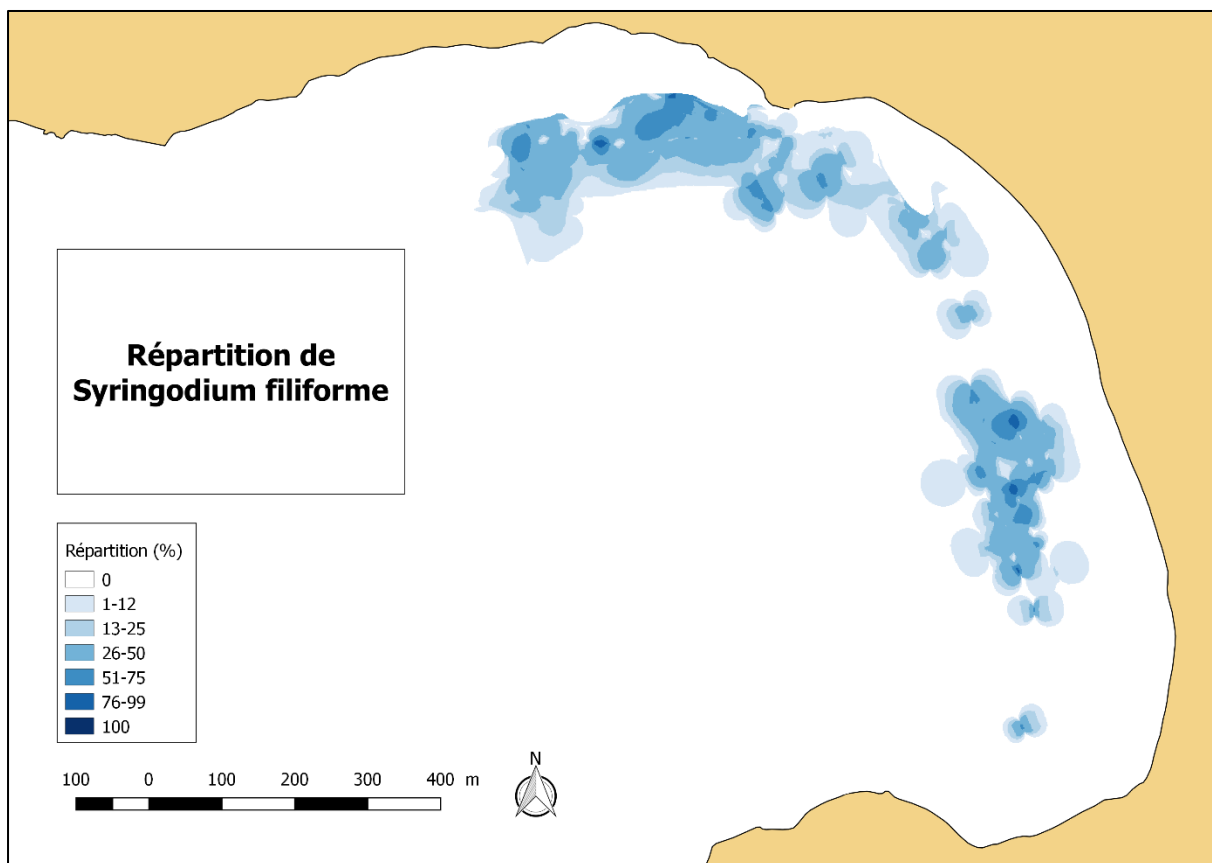
Répartition spatiale des algues sur les Anses d'Arlet en 2016



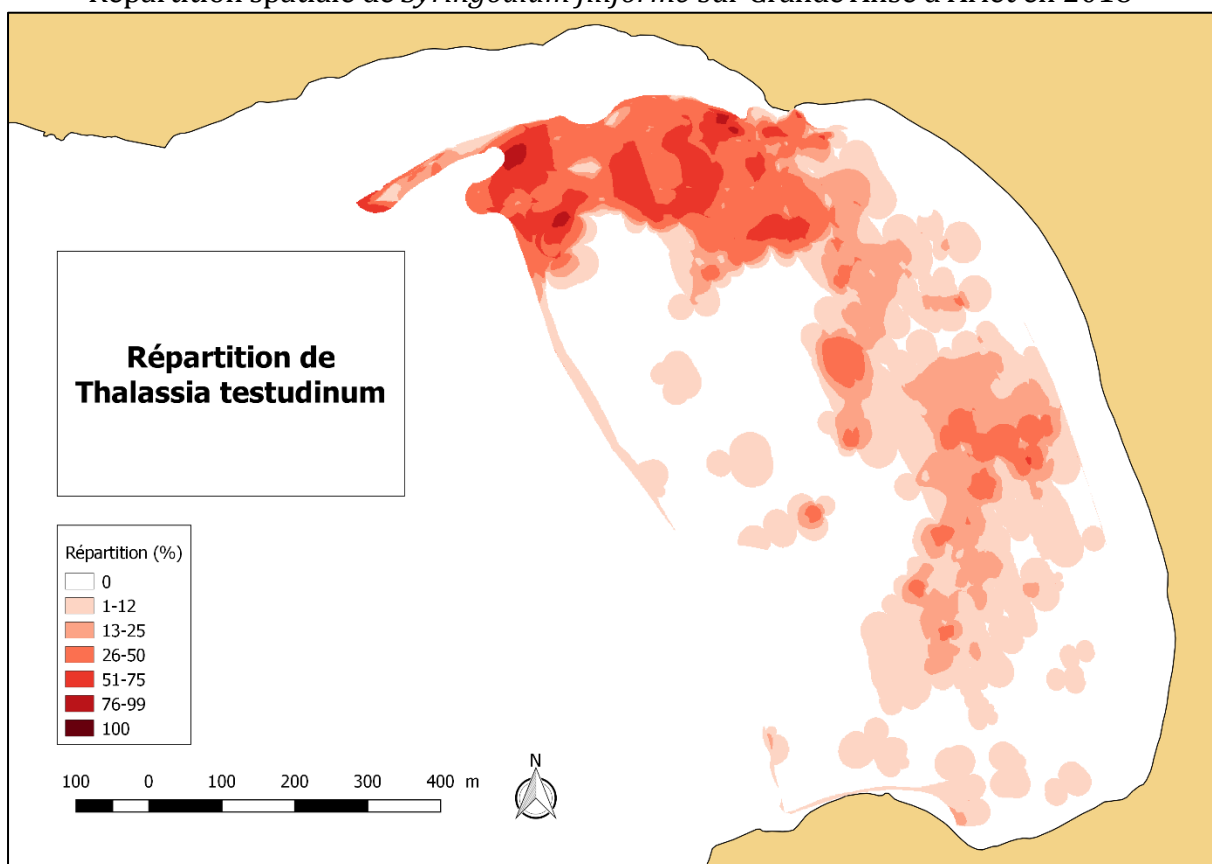
Répartition spatiale des algues sur Grande Anse d'Arlet en 2018



Répartition spatiale d'*Halophila stipulacea* sur Grande Anse d'Arlet en 2018



Répartition spatiale de *Syringodium filiforme* sur Grande Anse d'Arlet en 2018



Répartition spatiale de *Thalassia testudinum* sur Grande Anse d'Arlet en 2018

ANNEXE 2

Article scientifique

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

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

© 2018. Published by The Company of Biologists Ltd | Journal of Experimental Biology (2018) 221, jeb177378. doi:10.1242/jeb.177378



RESEARCH ARTICLE

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

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

ABSTRACT

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

KEY WORDS: Accelerometry, Endangered species, Supervised learning algorithms

INTRODUCTION

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

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

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

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

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

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

© L.J., 0000-0001-7317-3154; M.-A.F., 0000-0002-1996-1907; M.B., 0000-0001-7857-9094; S.R., 0000-0002-9348-4520; F.L., 0000-0003-3678-6984; R.W., 0000-0003-3177-0107; D.C., 0000-0002-2232-6787

Received 18 January 2018; Accepted 6 April 2018

RESEARCH ARTICLE

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

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

ABSTRACT

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

KEY WORDS: Accelerometry, Endangered species, Supervised learning algorithms

INTRODUCTION

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

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

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

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

¹DEPE-IPHC, UMR 7178, CNRS, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg cedex 2, France. ²Aquarium La Rochelle, quai Louis Prunier, 17000 La Rochelle, France.

³Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Martinique, BP 7217, 97274 Schoelcher cedex, Martinique. ⁴Office de l'Eau Martinique, 7 avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique. ⁵Institut Pasteur de la Guyane, 23 avenue Pasteur, BP 6010, Cayenne cedex, Guyane. ⁶Biological Sciences, Institute of Environmental Sustainability, Swansea University, Swansea SA2 8PP, UK.

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

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

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

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

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

MATERIALS AND METHODS

Data collection

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

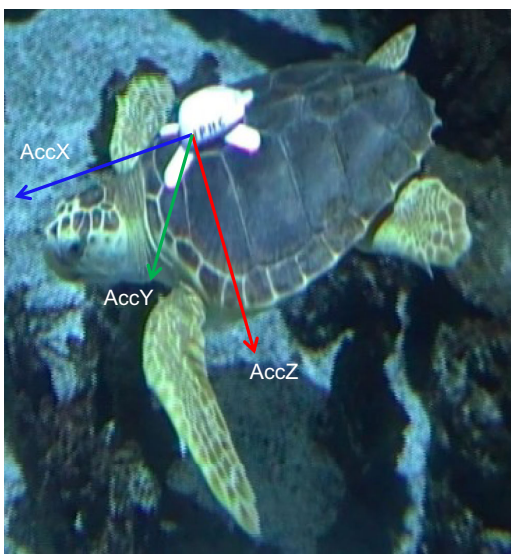


Fig. 1. Accelerometer attachment. A captive loggerhead turtle equipped with a bio-logger (WACU) attached to the carapace using waterproof double-backed adhesive tape. The three arrows indicate the axes measured by the accelerometers.

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

Identification of behaviours

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

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

Acceleration data analysis

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Table 1. Shared ethogram of the three turtles

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

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

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

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

Time matching and labelled dataset

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

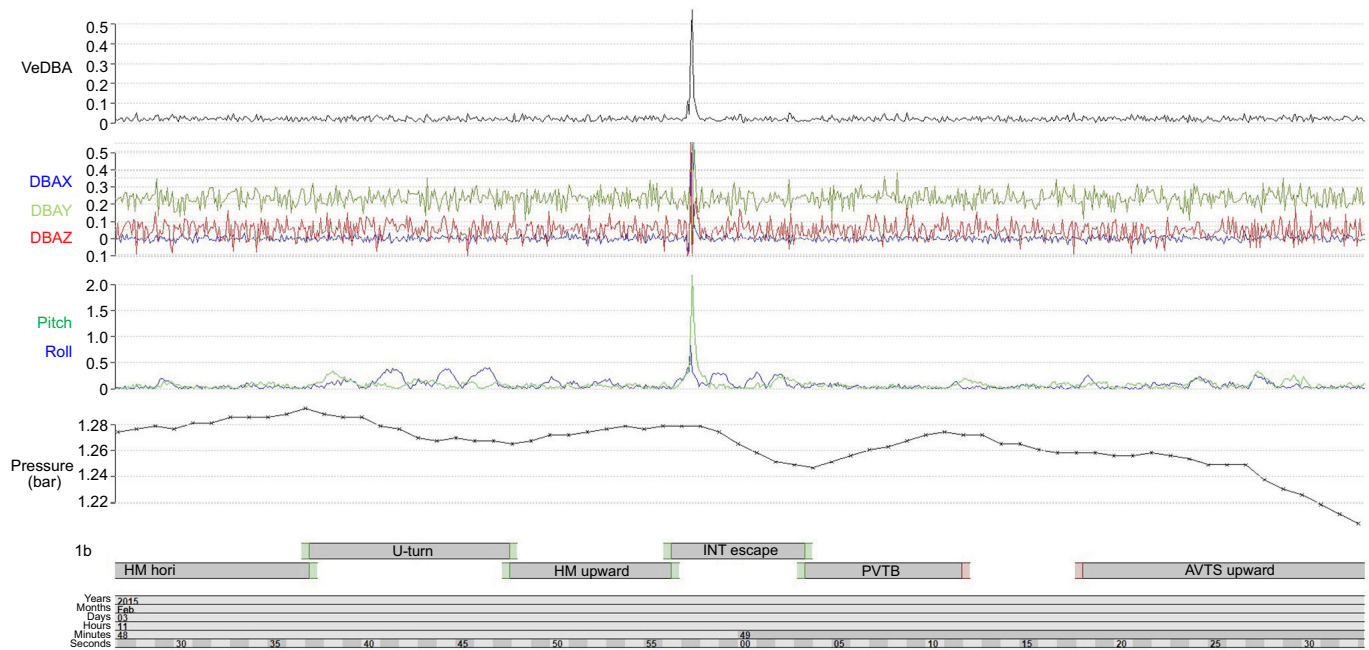


Fig. 2. Accelerometer and pressure data from the tag attached to the green turtle. Vectorial dynamic body acceleration (VeDBA) and dynamic body acceleration (DBA) variables in the *x*-, *y*- and *z*-direction (DBAX, DBAY and DBAZ; **g**) were extracted from the raw acceleration data, and the body pitch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

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

Classification And Regression Tree (CART) and Random Forest modelling

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

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

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

$$\text{Recall} = \frac{TP}{TP + FN}, \quad (7)$$

$$\text{Precision} = \frac{TP}{TP + FP}, \quad (8)$$

$$\text{Accuracy} = \frac{TP + TN}{TP + TN + FP + FN}. \quad (9)$$

RESULTS

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

Hawksbill and green turtle models

Video analysis

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

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

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

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

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

CART model

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

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

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

Random Forest model

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

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

Table 2. Number of hawksbill and green turtle behavioural sequences

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

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

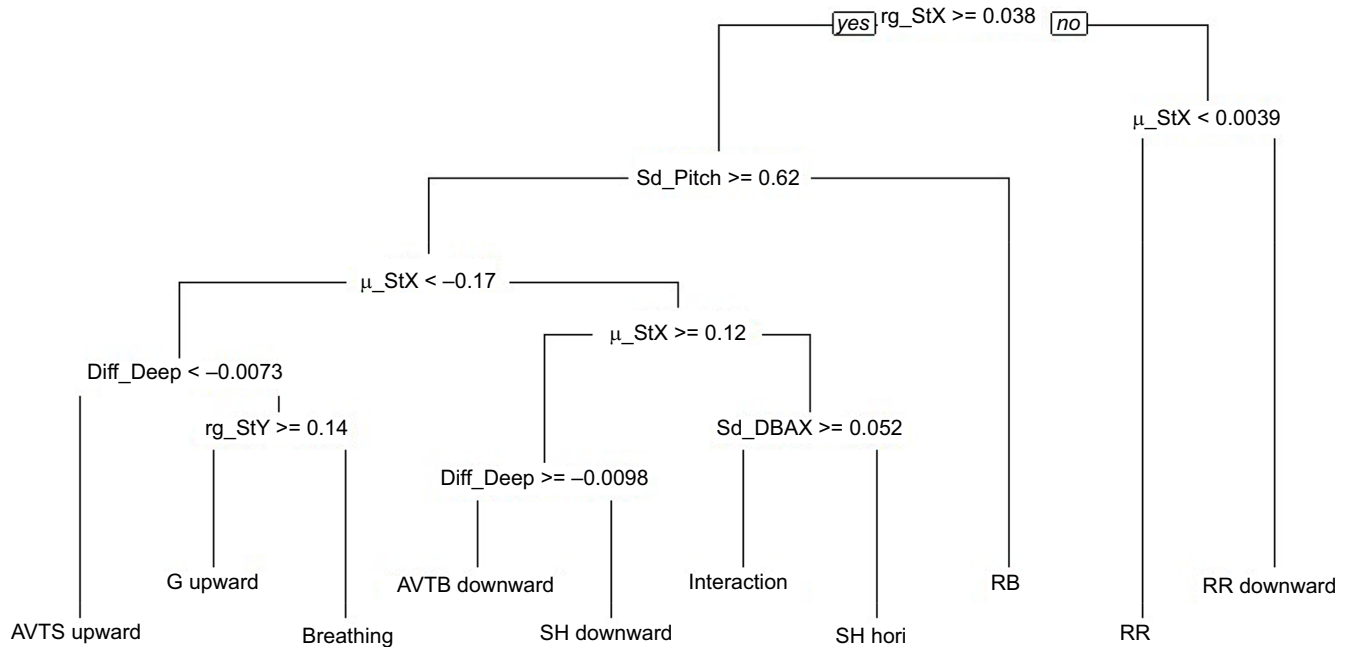


Fig. 3. Decision tree built from the Classification And Regression Tree (CART) algorithm, discriminating 10 behaviours of the hawksbill and green turtles. See Table 1 for explanation of terms. μ , mean; sd, standard deviation; rg, range.

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

Loggerhead turtle models

Video analysis

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

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

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

Table 3. Number of loggerhead turtle behavioural sequences

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

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

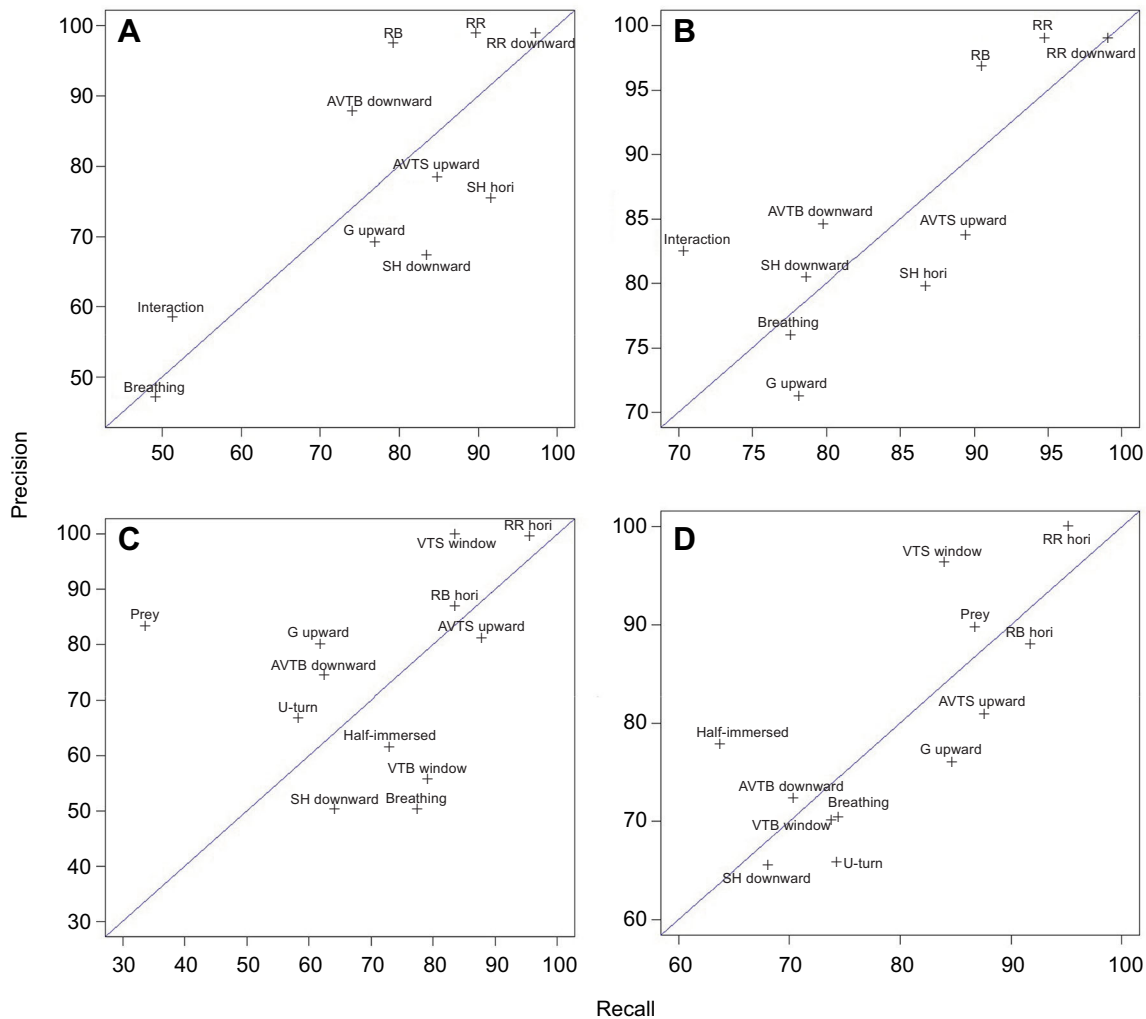


Fig. 4. Plot of precision indices versus recall indices. (A) Plot obtained with the CART algorithm for 10 behaviours of the hawksbill and green turtles. (B) Plot obtained with the Random Forest algorithm for 10 behaviours of the hawksbill and the green turtles. (C) Plot obtained with the CART algorithm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

CART model

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

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

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

Random Forest model

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

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

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

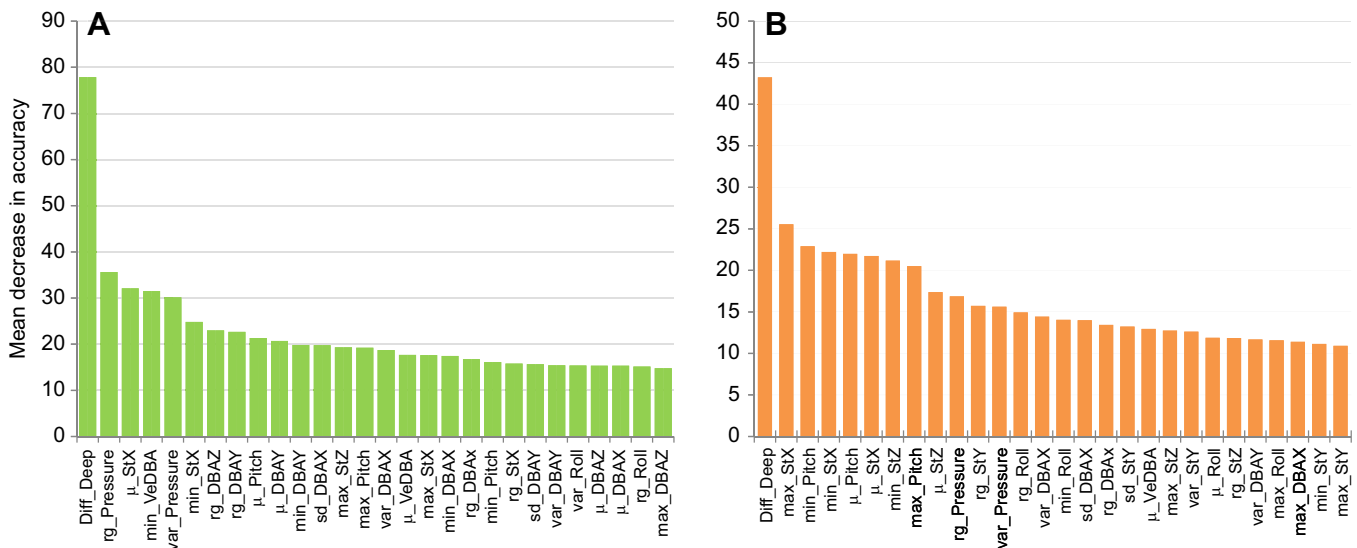


Fig. 5. Importance plot of the first 28 variables used in the discrimination processes. The mean decrease in accuracy was calculated from the decrease of the forecast quality due to a permutation of the variable averaged over all trees. The higher the value, the greater the importance of the variable.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

DISCUSSION

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

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

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

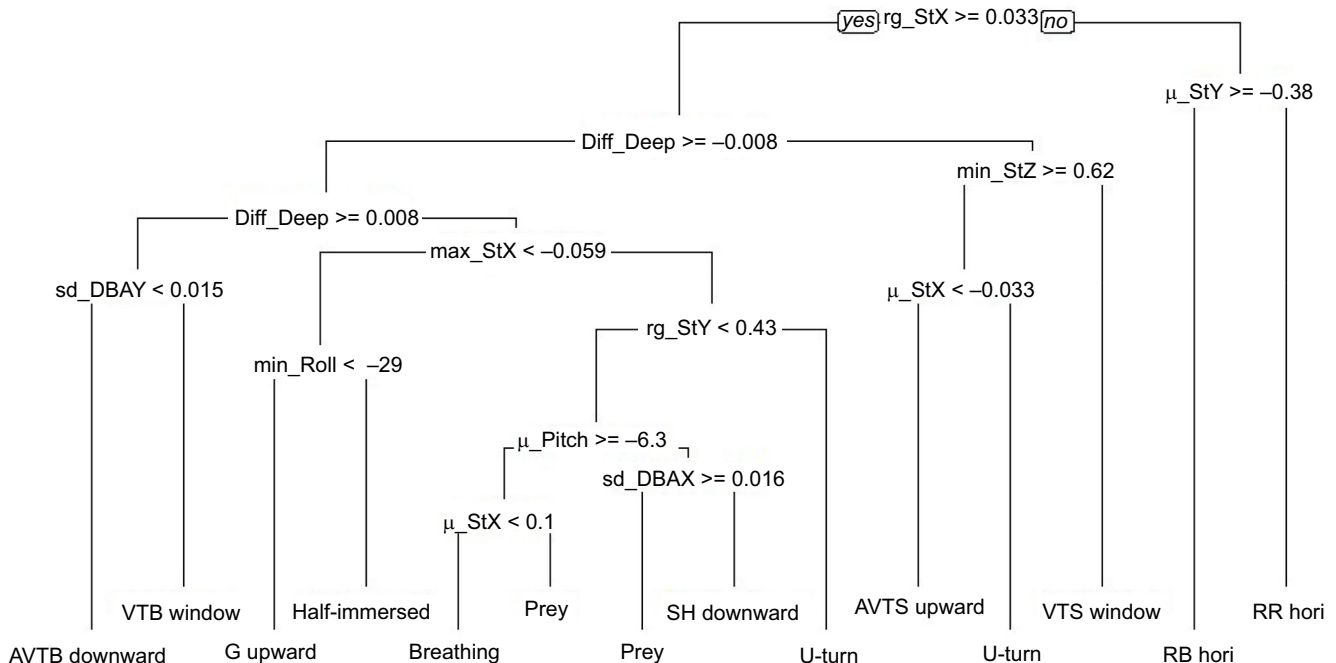


Fig. 6. Decision tree built from the CART algorithm, discriminating 12 behaviours of the loggerhead turtle. See Table 1 for explanation of terms.

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

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

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

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

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

Limits of using captive animals

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

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

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

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

Perspectives and conclusions

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

Acknowledgements

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

Competing interests

The authors declare no competing or financial interests.

Author contributions

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

Funding

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

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

Supplementary information

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

References

- Bao, L. and Intille, S. S. (2004). Activity recognition from user-annotated acceleration data. In *Pervasive Computing* (ed. A. Ferscha and F. Mattern). Pervasive 2004. Lecture Notes in Computer Science, vol. 3001. Berlin: Springer.
- Baudouin, M., de Thoisy, B., Chambault, P., Berzins, R., Entraygues, M., Kelle, L., Turny, A., Le Maho, Y. and Chevallier, D. (2015). Identification of key marine areas for conservation based on satellite tracking of post-nesting migrating green turtles (*Chelonia mydas*). *Biol. Conserv.* **184**, 36–41.
- Birke, L. (2002). Effects of browse, human visitors and noise on the behavior of captive orangutans. *Anim. Welf.* **11**, 189–202.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Mach. Learn.* **45**, 5–32.
- Breiman, L., Friedman, J., Stone, C. J. and Olshen, R. (1984). *Classification and Regression Trees*. Berlin: Springer (Wadsworth and Brooks).
- Brown, D. D., Kays, R., Wikelski, M., Wilson, R. and Klimley, A. P. (2013). Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Anim. Biotelemetry* **1**, 20.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A. and Boyce, M. S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 2157–2162.
- Casale, P., Pujol, O. and Radeva, P. (2011). Human activity recognition from accelerometer data using a wearable device. *Pattern Recognit. Image Anal.* **6669**, 289–296.
- Chambault, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins, R., Bilo, K., Gaspar, P., de Thoisy, B. et al. (2015). Dispersal and diving adjustments of the green turtle *Chelonia mydas* in response to dynamic environmental conditions during post-nesting migration. *PLoS ONE* **10**, e0137340.
- Chambault, P., Roquet, F., Benhamou, S., Baudena, A., Pauthenet, E., de Thoisy, B., Bonola, M., Dos Reis, V., Crasson, R., Brucker, M. et al. (2017). The Gulf Stream frontal system: a key oceanographic feature in the habitat selection of the leatherback turtle? *Deep Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **123**, 35–47.
- Chevallier, D., Handrich, Y., Georges, J.-Y., Baillon, F., Brossault, P., Auroret, A., Le Maho, Y., Massemin, S. (2010). Influence of weather conditions on the flight of migrating black storks. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**:2755–2764.
- Collins, P. M., Green, J. A., Warwick-Evans, V., Dodd, S., Shaw, P. J. A., Arnould, J. P. Y. and Halsey, L. G. (2015). Interpreting behaviors from accelerometry: a method combining simplicity and objectivity. *Ecol. Evol.*
- Dodge, K. L., Galuardi, B., Miller, T. J. and Lutcavage, M. E. (2014). Leatherback turtle movements, dive behavior, and habitat characteristics in ecoregions of the Northwest Atlantic Ocean. *PLoS ONE* **9**, e91726.
- Ellis, K., Godbole, S., Marshall, S., Lanckriet, G., Staudenmayer, J. and Kerr, J. (2014). Identifying active travel behaviors in challenging environments using GPS, accelerometers, and machine learning algorithms. *Front. Public Heal.* **2**, 36.
- Enstipp, M. R., Ciccione, S., Gineste, B., Milbergue, M., Ballorain, K., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Plot, V. and Georges, J.-Y. (2011). Energy expenditure of freely swimming adult green turtles (*Chelonia mydas*) and its link with body acceleration. *J. Exp. Biol.* **214**, 4010–4020.
- Fehlmann, G., O'Riain, M. J., Hopkins, P. W., O'Sullivan, J., Holton, M. D., Shepard, E. L. C. and King, A. J. (2017). Identification of behaviours from accelerometer data in a wild social primate. *Anim. Biotelemetry* **5**, 6.
- Forin-Wiart, M.-A., Poulle, M. L., Hubert, P., Chevallier, D., Georges, J. and Handrich, Y. (2014). Use of tri-axial accelerometers: towards the identification of when and how often cats hunt? The 5th International Bio-logging Science Symposium. Strasbourg, France.
- Fossette, S., Gleiss, A. C., Myers, A. E., Garner, S., Liebsch, N., Whitney, N. M., Hays, G. C., Wilson, R. P. and Lutcavage, M. E. (2010). Behaviour and buoyancy regulation in the deepest-diving reptile: the leatherback turtle. *J. Exp. Biol.* **213**, 4074–4083.
- Fossette, S., Schofield, G., Lilley, M. K. S., Gleiss, A. C. and Hays, G. C. (2012). Acceleration data reveal the energy management strategy of a marine ectotherm during reproduction. *Funct. Ecol.* **26**, 324–333.
- Gleiss, A. C., Wilson, R. P. and Shepard, E. L. C. (2011). Making overall dynamic body acceleration work: on the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure. *Methods Ecol. Evol.* **2**, 23–33.
- Graf, P. M., Wilson, R. P., Qasem, L., Hackländer, K. and Rosell, F. (2015). The use of acceleration to code for animal behaviours; a case study in free-ranging Eurasian beavers *Castor fiber*. *PLoS ONE* **10**, e0136751.
- Halsey, L. G., Jones, T. T., Jones, D. R., Liebsch, N. and Booth, D. T. (2011). Measuring energy expenditure in sub-adult and hatchling sea turtles via accelerometry (Y Ropert-Coudert, Ed.). *PLoS ONE* **6**, e22311.

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

ANNEXE 3

Autres Articles scientifiques en lien avec le projet

Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle.

Manon Nivière, Philippine Chambault, Thierry Pérez, Denis Etienne, Marc Bonola, Jordan Martin, Cyrille Barnérias, Fabien Védie, Julien Mailles, Émilie Dumont-Dayot, Julie Gresser, Gaëlle Hiélard, Sidney Régis, Nicolas Lecerf, Laurent Thieulle, Matthieu Duru, Fabien Lefebvre, Guillaume Milet, Blandine Guillemot, Bernard Bildan, Benjamin de Montgolfier, Abdelwahab Benhalilou, Céline Murgale, Thomas Mailet, Patrick Queneherve, Thierry Woignier, Morjane Safi, Yvon Le Maho, Odile Petit, Damien Chevallier.

Biological Conservation 223 (2018) 170–180

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

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

Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle

Manon Nivière^{a,*}, Philippine Chambault^b, Thierry Pérez^b, Denis Etienne^c, Marc Bonola^a, Jordan Martin^a, Cyrille Barnérias^c, Fabien Védie^c, Julien Mailles^c, Émilie Dumont-Dayot^d, Julie Gresser^e, Gaëlle Hiélard^f, Sidney Régis^g, Nicolas Lecerf^h, Laurent Thieulleⁱ, Matthieu Duru^j, Fabien Lefebvre^k, Guillaume Milet^l, Blandine Guillemot^l, Bernard Bildan^l, Benjamin de Montgolfier^l, Abdelwahab Benhalilou^l, Céline Murgale^l, Thomas Mailet^l, Patrick Queneherve^l, Thierry Woignier^k, Morjane Safi^g, Yvon Le Maho^g, Odile Petit^l, Damien Chevallier^{l,*}

^a Université de Strasbourg, CNRS-IPHC UMR 7178, 23 rue Beccard, 67087 Strasbourg Cedex 2, France
^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'écologie marine et continentale, CNRS-Université Aix-Marseille, IRD-University Avignon, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France
^c DEAL Martinique, Pointe de Julien, BP 7212, 97274 Schoelcher Cedex, France
^d Services de Police de l'environnement, 5 rue de la Dorade, Anse à l'âne, 97229 Trois Îles, Martinique, France
^e Office de l'Eau Martinique, 7 Avenue Condorcet, BP 32, 97201 Fort-de-France, Martinique, France
^f Délégation Inter Régionale Outre-mer, Cellule technique Antilles françaises, Chemin de Boyer, Section Boubert, 97129 Lamatin, Guadeloupe, France
^g UCPA Saint Pierre, Rue Georges Roger de Laubrie Saint Yves Fond Coré, 97250 Saint Pierre, France
^h Agassizarch, ZAC Les Coteaux, 97228 Sainte-Luce, Martinique
ⁱ Association POBMM, 73 lot papayers, Anse à l'âne, 97229 Les Trois Îles, Martinique
^j IRD Martinique-Caraïbe, Campus Agro-Environnemental Caraïbe, BP 214, 97285 Le Lamentin Cédex2, Martinique
^k Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'écologie marine et continentale, CNRS-Université d'Aix-Marseille, IRD, University Avignon 13007, Marseille, France
^l CNRS, Équipe d'Écologie Cognitive et Sociale, Délégation Alsace, MOY 1000, 23 rue du Lucan, 67087 Strasbourg, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Eretmochelys imbricata
 Migration
 Foraging behaviour
 Home range
 French Antilles
 Satellite tracking

ABSTRACT

Acquisition of data on animal movement when developing management strategies is a common challenge in species conservation, especially when dealing with a critically endangered species as the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata*. To reach the objective of the 2008 national action plan for Martinique Island (French West Indies), the present paper examines horizontal and vertical movements in juveniles ($n = 3$) and adults life stages (11 females and 2 males) of 16 hawksbill turtles. Our results reveal the strong site fidelity of individuals to their foraging grounds (mean male foraging home range: $89.3 \pm 20.2 \text{ km}^2$, mean female foraging home range: $336 \pm 284.7 \text{ km}^2$, mean juvenile foraging home range: $157.3 \pm 71.2 \text{ km}^2$) and to the females' inter-nesting areas (mean home range: $284.2 \pm 523.7 \text{ km}^2$). A spatial foraging overlap occurred between juveniles and males as they shared 41% of their 95% kernel foraging habitat. The turtles performed mainly long and shallow dives within the first 20 m deep around Martinique Island, occupying shallow waters close to shore. The migratory routes of the adult females revealed regional connectivity between the Caribbean islands, crossing 31 exclusive economic zones and international waters, and featuring distinct foraging grounds. This finding reinforces the significance of a cooperative network at the Caribbean scale to ensure the efficient conservation of this critically endangered species.

1. Introduction

Acquisition of data on animal movement when developing management strategies is a common challenge in species conservation. The field of movement ecology describes animal movement according to its attributes: the type of movement, i.e. nomadism, migration and residency, and the characteristics of the movement, i.e. migration distance, stopovers and the size and shape of the home range (Allen and

* Corresponding authors.
 E-mail addresses: manon.niviere@gmail.com (M. Nivière), dami.chevallier@iphc.cnrs.fr (D. Chevallier).

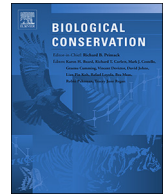
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.002>
 Received 31 January 2018; Received in revised form 22 March 2018; Accepted 6 May 2018
 0006-3207/© 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

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

Identification of marine key areas across the Caribbean to ensure the conservation of the critically endangered hawksbill turtle

Manon Nivière^{a,*}, Philippine Chambault^a, Thierry Pérez^b, Denis Etienne^c, Marc Bonola^a, Jordan Martin^a, Cyrille Barnérias^c, Fabien Védie^c, Julien Mailles^c, Émilie Dumont-Dayot^d, Julie Gresser^e, Gaëlle Hiélard^e, Sidney Régis^a, Nicolas Lecerf^a, Laurent Thieulle^a, Matthieu Duru^a, Fabien Lefebvre^a, Guillaume Milet^a, Blandine Guillemot^f, Bernard Bildan^g, Benjamin de Montgolfier^h, Abdelwahab Benhalilouⁱ, Céline Murgaleⁱ, Thomas Mailletⁱ, Patrick Queneherve^j, Thierry Woignier^k, Morjane Safi^a, Yvon Le Maho^a, Odile Petit^l, Damien Chevallier^{a,*}

^a Université de Strasbourg, CNRS-IPHC UMR 7178, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 2, France

^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale, CNRS-Université Aix-Marseille, IRD-University Avignon, Station Marine d'Endoume, rue de la batterie des lions, 13007 Marseille, France

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

^d Services de Police de l'environnement, 5 rue de la Dorade, Anses à l'Ane, 97229 Trois Ilets, Martinique, France

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

^f Délégation Inter Régionale Outre-mer, Cellule technique Antilles françaises, Chemin de Boyer, Section Boisbert, 97129 Lamentin, Guadeloupe, France

^g UCPA Saint Pierre, Rue Georges Roger de Fabrique Saint Tours Fond Coré, 97250 Saint Pierre, France

^h Aquasearch, ZAC Les Coteaux, 97228 Sainte-Luce, Martinique

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

^j IRD Martinique-Caraïbe, Campus Agro-Environnemental Caraïbe, BP 214, 97285 Le Lamentin Cédex2, Martinique

^k Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale, CNRS-Université d'Aix-Marseille, IRD, University Avignon 13007, Marseille, France

^l CNRS, Équipe d'Éthologie Cognitive et Sociale, Délégation Alsace, MOY 1000, 23 rue du Loess, 67087 Strasbourg, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Eretmochelys imbricata
Migration
Diving behaviour
Home range
French Antilles
Satellite tracking

ABSTRACT

Acquisition of data on animal movement when developing management strategies is a common challenge in species conservation, especially when dealing with a critically endangered species as the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata*. To reach the objective of the 2008 national action plan for Martinique Island (French West Indies), the present paper examines horizontal and vertical movements in juveniles ($n = 3$) and adults life stages (11 females and 2 males) of 16 hawksbill turtles. Our results reveal the strong site fidelity of individuals to their foraging grounds (mean male foraging home range: $89.3 \pm 20.2 \text{ km}^2$, mean female foraging home range: $336 \pm 284.7 \text{ km}^2$, mean juvenile foraging home range: $157.3 \pm 71.2 \text{ km}^2$) and to the females' inter-nesting areas (mean home range: $284.2 \pm 523.7 \text{ km}^2$). A spatial foraging overlap occurred between juveniles and males as they shared 41% of their 95% kernel foraging habitat. The turtles performed mainly long and shallow dives within the first 20 m deep around Martinique Island, occupying shallow waters close to shore. The migratory routes of the adult females revealed regional connectivity between the Caribbean islands, crossing 31 exclusive economic zones and international waters, and featuring distinct foraging grounds. This finding reinforces the significance of a cooperative network at the Caribbean scale to ensure the efficient conservation of this critically endangered species.

1. Introduction

Acquisition of data on animal movement when developing management strategies is a common challenge in species conservation. The

field of movement ecology describes animal movement according to its attributes: the type of movement, *i.e.* nomadism, migration and residency, and the characteristics of the movement, *i.e.* migration distance, stopovers and the size and shape of the home range (Allen and

* Corresponding authors.

E-mail addresses: manon.niviere@gmail.com (M. Nivière), damien.chevallier@iphc.cnrs.fr (D. Chevallier).

Singh, 2016). The recent growth of this field of research has highlighted supplementary challenges as obtaining data on available resources linking with position data, quantifying metabolic cost of movement or manages large spatio-temporal datasets (Cagnacci et al., 2010; Hays et al., 2016). The wide distribution of marine migratory species such as marine mammals, seabirds and sea turtles makes their protection especially difficult as it's require maintaining connectivity, combining logistical and political issues (Runge et al., 2014; Allen and Singh, 2016). Among sea turtles, the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* is widely distributed across the tropical and subtropical waters of at least 108 countries (Mortimer and Donnelly, 2008). The unsustainable exploitation of hawksbill turtles' shell and eggs has contributed to a severe decline of their populations worldwide. The majority of this trade ceased after the listing of the hawksbill turtle in Annex 1 of the CITES Convention in 1977 and its recognition as a critically endangered species on the International Union for Conservation of Nature Red List (IUCN) in 1996 (Meylan, 1999). However, trade remains legal in CITES non-signatory countries and illegal trade persist. Hawksbill turtles are also continuously exposed to bycatch and/or destruction of their habitats both at sea and on land. Knowledge on diving behavior of this species and its distribution at-sea is crucial for ensuring its conservation at the global scale (Hamann et al., 2010).

To implement targeted and flexible management actions, it is essential to delineate the high-use areas, both spatially and temporally. Satellite telemetry has facilitated the identification of residence areas, where hawksbill turtles are particularly vulnerable to potential threats due to the aggregative behavior they display there (Rees et al., 2016). For both juvenile and adult stages, hawksbill turtles usually establish restricted foraging home ranges with small core use area for long period (Limpus, 1992; Blumenthal et al., 2009b; Pilcher et al., 2014). Juvenile foraging habitats are generally associated with the presence of coral reefs (Cuevas et al., 2008; Blumenthal et al., 2009b; Rincon-Diaz et al., 2011), and does not seem to differ with habitat characteristics of adults foraging habitats. It has been reported that juveniles foraging home range could share their foraging habitats with adults (green turtle *Chelonia mydas* and loggerhead turtle *Caretta caretta*: Meylan, 2011; hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata*: Diez and Van Dam, 2002), reinforcing the importance of restricted site for this species. Males might breed every year and therefore could stay close to the nesting area (Ferreira et al., 2018). On the contrary, females undertake long migration between their nesting beaches and their foraging grounds (Van Dam et al., 2008; Cuevas et al., 2008; Hart et al., 2012). Some routes connecting hawksbill Caribbean habitats have thus been identified, providing a pattern of a migratory dichotomy with some turtles remaining close to the nesting beach whereas others migrated far away towards Nicaragua and Honduras (Cuevas et al., 2008; Hawkes et al., 2012), but to date no information is available in the French West Indies, where this species is commonly seen. Among the research priorities highlighted to date, evaluate connectivity between the various nesting sites and foraging areas is a key necessity to evaluate population-level impacts of anthropogenic threats (Hamann et al., 2010).

Satellite transmitters not only inform about the surface movements of this species, but can also reveal their diving behavior, providing information on their distribution in the water column which may improve the management of anthropogenic pressures in key areas, i.e. inter-nesting and foraging habitats. The different dive patterns exhibited by sea turtles could vary according to different purposes, i.e. mating, foraging, resting or travelling (Blanco et al., 2013; Gaos et al., 2012a). Indeed, the amount of activity seems to fluctuate among dives and influence dive duration (Okuyama et al., 2012). Storch (2003) has suggested that long dives during the inter-nesting period could be associated with a resting activity. In the East Pacific Ocean, it has also been suggested that hawksbill turtles concentrate their activities in shallow waters (< 20 m), regardless of the life stage (Gaos et al., 2012a). This behavior could be associated with the dietary preference of hawksbill turtles for sponges and macroalgae, which are found in

their highest densities in shallow waters (León and Bjorndal, 2002; Meylan, 1999).

Although several studies have focused on the satellite tracking of hawksbill turtles across the Caribbean region (Blumenthal et al., 2009a; Meylan, 1999; Van Dam and Diez, 1998), the knowledge of their at-sea ecology and their dive behavior is poorly understood, especially in the French West Indies (Guadeloupe and Martinique Islands). Despite the recognition of these two islands as important nesting sites for hawksbill turtles (Meylan, 1999), no studies of turtle movements have been conducted there to date. Severe anthropogenic pressures and the alarming situation of hawksbill populations in these islands led to the adoption of prefectural decrees for the protection of sea turtles and their eggs in Guadeloupe and Martinique (1991 and 1993, respectively), reinforced by a ministerial decree in 2015 including protection of their habitats. In 2005, the French Ministry for Ecology, Sustainable Development and Energy strengthen these measures by making the hawksbill turtle a priority species of the restoration plan for sea turtles of the French West Indies (Chevalier, 2006). This program was supported by a Sea Turtle National Action Plan organizing conservation actions for sea turtles' restoration in Martinique for the 2008–2017 period. One of the main objectives of this plan was to study the distribution and diving behavior of adult and juvenile hawksbill turtles in Martinique waters.

To reach this objective, satellite tracking was used to follow horizontal and vertical movements of 16 hawksbill turtles at two different life stages, i.e. juvenile and adult, for both sexes. This study aimed to (1) assess the home range of hawksbill turtles to their inter-nesting (females) and foraging grounds (females, males, juveniles), (2) investigate potential overlap between juveniles and males foraging home ranges (3) identify the migratory routes and foraging grounds used across the Caribbean and (4) assess the diving patterns of this species at two life stages, juveniles and adults, and for both sexes. The results of this study could enrich the sea turtle Action Plan of the French West Indies and would support the development of efficient conservation measures across the Caribbean.

2. Materials and methods

2.1. Ethics statements

This study meets the legal requirements of the countries in which the work was carried out and follows all institutional guidelines. The protocol was approved by the "Conseil National de la Protection de la Nature" (CNPN, <http://www.conservation-nature.fr/acteurs2.php?id=11>), and the French Ministry for Ecology, Sustainable Development and Energy (permit number: 2013154-0037), which acts as an ethics committee in Martinique. After the evaluation of the project by the CNPN, fieldwork was carried out in strict accordance with the recommendations of the Police Prefecture of Martinique in order to minimize the disturbance of animals.

2.2. Capture and tag deployment

2.2.1. Juveniles and males

Three juveniles (#130775, #131353, #130778) and two adult males (#130772, #130777), identified thanks to the size and the development of sexual characteristics like protruding tails, were captured between 09/23/2013 and 09/28/2013 in northern Martinique (Prêcheur, 14°79'N, -61°22'W) – see Fig. 1, site 1. The turtles were captured at depths ranging from 2 to 15 m. The capture of each turtle was performed by up to three freedivers, preferably when the turtle was static, i.e. resting or feeding at the bottom. When the animal was head down, the freediver silently dived close to the head of the turtle and when vertical to the animal, grasped the nuchal shell and pygales plate. The freediver then positioned the turtle against his chest with the hind flippers against his breastplate and rose to the surface. A second diver

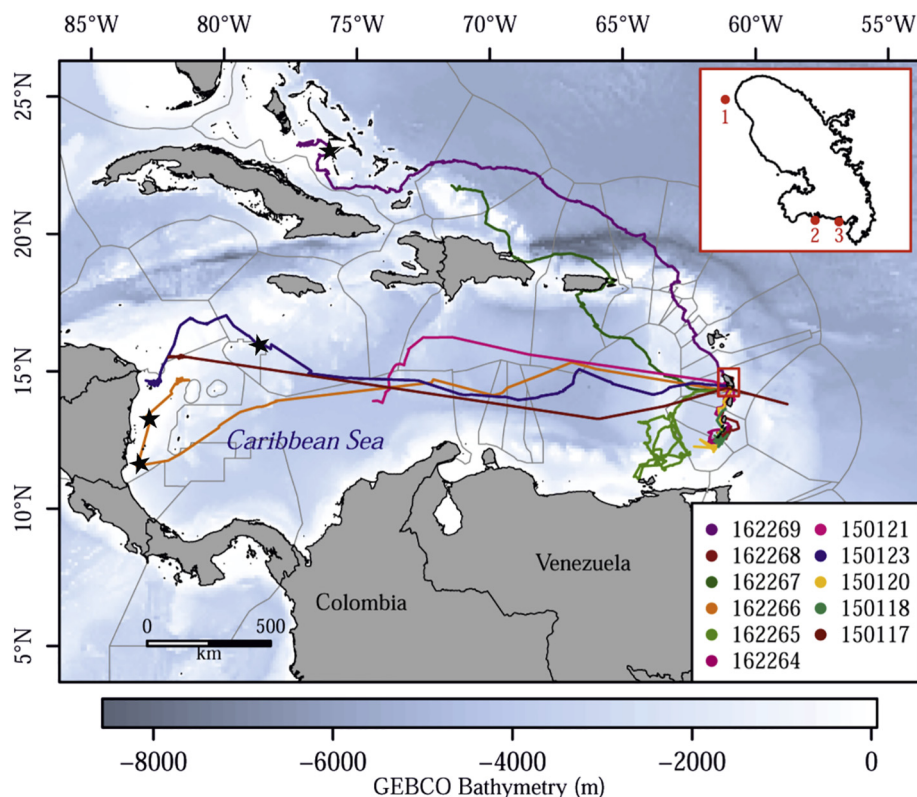


Fig 1. Hawksbill turtles post-nesting migrations from the Martinique Island (red rectangle), in the French West Indies. The three tagging sites are presented in the red rectangle on the up right of the figure, namely: Prêcheur (1), Diamant (2) and Saint-Luce sites (3).

Table 1
Summary of tags implemented in 2013 (n = 5), 2015 (n = 6) and 2016 (n = 6).

Tag type	Year	n	Stage	Sex	GPS	Dive depth (m)	Dive duration (min)	Temperature (°C)
SPLASH	2013	3	Juveniles	–	Yes	10–250	30s–60	20–32
		2	Adults	Males	–	–	–	–
SPLASH	2015	1	Adult	Female	Yes	0–250	1–60	0–33
SPOT	2016	5	Adults	Females	No	–	–	10–60
SPOT		6	Adults	Females	No	–	–	10–60

held the foreflippers and helped to lift the turtle on to the deck of the boat for measurements and tagging. Each turtle was placed in a pen and standard morphometric data were then recorded, *i.e.* curved carapace length (CCL) and curved carapace width (CCW). A Passive Integrated Transponder (PIT) was inserted into the right triceps of each individual. The five turtles (3 juveniles and 2 males) were finally equipped with Argos-Fastloc GPS tags (10-F-296B, Wildlife Computers Redmond, WA, USA), then released.

2.2.2. Adult females

In August 2015, adult females from Diamant beach (14°47'N, –61.03'W) and Sainte-Luce beaches (14°47'N, –60°96'W) in southern Martinique were equipped with satellite tags while laying their eggs (Fig. 1, sites 2 and 3). In August 2016, two more nesting females were equipped in northern Martinique (Prêcheur site), and four others in southern Martinique (Diamant and Saint Luce beaches). Except one of the Prêcheur site beach where less to 25 activity tracks are usually recorded, between 25 and 100 activity tracks are usually recorded on Diamant and Sainte-Luce beaches. A total of 11 females were fitted with Argos SPOT tag (293A, Wildlife Computers Redmond, WA, USA), and one female (#150123) with an Argos-Fastloc GPS tag (10-F-296A; Wildlife Computers Redmond, WA, USA).

2.3. Data collected from the tags

To provide optimum location accuracy and increase the number of positions available in order to counterbalance errors caused by the close vicinity of the shore, the Argos GPS tags (n = 6) were set up to simultaneously record Argos and GPS locations (Costa et al., 2010; Rutz and Hays, 2009). The GPS sampling interval was set to 4 h but likely due to this limited sampling interval, no GPS locations was recorded.

The tags provided diving data binned as 4-h period histograms, *i.e.* maximum dive depth, maximum dive duration and temperature. The SPLASH (Argos-Fastloc) tags deployed in 2013 were set up to collect maximum dive depths every 10 m from 10 to 100 m, and then every 50 m from 100 to 250 m (Table 1). Maximum dive durations were stored from 30 s to 1 min, then every minute from 1 to 5 min, every 5 min from 5 to 10 min, and finally every 10 min from 10 to 60 min. Temperatures were recorded during dives at one-degree intervals from 20 to 32 °C.

The SPLASH (Argos-Fastloc) tag deployed in 2015 was set up to collect maximum depths every 5 m from 0 to 20 m, then every 10 m from 20 to 100 m, and finally every 50 m from 100 to 250 m (Table 1). Maximum dive durations were stored every minute from 1 to 5 min, every 5 min from 5 to 30 min, and finally every 10 min from 30 to 60 min. Temperatures were recorded at one-degree intervals from 0 to 33 °C.

The SPOT tags deployed in 2015 and 2016 were programmed to provide data for horizontal behavior by recording Argos locations and temperatures every 5 °C from 10 to 20 °C, every 2 °C from 20 to 30 °C, and finally at 33 °C and 60 °C (Table 1).

2.4. Data pre-filtering

Data were downloaded daily via Argos Message Retriever (WC-DAP, Wildlife Computers Data Analysis Programs). CLS (Collecte Localisation Satellites, Toulouse, France) enhanced Argos position estimates by applying Kalman-filtering algorithm to account for Argos errors. The altimetry product provided by the Hydrographic and Oceanographic Service of the French Navy (SHOM) at a 25 m² resolution was used to identify and discard erroneous locations on land. Class Z (i.e. insufficiently accurate) Argos locations and any locations associated with a travel speed of over 5 km.h⁻¹ were also discarded (Schofield et al., 2013), resulting in a total of 19.8% of data being removed. The most of data remaining was class B (87.8%) but a few were class A (7.2%), 2 (1.5%), 1 (1.4%), 3 (1.3%) and 0 (0.7%). Individual #150119 becoming trapped in the mangrove in 2015, data collected by its tag were not analyzed.

2.5. Spatial analysis

All analyses were carried out using R software version 3.3.3 (R Core Team, 2017). The straight-line distance traveled was calculated between the first and the last locations for each female using the *trackDistance* function from the *trip* package (Sumner, 2016). The overall distance between two successive locations was calculated for each turtle. The travelling speed was then derived from the overall distance and time elapsed between paired locations. The date of migration departure was determined for each adult female tracked in 2015 and 2016 by performing a spatial query in ArcGIS (Baudouin et al., 2015; Chambault et al., 2015; Chambault et al., 2016a & b). Potential foraging grounds were identified by analyzing the post-nesting migratory routes of the 11 females, measuring the proportion of time the turtles spent in each grid cell (resolution of 33.4 × 33.4 km) using the *tripGrid* function from the *trip* package (Sumner, 2016). Areas where a female remained at least three consecutive days were considered as a stopover. First location recorded in the potential foraging ground identified was considered as the end of the migration. Based on dates of departure and arrival of migration, the data sets for the females were then split into three groups according to the phase, namely the inter-nesting, migration and final foraging.

2.6. Kernel analysis

In order to display the residency patterns of juveniles, males and females during the inter-nesting season and at foraging grounds, home ranges were estimated using the kernel density distributions (KDE) based on the Argos positions (Worton, 1989), as no GPS data was recorded by the tags. To minimize autocorrelation in spatial analysis, the median daily locations were calculated for each turtle (Schofield et al., 2013) and implemented in the *kernelUD* function from the *adehabitatHR* package (Calenge, 2006). Kernel densities were estimated for the juveniles ($n = 3$), the males ($n = 2$) and the females at their inter-nesting ($n = 9$) and potential foraging habitats ($n = 8$). The minimum smoothing parameter was used to prevent fragmentation of home range estimates, as suggested by Kie (2013). The 50% and the 95% kernel contours were used to identify the core use area and the broad home range, respectively. The overlap between the home ranges of juveniles and males was measured by extracting the kernel contours using the *getverticesHR* function from the *adehabitatHR* package (Calenge, 2006). The intersection between the extracted contours was then estimated using the *gIntersection* function from the *rgeos* package (Bivand and Rundel, 2017).

2.7. Dive analysis

The dive data for females were split into three groups according to the habitat, namely inter-nesting, migration and potential foraging grounds, then the dive data collected for females during the inter-nesting period ($n = 1$) were compared to those of the juveniles ($n = 3$) and the males ($n = 2$) to enable a comparison of the diving behavior among the resident turtles.

2.8. Statistical analysis

All statistical analyses were carried out using R software version 3.3.3 (R Core Team, 2017). Variance normality and homogeneity were verified using a Shapiro-Wilcoxon test. Non-parametric Kruskal-Wallis or Wilcoxon tests were used to compare dive behavior between juveniles, males and females and also between individuals within each group. Values are shown as means ± SD.

3. Results

A total of seventeen hawksbill turtles were satellite tagged in 2013 ($n = 5$), 2015 ($n = 6$) and 2016 ($n = 6$) at three different sites on Martinique Island, French West Indies (Fig. 1). The close vicinity to the shore and the possible Argos error resulted in 52.7% of the positions being found on land and removed.

3.1. Sedentary movements

The CCL of the three juvenile turtles was an average 51.5 ± 4.8 cm (range: 48–57 cm; #131353 vs. #130775), and CCW was 45.3 ± 6.2 cm (range: 41.5–52.5 cm, #131353 vs. #130778) - see Table 2. These individuals were tracked for 208 ± 50 d. The three turtles travel at an average speed of 0.3 ± 0.1 km.h⁻¹. All the juveniles occupied a foraging home range (KDE) located north of Martinique, close to the capture site (Fig. 2a). The juveniles' 95% kernel contour (based on Argos locations only) covered 157.3 ± 71.2 km² (range: 83.8–220.0 km², #130775 vs. #130778), and a core area (50% kernel contour) of 12.2 ± 4.2 km² (range: 8.8–21.6 km², #131353 vs. #130778) - Table 2.

The two males were tracked for 148 d (#130772) and 359 d (#130777), respectively (Table 2). Their mean CCL was 80.4 ± 7.6 cm, and they were 70 ± 2.9 cm wide. They traveled 1089 ± 718.4 km at an average speed of 0.3 ± 0.01 km.h⁻¹. These two males established a foraging home range close to the capture site, located north of Martinique (Fig. 2b). Both males occupied an average 95% kernel contour of 89.3 ± 20.2 km², with a core area covering 12.9 ± 1.1 km² - Table 2.

Only nine of the twelve equipped females were considered for the analysis during the inter-nesting period, as the remaining two females (#150117 and #150118) had begun their migration immediately after tag deployment and the females #150119 was trapped in the mangrove. These nine individuals were tracked for between one and 27 d (mean: 14.5 ± 8.9 d) and traveled up to 251 km (#150123 vs. #150121, mean: 65.7 ± 79.9 km) at an average speed of 0.2 ± 0.1 km.h⁻¹ (Table 2). As the number of locations recorded during the inter-nesting season was low, the kernel density could not be estimated for individuals #150120 ($n = 5$), #162269 ($n = 5$), #150123 ($n = 3$), #162266 ($n = 3$) and #162267 ($n = 2$). The four remaining females occupied a 95% kernel contour of 284.2 ± 523.7 km² with a core area of 55.7 ± 100.1 km² - Table 2 and Fig. 2c.

3.2. Migration movements

The post-nesting movements of the 11 females were recorded for 5 to 93 d (#150117 vs. #162269) - see Table 3. Three migratory patterns were observed, with four individuals migrating westward to the

Table 2
Summary of the residency movements of juveniles ($n = 3$), adult males ($n = 2$) and adult females (during inter-nesting period $n = 9$). *Eretmochelys imbricata*. CCL: Curved Carapace Length (cm), CCW: Curved Carapace Width.

Turtle ID	Stage	Nloc (data filtered)	Tracking dates	Tracking duration (d)	Overall distance (km)	Speed (km·h ⁻¹)	CCL (cm)	CCW (cm)	Kernel 50% (km ²)	Kernel 95% (km ²)
130775	Juvenile	133	10/03/2013–03/25/2014	173	944	0.37	57	42	21.6	220.0
130778	Juvenile	140	09/30/2013–03/11/2014	162	872	0.38	49.5	52.5	8.8	83.8
131353	Juvenile	166	09/26/2013–07/11/2014	288	1081	0.27	48	41.5	18.04	203.3
Mean ± SD		146 ± 17		208 ± 50	965.7 ± 106.2	0.3 ± 0.06	51.5 ± 4.8	45.3 ± 6.2	12.2 ± 4.2	157.3 ± 71.2
130772	Male	106	09/29/2013–02/24/2014	148	581	0.32	75	68	12.1	75.0
130777	Male	269	11/12/2013–11/06/2014	359	1597	0.3	85.8	72.1	13.6	103.6
Mean ± SD		187 ± 115		253 ± 149	1089 ± 718.4	0.31 ± 0.01	80.4 ± 7.6	70.0 ± 2.9	12.9 ± 1.1	89.3 ± 20.2
150120	Female	5	08/24/2015–09/09/2015	16	69	0.13	-	-	-	-
150121	Female	17	08/19/2015–09/15/2015	27	251	0.41	-	-	205.8	1069.6
150123	Female	3	08/17/2015–08/21/2015	4	3	0.03	-	-	-	-
162269	Female	5	07/30/2016–08/12/2016	13	33	0.19	-	-	-	-
162268	Female	7	07/21/2016–08/01/2016	11	21	0.06	-	-	3.52	14.6
162267	Female	2	07/28/2016–07/29/2016	1	9	0.36	-	-	-	-
162266	Female	3	07/25/2016–08/11/2016	17	19	0.04	-	-	-	-
162265	Female	25	08/03/2016–08/30/2016	27	131	0.25	-	-	7.8	29.3
162264	Female	12	08/05/2016–08/20/2016	15	55	0.1	-	-	5.5	23.1
Mean ± SD		9 ± 8		14 ± 9	65.7 ± 79.9	0.2 ± 0.1	-	-	55.7 ± 100.1	284.2 ± 523.7

Nicaraguan coast, four others migrating southward to Grenada and Grenadines islands, and two females migrating northwards, reaching the Bahamas and the Turks and Caicos Islands (Fig. 1). The tag of the remaining female (#150121) stopped emitting before she reached any foraging ground. Adult females traveled through the international waters of 31 exclusive economic zones (EEZ). During their migration, the females traveled 1707 ± 1221 km, for a straight-line distance of 1162 ± 946 km and at an average speed of 1.88 ± 0.4 km·h⁻¹. Four stopovers were highlighted along these migratory pathways (Fig. 1), with a maximum of two stopovers obtained for a single turtle (#162266). No stopover was identified for the turtles migrating southwards.

3.3. Final foraging grounds

Based on the analysis of the time spent per grid cell, eight potential foraging grounds were identified across the Caribbean Sea. The tags of individuals #150121, #162265 and #162267 ceased emitting after recording a few locations, thus excluding any identification of foraging areas. Three potential foraging grounds were identified off Nicaragua, where turtle #150117 reached the biological reserve of Cayos Misquitos (14°32'N, 82°41'W) and remained for 70 d. Turtles #150123 and #162266 remained within the Bawihka Channel (15°47'N, 81°41'W) for 762 d and 108 d, respectively.

Four other potential foraging areas were located further south of Martinique. The first, located north of Grenada Island (12°13'N, 61°35'W) was occupied by individual #150120 during 63 d. Individual #150118 remained at the second foraging ground, located near Carriacou Island, for 118 d (12°29'N, 61°23'W).

Among the turtles equipped in 2016, individuals #162264 and #162268 remained close to St Vincent and the Grenadines Islands for 145 and 125 d, respectively. Another female (#162269) equipped in 2016 remained at a foraging ground located near Bahamas Island (24°04'N, -77°19'W) for 68 d.

All of these females occupied a foraging area (95% kernel contour) of 336 ± 284.7 km² in average (range: 43.5–802.4 km², #162269 vs. #150118), with a core-use area (50% kernel contour) of 52.4 ± 49.5 km² (range: 7.2–136.2 km², #162269 vs. #150118) - see Table 4.

3.4. Diving behavior

Despite inter-individual variability for maximum depth ($p < 0.001$, $X^2 = 243$) and dive duration ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis test, $X^2 = 124$), the three juveniles performed mainly shallow (15.6 ± 9.6 m) and long dives (49 ± 17 min) - see Fig. 3a and b. At this depth range, seawater temperature records ranged from 27 to 33 °C (mean: 28.9 ± 1.3 °C) - see Fig. 3c.

The males ($n = 2$) performed shallow (96% at 0–20 m, mean: 15.6 ± 5.7 m) and long dives (54% between 60 and 70 min, mean: 53.0 ± 20.3 min) - see Fig. 3d and e. The mean temperature experienced by the males was an average 29.0 ± 1.2 °C (range: 27–32 °C) - see Fig. 3f. Similar to the observations in juveniles, the behavior of the two males differed in terms of depth ($p < 0.001$, Mann Withney test, $W = 90,544$) and duration ($p < 0.001$, Mann Withney test, $W = 46,869$).

During the inter-nesting season, turtle #150123 dived at a mean depth of 31.1 ± 19.4 m (50% of dives were between 0 and 20 m) during 19.6 ± 18.6 min (57% lasted 0–10 min) - see Fig. 3g and h. During migration, this female spent 48% of the dives between 0 and 20 m and 37% between 40 and 60 m (mean: 30.2 ± 22.2 m) - see Fig. 3g. The average duration of these dives was 24.0 ± 18.7 min (31% lasted 0–5 min and 24% lasted 35–40 min) - see Fig. 3g and h. At the foraging ground, this turtle dived to depths between 20 and 60 m (mean: 41.7 ± 9.4 m) over long periods (94% between 35 and 50 min, mean: 42.9 ± 8.9 min) - see Fig. 3g and h. Dive depth and dive

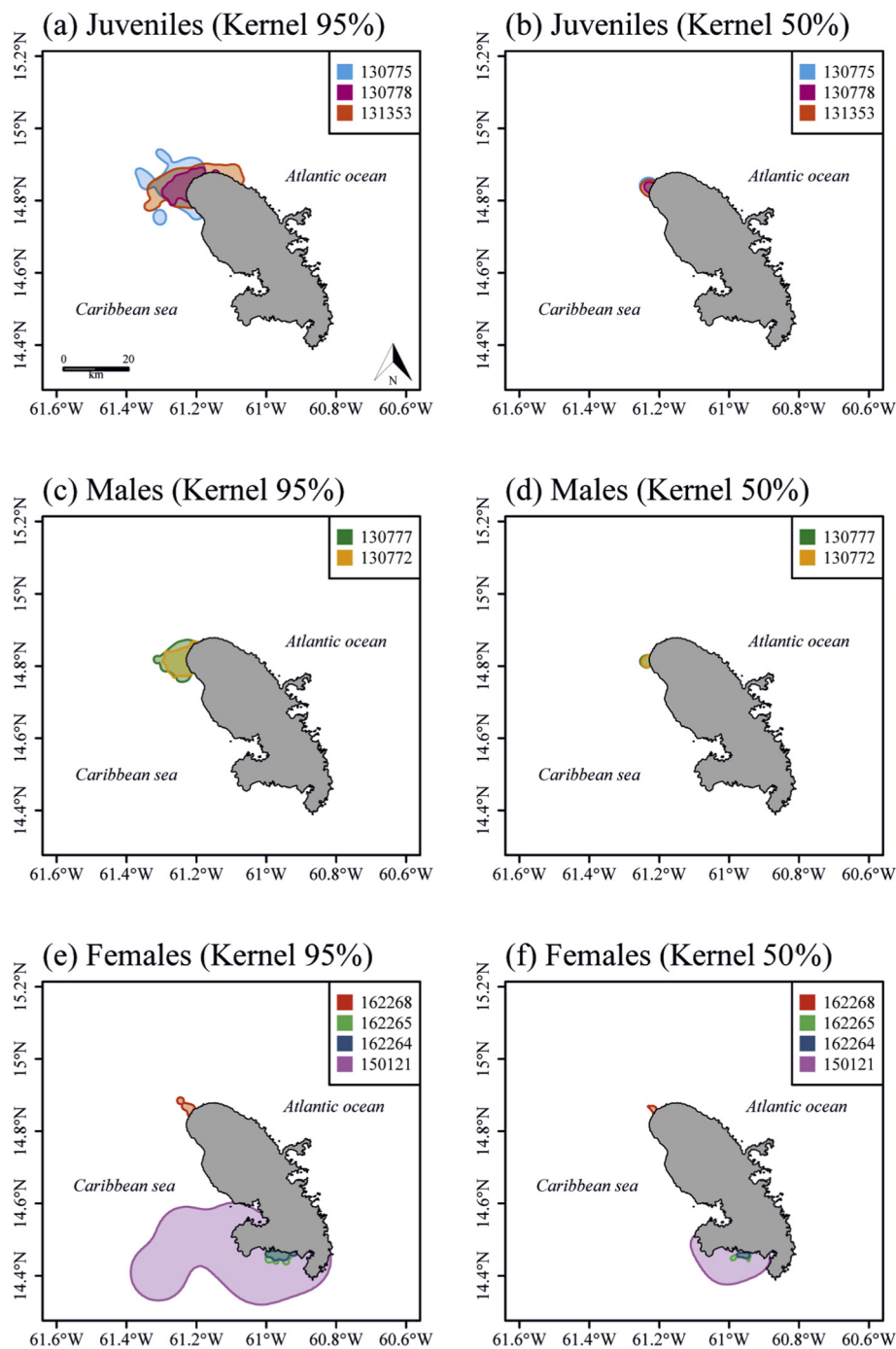


Fig 2. Kernel density contours (95%: a, c, e and 50%: b, d, f) for the juveniles (a and b, $n = 3$), the adults males (b and c, $n = 2$) and the females during the inter-nesting season (c and d, $n = 4$).

duration differed significantly between the three phases ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis test, $X^2 = 26$; $p < 0.001$ vs. $X^2 = 47$, respectively).

The temperatures experienced by the eleven adult females during the inter-nesting season varied from 28 to 33 °C (mean: 29.2 ± 0.7 °C) - Fig. 3i. During migration, the mean water temperature was 29.6 ± 1.4 °C (range: 26–33 °C) whereas it was an average 28.7 ± 1.0 (range: 24–33 °C) at the foraging ground. The mean water temperature therefore differed significantly between these three phases ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis test, $X^2 = 5440$).

While dive duration differed significantly different between adults and juveniles ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis test, $X^2 = 344$; $p < 0.001$), dive depth did not (Wilcoxon test, $W = 7$; $p = 0.4$). Among the adults,

dive duration and dive depth differed significantly between individuals ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis test, $X^2 = 105$; $p < 0.001$, $W = 76$, respectively).

4. Discussion

This study provides the first description of horizontal and vertical movements of both juveniles and adults hawksbill turtles originating from the French West Indies. From an overlap between juveniles and males foraging home range to migrations corridors followed by post-nesting females, this paper illustrates the diversity of behaviors undertaken by hawksbill turtles.

Table 3
Summary of migratory movements of the adult females by migration orientation ($n = 11$).

Turtle ID	End location	Nloc (data filtered)	Tracking dates	Tracking duration (d)	Distance (km)	Speed (km·h ⁻¹)	Straight line distance (km ²)
150117	Nicaragua	6	08/27/2015–10/26/2015	60	2508	2.18	2468
150123	Nicaragua	152	08/23/2015–10/16/2015	54	2217	2.71	2214
162266	Nicaragua	58	08/13/2016–10/06/2016	54	2677	2.04	2234
Mean ± SD		72 ± 74		56 ± 3	2467 ± 232	2.31 ± 0.35	2028 ± 572
150118	Grenada	23	08/23/2015–08/28/2015	5	189	1.72	121
150120	Grenada	12	11/09/2015–09/20/2015	9	272	1.58	184
162268	St Vincent and Grenadines	24	08/14/2016–08/27/2016	13	373	1.64	231
162264	St Vincent and Grenadines	59	08/20/2016–08/30/2016	10	404	1.91	227
Mean ± SD		29 ± 20		9 ± 3	309 ± 98	1.71 ± 0.1	191 ± 51
162267	Bahamas	358	07/29/2016–08/30/2016	32	1795	2.8	1371
162269	Turks and Caicos	605	08/12/2016–11/13/2016	93	2857	1.8	1890
Mean ± SD		481 ± 175		62 ± 43	2326 ± 751	2.30 ± 0.7	1630 ± 367
150121	Caribbean sea	27	09/15/2015–10/23/2015	38	1627	2.1	1381
162265	Caribbean sea	385	08/30/2016–11/13/2016	75	2491	1.74	433
Mean ± SD		192 ± 236		73 ± 118	1707 ± 1221	1.88 ± 0.4	1162 ± 946

4.1. Residential key areas

The three tracked juveniles established their foraging home ranges in a relatively small area north of Martinique (mean: 157 ± 71 km²). Previous study estimating home ranges of juvenile hawksbills in the Caribbean Sea in Puerto Rico reported areas of less than ≤ 1 km² (Van Dam and Diez, 1998). This substantial difference is likely due to the longer tracking duration in our study (188 d vs. 11–16 d), but also to the tracking method used (telemetry vs. sonic tags). Even if the results of home range size reported here are likely to be overestimation of real home range as implemented tags have recorded only Argos position (Hoenner et al., 2012), these results supports the residential behavior of this species over a longer period. Supplementary caution should be taken when considering home range size, as it is largely determined by the choice of bandwidth for the kernel calculation (Kie, 2013). Although our home range estimation would be more accurate with GPS positions, our study highlighted a shared foraging habitat for juveniles and adult males, which is consistent with another study conducted in Puerto Rico (Diez and Van Dam, 2002). This finding suggests that this area could offer sufficient resources to be shared by two different life stages and therefore underlines the necessity to protect such habitats. Nonetheless, additive studies are required to determine level of protection and priorities at regional scale. Compared to juveniles and males, females established a larger home range in their foraging grounds (mean: 336 ± 284.7 km²). The foraging home range size may be related to the spatial distribution of food within the area (Makowski et al., 2006) but the lack of knowledge on seascapes in these areas limits our capacity to make inferences.

Four of the satellite-tracked females established their inter-nesting home range close to the site where they were tagged during the inter-nesting phase, confirming strong site fidelity (Starbird et al., 1999; Troëng et al., 2005a; Whiting et al., 2006; Walcott et al., 2012). Females displayed a short distance displacement with a restricted home-

range area which may indicate a resting behavior, likely due to the high energy demands of the inter-nesting period (Zbinden et al., 2007; Santos et al., 2010). One of the tracked females (#150121) adopted a surprising behavior by undertaking a return trip of 220 km from Sainte-Lucia Island immediately after being tagged (see Fig. 1) and established a larger inter-nesting home range in Martinique than other individuals (Fig. 2f). This movement pattern could mean that the female gathering information for decisions about mating, resource use or long-distance movements (Schofield et al., 2010; Kays et al., 2015). A larger number of locations would provide a better estimation of home range size. In future studies, additional gravid females should be equipped earlier in the nesting season to increase the sample size and therefore confirm the home ranges estimated in this study.

4.2. Behavioral plasticity in post-nesting migratory routes and foraging hotspots

While Martinique Island is known to host numerous hawksbills female turtles every year, their migratory movements had not been documented before this study. Our results highlight a dichotomy in the migratory movements of these females and are therefore in accordance with previous studies conducted in the Caribbean Sea (Horrocks et al., 2001; Moncada et al., 2012). Five females performed a long migration, heading either westwards towards the Nicaraguan coast (mean: 2467 ± 232 km) or northwards towards the Bahamas (mean: 2326 ± 751 km), whereas the four remaining females performed shorter migrations (mean: 309 ± 98 km) to locations closer to the nesting beach, such as Sainte-Lucia and the Grenadine Islands. These multidirectional migrations are consistent with population genetic studies showing that nesting populations originate from strong genetic mixing (Bass, 1999; Browne et al., 2010). One of the individuals (#162265) appears to have taken a circular oceanic movement (Fig. 1), which are inconsistent with other individuals travelling in straight line.

Table 4
Summary of the horizontal movements of adult females at foraging grounds ($n = 9$).

Turtle ID	Nloc (data filtered)	Tracking dates	Tracking duration (d)	Kernel 50% (km ²)	Kernel 95% (km ²)
150117	28	10/26/2015–01/04/2016	70	123.2	731.6
150118	43	08/28/2015–12/24/2015	118	136.2	802.4
150120	20	09/23/2015–11/25/2015	63	43.9	187.6
150123	584	10/16/2015–11/16/2017	762	29.3	343.0
162269	55	11/13/2016–01/20/2017	68	7.2	43.5
162268	85	09/03/2016–01/06/2017	125	42.4	314.6
162266	97	10/07/2016–01/23/2017	108	23.7	162.3
162264	140	08/31/2016–01/23/2017	145	13.3	101.7
Mean ± SD	131 ± 187		182 ± 236	52.4 ± 49.5	336 ± 284.7

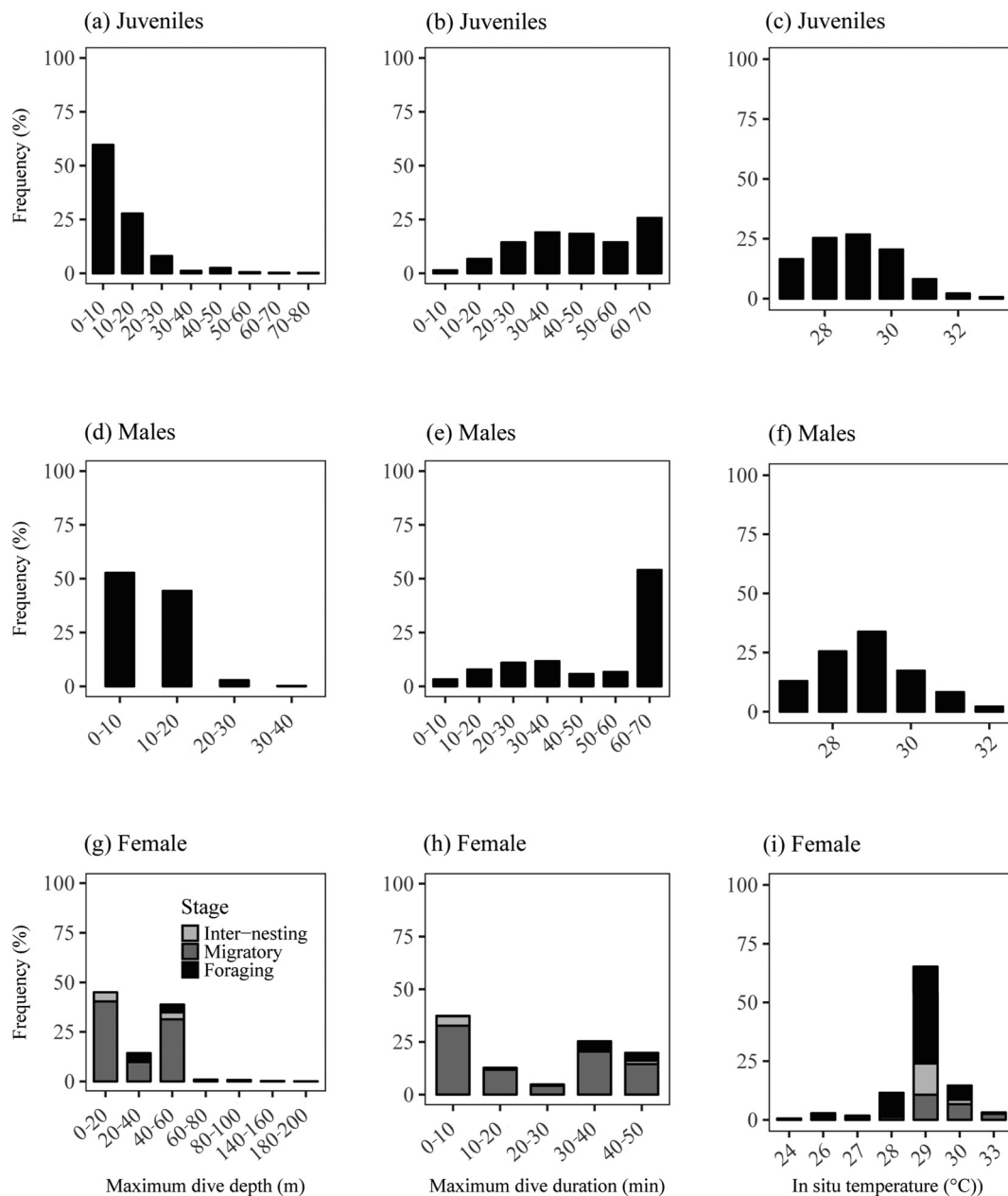


Fig 3. Histograms of the maximum dive depth (a, d and g), the dive duration (b, e and h) and the temperature (c, f and i) for the juveniles (a, b and c, $n = 3$), the adult males (d, e and f, $n = 2$) and the female (g, h and i, $n = 1$).

This looping behavior patterns has been observed on green turtles, following surface currents before reaching benthic foraging grounds (Cheng, 2000). This may reflect prospecting searches for potential feeding sites (Troëng et al., 2005b) or disorientation (Luschi et al., 2001) and difficulties to collect navigational information.

Among the eight potential foraging areas identified in our study, three tend to confirm that the Nicaraguan coast is an important foraging area for this species (Cuevas et al., 2008; Hawkes et al., 2012; Moncada et al., 2012), likely due to the presence of large coral reefs (Augier, 2010) which are also part of their diet (Meylan, 1988; Anderes and Uchida, 1994; Rincon-Diaz et al., 2011). Most of the tracked individuals seemed to correct their courses, especially during the final stage of their migration, as they are reaching their final destination after long detours. Sea current flows and eddies could have interfered with sea turtles journey as it can deflect them from the optimal routes (Luschi et al., 2003). Thus, observing detours could be a result of the “Zermelo navigation problem” as suggested by Hays et al. (2014). Sea

turtles would often fail to solve the ‘Zermelo navigation problem’, defined as finding the optimum routes despite cross flow (Zermelo, 1931), and therefore do not systematically follow the optimum route to foraging grounds.

Migration demands high amounts of energy and the need for a stopover site along the migratory routes is well known for many species such as mammals (Sawyer and Kauffman, 2011) and birds (Lupi et al., 2016; Bayly et al., 2017). So far, only three studies have detected the use of stopovers by sea turtles, on green turtle *Chelonia mydas* (Baudouin et al., 2015; Rice and Balazs, 2008) and hawksbill turtles (Cuevas et al., 2008). Our study reports the use of stopover sites during the migration of hawksbill turtles in the Caribbean. This behavior was mainly observed in neritic habitats, with the exception of one stopover located in oceanic habitats for individuals undertaking long oceanic migration. Turtles may use stopover sites to compensate for energy loss during such long migration, likely to rest and/or possibly feed to restore their body reserves before reaching their final feeding areas (Baudouin

et al., 2015).

4.3. Diving behavior

As previously suggested in several studies conducted on hawksbill turtles, we expected the tracked individuals to concentrate their activities within depths of up to 20 m (Blumenthal et al., 2009a; Van Dam & Diez, 1996 & 1997). Our results showed similar diving patterns for both juveniles and males tracked in Martinique, both of which performed mainly shallow and long dives. They occasionally dived deeper than 20 m, with some juveniles performing dives of up to 80 m. Diving behavior could be influenced by the spatial distribution of preferred dietary items (Hays et al., 2006), physical conditions (wave action), or predator avoidance tactics (Van Dam and Diez, 1996; Heithaus et al., 2007). Inferences on foraging ecology of hawksbill turtles are limited by the lack of studies on hawksbill diet in the region. However, sponges usually dominate both in terms of biomass and diversity at shallow depths (0–30 m; Pérez et al., 2017), possibly due to the greater availability of light (Pawlik et al., 2013). Despite the actual lack of literature on the distribution of sponges in Martinique waters, the depths reached by both the juveniles and the males tracked in Martinique may match the presence of this resource. This hypothesis needs to be confirmed by additional research, including the determination of the vertical distribution of prey resources in the water columns in the identified hawksbill home ranges.

Similarly, the female tracked during the inter-nesting period performed mainly shallow dives within the first 20 m of water depth. Given that the bathymetry around the Martinique falls rapidly to several hundred meters (AAMP and DIREN Martinique, 2010), this result shows the fidelity of turtles to sites close to the shore. Hawksbill turtles remaining close to the shore have already been highlighted by previous studies (Mortimer and Portier, 1989, Marcovaldi et al., 2012, Gaos et al., 2012b). However, this female also performed a significant number of her dives between 50 and 60 m. As sea turtles have the capacity to adjust their buoyancy by controlling their lung volume, their dive depth is therefore generally constrained within the range over which the buoyancy can be regulated (Hays et al., 2000 & 2004). The observed depth variation could suggest an opportunistically foraging behavior (Walcott et al., 2013; Van Dam and Diez, 1996). Such hypothesis is reinforced by a recent study revealing high sponge biomass and species diversity, particularly along the Caribbean side of Martinique Island (Pérez et al., 2017). The interpretation of our results is however limited by the sample size ($n = 1$) and the short tracking duration on the inter-nesting habitat. The use of devices that generate high resolution dive profiles or other techniques such as the Inter-Mandibular Angle Sensor (IMASEN) recording the mouth opening and buccal pumping should be implemented to explore these hypothesis by revealing the potential foraging behavior (Houghton et al., 2008; Walcott et al., 2013). The regular dive pattern observed on the foraging grounds was characterized by depth concentrated between 30 and 50 m and a large majority of long dives (40–50 min) which is in accordance with the results of Storch (2003) who have observed a more uniform behavior during the foraging phase than during the inter-nesting season.

During migration, we observed a biphasic diving behavior, characterized by shallow dives (0–20 m) and deepest dives (40–60 m), even up to 200 m. This type of behavior has already been reported for green turtles undertaking oceanic migration (Rice and Balazs, 2008; Hays et al., 2001). As suggested by Hays et al. (2001), swimming at great depth could be linked to an avoidance tactic of visual predator like large pelagic sharks by reducing the risk of being spotted thanks to their dorso-ventral countershading. Although it has been showed in laboratory that green turtles can survive at dives deeper than 200 m (Berkson, 1967), the occurrence of such deep dives has never been reported for the hawksbill species to date and such hypothesis needs further investigation to attest that it is not due to an Argos error.

4.4. Conclusion and conservation's implications

Historical inventories carried out during the last hundred years, enabled to estimate the decline of hawksbill's populations worldwide to 90% (Mortimer and Donnelly, 2008). This study highlighted for the first-time critical hotspots identified both in Martinique waters and across the Caribbean Sea for both sexes and different life stages. The characterized behavior in shallow waters and close to the shore in these areas highlights a possible overlap between important turtle habitats and anthropogenic potential impacts. As the importance of daily adult movements has been recognized for marine protected area design, results of this study can help to take site-specific measures. Moreover, knowledges on location and extent of predictable temporary habitat use as inter-nesting areas are important to define which areas are good candidates for temporary protection and prioritize seasonally abundant migratory species (D'Aloia et al., 2017). Information provided on the post-nesting migratory behavior of hawksbill turtles nesting on this island revealed regional connectivity between Caribbean Islands and reinforces the significance of a cooperative network at the Caribbean scale to ensure the efficient conservation of this critically endangered species. Among the five foraging grounds identified,

Acknowledgements

This study was carried out within the framework of the Plan National d'Action Tortues Marines de Martinique (PNATMM). This study was co-financed by the FEDER Martinique (European Union, Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31882 & 2014/DEAL/0008/4-4/32947), DEAL Martinique (Conventions 2012/DEAL/0010/4-4/31882 & 2014/DEAL/0008/4-4/32947), the ODE Martinique (Convention 014-03-2015), the CNRS (Subvention Mission pour l'Interdisciplinarité), the ERDF fund (Convention CNRS-EDF-juillet2013) and the Fondation de France (Subvention Fondation Ars Cuttoli Paul Appell). The authors also appreciate the support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS). The authors would like to thank the DEAL Martinique, the ODE Martinique, the ONCFS Martinique, the ONEMA Martinique, the SMPE Martinique, the ONF Martinique, the PNR Martinique, the Surfrider Foundation, Aquasearch, CREOCEAN, Carbet des Sciences, Aliotis plongée, Plongée-Passion, the Collège Cassien Sainte-Claire and the Collège Petit Manoir for their technical support and field assistance. We are also grateful to the numerous volunteers and freedivers for their participation in the field operations.

References

- AAMP & DIREN Martinique, 2010. Analyse Stratégique Régionale Martinique Synthèse des connaissances. In: Agence des Aires Marines Protégées, pp. 156.
- Allen, A.M., Singh, N.J., 2016. Linking movement ecology with wildlife management and conservation. *Front. Ecol. Evol.* 3 (155). <http://dx.doi.org/10.3389/fevo.2015.00155>.
- Anderes, B.L., Uchida, I., 1994. Study of the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) stomach content in Cuban waters. In: Study of the Hawksbill Turtle in Cuba.
- Augier, D., 2010. Les écosystèmes marins de la Caraïbe: identification, diffusion et modes de gestion. *Etudes Caribéennes*, [En ligne], 15 | Avril 2010, mis en ligne le 10 janvier 2011, consulté le 23 mai 2016. URL <http://etudescaribeennes.revues.org/4343>.
- Bass, A.L., 1999. Genetic analysis to elucidate the natural history and behavior of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the wider Caribbean: a review and re-analysis. *Chelonian Conserv. Biol.* 3 (2), 195–199.
- Baudouin, M., de Thoisy, B., Chambault, P., Berzins, R., Entraygues, M., Kelle, L., Turny, A., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2015. Identification of key marine areas for conservation based on satellite tracking of post-nesting migrating green turtles (*Chelonia mydas*). *Biol. Conserv.* 184, 36–41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.021>.
- Bayly, N.J., Gómez, C., Hobson, K.A., González, A.M., Rosenberg, K.V., 2017. Fall migration of the veery (*Catharus fuscescens*) in northern Colombia: determining the energetic importance of a stopover site. *Auk* 129 (3), 449–459.
- Berkson, H., 1967. Physiological adjustments to deep diving in the Pacific green turtle (*Chelonia mydas agassizii*). *Comp. Biochem. Physiol.* 21 (3), 507–524.
- Bivand, R., Rundel, C., 2017. rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R Package Version 0.3-23.
- Blanco, G.S., Morreale, S.J., Seminoff, J.A., Paladino, F.V., Piedra, R., Spotila, J.R., 2013.

- Movements and diving behavior of interesting green turtles along Pacific Costa Rica. *Integr. Zool.* 8 (3), 293–306. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00298.x>.
- Blumenthal, J.M., Austin, T.J., Bothwell, J.B., Broderick, A.C., Ebanks-Petrie, G., Olynyk, J.R., Orr, M.F., Solomon, J.L., Witt, M.J., Godley, B.J., 2009a. Diving behavior and movements of juvenile hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs* 28 (1), 55–65. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-008-0416-1>.
- Blumenthal, J.M., Austin, T.J., Bell, C.D.L., Bothwell, J.B., Broderick, A.C., Ebanks-Petrie, G., ... Solomon, J.L., 2009b. Ecology of hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, on a western Caribbean foraging ground. *Chelonian Conserv. Biol.* 8 (1), 1–10.
- Brown, D.C., Horrocks, J.A., Abreu-Grobois, F.A., 2010. Population subdivision in hawksbill turtles nesting on Barbados, West Indies, determined from mitochondrial DNA control region sequences. *Conserv. Genet.* 11 (4), 1541–1546. <http://dx.doi.org/10.1007/s10592-009-9883-3>.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A., Boyce, M.S., 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365, 2157–2162.
- Calenge, C., 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* 197, 516–519.
- Chambault, P., Pinaud, D., Vantrepotte, V., Kelle, L., Entraygues, M., Guinet, C., Berzins, R., Bilo, K., Gaspar, P., de Thoisy, B., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2015. Dispersal and diving adjustments of the green turtle *Chelonia mydas* in response to dynamic environmental conditions during post-nesting migration. *PLoS One* 10 (9), e0137340. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0137340>.
- Chambault, P., de Thoisy, B., Heerah, K., Conchon, A., Barrioz, S., Dos Reis, V., Berzins, R., Kelle, L., Picard, B., Roquet, F., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2016a. The influence of oceanographic features on the foraging behavior of the olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* along the Guiana coast. *Prog. Oceanogr.* 142, 58–71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2016.01.006>.
- Chambault, P., de Thoisy, B., Kelle, L., Berzins, R., Bonola, M., Delvaux, H., Le Maho, Y., Chevallier, D., 2016b. Inter-nesting behavioural adjustments of green turtles to an estuarine habitat in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 555, 235–248. <http://dx.doi.org/10.3354/meps11813>.
- Cheng, L.J., 2000. Post-nesting migrations of green turtles (*Chelonia mydas*) at Wan-An Island, Penghu Archipelago, Taiwan. *Mar. Biol.* 137, 747–754.
- Chevalier, J., 2006. Plan de restauration des tortues marines des Antilles françaises. 162 Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Fort-de-France.
- Costa, D.P., Robinson, P.W., Arnould, J.P.Y., Harrison, A.L., Simmons, S.E., Hassrick, J.L., Hoskins, A.J., Kirkman, S.P., Oosthuizen, H., Villegas-Amtmann, S., Crocker, D.E., 2010. Accuracy of ARGOS locations of pinnipeds at-sea estimated using fastloc GPS. *PLoS One* 5 (1). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0008677>.
- Cuevas, E., Abreu-Grobois, F., Guzmán-Hernández, V., Liceaga-Correa, M., van Dam, R., 2008. Post-nesting migratory movements of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* in waters adjacent to the Yucatan Peninsula, Mexico. *Endanger. Species Res.* 10, 123–133. <http://dx.doi.org/10.3354/esr00128>.
- D'Aloia, C.C., Daigle, R.M., Côté, I.M., Curtis, J.M., Guichard, F., Fortin, M.J., 2017. A multiple-species framework for integrating movement processes across life stages into the design of marine protected areas. *Biol. Conserv.* 216, 93–100.
- Diez, C.E., Van Dam, R.P., 2002. Habitat effect on hawksbill turtle growth rates on feeding grounds at Mona and Monito Islands, Puerto Rico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 234, 301–309. <http://dx.doi.org/10.3354/meps234301>.
- Ferreira, R.L., Ceia, F.R., Borges, T.C., Ramos, J.A., Bolten, A.B., 2018. Foraging niche segregation between juvenile and adult hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) at Príncipe island, West Africa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 498, 1–7.
- Gaos, A.R., Lewison, R.R., Wallace, B.P., Yañez, I.L., Liles, M.J., Baquero, A., Seminoff, J.A., 2012a. Dive behaviour of adult hawksbills (*Eretmochelys imbricata*, Linnaeus 1766) in the eastern Pacific Ocean highlights shallow depth use by the species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 432–433, 171–178. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.006>.
- Gaos, A.R., Lewison, R.R., Wallace, B., Yanez, I., Liles, M.J., Nichols, W.J., Baquero, A., Hasbün, C.R., Vasquez, M., Urteaga, J., Seminoff, J.A., 2012b. Spatial ecology of critically endangered hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata*: implications for management and conservation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 450, 181–194. <http://dx.doi.org/10.3354/meps09591>.
- Hamann, M., Godfrey, M.H., Seminoff, J.A., Arthur, K., Barata, P.C.R., Bjørndal, K.A., ... Godley, B.J., 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endanger. Species Res.* 11 (3), 245–269. <http://dx.doi.org/10.3354/esr00279>.
- Hart, K.M., Sartain, A.R., Fujisaki, I., Pratt, H.L., Morley, D., Feeley, M.W., 2012. Home range, habitat use, and migrations of hawksbill turtles tracked in the Dry Tortugas National Park, Florida, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 457, 193–207.
- Hawkes, L.A., Tomàs, R., Revuelta, O., León, Y.M., Blumenthal, J.M., Broderick, A.C., ... Godley, B.J., 2012. Migratory patterns in hawksbill turtles described by satellite tracking. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 461, 223–232. <http://dx.doi.org/10.3354/meps09778>.
- Hays, G.C., Adams, C.R., Broderick, A.C., Godley, G.J., Lucas, D.J., Metcalfe, J.D., Prior, A.A., 2000. The diving behaviour of green turtles at Ascension Island. *Anim. Behav.* 59 (3), 577–586.
- Hays, G.C., Akesson, S., Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Luschi, P., Martin, C., Metcalfe, J.D., Papi, F., 2001. The diving behavior of green turtles undertaking oceanic migration to and from Ascension Island: dive durations, dive profiles and depth distribution. *J. Exp. Biol.* 204, 4093–4098.
- Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Walne, A.W., 2004. The implications of lung-regulated buoyancy control for dive depth and duration. *Ecology* 85 (4), 1137–1145. <http://dx.doi.org/10.1890/03-0251>.
- Hays, G., Hobson, V., Metcalfe, J.D., Righton, D., Sims, D.W., 2006. Flexible foraging movements of leatherback turtles across the North Atlantic Ocean. *Ecology* 87 (10), 2647–2656. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2647:FFMOLT\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2647:FFMOLT]2.0.CO;2).
- Hays, G.C., Christensen, A., Fossette, S., Schofield, G., Talbot, J., Mariani, P., 2014. Route optimisation and solving Zermelo's navigation problem during long distance migration in cross flows. *Ecol. Lett.* 17, 137–143.
- Hays, G.C., Ferreira, L.C., Sequeira, A.M., Meehan, M.G., Duarte, C.M., Bailey, H., ... Eguíluz, V.M., 2016. Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends Ecol. Evol.* 31 (6), 463–475.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., Dill, L.M., Fourqurean, J.W., Burkholder, D., Thomson, J., Bejder, O.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.
- Hoenner, X., Whiting, S.D., Hindell, M.A., McMahon, C.R., 2012. Enhancing the use of argos satellite data for home range and long distance migration studies of marine animals. *PLoS One* 7 (7), e40713. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0040713>.
- Horrocks, J.A., Vermeer, L., Krueger, B., Coyne, M., Schroeder, B., Balazs, G.H., 2001. Migration routes and destination characteristics of post-nesting hawksbill turtles satellite-tracked from Barbados, West Indies. *Chelonian Conserv. Biol.* 4 (1), 107–114.
- Houghton, J.D.R., Cedras, A., Myers, A.E., Liebsch, N., Metcalfe, J.D., Mortimer, J.A., Hays, G.C., 2008. Measuring the state of consciousness in a free-living diving sea turtle. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 356 (1–2), 115–120. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.008>.
- Kays, R., Crofoot, M.C., Jetz, W., Wikelski, M., 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348, 6240. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aaa2478>.
- Kie, J.G., 2013. A rule-based ad hoc method for selecting a bandwidth in kernel home-range analyses. *Anim. Biotelem.* 1, 13.
- León, Y.M., Bjørndal, K.A., 2002. Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 249–258.
- Limpus, C.J., 1992. The hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, in Queensland: population structure within a southern great barrier reef feeding ground. *Aust. Wildl. Res.* 19, 489–506.
- Lupi, S., Goymann, W., Cardinale, M., Fusani, L., 2016. Physiological conditions influence stopover behavior of short-distance migratory passerines. *J. Ornithol.* 157, 583–589.
- Luschi, P., Åkesson, S., Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Papi, F., Hays, G.C., 2001. Testing the navigational abilities of ocean migrants: displacement experiments on green sea turtles (*Chelonia mydas*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50 (6), 528–534.
- Luschi, P., Hays, G., Papi, F., 2003. A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos* 103 (2), 293–302.
- Makowski, C., Seminoff, J.A., Salmon, M., 2006. Home range and habitat use of juvenile Atlantic green turtles (*Chelonia mydas* L.) on shallow reef habitats in Palm Beach, Florida, USA. *Mar. Biol.* 148, 1167–1179. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-005-0150-y>.
- Marcovaldi, M.Â., Lopez, G.G., Soares, L.S., López-Mendilaharsu, M., 2012. Satellite tracking of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* nesting in northern Bahia, Brazil: turtle movements and foraging destinations. *Endanger. Species Res.* 17 (2), 123–132.
- Meylan, A.B., 1988. Spongivory in hawksbill turtles: a diet of glass. *Science* 239 (4838), 393–395.
- Meylan, A.B., 1999. International movements of immature and adult hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the Caribbean region. *Chelonian Conserv. Biol.* 3 (2), 189–194.
- Meylan, P.A., 2011. The ecology and migrations of sea turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 357, 1–70.
- Moncada, F.G., Hawkes, L.A., Fish, M.R., Godley, B.J., Manolis, S.C., Medina, Y., Nodarse, G., Webb, G.J.W., 2012. Patterns of dispersal of hawksbill turtles from the Cuban shelf inform scale of conservation and management. *Biol. Conserv.* 148 (1), 191–199. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.011>.
- Mortimer, J.A., Donnelly, M., 2008. Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*). In: *Marine Turtle Specialist Group 2008 IUCN Red List Status Assessment*. IUCN RedList, pp. 108.
- Mortimer, J.A., Portier, K.M., 1989. Reproductive homing and interesting behavior of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic Ocean. *Copeia* 1989, 962–977.
- Okuyama, J., Kataoka, K., Kobayashi, M., Abe, O., Yoseda, K., Arai, N., 2012. The regularity of dive performance in sea turtles: a new perspective from precise activity data. *Anim. Behav.* 84 (2), 349–359. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.033>.
- Pawlik, J.R., Loh, T.L., McMurray, S.E., Finelli, C.M., 2013. Sponge communities on Caribbean coral reefs are structured by factors that are top-down, not bottom-up. *PLoS One* 8 (5). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0062573>.
- Pérez, T., Díaz, M.C., Ruiz, C., Córdoz-Luján, B., Klautau, M., Hajdu, E., ... Boury-Esnault, N., 2017. How a collaborative integrated taxonomic effort has trained new spongiologists and improved knowledge of Martinique Island (French Antilles, eastern Caribbean Sea) marine biodiversity. *PLoS One* 12 (3), 1–27. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0173859>.
- Pilcher, N.J., Antonopoulou, M., Perry, L., Abdel-Moati, M.A., Al Abdessalaam, T.Z., Albedawi, M., Al Ansi, M., Al-Mohannadi, S.F., Al Zahlawi, N., Baldwin, R., Chikhi, A., Das, H.S., Hamza, S., Kerr, O.J., Al Kiyumi, A., Mobaraki, A., Al Suwaidi, H.S., Al Suwaidi, A.S., Sawaf, M., Tourenq, C., Williams, J., Willson, A., 2014. Identification of important sea turtle areas (ITAs) for hawksbill turtles in the Arabian region. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 460, 89–99.
- R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL. <http://www.R-project.org/>.
- Rees, A.F., Alfaro-Shigueto, J., Barata, P.C.R., Bjørndal, K.A., Bolten, A.B., Bourjaja, J., ... Godley, B.J., 2016. Are we working towards global research priorities for management and conservation of sea turtles? *Endanger. Species Res.* 31, 337–382. <http://dx.doi.org/10.1016/j.resconser.2016.05.002>.

- doi.org/10.3354/esr00801.
- Rice, M.R., Balazs, G.H., 2008. Diving behavior of the Hawaiian green turtle (*Chelonia mydas*) during oceanic migrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 356, 121–127. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.010>.
- Rincon-Díaz, M.P., Diez, C.E., Van Dam, R.P., Sabat, A.M., 2011. Foraging selectivity of the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) in the Culebra archipelago, Puerto Rico. *J. Herpetol.* 45 (3), 277–282.
- Runge, C.A., Martin, T.G., Possingham, H.P., Willis, S.G., Fuller, R.A., 2014. Conserving mobile species. *Front. Ecol. Environ.* 12, 395–402. <http://dx.doi.org/10.1890/130237>.
- Rutz, C., Hays, G.C., 2009. New frontiers in biologging science. *Biol. Lett.* 5, 289–292. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2009.0089>.
- Santos, A.J.B., Freire, E.M.X., Bellini, C., Corso, G., 2010. Body mass and the energy budget of gravid hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) during the nesting season. *J. Herpetol.* 44, 352–359. <http://dx.doi.org/10.1670/08-287.1>.
- Sawyer, H., Kauffman, M.J., 2011. Stopover ecology of a migratory ungulate. *J. Anim. Ecol.* 80, 1078–1087.
- Schofield, G., Hobson, V.J., Lilley, M.K.S., Katselidis, K.A., Bishop, C.M., Brown, P., Hays, G.C., 2010. Inter-annual variability in the home range of breeding turtles: implications for current and future conservation management. *Biol. Conserv.* 143, 722–730.
- Schofield, G., Scott, R., Dimadi, A., Fossette, S., Katselidis, K.A., Koutsoubas, D., Lilley, M.K.S., Pantis, J.D., Karagouni, A.D., Hays, G.C., 2013. Evidence-based marine protected area planning for a highly mobile endangered marine vertebrate. *Biol. Conserv.* 161, 101–109. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.03.004>.
- Starbird, C.H., Hillis-Starr, Z., Harvey, J.T., Eckert, S.A., 1999. Internesting movements and behavior of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) around Buck Island Reef National Monument, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Chelonian Conserv. Biol.* 3, 237–243.
- Storch, S., 2003. The Behaviour of Immature and Female Hawksbill Turtles (*Eretmochelys imbricata*) at Sea (PhD dissertation). Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Sumner, M.D., 2016. trip: Tools for the Analysis of Animal Track Data. R Package Version 1.5.0.
- Troëng, S., Hutton, P., Evans, D., 2005a. Migration of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* from Tortuguero, Costa Rica. *Ecography* 28 (3), 394–402.
- Troëng, S., Evans, D.R., Harrison, E., Lagueux, C.J., 2005b. Migration of green turtles *Chelonia mydas* from Tortuguero, Costa Rica. *Mar. Biol.* 148 (2), 435–447.
- Van Dam, R.P., Diez, C.F., 1996. Diving behavior of immature hawksbills (*Eretmochelys imbricata*) in a Caribbean cliff-wall habitat. *Mar. Biol.* 127 (1), 171–178. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00993657>.
- Van Dam, R.P., Diez, C.E., 1997. Diving behavior of immature hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) in a Caribbean reef habitat. *Coral Reefs* 16, 133–138.
- Van Dam, R.P., Diez, C.E., 1998. Home range of immature hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata* (Linnaeus)) at two Caribbean islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 220 (1), 15–24. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00080-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00080-4).
- Van Dam, R.P., Diez, C.E., Balazs, G.H., Colón, L.A.C., McMillan, W.O., Schroeder, B., 2008. Sex-specific migration patterns of hawksbill turtles breeding at Mona Island, Puerto Rico. *Endanger. Species Res.* 4 (1–2), 85–94.
- Walcott, J., Eckert, S., Horrocks, J.A., 2012. Tracking hawksbillsea turtles (*Eretmochelys imbricata*) during inter-nesting intervals around Barbados. *Mar. Biol.* 159, 927–938.
- Walcott, J., Eckert, S., Horrocks, J.A., 2013. Diving behaviour of hawksbill turtles during the inter-nesting interval: strategies to conserve energy. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 448, 171–178. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2013.07.007>.
- Whiting, S.D., Hartley, S., Lalara, S., White, D., Bara, T., Maminyamunja, C., Wurramarra, L., 2006. Hawksbill turtle tracking as part of initial sea turtle research and conservation at Groote Eylandt, Northern Australia. *Mar. Turt. Newsl.* 114, 14–15.
- Worton, B.J., 1989, February. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70 (1), 164–168. <http://dx.doi.org/10.2307/1938423>.
- Zbinden, J., Aebischer, A., Margaritoulis, D., Arlettaz, R., 2007. Insights into the management of sea turtle inter-nesting area through satellite telemetry. In: *Biological Conservation*. 137(1). Elsevier, Barking, UK, pp. 157–162. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.022>.
- Zermelo, E., 1931. Über das Navigationsproblem bei ruhender oder veränderlicher Windverteilung. *Z. Angew. Math. Mech.* 11, 114–124.

New epizoic diatom (*Bacillariophyta*) species from sea turtles in the Eastern Caribbean and South Pacific.

CATHERINE RIAUX-GOBIN, ANDRZEJ WITKOWSKI, J. PATRICK KOCIOLEK, LUC ECTOR, DAMIEN CHEVALLIER & PIERRE COMPÈRE.

Diatom Research, 2017
Vol. 32, No. 1, 109–125, <http://dx.doi.org/10.1080/0269249X.2017.1299042>



New epizoic diatom (*Bacillariophyta*) species from sea turtles in the Eastern Caribbean and South Pacific

CATHERINE RIAUX-GOBIN^{1,2*}, ANDRZEJ WITKOWSKI³, J. PATRICK KOCIOLEK⁴, LUC ECTOR⁵, DAMIEN CHEVALLIER⁶ & PIERRE COMPÈRE⁷

¹PSL Research University, CNRS-EPHE-UPVD, USR 3278 CRIOBE, F-66860 Perpignan, France

²Laboratoire d'Excellence 'CORAIL', Université de Perpignan, F-66860 Perpignan, France

³The Faculty of Geosciences, Palaeoceanology Unit, University of Szczecin, PL-70-383 Szczecin, Poland

⁴Museum of Natural History and Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Colorado Boulder, Boulder, CO 80309, USA

⁵Environmental Research and Innovation Department, Luxembourg Institute of Science and Technology (LIST), LU-4422 Belvaux, Luxembourg

⁶Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

⁷Botanic Garden Meise, Dometin van Bouchout, BE-1860 Meise, Belgium

Obligately epizoic diatoms (*Bacillariophyta*) on vertebrates were first described from cetaceans, but turtles, both freshwater and marine, also host very specific floras. Several scrapings of juvenile *Chelonia mydas* have allowed the description of two new diatom taxa whose valves are asymmetrical about the transapical axis, *Tripterion societatis* sp. nov. and *Chelonicola caribbeana* sp. nov. These taxa are very small and show some morphological plasticity. Such plasticity might suggest their inclusion in genera with slightly different characteristics from *Tripterion* and *Chelonicola* as originally delimited. Based on our observations, an emended diagnosis is proposed for *Chelonicola*.

Keywords: *Chelonia mydas*, *Chelonicola*, new species, Lesser Antilles, Society Archipelago, *Tripterion*

Introduction

Epizoic or epibiontic diatom assemblages are known from various hosts and diverse localities, including freshwater and marine invertebrates (Round et al. 1961, Gibson 1979, Gaiser & Bachmann 1993, Wuchter et al. 2003, Totti et al. 2011, Riaux-Gobin & Witkowski 2012, Riaux-Gobin et al. 2013, Romagnoli et al. 2014, Sar & Sunesen 2014), with some species such as *Falcula hyalina* Takano and *Pseudohimantidium pacificum* Hustedt & Krasske in Krasske (Prasad et al. 1989, Fernandes & Calixto-Feres 2012, Gao et al. 2012) shown to be obligately epizoic. Among the vertebrate hosts, whales and cetaceans are the most studied, and several epizoic monoraphid genera, *Bennettella* R.W. Holmes and *Epipellis* R.W. Holmes (Holmes 1985, Holmes & Nagasawa 1995, Denys & Van Bonn 2001, Denys & De Smet 2010) have been described. The biraphid genera *Epiphalaena* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano, *Plumosigma* T. Nemoto, *Tursiocola* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano, *Tripterion* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano (Nemoto 1956, Holmes et al. 1993a, 1993b, Denys 1997), have also been described from these vertebrate hosts. Recently, a manatee from Florida Bay was investigated, resulting in the description of three new

Tursiocola species (Frankovich et al. 2015a). Marine and freshwater turtles have also been studied, resulting in the description of two new species of *Tursiocola* (Wetzel et al. 2012, Frankovich et al. 2015b), one species of *Luticola* (Wetzel et al. 2010), one species of *Mastogloia* Thwaites (Pavlov et al. 2016) and three new genera, *Chelonicola* Majewska, De Stefano & Van de Vijver, *Poulinea* Majewska, De Stefano & Van de Vijver (Majewska et al. 2015, Robinson et al. 2016) and *Medlinella* Frankovich, Ashworth & M.J. Sullivan (Frankovich et al. 2016). The cetacean diatom taxa, as well as the chelonian and manatee species, seem to be obligately epizoic. When these diatoms are reported from abiotic or other biotic substrata, their occurrence is shown to be accidental or related to the behaviour of their host (Holmes et al. 1993a, Denys 1997), for example, epizoic diatoms found on the sediments at whaling stations (Nagasawa et al. 1989, Nagasawa 1993), in the stomach of *Euphausia superba* Dana (Nemoto 1956), or the possible transfer from dolphin to turtle (Wetzel et al. 2012). While Holmes et al. (1993a) commented on 'the apparent specificity of these few diatom taxa to the skin of cetaceans', they (Holmes et al. 1993b) also stated that 'diatoms which are consistently observed on cetacean

*Corresponding author. E-mail: catherine.gobin@univ-perp.fr

(Received 17 June 2016; accepted 21 December 2016)

© 2017 The International Society for Diatom Research

New epizoic diatom (Bacillariophyta) species from sea turtles in the Eastern Caribbean and South Pacific

CATHERINE RIAUX-GOBIN^{1,2*}, ANDRZEJ WITKOWSKI³, J. PATRICK KOCIOLEK⁴, LUC ECTOR⁵, DAMIEN CHEVALLIER⁶ & PIERRE COMPÈRE⁷

¹PSL Research University, CNRS-EPHE-UPVD, USR 3278 CRIOBE, F-66860 Perpignan, France

²Laboratoire d'Excellence 'CORAIL', Université de Perpignan, F-66860 Perpignan, France

³The Faculty of Geosciences, Palaeoceanology Unit, University of Szczecin, PL-70-383 Szczecin, Poland

⁴Museum of Natural History and Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Colorado Boulder, Boulder, CO 80309, USA

⁵Environmental Research and Innovation Department, Luxembourg Institute of Science and Technology (LIST), LU-4422 Belvaux, Luxembourg

⁶Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

⁷Botanic Garden Meise, Domein van Bouchout, BE-1860 Meise, Belgium

Obligately epizoic diatoms (Bacillariophyta) on vertebrates were first described from cetaceans, but turtles, both freshwater and marine, also host very specific floras. Several scrapings of juvenile *Chelonia mydas* have allowed the description of two new diatom taxa whose valves are asymmetrical about the transapical axis, *Tripterion societatis* sp. nov. and *Chelonicola caribeana* sp. nov. These taxa are very small and show some morphological plasticity. Such plasticity might suggest their inclusion in genera with slightly different characteristics from *Tripterion* and *Chelonicola* as originally delimited. Based on our observations, an emended diagnosis is proposed for *Chelonicola*.

Keywords: *Chelonia mydas*, *Chelonicola*, new species, Lesser Antilles, Society Archipelago, *Tripterion*

Introduction

Epizoic or epibiontic diatom assemblages are known from various hosts and diverse localities, including freshwater and marine invertebrates (Round et al. 1961, Gibson 1979, Gaiser & Bachmann 1993, Wuchter et al. 2003, Totti et al. 2011, Riaux-Gobin & Witkowski 2012, Riaux-Gobin et al. 2013, Romagnoli et al. 2014, Sar & Sunesen 2014), with some species such as *Falcula hyalina* Takano and *Pseudohimantidium pacificum* Hustedt & Krasske in Krasske (Prasad et al. 1989, Fernandes & Calixto-Feres 2012, Gao et al. 2012) shown to be obligately epizoic. Among the vertebrate hosts, whales and cetaceans are the most studied, and several epizoic monoraphid genera, *Bennettella* R.W. Holmes and *Epipellis* R.W. Holmes (Holmes 1985, Holmes & Nagasawa 1995, Denys & Van Bonn 2001, Denys & De Smet 2010) have been described. The biraphid genera *Epiphallina* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano, *Plumosigma* T. Nemoto, *Tursiocola* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano, *Tripterion* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano (Nemoto 1956, Holmes et al. 1993a, 1993b, Denys 1997), have also been described from these vertebrate hosts. Recently, a manatee from Florida Bay was investigated, resulting in the description of three new

Tursiocola species (Frankovich et al. 2015a). Marine and freshwater turtles have also been studied, resulting in the description of two new species of *Tursiocola* (Wetzel et al. 2012, Frankovich et al. 2015b), one species of *Luticola* (Wetzel et al. 2010), one species of *Mastogloia* Thwaites (Pavlov et al. 2016) and three new genera, *Chelonicola* Majewska, De Stefano & Van de Vijver, *Poulinea* Majewska, De Stefano & Van de Vijver (Majewska et al. 2015, Robinson et al. 2016) and *Medlinella* Frankovich, Ashworth & M.J. Sullivan (Frankovich et al. 2016). The cetaceous diatom taxa, as well as the chelonian and manatee species, seem to be obligately epizoic. When these diatoms are reported from abiotic or other biotic substrata, their occurrence is shown to be accidental or related to the behaviour of their host (Holmes et al. 1993a, Denys 1997), for example, epizoic diatoms found on the sediments at whaling stations (Nagasawa et al. 1989, Nagasawa 1993), in the stomach of *Euphausia superba* Dana (Nemoto 1956), or the possible transfer from dolphin to turtle (Wetzel et al. 2012). While Holmes et al. (1993a) commented on 'the apparent specificity of these few diatom taxa to the skin of cetaceans', they (Holmes et al. 1993b) also stated that 'diatoms which are consistently observed on cetacean

*Corresponding author. E-mail: catherine.gobin@univ-perp.fr

(Received 17 June 2016; accepted 21 December 2016)

skin do not appear to be host specific'. Frankovich *et al.* (2015b) suggested the degree of host specificity of these diatoms is largely unknown.

Among the genera and species described as epizoic on vertebrates, several *Stauroneis* Ehrenberg species (Hustedt 1952, Nemoto 1956) were transferred to *Epiphialaina* and *Tursiocola* (Holmes *et al.* 1993a), while *Tripterion* was created by Holmes *et al.* (1993a), with several other species in Holmes *et al.* (1993b) and Fernandes & Sar (2009). *Chelonicola* and *Poulinea* were established by Majewska *et al.* (2015) to accommodate two small epizoic taxa that are asymmetrical to the transapical axis (i.e., heteropolar), while *Medlinella* is described as isopolar, with a dorsiventral valve face and areolae partially occluded by volae (Frankovich *et al.* 2016). Like *Chelonicola* and *Poulinea*, *Tripterion* is heteropolar and wedge-shaped in girdle view, and *Epiphialaina* and *Tursiocola* also share these features, although to different degrees (see Denys 1997: 16). Therefore, these five genera may be described as 'gomphonemoid' taxa, and with the lack of stigmata and often a typical apical pore field, show some similarities to several marine gomphonemoid genera, that is, *Gomphonemopsis* Medlin, *Gomphoseptatum* Medlin, *Cuneolus* Giffen, *Gomphosphenia* Lange-Bertalot and *Pseudogomphonema* Medlin (Table 1). Denys (1997) suggested a relationship between *Epiphialaina* and *Tursiocola* and the Rhoicospheniaceae, but also with *Stauroneis s.l.*, adding that 'heteropolarity is well-known to have evolved independently in a number of sessile genera from quite different lineages'. Majewska *et al.* (2015) showed that at least three lineages of naviculoid diatoms have become asymmetrical about the transapical axis, so that the concept of 'marine gomphonemoid diatoms' may be artificial.

Numerous scrapings of juveniles *Chelonia mydas* Linnaeus (green turtle) from the Lesser Antilles (Eastern Caribbean) were obtained during ANTIDOT surveys, and one from the South Pacific. These allowed us to describe two dominant diatom species, and to discuss their taxonomic and systematic affinities with other diatoms, including other epibionts. Wild juvenile chelonians are known to remain at their birth areas, reducing the intermingling of florae. An emended diagnosis is proposed for the genus *Chelonicola* and new *Chelonicola* and *Tripterion* species are described.

Materials and methods

Materials used in this study were derived from two sources:

(1) A scraping (12 November 2014) of the carapace of a green turtle *C. mydas*, named 'Moon', originating (April 2014) from Tetiaroa atoll (17°01'30''S, 149°33'29''W, Society Archipelago) where it was found caught on the bottom of its nest (26 g, 5.5 cm long). Moon was immediately transferred to Papetoai, at the 'Sea turtle clinic – "Te mana o te moana" association' (17°28'59.999''S, 149°52'0.001''W, Papetoai, Moorea Island, French Polynesia). During its

stay at Papetoai, Moon was in contact with several other turtles from different places, Tahiti and Tetiaroa (Society Archipelago) and Rangiroa (Tuamotu Archipelago).

(2) Scraping of the carapace of 14 wild juvenile *C. mydas* from Martinique Island (Grande Anse d'Arlet 14°30'10.95''N, 61°05'13.00''E and Anse du Bourg 14°29'13.43''N, 61°04'58.88''E, 12–13 October 2015). These samplings were carried out by D.C. during surveys (ANTI-DOT program, CNRS-IPHC) with the aim of understanding the migratory behaviour of different species of marine turtles. The samples are housed at CRIOBE-USR 3278 CNRS, Perpignan, France.

For light microscopical (LM) examination, samples were washed with distilled water to remove salts, treated with 30% H₂O₂ for 2 h at 70°C to remove organic matter, rinsed several times in distilled water, alcohol-desiccated and mounted on glass slides using Naphrax[®]. Diatom slides were examined with a Zeiss Axiophot 200, with differential interference contrast (DIC) optics and photographed with a Canon PowerShot G6 digital camera (CRIOBE-USR 3278, Perpignan, France). For SEM examination, the samples were filtered through 1 µm Nuclepore[®] filters and rinsed twice with deionized (milliQ) water to remove salts. Filters were air-dried and mounted onto aluminium stubs before coating with gold-palladium alloy (EMSCOP SC 500 sputter coater) and examined with a Hitachi S-4500 SEM operated at 5 kV, calibrated with a Silicon grating TGX01 (C2M, Perpignan, France).

Valve length and width are expressed as minimum–maximum (in µm), means (µm) ± standard deviation (SD = σ , quantifying the dispersion) and number of examined specimens (n). The length/width ratio (L/W ± σ) quantifies the degree of elongation of the valve. 'Foot pole' (F) and 'head pole' (H) designate 'the length between the apex of the valve (foot or head) and the middle of the central area of the valve'. The ratio (F/H ± σ) permits a rough estimate of the degree of heteropolarity of the cell. Stria density in 10 µm is expressed as minimum–maximum and mean (± σ). The term 'copula closed pole' refers to the closed apex of the open cingular bands.

Terminology and abbreviations: For the description of the frustule and its parts, terminology follows Anonymous (1975), Ross *et al.* (1979) and Round *et al.* (1990).

Observations

***Tripterion societatis* Riaux-Gobin, Witkowski & Ector sp. nov.** (Figs 1–7 LM, Figs 8–28 SEM)

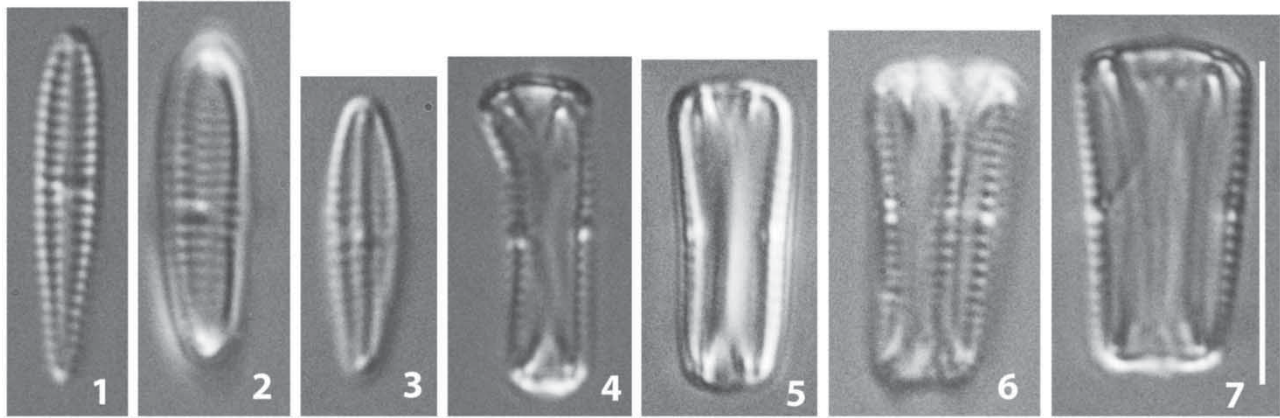
Description

Valves small, narrow-elliptical to slightly clavate, heteropolar (Figs 1, 3, 8, 10, 11), with round apices. Frustule lightly silicified, biraphid, isovalvar, wedge-shaped in girdle view (head pole larger than foot pole, Figs 5, 7, 11, 15).

Table 1. Features of *Epiphthalaina*, *Tursiocola*, *Chelonicola*, *Poulinea* and *Tripterion* from their original descriptions and more recent investigations.

	<i>Epiphthalaina</i> R.W. Holmes, Nagasawa & Takano	<i>Tursiocola</i> R.W. Holmes, Nagasawa & Takano	<i>Chelonicola</i> Majewska, De Stefano & Van de Vijver	<i>Poulinea</i> Majewska, De Stefano & Van de Vijver	<i>Tripterion</i> R.W. Holmes, Nagasawa & Takano
Frustule outline	Lanceolate	Narrowly to broadly lanceolate	Clavate	Clavate	Cuneate, (head pole longer than foot pole), raphe branches mostly equal in size**
Frustule in girdle view	Parallel sides	Rectangular***	Wedge-shaped	Wedge-shaped to rectangular	Wedge-shaped
Heteropolarity	–, slightly heteropolar valves*,	–, slightly heteropolar valves*, isopolar***, isopolar to slightly heteropolar°	+	+	+
Central area	Thickened, without puncta	Small, diamond shaped	Fascia never present (but one stria shorter on both sides)	Wide fascia, occasionally shortened striae	Without puncta, except 1–2 isolated puncta near the valve edge
Girdle bands	Closed, probably not always the case*, with a single row of circular to somewhat elongate puncta	2, closed, with a double row of puncta, three open bands with one row of pores***, closed valvocopulae in part biseriate and multiple open copulae uniseriate°	Open, up to 12, one row of poroids	> 10, open, occasionally 2 irregular rows of poroids	Closed, four open bands with a single row of poroids**
Septa	–	–	Small	Conspicuous	Short, second copula with a more developed septum**
Internal raphe fissure	Raphe slit expanded in the central area	–, slightly eccentric°	Asymmetrically positioned	–	Lateral, raphe opens slightly laterally**
Pseudosepta	Well developed on both ends of the valve	Well developed	Absent	Absent	Absent
Striae toward the foot pole	–	–	–	Striae somewhat denser near the poles	Striae more closely spaced toward the foot pole
Terminal endings	Fissures strongly hooked and recurved	Recurved	Elongated, weakly deflected	Elongated, deflected, covered by a large flap	Terminated before reaching the apices, strongly hooked, almost T-shaped in the foot pole**, terminal area thickened**
Pore field	Absent	Absent	Absent	Absent, but presence of several small areolae surrounding the foot pole	A few irregularly scattered elongate puncta at foot pole, discrete pore field**
Unique structures	Small amorphous sphere on the internal raphe slit	1–2 small humps on each side of the internal raphe slit	Internal proximal raphe endings covered by a silica flap	Internal proximal raphe endings covered by a silica flap	–
Original description	Holmes et al. (1993a)	Holmes et al. (1993a)	Majewska et al. (2015)	Majewska et al. (2015)	Holmes et al. (1993a)

Notes: (*Denys 1997; **Fernandes & Sar 2009; ***Wetzel et al. 2012; °Frankovich et al. 2015a, 2015b). + = present; – = not specified; () = as observed from the original illustration.



Figures 1–7. (LM). *Tripterion societatis* sp. nov. Note the clavate shape in valve face view (Figs 1, 3) and the wedge-shape and apical septa in cingular views (Figs 5–7). Scale bars = 10 µm.

Valve length 7.3–10.6 µm, 9.0 µm ± 0.8; valve width 1.0–2.7 µm, 1.6 µm ± 0.5; L/W 6.4 ± 1.3; F/H 1.06 ± 0.05; $n = 26$ (SEM). The head pole is more bluntly rounded than the foot pole. Striae slightly radiate in mid-valve to parallel at apices (24–39 in 10 µm, 30.5 in 10 µm ± 3.6; $n = 26$), composed of two rows (exceptionally three areolae per stria, Fig. 13, arrow) of oblong to subquadrangular transapical areolae, with the areolae on the mantle being often the longer. Striae slightly denser near both poles (Figs 8, 10–13), particularly near the foot pole (Figs 11–12 arrows). Areolae with internally domed hymenate pore occlusions (Figs 20, 22). Fascia present, sometimes with a marginal short areola on one or both sides (Figs 8, 10–13). 15–17 minute, round or irregular, more or less regularly scattered areolae at the foot pole, on both sides of the terminal raphe ending (Fig. 9), also closed internally by domed hymenes (Fig. 24 arrow). Stigma and pseudosepta absent. Raphe straight, not filiform (Figs 8, 10). Raphe branch slightly shorter towards the head pole. In external view the proximal raphe endings are quite widely separated and spatulate, straight or very slightly curved opposite to the raphe terminal endings (Figs 8, 10). Terminal raphe endings are strongly hooked towards the same side, with an oblique reinforcement and no real flap (Figs 9–10, 17 arrowhead) similar on both poles. Internally, the raphe is lateral on a ridge (Fig. 20) and the proximal raphe endings terminate at the narrow central nodule which is slightly expanded on one side but with no real flap (Fig. 20 arrowhead). Helictoglossae very slightly deflected (Fig. 24). The cingulum consists of several narrow open bands (< 10) (Figs 10–11, 13–17). A short septum is present on the valvocopula at the head pole (Figs 11, 23), and at the closed pole of the 2nd copula (Figs 22 arrow, 25–28). The pars interior of the valvocopula has an irregular edge, without fimbriae (Figs 21–22 arrowheads), but with thickenings between each poroid (Fig. 21 right arrowhead). Poroids on the copulae are round to quadrangular (Figs 21, 27) denser than the valve striae (Fig. 21), appearing apically

elongated when the copulae are still in place, partly hiding the poroids (Figs 18–19). The copulae each possess one row of poroids, but the 2nd and 4th copulae also show a short supplementary row of poroids towards the closed pole of the copula (frustule foot pole, Figs 16–17 arrows). Furthermore, a double row of loosely arranged poroids is present at the closed pole of the 3rd copula (frustule head pole, Fig. 11 framed arrow; Figs 18–19 arrows). Near the head pole of the frustule, several copulae also show a double row of poroids, that is, a row of supplementary small and round poroids on the enlarged edge of the 4th–6th copulae (Figs 15, 19 arrowheads).

Holotype

Specimen on SEM stub, BM001231515 (Natural History Museum, London, UK), ‘2’ Moon 5 CM 28/11/2014, illustrated in Fig. 11.

Isotypes (here designated)

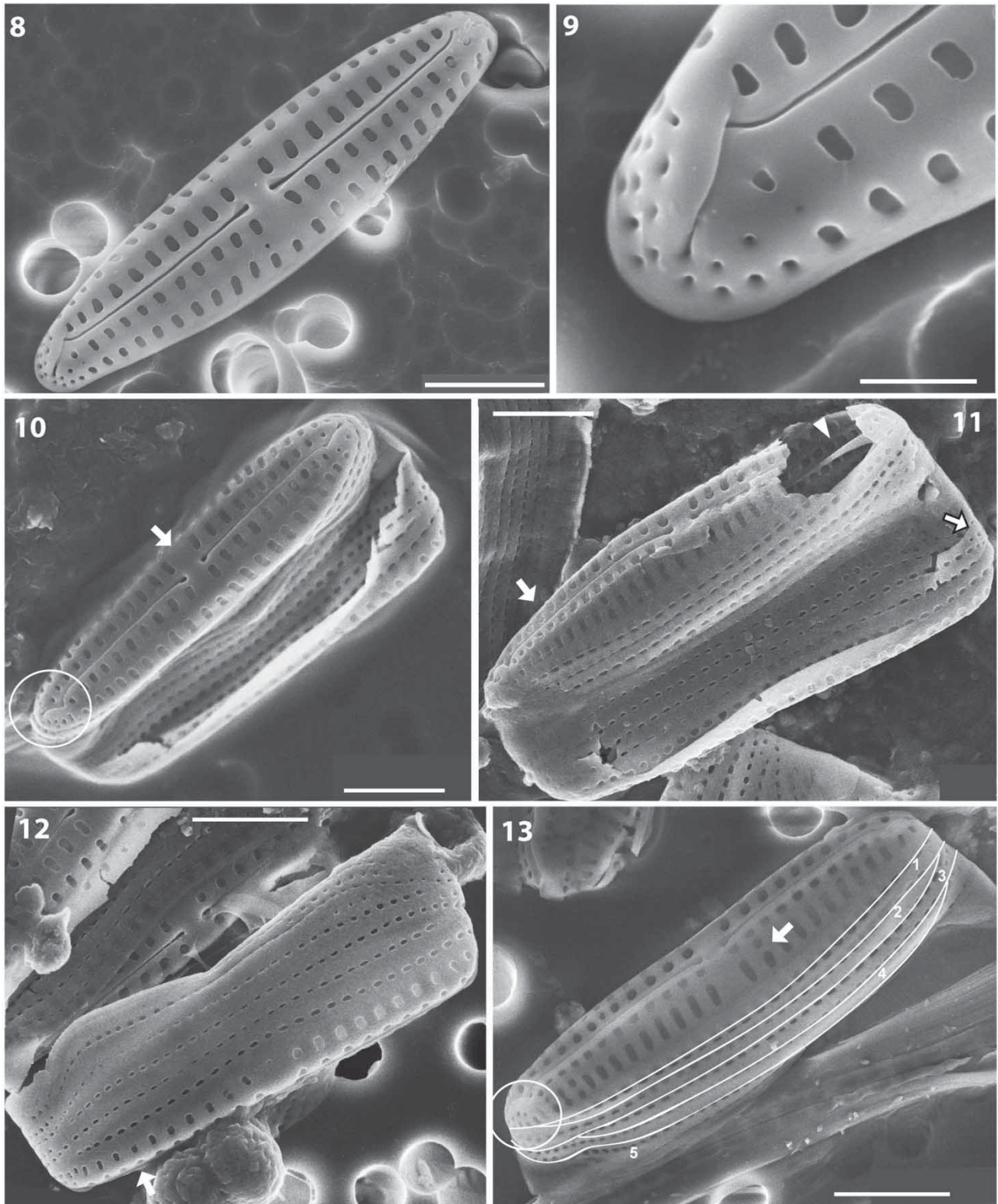
BM 101845 (Natural History Museum, London, UK), MOOR 3 in collection C. Riaux-Gobin (CRIOBE, Perpignan, France), SZCZ 23532 in collection A. Witkowski (The Faculty of Geosciences, Szczecin, Poland).

Type locality

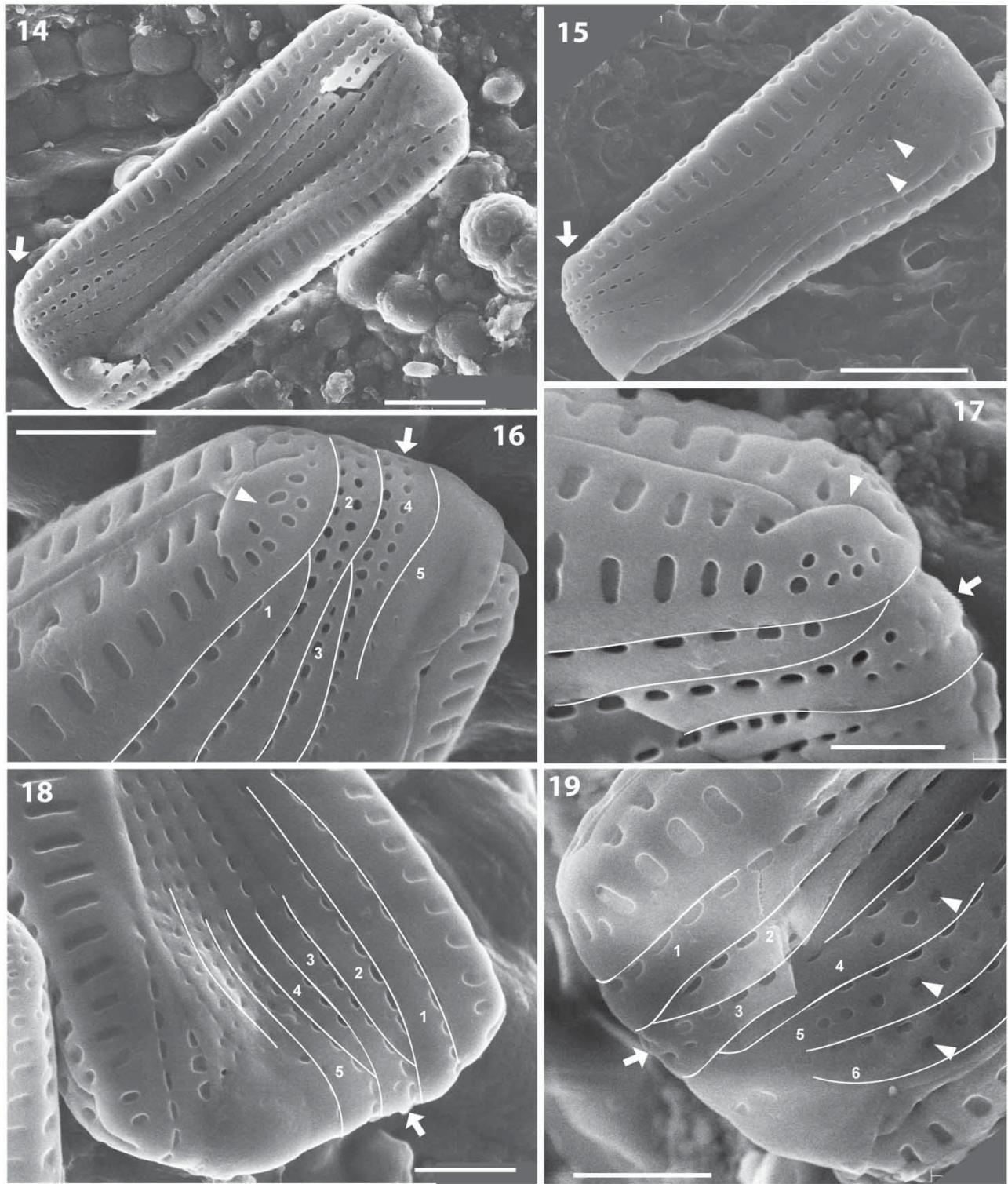
Juvenile *C. mydas* named ‘Moon’, from Papetoai (Sea turtle clinic, ‘Te mana o te moana’), Opunohu Bay, Moorea Island (17 28′ 59.999″ S, 149 52′ 0.001″ W). Sampling date: 12 November 2014. Collector: Magali Soria.

Distribution

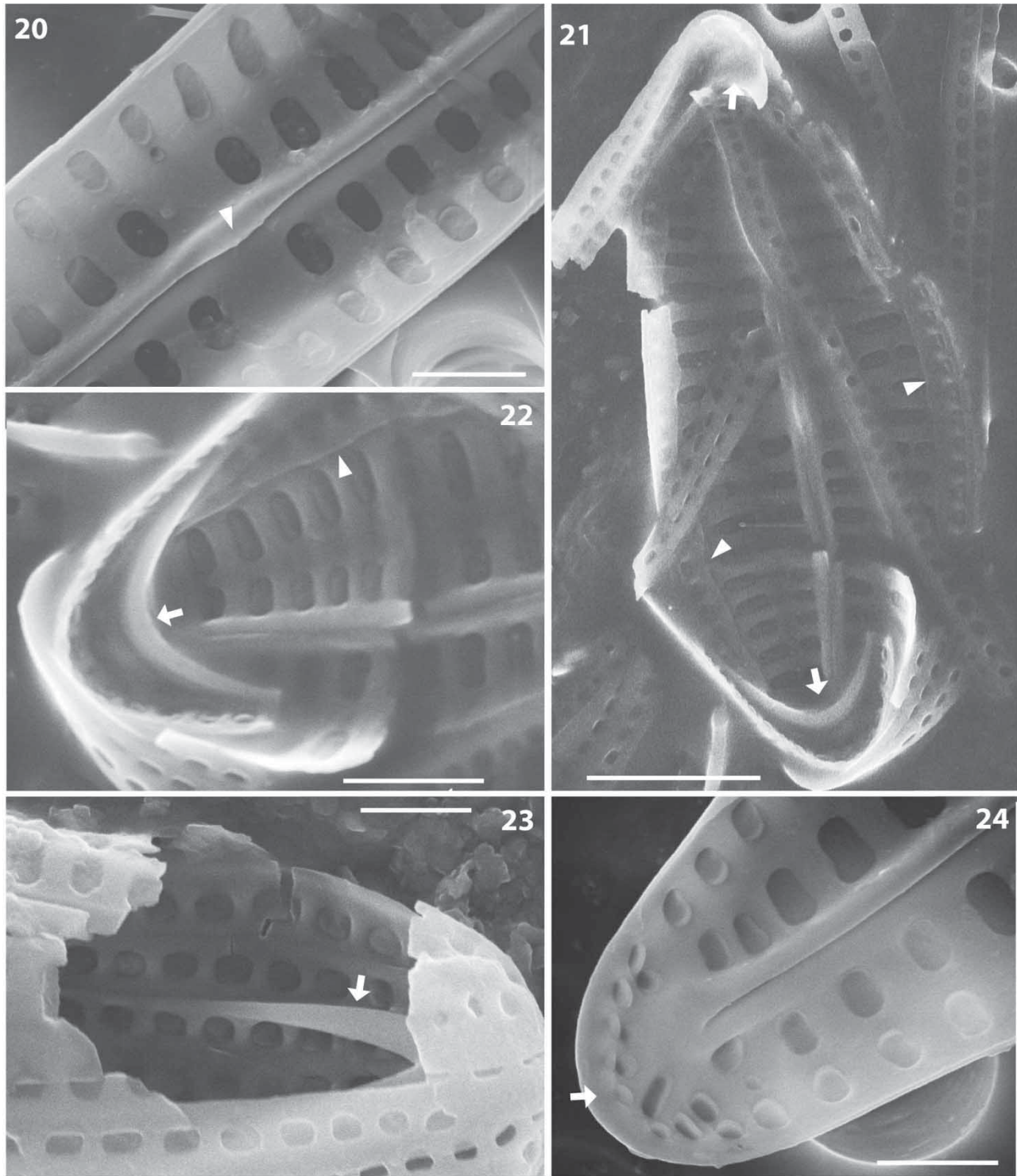
Tripterion societatis sp. nov. is present on Moorea Island (Society Archipelago) as epizoic on a juvenile *C. mydas*.



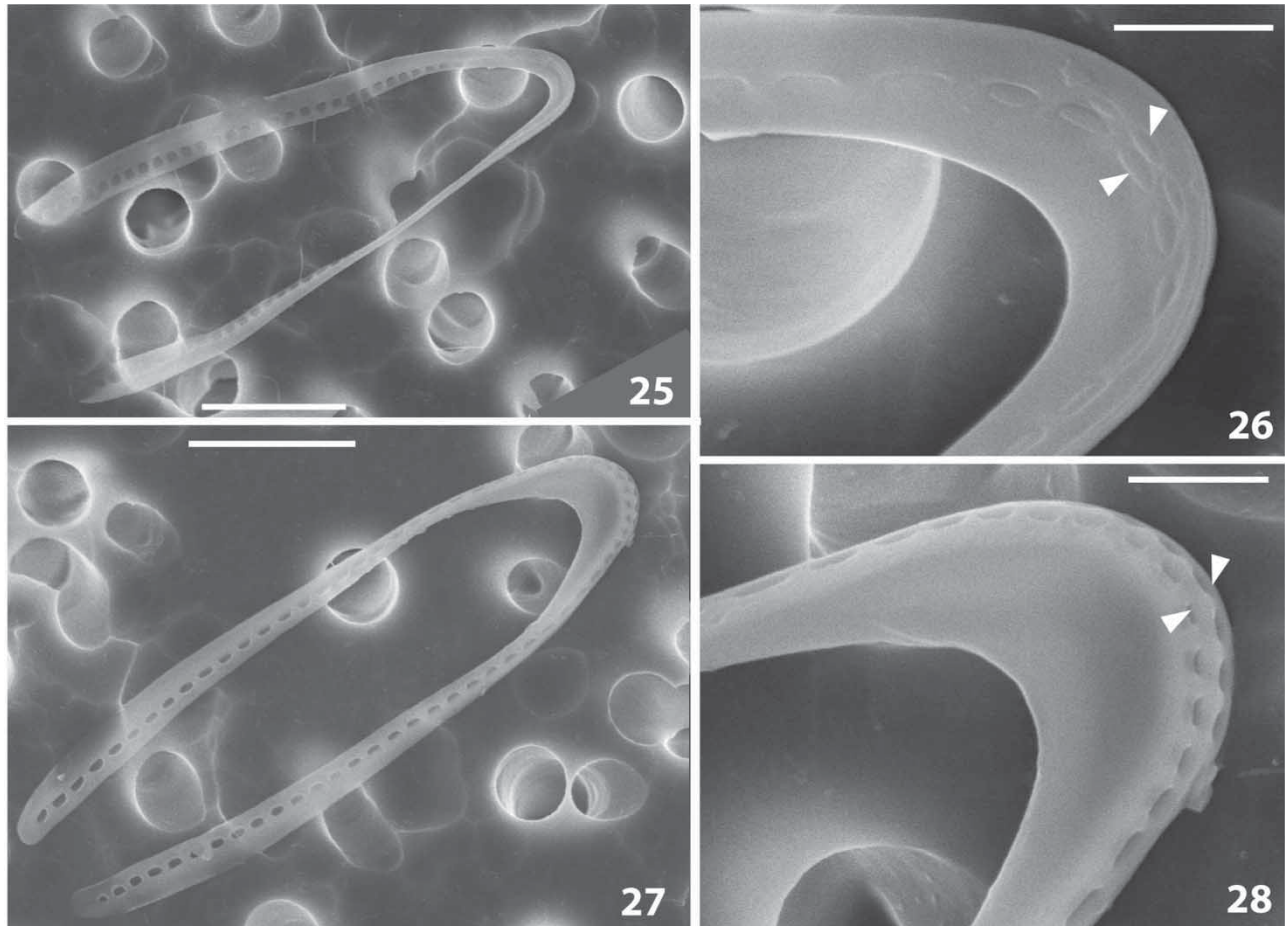
Figures 8–13. (SEM external views). *Tripterion societatis* sp. nov. The circles highlight the foot pole area with minute areolae. Striae composed of two rows of oblong areolae, presence of a fascia (Fig. 10 arrow). Striae rarely composed of three areolae (Fig. 13, arrow), often slightly denser at both poles and particularly at the foot pole (Figs 11–12 arrow). Holotype specimen illustrated in Fig. 11. Broken frustule showing the septate valvocopula (Fig. 11 arrowhead). Open copulae with one row of pores (Fig. 13), some with two rows of pores at their foot pole. Scale bars = 2 µm (Figs 8, 10–13); 500 nm (Fig. 9).



Figures 14–19. (SEM, external views). *Tripterion societatis* sp. nov. Two specimens clearly wedge-shaped in girdle view (Figs 14–15), with a foot pole (arrow) narrower than the head pole and showing small apical areolae and copulae with a supplementary row of pores (Fig. 15 twin arrowheads). Detail of the frustule foot pole (Figs 16–17) with an area with scattered pores (Fig. 16 arrowhead), 2nd and 4th copulae with two rows of pores at their closed pole (Fig. 16 arrows), and reinforced terminal raphe fissures (Fig. 17 arrowhead). Details of the frustule head pole (Figs 18–19), 3rd copula with two rows of pores at their closed pole (arrows) and 4th to 6th copulae with two rows of small and round pores near the head pole of the valve (Fig. 19 arrowheads). Scale bars = 2 μm (Figs 14–15); 1 μm (Figs 16, 18–19); 700 nm (Fig. 17).



Figures 20–24. (SEM, internal views). *Tripterion societatis* sp. nov. The areolae are internally closed by domed hymenes (Figs 20, 22, 24). Note the raphe lateral on the top of the raphe ridge and the proximal raphe endings hidden by a reinforcement of the central nodule (Fig. 20 arrowhead). Valvocopula with small thickenings between each poroid and irregular edge, but no fimbriae (Figs 21–22 arrowheads). Septate copulae (Figs 21–23 arrows). Foot pole area with scattered small areolae with domed hymenes (Fig. 24 arrow). Scale bars = 700 nm (Fig. 20); 2 μ m (Fig. 21); 1 μ m (Fig. 22); 600 nm (Fig. 23); 500 nm (Fig. 24).



Figures 25–28. (SEM). *Tripterion societatis* sp. nov. Advalvar view of the internal side of the septate 2nd copula (Figs 25–26), detail of the copula closed pole with dense pores (denser than on the rest of the copula) closed by domed hymenes (Fig. 26 twin arrowheads). Abvalvar view of the external side of the septate 2nd copula (Figs 27–28), with the double row of pores at its closed pole (Fig. 28 twin arrowheads). Scale bars = 2 μ m (Figs 25, 27); 400 nm (Fig. 26); 500 nm (Fig. 28).

Etymology

The epithet *societatis* refers to the Society Archipelago whence the species is described.

Taxonomic notes

Tripterion societatis sp. nov. has several features permitting it to be assigned to this genus, particularly the foot pole area with scattered minute areolae (that may be vestigial areolae, see pseudocellus description in Louvrou *et al.* 2012), the slightly higher stria density near the poles, particularly the foot pole, the septate valvocopulae and second copula, and the fascia often delineated by a short marginal areola.

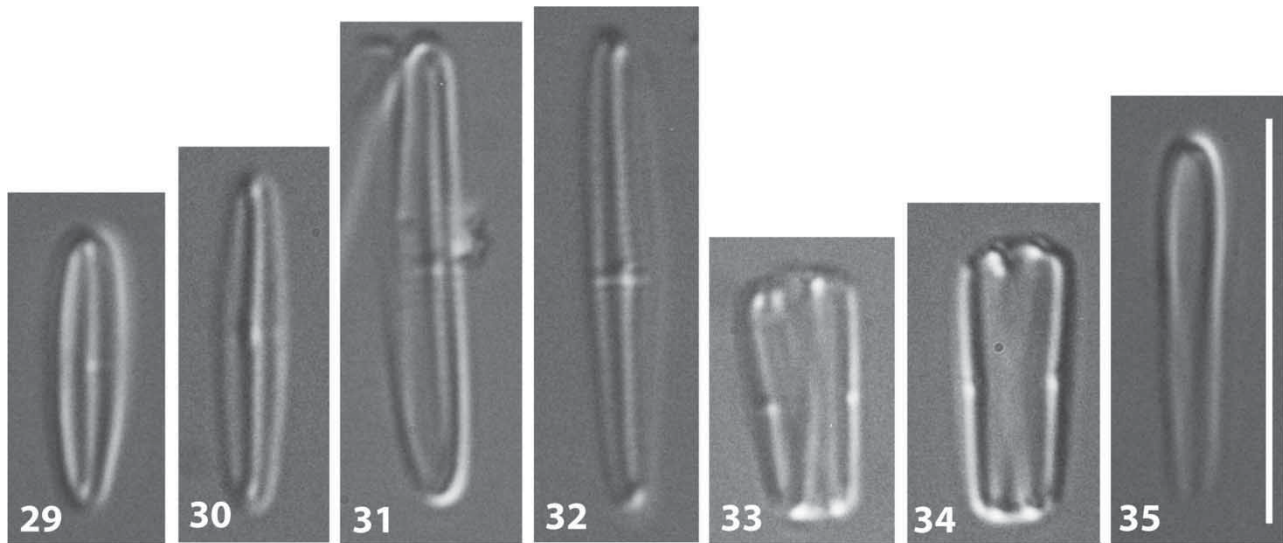
Table 2 details the morphology of the published species of *Tripterion*, *Tripterion kalamensis* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano, *Tripterion margaritae* (Frenguelli & Orlando ex Fernandes & Sar) Fernandes & Sar, *Tripterion philoderma* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano, *T. societatis* Riaux-Gobin, Witkowski & Ector and of *Poulinea*

lepidochelicola Majewska, De Stefano & Van de Vijver. Within *Tripterion*, *T. margaritae* is significantly different, with small round areolae over the whole valve, a very large fascia, and an apical foot field composed of numerous closer small areolae. *Tripterion kalamensis* and *T. philoderma* both have a less-developed fascia than *T. margaritae*, one row of elongate areolae near the raphe and a few irregularly scattered elongate areolae at the foot pole. Following Holmes *et al.* (1993b, 131), the areolae close the raphe in *T. philoderma* ‘are narrower and more elongate’ and ‘do not become as tightly packed’ near the foot pole as in *T. kalamensis*. *Tripterion societatis*, particularly its small individuals, shows some similarities with *T. philoderma*, but their striae are generally composed of only two areolae, of which the one near the raphe is never longer than that on the mantle. Furthermore, the foot pole area in *T. philoderma* is composed of closer, oblong areolae, rather than the minute, scattered round areolae in *T. societatis*. The raphe branch lengths are also dissimilar between these two taxa (Table 2).

Table 2. Structure and morphometrics of *T. margaritae* (Frenguelli & Orlando ex Fernandes & Sar) Fernandes & Sar (Fernandes & Sar 2009), *T. kalamensis* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano (Holmes et al. 1993a), *T. philoderma* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano (Holmes et al. 1993b), *T. societatis* sp. nov. (present paper) and *P. lepidochelicola* Majewska, De Stefano & Van de Vijver.

	<i>T. margaritae</i> (Frenguelli & Orlando ex Fernandes & Sar) Fernandes & Sar	<i>T. kalamensis</i> R.W. Holmes, Nagasawa & Takano	<i>T. philoderma</i> R.W. Holmes, Nagasawa & Takano	<i>T. societatis</i> sp. nov.	<i>P. lepidochelicola</i> Majewska, De Stefano & Van de Vijver
Areola occlusion	Hymenes	Hymenes	Hymenes	Hymenes, internally domed	Hymenes
Valve face	(foot pole narrower than head pole), transapically heteropolar, raphe branches mostly equal in size	Cuneate, heteropolar, head pole raphe branch longer than foot pole branch	(foot pole narrower than head pole), gomphonemoid, valve face flat, curving sharply downward near the second puncta, head pole raphe branch 4–15% longer than foot pole branch	Head pole raphe branch slightly shorter than foot pole branch	Clavate, more acutely rounded foot pole, head pole raphe branch shorter than foot pole branch
Frustule in girdle view	Cuneate	Wedge-shaped	Wedge-shaped	Wedge-shaped	Wedge-shaped
Areola shape	Circular in external view, transapically elongate in internal view	Striae punctate, a single row of large puncta on either side of the raphe, oval on foot pole, circular on head pole, mantle areolae smaller	Puncta adjacent to the raphe narrow and elongate	Stria composed of two (up to 3) oblong to subquadrangular areolae, the one on the mantle being often longer	Stria composed of two transapically elongate areolae
Central area	Wide transverse fascia	With 1–2 isolated puncta, otherwise apunctate	(Fascia with 1–2 isolated puncta, otherwise apunctate)	Fascia with occasionally a marginal areola	Rectangular fascia, widening towards the margins, with occasionally a short stria
Girdle bands	Four open bands, with a single row of poroids	One robust closed band, sometimes two, with short septa at each pole, with a single row of puncta	Four bands, valvocopulae open at one end, with a single row of elongate puncta	< 10 narrow open copulae with round to quadrangular poroids denser than the valve striae, several copulae in part with two row of puncta within a specific scheme	Up to 12 open copulae, with one row of slit-like poroids, near the foot pole a double row of poroids
Septa	Valvocopula with septum at head pole, second band with a septum at the valve foot pole	See above	nd	Valvocopula with septum at head pole, second band with a septum at the valve foot pole	Valvocopula with septum at head pole, second band with a septum at the valve foot pole
Internal raphe fissure	Opens slightly laterally	Lateral	nd	Slightly lateral	(Slightly lateral)
Striae towards the foot pole	Closer than elsewhere, convergent	Closely spaced	(Closely spaced)	Closely spaced on both poles, particularly on foot pole	Closely spaced on both poles
Stria number in 10 µm	24–28 at centre, 32–34 near foot pole	16–24 puncta near central area and on longer half-valve, 25–38 near the foot pole	21–30 at centre, 26–36 near foot pole (not as tightly packed as in <i>T. kalamensis</i>)	24–39, slightly denser on apices	25–36, slightly denser on apices
Terminal raphe endings	Abruptly bent to same side, not reaching the mantle, sometimes T-shaped	Terminating before reaching the apices, strongly hooked, deflected to same side	Elongate slit frequently observed	Strongly hooked towards the same side, oblique reinforcement on both poles	Unilaterally bent, terminating near the pole, presence of a silica flap
Proximal raphe endings	Pore-like or opening into spathulate groove	Expanded, depressed and pore-like	nd	Spathulate, unilaterally weakly deflected	Spathulate, unilaterally weakly deflected
Pore field	Foot pole apical discrete field composed of closer small areolae, the foot pole bears striae extending to the mantle	A few elongate puncta at foot pole, more abundant circular pores at the head pole	One (or 2) sets of elongate puncta at foot pole, sometimes also present at head pole	Foot pole area with up to 15–17 minute areolae along 1–3 rows	One (to 2) row of small areolae surrounding the foot pole
Reference	Fernandes & Sar (2009)	Holmes et al. (1993a)	Holmes et al. (1993b)	Present study	Majewska et al. (2015)

Note: nd = no data. () = as observed from the original illustration.



Figures 29–35. (LM). *Chelonicola caribeana* sp. nov. Note the barely visible valve striation (Fig. 32), wedge-shape in cingular view (Figs 33–34) and a detached open copula (Fig. 35). Scale bars = 10 µm.

***Chelonicola caribeana* Riaux-Gobin, Witkowski, Ector & D.Chevallier sp. nov.** (Figs 29–35 LM, Figs 36–53 SEM).

Description

Valves small, narrow-elliptical, with round apices (Figs 36–37, 39–40). Frustule biraphid, isovalvar, very slightly wedge-shaped in girdle view (Figs 42–43). Valve length 4.5–13.1 µm, 7.6 µm ± 1.8; valve width 0.7–1.8 µm, 1.3 µm ± 0.3; L/W 6.4 ± 1.7; F/H 1.02 ± 0.05; $n = 68$ (SEM). No appreciable differentiation between foot and head pole areolation on the valve face (Fig. 36), whereas, in cingular view, the valve head pole is identifiable by the presence of the valvocopula closed pole with very large and sub-quadrangular poroids (Fig. 39 copula annotated '1', Figs 42–43 arrows, Figs 44–45 framed arrowheads). Striae dense (38–55 in 10 µm; 43.5 in 10 µm ± 3.6; $n = 68$), hardly discernible in LM (Fig. 32), uniseriate, equidistant, slightly coarser and radiate in mid-valve becoming parallel to slightly convergent at the apices (Figs 36–37, 42), composed most often of two (up to three, Fig. 38 arrowhead) oblong transapical areolae (Figs 36–38), the areolae on the mantle being longer (Figs 37–38, 41–43). The areolae have hymenate pore occlusions (Figs 41, 52). One stria shorter in mid-valve, but no real fascia. Apical pore field lacking. Raphe straight (Figs 36–38). Raphe branch very slightly shorter on the head pole [hardly appreciable, see foot/head (F/H) length and standard deviation]. In external view the proximal raphe endings are distant, dilated, round, straight or very slightly curved in opposite direction to the raphe terminal endings (Fig. 36). Terminal raphe endings doubly hooked on the same side, with a lateral reinforcement but no real flap

(Figs 36, 39 arrowhead) similar at both poles. Internally the raphe branches occur on an elevated central ridge. The branches are lateral, to one side of the ridge (Figs 37, 40–41, 53 arrowheads). Helictoglossae subtle and slightly deflected (Fig. 40). Cingulum composed of several narrow open bands (< 8). Reinforcement present at the closed pole of the valvocopula (Figs 48–49, 51 right arrowheads), and at the closed pole of the 2nd copula (Fig. 51 left arrowheads). The poroids are quadrangular and large on the valvocopula, at a slightly lower density than the striae (Figs 44–45 framed arrowheads), round and denser on the 3rd to 5th copulae. The copulae have one row of poroids, except at the closed pole of the 2nd and 3rd copulae where there are two rows (Figs 44, 46 arrowheads). Loosely arranged small poroids are present on the advalvar edge of the 5th copula (Figs 44–45 arrows).

Holotype

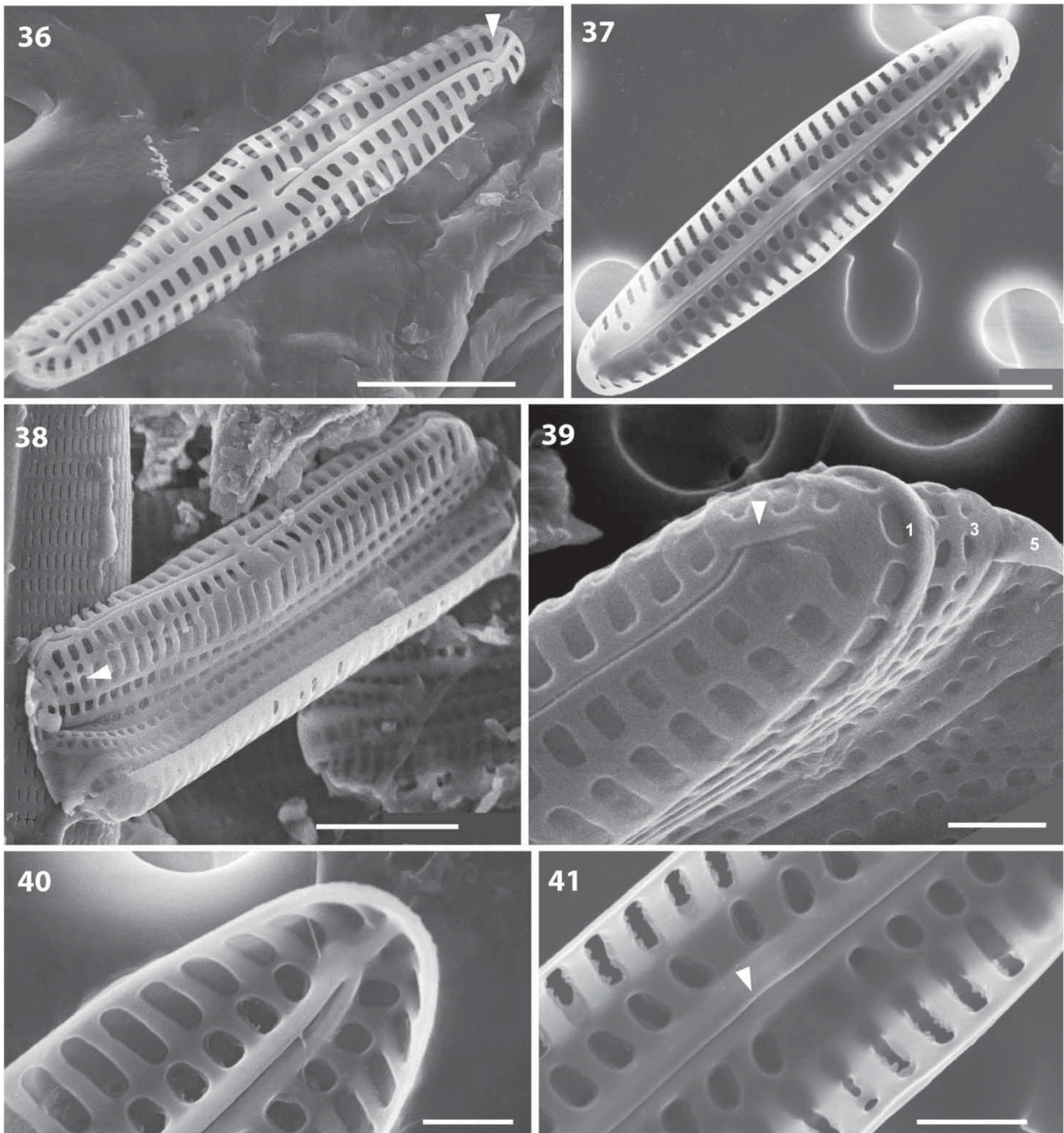
Specimen on SEM stub BM001231514 (Natural History Museum, London, UK), '2' 4 Ch 29/01/2016. Illustrated in Fig. 38.

Isotypes (here designated)

BM 101846, MART 1 in collection C. Riaux-Gobin (CRIOBE, Perpignan, France), SZCZ 23531 in collection A. Witkowski (The Faculty of Geosciences, Szczecin, Poland).

Type locality

Juvenile *C. mydas* from Martinique Island, Anse du Bourg (14 29' 13.43''N, 61 04' 58.88''E). Collector: Damien Chevallier.

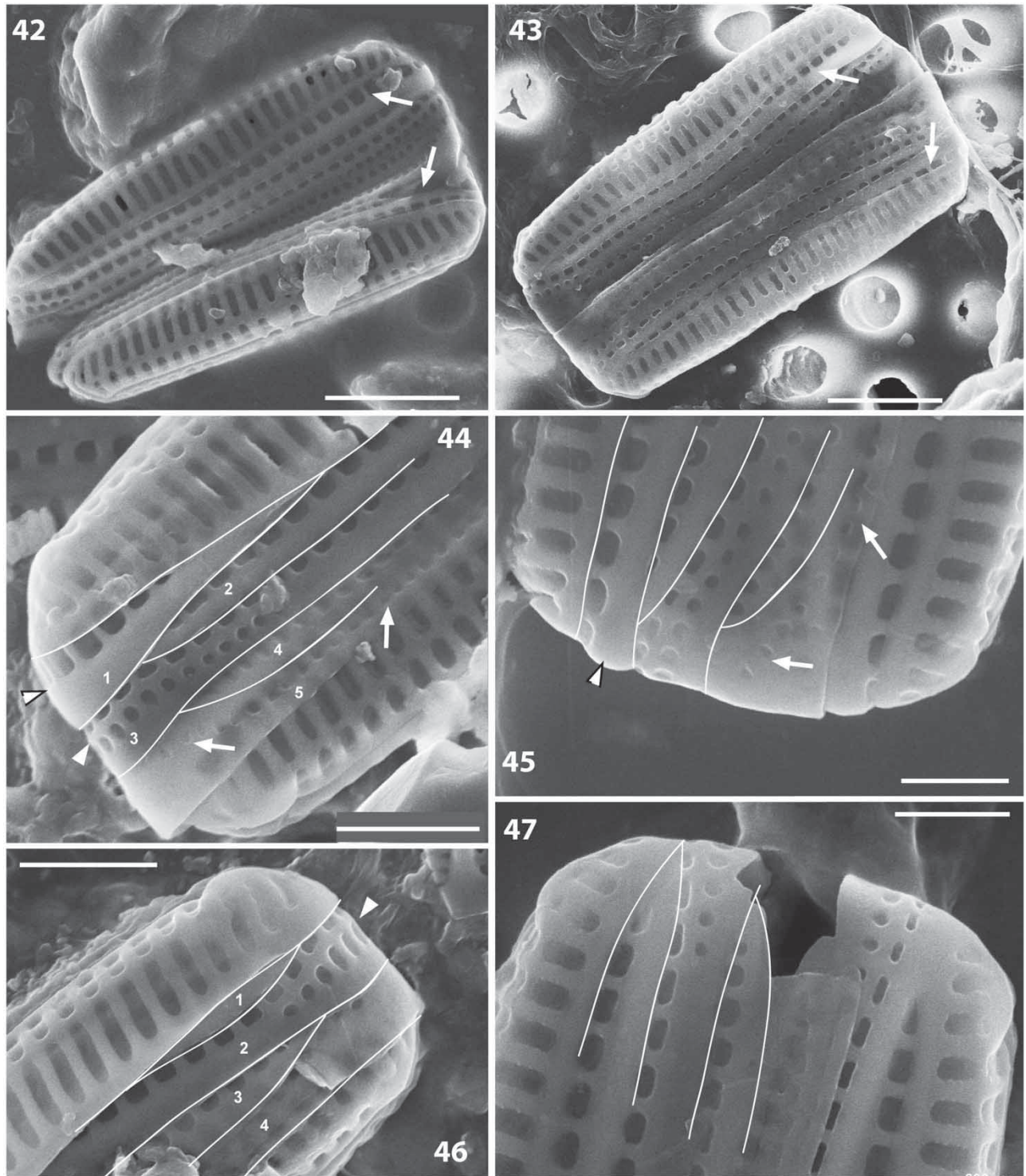


Figures 36–41. (SEM external views). *Chelonicola caribeana* sp. nov. Rod-like valve face, with equidistant striae composed of two elongate areolae (sometimes three, Fig. 38 arrowhead), distal raphe endings doubly hooked (Fig. 36 arrowhead). Holotype specimen illustrated in Fig. 38. External detail of a head pole with distal raphe ending and reinforcement (Fig. 39 arrowhead), robust valvocopula apex with large subquadrangular pores (Fig. 39 '1') and the 3rd copula with two rows of pores at its closed pole (Fig. 39 '3'). Internal views with a raphe system with lateral fissure (Fig. 37), proximal raphe endings terminating at the narrow central nodule (Fig. 41 arrowhead) and subtle helictoglossa slightly deflected towards one side (Fig. 40). Areolae on the mantle often longer than those on the valve face (Figs 38 arrowhead, 41). Scale bars = 2 μ m (Figs 36–38); 500 nm (Figs 39, 41); 1 μ m (Fig. 40).

Taxonomic notes

Chelonicola caribeana is difficult to classify since its heteropolarity is not always evident. Nevertheless the copulae are not pore free, as is usually the case in *Navicula*

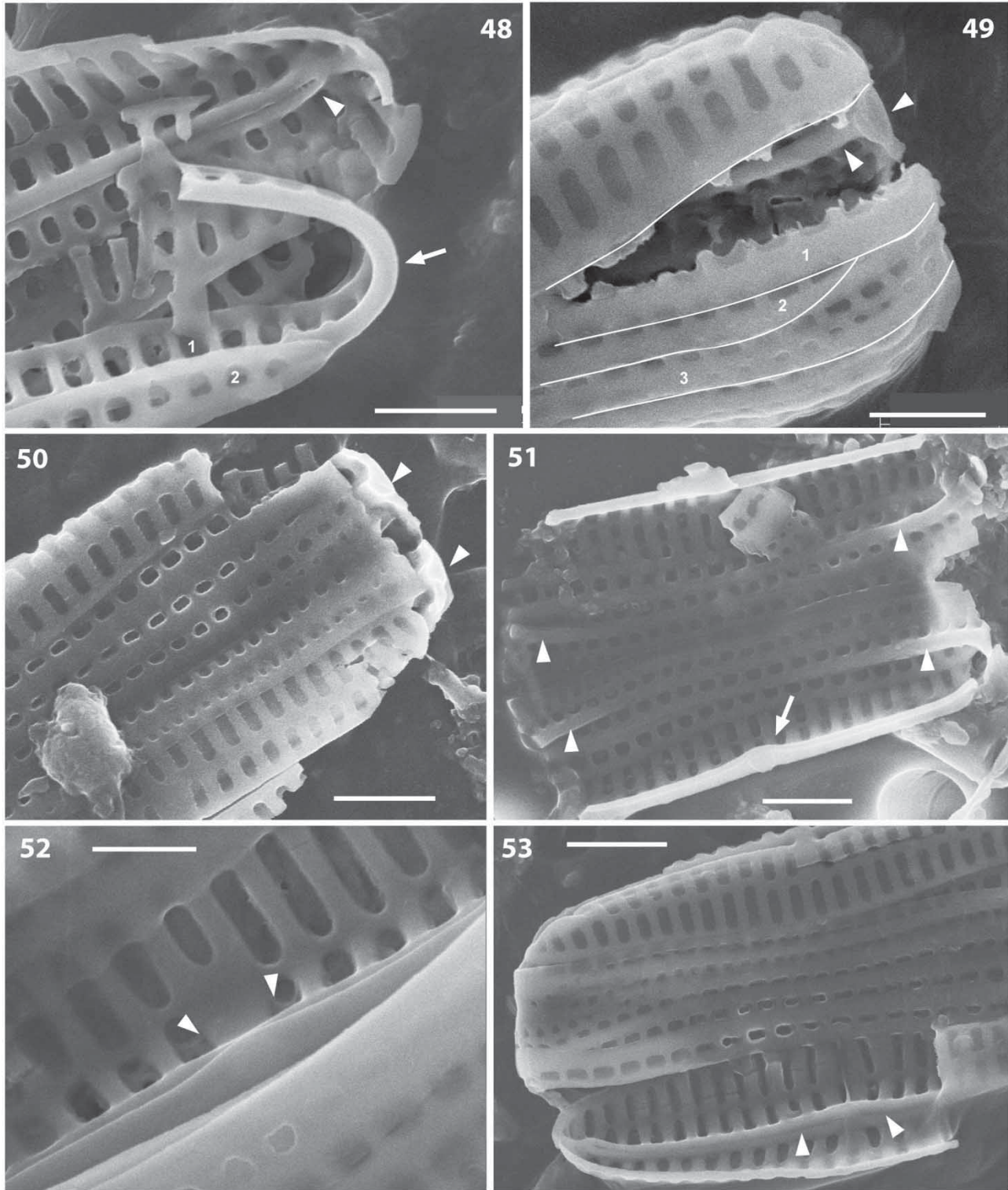
Bory (Round et al. 1990) and show characteristic reinforcements (reminiscent of pseudosepta). There is no real stauros as in *Stauroneis* or *Staurophora* Mereschkowsky. The complex cingulum of *C. caribeana* is similar to that



Figures 42–47. (SEM, external views). *Chelonicola caribeana* sp. nov. Two specimens, slightly wedge-shaped in girdle view with the valvocopula showing large pores (Figs 42–43 twin arrows). Details of the frustule head pole (Figs 44–45), valvocopula with quadrangular large pores (framed arrowheads), 3rd copula with two rows of pores at its closed pole (Fig. 44 arrowhead) and 5th copula with marginal small pores (arrows). Detail of the frustule foot pole (Figs 46–47), 2nd copula with two rows of pores at its closed pole (Fig. 46 arrowhead). Scale bars = 2 μm (Figs 42–43); 1 μm (Figs 44, 46); 600 nm (Figs 45, 47).

of *Gomphonemopsis* but differs by the presence of septa, while *Gomphoseptatum* has a more complex structure, with the presence of a well-developed pseudoseptum at the foot

pole, a valvocopula with a prominent septum at the head pole and ‘a cluster of densely packed round unoccluded (?) pores’ at the foot pole (Round *et al.* 1990). *Tripterion*



Figures 48–53. (SEM, internal views). *Chelonicola caribeana* sp. nov. Frustule head pole with the valvocopula with a reinforcement (short septa) on abvalvar side (Fig. 48 arrow). Slightly raised and deflected helictoglossa (Fig. 48 arrowhead). Septum section (Figs 49–50 arrowheads). Position of the septa at the head and foot pole of the frustule (Fig. 51 arrowheads) and domed central area (Fig. 51 arrow). Detail of the central area with proximal raphe endings (Fig. 52 arrowheads). Raphe branches laterally positioned on the raphe ridge (Fig. 53, arrowheads). Scale bars = 700 nm (Figs 48–49); 1 μ m (Figs 50–51, 53); 400 nm (Fig. 52).

is more clearly heteropolar with a rudimentary pore field. There are similarities with *Epiphallina* and *Tursiocola* in the absence of a pore field and slight heteropolarity, but these have well-developed pseudosepta (Holmes *et al.* 1993a, Denys 1997). Our new taxon is most similar to *Chelonicola* although the type of this genus, *C. costariensis* Majewska, De Stefano & Van de Vijver (Majewska *et al.* 2015), is described as having ‘wedge-shaped’ frustules in girdle view (versus very slightly wedge-shaped in *C. caribea* sp. nov.), striae ‘almost parallel throughout the entire valve’ (versus parallel becoming convergent at apices), proximal raphe endings internally ‘covered by a silica flap’, distal raphe endings ‘elongated’ (versus doubly hooked), ‘striae composed of several small round areolae’ (versus generally composed of only two oblong areolae, the one on the mantle being longer) and ‘up to 12 copulae’ (versus < 8 in *C. caribea*). Given these discrepancies, we propose an emended diagnosis for *Chelonicola* (see below).

Distribution

Chelonicola caribea sp. nov. is dominant and relatively abundant on all scrapings from Martinique turtles (14 juveniles of *C. mydas*) but at different concentrations (< 100 cells per mL, up to 400–600 cells per mL). It should be noted that a rare, rod-like, densely striated taxon, without a foot pole area with small areolae, and not distinctly wedge-shaped in girdle view, was also found (ca. 10.9 µm in length, 1.7 µm in width, ca. 42.6 ± 3.3 striae in 10 µm; *n* = 7, SEM) in the scrapings from the turtle ‘Moon’ (Moorea Island, Society Archipelago). This rare taxon is morphologically very similar to *C. caribea* sp. nov.

Etymology

The epithet *caribea* was given in reference to the Eastern Caribbean where the species was found.

Chelonicola Majewska, De Stefano & Van de Vijver emend. Riaux-Gobin *et al.*

Frustules isovalvar, wedge-shaped to rectangular in girdle view. Cingulum composed of multiple open narrow copulae (from 8 to > 10), mostly uniseriate, with the 2nd and 3rd copulae biseriate at their closed pole (Majewska *et al.* 2015, fig. 7). Valvocopula with a short septum at the head pole and the 2nd copula with a short septum at the foot pole. Valves heteropolar with a broadly rounded head pole and an acutely rounded foot pole, or without appreciable difference in shape between both poles. Central area more or less discrete, not expanded to a fascia or stauros. Pseudosepta and apical pore field absent. Raphe straight to very weakly curving. Proximal raphe endings unilaterally weakly deflected towards the primary side. Distal raphe

fissures elongated to strongly hooked, deflected to the secondary side, continuing a short distance onto the mantle at both poles. Internal proximal raphe endings covered by a silica flap or with slight reinforcement, and distal raphe endings straight, terminating on weakly developed helictoglossae. Striae uniseriate, composed of a reduced number of small, round to elongate areolae. Areolae internally occluded by hymenes.

Discussion

The description of *T. societatis* sp. nov. and *C. caribea* sp. nov. adds to our knowledge of epizoic taxa found on sea turtles. As in other surveys (Wetzel *et al.* 2012; Frankovich *et al.* 2015b, 2016; Majewska *et al.* 2015), epizoic taxa are very small, often < 10 µm in length, requiring EM examination for a full description. In describing *T. societatis* sp. nov. it was clear that there were some similarities with the newly established genus *Poulinea*. The relationship between these genera was explored in Majewska *et al.*’s (2015) cladistic analysis. The affiliation of *Tripterion* with other gomphonemoid genera also needs evaluating.

Tripterion versus *Poulinea*

In order to differentiate their new genera, *Poulinea* and *Chelonicola*, from *Tripterion*, Majewska *et al.* (2015) used a cladistic analysis based on morphological characters (Majewska *et al.* 2015, tables 1 and 2). However, there are problems with this analysis due to some incorrect character coding by Majewska *et al.* (2015).

According to Holmes *et al.* (1993a: 8) *Tripterion* possesses hymenate pore occlusions, not pores ‘without hymenes’ (Majewska *et al.* 2015, table 2), areola openings that are parallel to the stria direction versus ‘0’, which is not defined by Majewska *et al.* (2015, table 1), internal raphe system with lateral fissure versus ‘central’ (Majewska *et al.* 2015, table 2), spatulate external proximal raphe endings almost straight (in opposite position), not deflected to the primary side (Majewska *et al.* 2015, table 2), and neither *Poulinea* nor *Chelonicola* have pseudosepta, contrary to Majewska *et al.*’s (2015, table 2) character coding. There are also other differences between Majewska *et al.* (2015) and Holmes *et al.* (1993a) in the interpretation of morphological characters. Majewska *et al.*’s (2015, table 2) coding of external areola openings in *Tripterion* as ‘0’ equates to ‘more or less circular’, whereas Holmes *et al.* (1993a: 8, figs 4, 6–7) show the areolae adjacent to the raphe to be typically ‘narrowly elliptical’. The description ‘more or less circular’ is also open to interpretation and may lead to confusion. Similarly, Majewska *et al.* (2015, table 2) code apical pore fields in *Tripterion* as ‘2’ (‘at one pole’), but *Tripterion* lacks a true apical pore field, having only ‘a few irregularly scattered elongate puncta at foot pole’ (Holmes *et al.* 1993a), later described as an ‘indistinct

or discrete pore field' by Fernandes & Sar (2009). Furthermore, Majewska et al. (2015) code this character as '0' ('absent') for *Poulinea*, although this genus has 1–2 rows of small areolae at its foot pole. There is a gradient of complexity in foot pole structure from *Tripterion* to *Poulinea* without any obvious discontinuities between the taxa. Morphological characters are being interpreted differently, with the coding used by Majewska et al. (2015) maximizing the perceived differences. If all these points were considered, the morphological proximity of *Poulinea* and *Tripterion* would probably be closer than suggested by the cladogram of Majewska et al. (2015). Because of this close similarity we prefer to describe the taxon from Moorea Island as a *Tripterion*.

Concerning the morphological variability observed within *Tripterion* (Fernandes & Sar 2009) it should be noted that small specimens of *T. philoderma* R.W. Holmes, Nagasawa & Takano (Holmes et al. 1993b, pl. 2, figs 2, 3, 7) have a similarly developed raphe system on both halves of the valve. Furthermore, the 'sets of elongate puncta at the foot pole' are discrete and only arranged in one row on the smaller specimens (Holmes et al. 1993b, pl. 2, figs 2, 3, 7), very similar to the structure observed in *T. societatis*.

Affiliation to other gomphonemoid genera

When describing *Tripterion*, *Epiphalaina* and *Tursiocola*, Holmes et al. (1993a) produced a table, modified from Medlin & Round (1986), comparing eight morphological characters among *Gomphonema* Ehrenberg, *Gomphoseptatum*, *Gomphonemopsis*, *Cuneolus*, *Pseudogomphonema* and *Tripterion*, and concluded that the erection of *Tripterion* was justified. Unfortunately, Holmes et al. (1993a, table 1) did not include *Epiphalaina* and *Tursiocola* in their comparative table. When Fernandes & Sar (2009) established the new combination, *T. margaritae*, they presented a comparative table and clarified several structural features of *Tripterion*, concluding that 'this genus is easily distinguished from the heterovalvar member of the Family, *Rhoicosphenia* and *Campylopyxis*, and less readily distinguished from the isovalvar, heteropolar members of the Family, *Gomphonemopsis*, *Gomphoseptatum* and *Cuneolus*'.

Tripterion, *Epiphalaina*, *Tursiocola*, *Chelonicola* and *Poulinea* all lack a stigma and most have no pore field (Table 2). *Tripterion* has a 'discrete or indistinct pore field' (Fernandes & Sar 2009), *T. societatis* sp. nov. has a foot pole area with scattered minute areolae and *Poulinea* has a few small, isolated areolae at the pole (Majewska et al. 2015). Thus their affiliation to other gomphonemoid genera is low. Grouping these genera as 'gomphonemoid taxa' reflects only their asymmetry about the transapical axis and the presence, in some, of a specific foot pole area. It is therefore an artificial grouping.

There is great variability in several morphological characters among *Epiphalaina*, *Tursiocola*, *Chelonicola*, *Poulinea* and *Tripterion* (Table 1): more or less dissimilar raphe branch length, valve heteropolarity, cingulum complexity (open or closed copulae, with one, or partially two, rows of poroids for each band), position of the raphe on a ridge, and density of the striae near the valve poles. *Tripterion* seems to possess particularly marked heteropolarity, with a well-developed apical pole field at the foot pole with small areolae. It remains to be determined if *Poulinea* represents *Tripterion* taxa that have lost some characteristics, since it seems to fall within a gradient of complexity among *Tripterion* species, from the most complex (*T. margaritae*) to the simplest (*T. philoderma*, *T. societatis*). *Poulinea* may be the simplest link in the chain.

The epizoic diatoms described here are small, not always notably heteropolar, and have a complex cingulum. SEM is therefore required for detailed morphological examination and their identification. It should be noted that a second, rare taxon, close to *Epiphalaina*, was also found in the epizoic assemblage observed on the Martinique *C. mydas* juveniles. It was not observed in LM but only in SEM and no internal view was obtained. The presence of pseudosepta, as well as other characteristics, needs to be confirmed before this taxon can be classified as either *Epiphalaina* or *Tursiocola*.

The present study, with samples from two different oceans (South Pacific Ocean and Caribbean Sea), seems to show differences in turtle colonization. Future investigations will focus on nesting adults of different species from French Guiana to establish whether diatom colonization is linked to the breeding area or to the turtle species themselves.

Acknowledgements

We warmly acknowledge Magali Soria for providing Moon's scraping (Moorea, French Polynesia, 'Te mana o te moana'), Saúl Blanco Lanza (Universidad de León, León, Spain) for his help with Latin and Genowefa Daniszewska-Kowalczyk (Palaeoceanology Unit, University of Szczecin, Poland) for material preparation. Many thanks are due to Yonko Gorand for SEM assistance (C2M, Perpignan University, France) and to two anonymous reviewers for their constructive remarks. Eileen Cox and Marina Potapova (Respectively Editor in Chief and Associate Editor, Diatom Research) are also acknowledged for their help. Participation of AW was financed by a Topical subsidy of the Polish Ministry of Science and Education and DC appreciated the financial support of the ANTIDOT project (Pépinière Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l'Interdisciplinarité, CNRS), the French Guiana Regional Council, the EDF Foundation and Fondation de France, DEAL Martinique, Office de l'Eau Martinique, FEDER Martinique. Funding for this research was partly provided by the DIATOMS project (LIST – Luxembourg Institute of Science and Technology). We also acknowledge the Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien UMR 7178-CNRS/Unistra and the CNRS-USR 3278-Labex CORAIL for supporting this research.

References

- ANONYMOUS. 1975. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 53: 323–354.
- DENYS L. 1997. Morphology and taxonomy of epizoic diatoms (*Epiphallina* and *Tursiocola*) on a sperm whale (*Physeter macrocephalus*) stranded on the coast of Belgium. *Diatom Research* 12: 1–18. doi:10.1080/0269249X.1997.9705398
- DENYS L. & DE SMET W.H. 2010. *Epipellis oiketis* (Bacillariophyta) on harbour porpoises from the North Sea channel (Belgium). *Polish Botanical Journal* 55: 175–182.
- DENYS L. & VAN BONN W. 2001. A second species in the epizoic diatom *Epipellis*: *E. heptunei* sp. nov. In: *Lange-Bertalot-festschrift. Studies on diatoms. Dedicated to Prof. Dr. Dr. H.C. Horst Lange-Bertalot on the occasion of his 65th birthday* (Ed. by R. JAHN, J.P. KOCIOLEK, A. WITKOWSKI & P. COMPÈRE), pp. 167–176. A.R.G. Gantner Verlag K.G, Ruggel.
- FERNANDES M.F. & CALIXTO-FERES L. 2012. Morphology and distribution of two epizoic diatoms (Bacillariophyta) in Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 26: 836–841. doi:10.1590/S0102-33062012000400012
- FERNANDES L.F. & SAR E.A. 2009. Fine morphology of *Gomphonema margaritae* Frenguelli & Orlando and its validation and transfer to *Tripterion* Holmes, Nagasawa & Takano. *Diatom Research* 24: 63–78. doi:10.1080/0269249X.2009.9705783
- FRANKOVICH T.A., SULLIVAN M.J. & STACY N.I. 2015a. Three new species of *Tursiocola* (Bacillariophyta) from the skin of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *Phytotaxa* 204: 33–48. doi:10.11646/phytotaxa.204.1.3
- FRANKOVICH T.A., SULLIVAN M.J. & STACY N.I. 2015b. *Tursiocola denysii* sp. nov. (Bacillariophyta) from the neck skin of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Phytotaxa* 234: 227–236. doi:10.11646/phytotaxa.234.3.3
- FRANKOVICH T.A., ASHWORTH M.P., SULLIVAN M.J., VESELÁ J. & STACY N.I. 2016. *Medlinella amphoroidea* gen. et sp. nov. (Bacillariophyta) from the neck skin of Loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Phytotaxa* 272: 101–114. doi:10.11646/phytotaxa.272.2.1
- GAISER E.E. & BACHMANN R.W. 1993. The ecology and taxonomy of epizoic diatoms on *Cladocera*. *Limnology and Oceanography* 38: 628–637. doi:10.4319/lo.1993.38.3.0628
- GAO Y.-H., LI X.-S., WU W.-Z., CHEN C.-P., LIANG J.-R. & ZHAO D.-H. 2012. Morphology and occurrence of a marine epizoic diatom *Falcula hyalina* from waters of Fujian and Guangdong, China. In: *Twenty-second international diatom symposium, aula academica, Ghent, 26-31 August 2012. Abstracts* (Ed. by K. SABBE ET AL.), p. 163. VLIZ Special Publication, 58.
- GIBSON R.A. 1979. *Protoraphis atlantica* sp. nov., a new marine epizoic diatom. *Bacillaria* 2: 109–126.
- HOLMES R.W. 1985. The morphology of diatoms epizoic on cetaceans and their transfer from *Cocconeis* to two new genera, *Bennettella* and *Epipellis*. *British Phycological Journal* 20: 43–57. doi:10.1080/00071618500650061
- HOLMES R.W. & NAGASAWA S. 1995. *Bennettella constricta* (Nemoto) Holmes and *Bennettella berardii* sp. nov. (Bacillariophyceae: Chrysophyta) as observed on the skin of several cetacean species. *Bulletin of the National Science Museum, Series B (Botany), Tokyo* 21: 29–43.
- HOLMES R.W., NAGASAWA S. & TAKANO H. 1993a. The morphology and geographic distribution of epidermal diatoms of the Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli* True) in the Northern Pacific Ocean. *Bulletin of the National Science Museum, Series B (Botany), Tokyo* 19: 1–18.
- HOLMES R.W., NAGASAWA S. & TAKANO H. 1993b. A re-examination of diatom samples obtained from cetaceans collected off South Africa. *Bulletin of the National Science Museum, Series B (Botany), Tokyo* 19: 127–135.
- HUSTEDT F. 1952. Diatomeen aus der Lebensgemeinschaft der Buckelwals (*Megaptera nodosa* Bonn.). *Archiv für Hydrobiologie* 46: 286–298.
- LOUVROU I., DANIELIDIS D.B. & ECONOMOU-AMILLI A. 2012. *Meloneis* gen. nov., a new epipsammic genus of Rhabdioneidaceae (Bacillariophyceae). *PlosOne* 7: e32198. doi:10.1371/journal.pone.0032198
- MAJEWSKA R., KOCIOLEK J.P., THOMAS E.W., DE STEFANO M., SANTORO M., BOLAÑOS F. & VAN DE VIJVER B. 2015. *Chelonicola* and *Poulinea*, two new gomphonemoid diatom genera (Bacillariophyta) living on marine turtles from Costa Rica. *Phytotaxa* 233: 236–250. doi:10.11646/phytotaxa.233.3.2
- MEDLIN L.K. & ROUND F.E. 1986. Taxonomic studies of marine gomphonemoid diatoms. *Diatom Research* 1: 205–225. doi:10.1080/0269249X.1986.9704970
- NAGASAWA S. 1993. Cetacean diatoms from sediments at Otsuchi, Iwate-ken, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C* 19: 91–97.
- NAGASAWA S., HOLMES R.W. & NEMOTO T. 1989. Occurrence of cetacean diatoms in the sediments of Otsuchi Bay, Iwate, Japan. *Proceedings of the Japan Academy, Series B* 65: 80–83.
- NEMOTO T. 1956. On the diatoms of the skin film of whales in the northern Pacific. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo* 11: 97–132.
- PAVLOV A., JOVANOSKA E., WETZEL C.E., ECTOR L. & LEVKOV Z. 2016. Freshwater *Mastogloia* (Bacillariophyceae) taxa from Macedonia, with a description of the epizoic *M. sterijovskii* sp. nov. *Diatom Research* 31: 85–112. doi:10.1080/0269249X.2016.1157376
- PRASAD A.K.S.K., LIVINGSTON R.J. & RAY G.L. 1989. The marine epizoic diatom *Falcula hyalina* from Choctawhatchee Bay, the northeastern Gulf of Mexico: frustule morphology and ecology. *Diatom Research* 4: 119–129. doi:10.1080/0269249X.1989.9705057
- RIAUX-GOBIN C. & WITKOWSKI A. 2012. Small-sized and discoid species of the genus *Cocconeopsis* (Bacillariophyta) on *Holothuria atra* (Juan de Nova, Mozambique Channel). *Phytotaxa* 54: 43–58. doi:10.11646/phytotaxa.54.1.5
- RIAUX-GOBIN C., WITKOWSKI A. & ROMERO O.E. 2013. An account of *Astartiella* species from tropical areas with a description of *A. societatis* sp. nov. and nomenclatural notes. *Diatom Research* 28: 419–430. doi:10.1080/0269249X.2013.827590
- ROBINSON N.J., MAJEWSKA R., LAZO-WASEM E.A., NEL R., PALADINO F.V., ROJAS L., ZARDUS J.D. & PINOU T. 2016. Epibiotic diatoms are universally present on all sea turtle species. *PlosOne* 11: e0157011. doi:10.1371/journal.pone.0157011
- ROMAGNOLI T., TOTTI C., ACCORONI S., DE STEFANO M. & PENNESI C. 2014. SEM analysis of the epibenthic

- diatoms on *Eudendrium racemosum* (Hydrozoa) from the Mediterranean Sea. *Turkish Journal of Botany* 38: 566–594. doi:10.3906/bot-1305-52
- ROSS R., COX E.J., KARAYEVA N.I., MANN D.G., PADDOCK T.B.B., SIMONSEN R. & SIMS P.A. 1979. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia, Beihefte* 64: 513–533.
- ROUND F.E., SLOANE J.F., EBLING F.J. & KITCHING J.A. 1961. The ecology of Lough Ine. X. The hydroid *Sertularia operculata* (L.) and its associated flora and fauna: the effects of transference to sheltered water. *Journal of Ecology* 49: 617–629.
- ROUND F.E., CRAWFORD R.M. & MANN D.G. 1990. *The diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge, 747 pp.
- SAR E.A. & SUNESEN I. 2014. The epizoic marine diatom *Sceptronema orientale* (Licmophoraceae, Licmophorales): epitypification and emendation of specific and generic descriptions. *Phytotaxa* 177: 269–279. doi:10.11646/phytotaxa.177.5.3
- TOTTI C., ROMAGNOLI T., DE STEFANO M., DI CAMILLO C.G. & BAVESTRELLO G. 2011. The diversity of epizoic diatoms: relationships between diatoms and marine invertebrates. In: *All flesh is grass* (Ed. by Z. DUBINSKY & J. SECKBACH), pp. 323–343. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology 16. Springer, Berlin. doi:10.1007/978-90-481-9316-5_15.
- WETZEL C.E., VAN DE VIJVER B. & ECTOR L. 2010. *Luticola deniseae* sp. nov. A new epizoic diatom from the Rio Negro (Amazon hydrographic basin). *Vie et Milieu Life and Environment* 60: 177–184.
- WETZEL C.E., VAN DE VIJVER B., COX E.J., BICUDO D.C. & ECTOR L. 2012. *Tursiocola podocnemicola* sp. nov., a new epizoic freshwater diatom species from the Rio Negro in the Brazilian Amazon Basin. *Diatom Research* 27: 1–8. doi:10.1080/0269249X.2011.642498
- WUCHTER C., MARQUARDT J. & KRUMBEIN W.E. 2003. The epizoic diatom community on four bryozoan species from Helgoland (German bight, North Sea). *Helgoland Marine Research* 57: 13–19. doi:10.1007/s10152-002-0117-z

Two new *Tursiocola* species (Bacillariophyta) epizoic on green turtles (*Chelonia mydas*) in French Guiana and Eastern Caribbean

Catherine Riaux-Gobin, Andrzej Witkowski, Damien Chevallier & Genowefa Daniszewska-Kowalczyk

150

Fottea, Olomouc, 17(2): 150–165, 2017
DOI: 10.5507/fo.2017.007

Two new *Tursiocola* species (Bacillariophyta) epizoic on green turtles (*Chelonia mydas*) in French Guiana and Eastern Caribbean

Catherine RIAUX-GOBIN^{1,2*}, Andrzej WITKOWSKI³, Damien CHEVALLIER⁴ & Genowefa DANISZEWSKA-KOWALCZYK³

¹PSL Research University: CNRS-UPVD-EPHE, USR3278 CRIOBE, ²Laboratoire d'Excellence 'CORAIL', University of Perpignan, F-66360 Perpignan, France; *Corresponding author e-mail: catherine.gobin@univ-perp.fr

³University of Szczecin, The Faculty of Geosciences, Palaeoceanology Unit, PL-70-383 Szczecin, Poland, witkowski@uni.szczecin.pl

⁴UMR 7175-CNRS-Universität, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, FR-67087 Strasbourg, France, damien.chevallier@iphc.cnrs.fr

Abstract: Scrapings from several juvenile *Chelonia mydas* LINNAEUS (green turtle) from Eastern Caribbean and adults from French Guiana allowed for the description of two small and relatively rare epizoic *Tursiocola* species (Bacillariophyta). Differences with the other eight *Tursiocola* species previously described are discussed here. Particular attention is given to the cingulum of the two new species and a conceptual key is proposed for *Tursiocola* species, based on the cingulum structure.

Key words: Epizoic diatoms, sea turtles, *Tursiocola*, morphology, autecology

INTRODUCTION

Between 1920 and 1958 (BENNET 1920; HART 1935; OMURA 1950; HUSTEDT 1952; OKUNO 1954 and NEMOTO 1956,1958) and more intensively during the last three decades, increasing interest was given to epizoic diatoms (see HOLMES 1985; VAN BONN & DENYS 1997; DENYS 1997; FRANKOVICH et al. 2015a). This has led to the description of several genera exclusive to this type of habitat. The first detailed taxonomic investigations concerned diatoms known to colonize whales, with the creation of two new acanthoid genera *Bennettella* R.W.HOLMES and *Epipellis* R.W.HOLMES (e.g., HOLMES 1985; HOLMES & NAGASAWA 1995; DENYS & VAN BONN 2001; DENYS & DE SMET 2010). Until now, both genera were only known in association with cetaceans. After 1985, several new diatom genera and species were discovered and shown to colonize metazoans (e.g., molluscs, holothurians; see TOTTI et al. 2011; RIAUX-GOBIN & WITKOWSKI 2012) and vertebrates (e.g., cetaceans, turtles and manatees) from contrasting environments (HOLMES et al. 1993a,b; VAN BONN & DENYS 1997; DENYS 1997; FRANKOVICH et al. 2015a,b; PAVLOV et al. 2016; RIAUX-GOBIN et al. 2017), including the new genera *Phumosigma* T.NEMOTO (NEMOTO 1956), *Epiphallina* R.W.HOLMES, NAGASAWA & TAKANO (HOL-

MES et al. 1993a), *Tursiocola* R.W.HOLMES, NAGASAWA & TAKANO (HOLMES et al. 1993a), *Tripterion* R.W.HOLMES, NAGASAWA & TAKANO (HOLMES et al. 1993a), *Chelonicola* MAJEWSKA, DE STEFANO & VAN DE VIVER (MAJEWSKA et al. 2015), *Poulinea* MAJEWSKA, DE STEFANO & VAN DE VIVER (MAJEWSKA et al. 2015) and *Medlinella* FRANKOVICH, ASHWORTH & M.J.SULLIVAN (FRANKOVICH et al. 2016).

The species within the genera *Epiphallina* and *Tursiocola* show very similar morphologies and are characterized by their small size, an acicular shape and the presence of pseudosepta. They mainly differ through an internal butterfly-shaped structure in *Tursiocola* (HOLMES et al. 1993a: p. 7). Eight *Tursiocola* species are currently reported in the literature, with *T. podocnemicola* C.E.WEITZEL, VAN DE VIVER & ECTOR from a freshwater turtle *Podocnemis erythrocephala* SPEX (WEITZEL et al. 2012), *T. denysii* FRANKOVICH & M.J.SULLIVAN from a Loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (LINNAEUS) (FRANKOVICH et al. 2015b), three taxa from a manatee from Florida Bay (FRANKOVICH et al. 2015a), and the other taxa from whales and Dall's porpoises (NEMOTO 1956; HOLMES et al. 1993a,b; DENYS 1997). Only three *Epiphallina* taxa have been described thus far, and all were from cetaceans (NEMOTO 1956; HOLMES et al. 1993a,b; DENYS 1997). As reported by

Two new *Tursiocola* species (Bacillariophyta) epizoic on green turtles (*Chelonia mydas*) in French Guiana and Eastern Caribbean

Catherine RIAUX–GOBIN^{1,2*}, Andrzej WITKOWSKI³, Damien CHEVALLIER⁴ & Genowefa DANISZEWSKA–KOWALCZYK³

¹PSL Research University: CNRS–UPVD–EPHE, USR3278 CRIOBE, ²Laboratoire d'Excellence 'CORAIL', University of Perpignan, F–66860 Perpignan, France; *Corresponding author e–mail: catherine.gobin@univ-perp.fr

³University of Szczecin, The Faculty of Geosciences, Palaeoceanology Unit, PL–70–383 Szczecin, Poland, witkowski@univ.szczecin.pl

⁴UMR 7178–CNRS–Unistra, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, FR–67087 Strasbourg, France, damien.chevallier@iphc.cnrs.fr

Abstract: Scrapings from several juvenile *Chelonia mydas* LINNAEUS (green turtle) from Eastern Caribbean and adults from French Guiana allowed for the description of two small and relatively rare epizoic *Tursiocola* species (Bacillariophyta). Differences with the other eight *Tursiocola* species previously described are discussed here. Particular attention is given to the cingulum of the two new species and a conceptual key is proposed for *Tursiocola* species, based on the cingulum structure.

Key words: Epizoic diatoms, sea turtles, *Tursiocola*, morphology, autecology

INTRODUCTION

Between 1920 and 1958 (BENNET 1920; HART 1935; OMURA 1950; HUSTEDT 1952; OKUNO 1954 and NEMOTO 1956, 1958) and more intensively during the last three decades, increasing interest was given to epizoic diatoms (see HOLMES 1985; VAN BONN & DENYS 1997; DENYS 1997; FRANKOVICH et al. 2015a). This has led to the description of several genera exclusive to this type of habitat. The first detailed taxonomic investigations concerned diatoms known to colonize whales, with the creation of two new achnantheid genera *Bennettella* R.W.HOLMES and *Epipellis* R.W.HOLMES (e.g., HOLMES 1985; HOLMES & NAGASAWA 1995; DENYS & VAN BONN 2001; DENYS & DE SMET 2010). Until now, both genera were only known in association with cetaceans. After 1985, several new diatom genera and species were discovered and shown to colonize metazoans (e.g., molluscs, holothurians; see TOTTI et al. 2011; RIAUX–GOBIN & WITKOWSKI 2012) and vertebrates (e.g., cetaceans, turtles and manatees) from contrasting environments (HOLMES et al. 1993a,b; VAN BONN & DENYS 1997; DENYS 1997; FRANKOVICH et al. 2015a,b; PAVLOV et al. 2016; RIAUX–GOBIN et al. 2017), including the new genera *Plumosigma* T.NEMOTO (NEMOTO 1956), *Epiphalaina* R.W.HOLMES, NAGASAWA & TAKANO (HOL-

MES et al. 1993a), *Tursiocola* R.W.HOLMES, NAGASAWA et TAKANO (HOLMES et al. 1993a), *Tripteron* R.W.HOLMES, NAGASAWA et TAKANO (HOLMES et al. 1993a), *Chelonocola* MAJEWSKA, DE STEFANO et VAN DE VIJVER (MAJEWSKA et al. 2015), *Poulinea* MAJEWSKA, DE STEFANO et VAN DE VIJVER (MAJEWSKA et al. 2015) and *Medlinella* FRANKOVICH, ASHWORTH et M.J.SULLIVAN (FRANKOVICH et al. 2016).

The species within the genera *Epiphalaina* and *Tursiocola* show very similar morphologies and are characterized by their small size, an acicular shape and the presence of pseudosepta. They mainly differ through an internal butterfly-shaped structure in *Tursiocola* (HOLMES et al. 1993a: p. 7). Eight *Tursiocola* species are currently reported in the literature, with *T. podocnemicola* C.E.WETZEL, VAN DE VIJVER et ECTOR from a freshwater turtle *Podocnemis erythrocephala* SPIX (WETZEL et al. 2012), *T. denysii* FRANKOVICH et M.J.SULLIVAN from a Loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (LINNAEUS) (FRANKOVICH et al. 2015b), three taxa from a manatee from Florida Bay (FRANKOVICH et al. 2015a), and the other taxa from whales and Dall's porpoises (NEMOTO 1956; HOLMES et al. 1993a,b; DENYS 1997). Only three *Epiphalaina* taxa have been described thus far, and all were from cetaceans (NEMOTO 1956; HOLMES et al. 1993a,b; DENYS 1997). As reported by

WETZEL et al. (2012), BRADY (2010) also found an unidentified *Epiphialaina* or *Tursiocola* species on several species of marine turtles from the Gulf of Mexico. Recently, ROBINSON et al. (2016) illustrated a *Tursiocola* sp. (ref. cit. fig. 2,D).

Scrapings from several juvenile *Chelonia mydas* LINNAEUS (green turtle) from the Lesser Antilles (Eastern Caribbean) and adults from French Guiana allowed for the description of two additional species that can be assigned to *Tursiocola* due to their characteristic internal structure. Differences with the eight previously described *Tursiocola* species are discussed here. Particular attention is given to the cingulum complex of both new species.

MATERIAL AND METHODS

Materials used in this study were derived from two sources: 1) scrapings from the carapace of several wild juvenile *Chelonia mydas* from Martinique Island (Grande Anse d'Arlet 14°30'10.95"N, 61°05'13.00"E and Anse du Bourg 14°29'13.43"N, 61°04'58.88"E, 12–13 October 2015, CNRS–IPHC survey), 2) scrapings from the carapace of several nesting adult *Chelonia mydas* in Aztèque, French Guiana (48° 51' 45.81"N, 2° 17' 15.331"E, 07 April 2016). The latter samplings were carried out by D.C. during ANTIDOT surveys (CNRS–IPHC program) which investigated the migratory behavior of several species of marine turtles, using genomic, Capture–Mark–Recapture (CMR) and satellite tracking to understand the migration behavior of the different turtle species.

The samples were all very small and the described taxa are relatively scarce. For light microscope (LM) examination, the samples were washed with distilled water to remove salts, treated with 30% H₂O₂ for 2 h at 70 °C to remove organic matter, rinsed several times in distilled water, alcohol–desiccated and mounted on glass slides using Naphrax®. Diatom slides were examined with a Zeiss Axiophot 200, with differential interference contrast (DIC) optics and photographed with a Canon PowerShot G6 digital camera (CRIOBE–USR 3278, Perpignan, France). For SEM examination, the samples were filtered through 1 µm Nuclepore® filters and rinsed twice with deionised (milliQ) water to remove salts. Filters were air–dried and mounted onto aluminium stubs before coating with gold–palladium alloy (EM–SCOP SC 500 sputter coater) and examined with a Hitachi S–4500 SEM operated at 5 kV, calibrated with a Silicon grating TGX01 (C2M, Perpignan, France).

'Foot pole' (F) and 'head pole' (H) refer to 'the length between the apex of the valve (foot or head) and the middle of the central area of the valve'. The ratio (F/H ± σ) is an approximate measure of the degree of heteropolarity of the cell. **Terminology and abbreviations.** For the description of the frustule and its parts, terminology follows ANONYMOUS (1975), ROSS et al. (1979) and ROUND et al. (1990).

RESULTS

In addition to *Chelonicola* spp. and *Tripterion* spp.,

several of the turtle scrapings revealed two rare and acicular taxa from the genus *Tursiocola*. One very small sample ('31CM' from a nesting *Chelonia mydas* from Aztèque, see Mat. & Meth.) was found to have both *Tursiocola* species, one of which is very rare. In LM it is almost impossible to separate and correctly discriminate the two latter taxa.

Light microscopy (Figs 1–12): A total of 12 frustules or valves were photographed (Figs 1–12). Pseudosepta are visible on each image. The striation of the valves is barely visible and difficult to resolve. Figs 7–12 likely illustrate the dominant species (*Tursiocola yin–yangii* sp. nov., see below), which is slightly more acicular and smaller than the second taxon (*T. guyanensis* sp. nov.) possibly illustrated in Fig. 6 (see SEM description of each taxon). In cingular view (Figs 1–5) it is almost impossible to distinguish between the two taxa, as their stria densities are very similar (see below).

Taxonomic notes: In LM, *Tursiocola yin–yangii* sp. nov. and *T. guyanensis* sp. nov. are most similar to *Tursiocola staurolineata* DENYS (DENYS 1997, figs 42a–52) and *T. olympica* (HUSTEDT) HOLMES, NAGASAWA et TAKANO (DENYS 1997, figs 65–75; FRANKOVICH 2015b, figs 31–33), except for their average smaller size. However, these two species are also similar to *Epiphialaina aleutica* var. *aleutica* (HOLMES et al. 1993a, figs 1–2; DENYS 1997, figs 1–10) and to *E. aleutica* var. *lineata* (DENYS 1997, figs 24–39, no SEM). SEM was therefore essential for a full description of the new taxa.

Tursiocola yin–yangii RIAUX–GOBIN et WITOWSKI sp. nov. (Figs 7–12, 13–29)

Description: Valves small, acicular, with acute apices [$n = 66$ (SEM); 8.7–14.5 µm (mean ± σ 11.7 ± 1.4) long; 1.32–1.37 µm wide; 36–42.8 striae in 10 µm (mean ± σ 39.7 ± 1.6); length/width 7.8 (Table 1)]. Frustule biraphid, isovalvar, rectangular in girdle view. Valve face not cuneate. Very slight difference between the length of the raphe branches (see SEM morphology). Pseudosepta present. Complex cingulum composed of numerous narrow copulae (see SEM). Never in chains. Found as epizoic on *Chelonia mydas*.

SEM morphology

Externally: Pole showing the valvocopula closed pole [with a second short row of puncta (see below)] is just slightly longer than the other pole ($n = 27$, ratio F/H ± σ 0.99 ± 0.05), e.g., the specimen illustrated in Fig. 16 has a head pole that is significantly longer than the foot pole and a slightly cuneate shape in girdle view (foot pole slightly narrower). Valve margins straight to slightly undulate. Striae uniseriate, parallel to slightly radiate, denser on both apices. Each stria is composed of four areolae externally ornamented by an 'S'-shaped opening resembling a yin–yang symbol (Figs 14–15, 17, 19–22). Each areola is internally closed by a round and domed hymenate pore occlusion (Fig. 28, position

of slits or perforations is not apparent in SEM). Presence of a relatively wide and slightly bow-tied stauros (the striae delineating the central area are divergent, Figs 14–15), void of areolae up to the margins and externally thickened (Figs 14–15). Raphe filiform and straight. Proximal raphe endings well separate, spatulate and straight-coaxial (Fig. 14). Terminal raphe fissures hooked on the same side and terminating in a sort of contorted areola (Fig. 17). Small apical area void of areolae (Fig. 17 arrow). Cingulum composed of up to 5 copulae on each valve. The valvocopula appears to be open and narrow, with one advalvar row of round puncta which are slightly denser than the striae, and a supplementary short row of scarce and larger puncta on its closed pole. These supplementary puncta, symmetrically positioned on both valves (Fig. 21 arrowheads), give a polarity to the frustule. The pole with the supplementary puncta (on the closed pole of the valvocopulae) may correspond to the head pole of the frustule (Fig. 23 arrowhead). The other copulae (up to four) are open, narrow and show only one row of puncta (Figs 19–22).

Internally: A pseudoseptum extends from the apices as siliceous plates covering ca. one-fourth of the valve length on each apex (Figs 24–26). The pseudoseptum continues as very narrow strips along the valve margins (Fig. 28 arrows), and widens into two concave wings in the central area, creating a relatively narrow ‘butterfly-like’ structure (Figs 24, 28). The raphe lies, more or less symmetrically, on the top of a siliceous rib (Fig. 28). One unique pearl-like knob lies in between the proximal raphe endings (Fig. 28). On cleaned mate-

rial, it is possible to see the ‘S-shaped’ external opening of each areola (Fig. 27 arrow) through the internal corroded hymenes (Fig. 27 arrowhead shows the periphery of the corroded hymen).

Holotype: Specimen on the SEM stub BM001231764 (National History Museum, London, U.K.) illustrated in Fig. 13.

Isotypes (Here designated): Slide BM 101 856 (Natural History Museum, London, UK), Slide SZCZ 24042 in collection A. WITKOWSKI (The Faculty of Geosciences, Szczecin, Poland).

Type locality: Nesting *Chelonia mydas* from French Guiana (Site ‘Azteque’) (48°51'45.81"N, 2°17'15.331"E). Sample named ‘31CM’. Sampling date: 07 04 2016. Collector: Damien CHEVALLIER.

Etymology: The epithet was given in reference to the ‘S’-shaped external opening of the areolae, resembling a yin-yang symbol.

Habitat: Wild nesting *Chelonia mydas* in French Guiana.

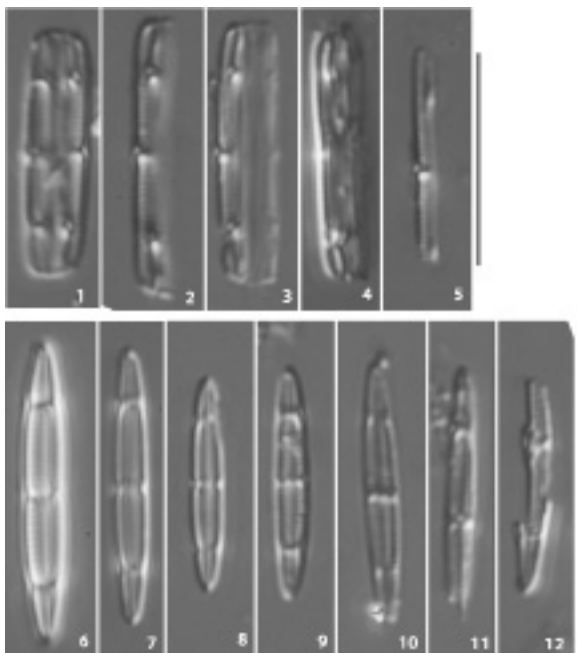
Taxonomic notes: Characterized by its small size, narrow and linear shape, complex cingulum and unique external areola opening, this taxon is relatively easy to distinguish from other *Tursiocola* species (Table 1).

***Tursiocola guyanensis* RIAUX–GOBIN et WITKOWSKI sp. nov., Figs 30–44.**

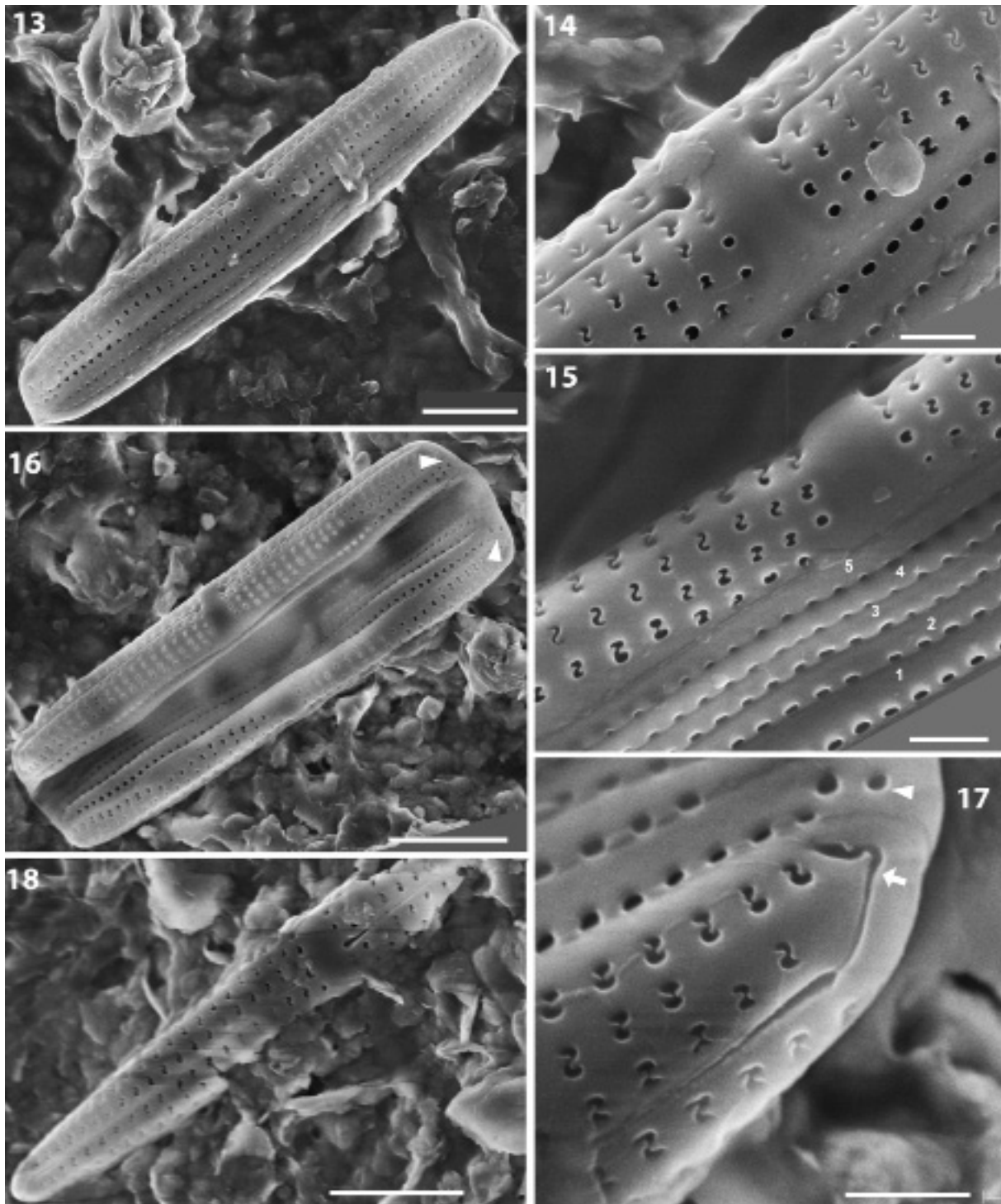
Description: Very rare, valves small, narrow-elliptical to acicular, with round apices [$n = 21$ (SEM); 12–13.9 μm (mean $\pm \sigma$ 12.9 \pm 0.7) long; 1.70 μm wide; 33–40.6 striae in 10 μm (mean $\pm \sigma$ 37.9 \pm 1.7); length/width ca. 7.8]. Frustule biraphid, isovalvar, rectangular in girdle view. Very slightly heteropolar, though the difference between the length of the raphe branches is difficult to discern (see SEM morphology). Pseudosepta present. Complex and wide cingulum composed of numerous copulae (see SEM). Never found in chains in fresh material. Epizoic on *Chelonia mydas*.

SEM morphology

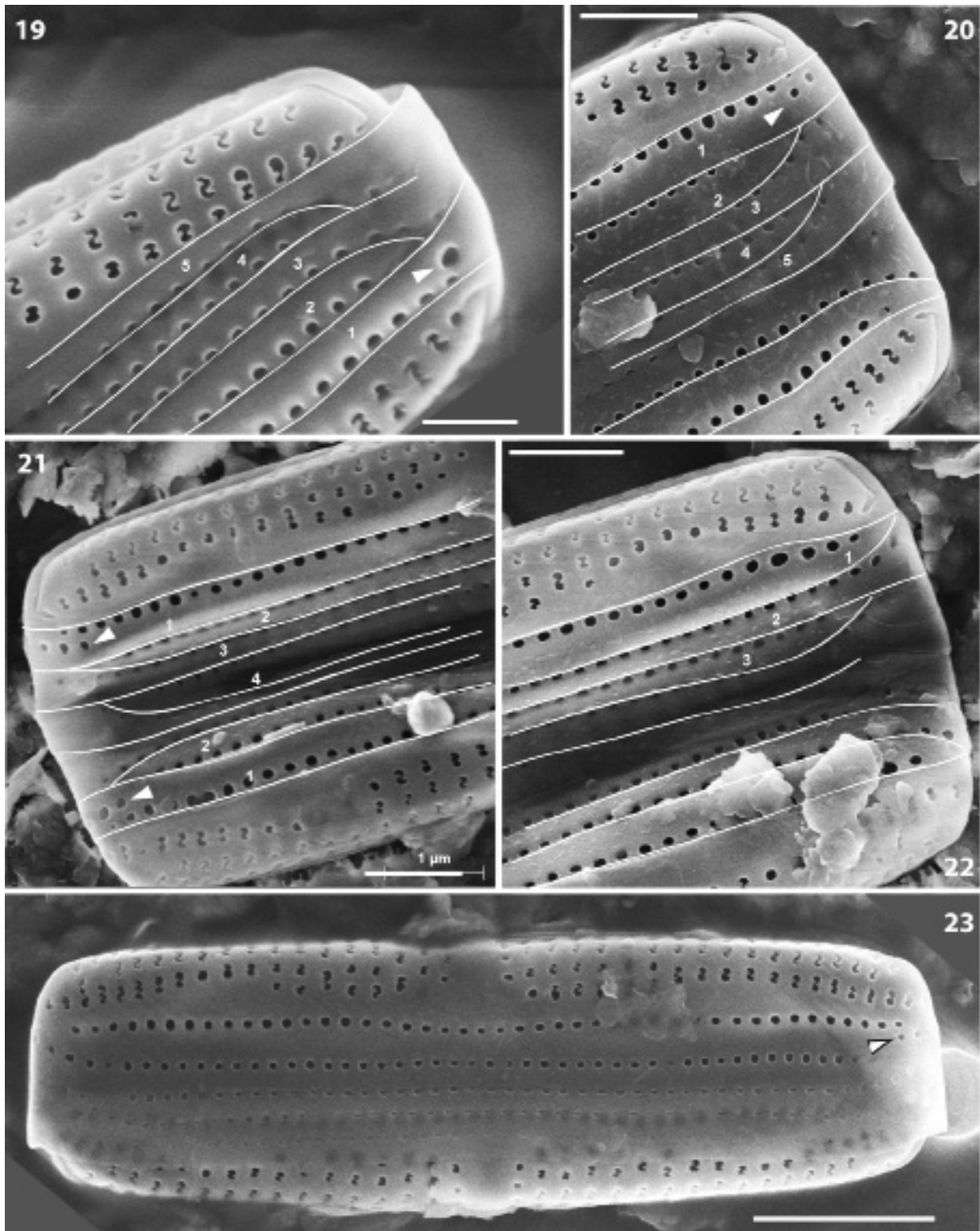
Externally: Valve margins with three undulations (Fig. 30). Pole of the frustule showing the closed pole of the copula n°2 (see below), very slightly longer than the other pole. Striae uniseriate, in higher densities on both apices, parallel to very slightly divergent on mid-valve, composed most often of four oblong transapically elongate areolae that are constricted two to three times along their length (Fig. 31 arrowhead). Areolae close to the raphe are diamond-like or quadrangular (Figs 33 arrowhead). Areolae of the apex, near the mantle, often vermiform or with three (or more) constrictions (Fig. 34 arrowhead). Areolae internally closed by domed hymenes (Fig. 44, arrowhead, slits or perforations not apparent in SEM). Relatively large stauros (slightly bow-tied, Fig. 32), void of areolae up to the margins, externally thickened. Raphe straight.



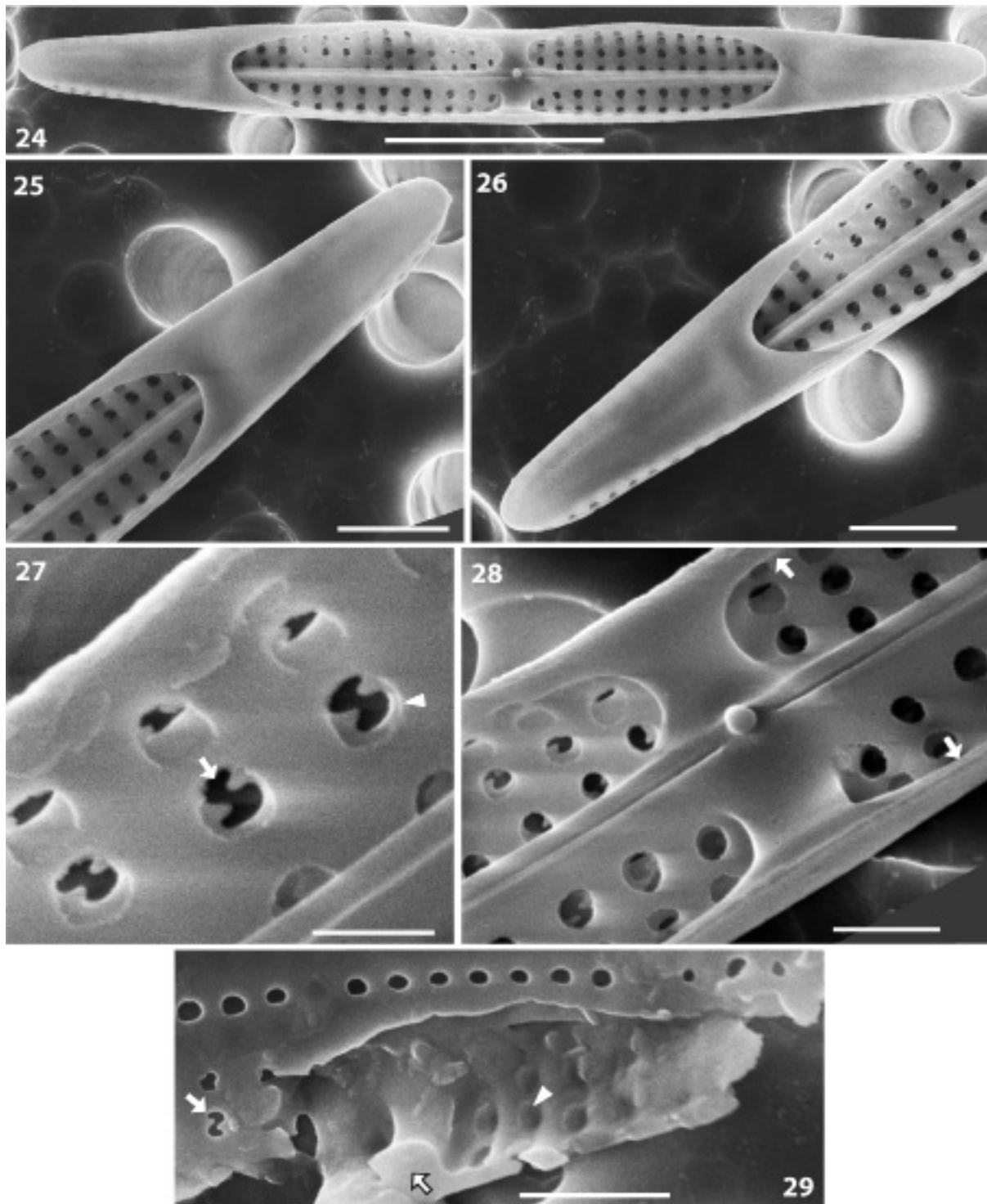
Figs 1–12 (LM): (7–12) *Tursiocola yin-yangii* sp. nov.; (6) *Tursiocola guyanensis* sp. nov. Note the pseudoseptae and the barely visible valve striation. In girdle view (Figs 1–5) it is almost impossible to distinguish between the two taxa. Scale bars 10 μm .



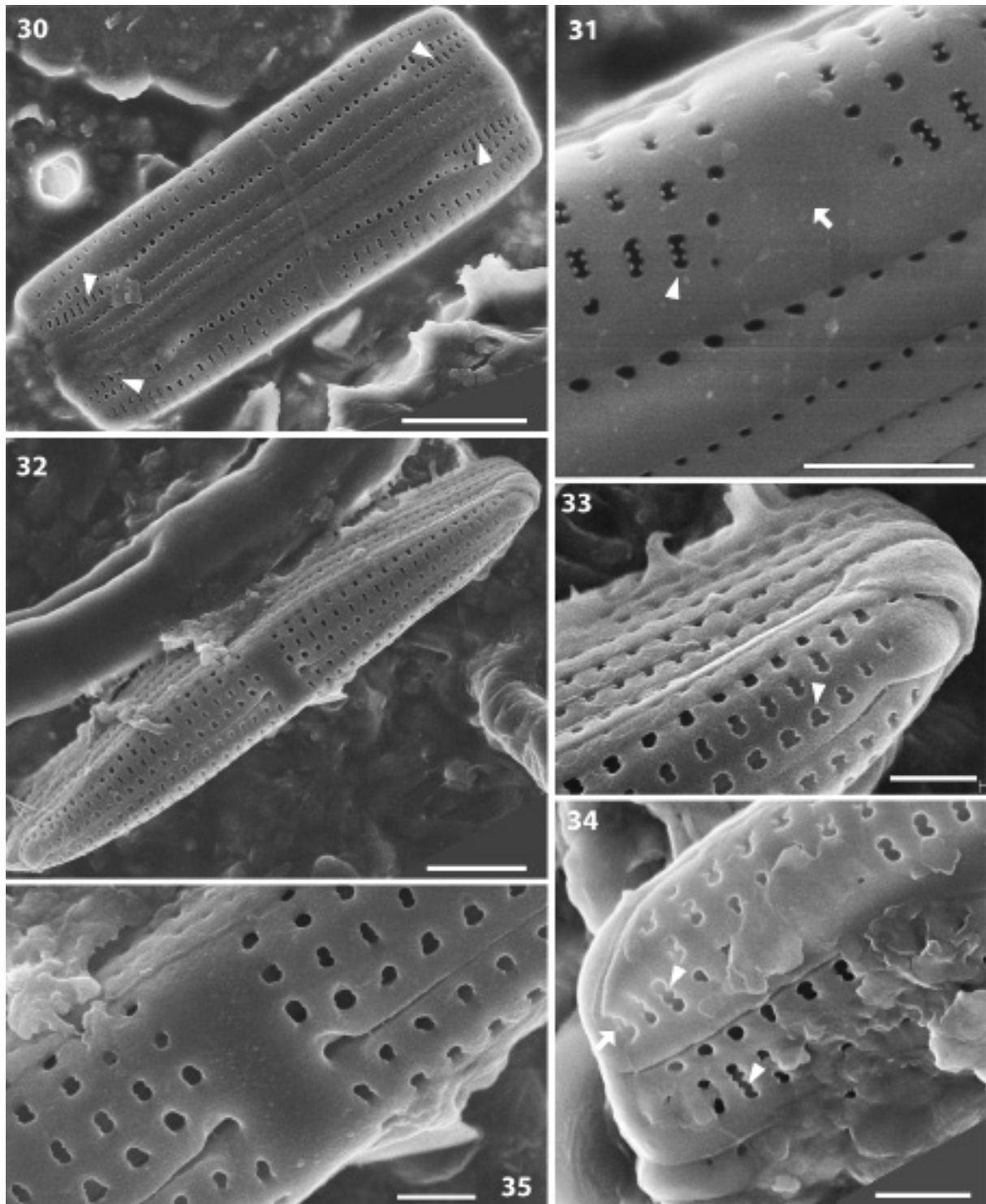
Figs 13–18 (SEM external views), *Tursiocola yin-yangii* sp. nov.: (13) holotype specimen; (13, 16) entire frustules, (16) specimen slightly wedge-shaped in girdle view, foot pole slightly narrower, and head pole with the valvocopulae closed poles (arrowheads); (15) striae composed of two rows of sigmoid areolae; (14) central area with a domed fascia and spatulate proximal raphe endings; (15) striae composed of three to four areolae; (16) somewhat spaced slightly narrower near both poles; (18) frustule acicular in valve view; (17) detail of apex (head pole) with a terminal raphe ending terminating in a contorted areola (arrow) and the valvocopula showing one row of round puncta and a supplementary row of scattered larger puncta (arrowhead). Scale bars 3 μm (16); 2 μm (13, 18); 500 nm (14, 15, 17).



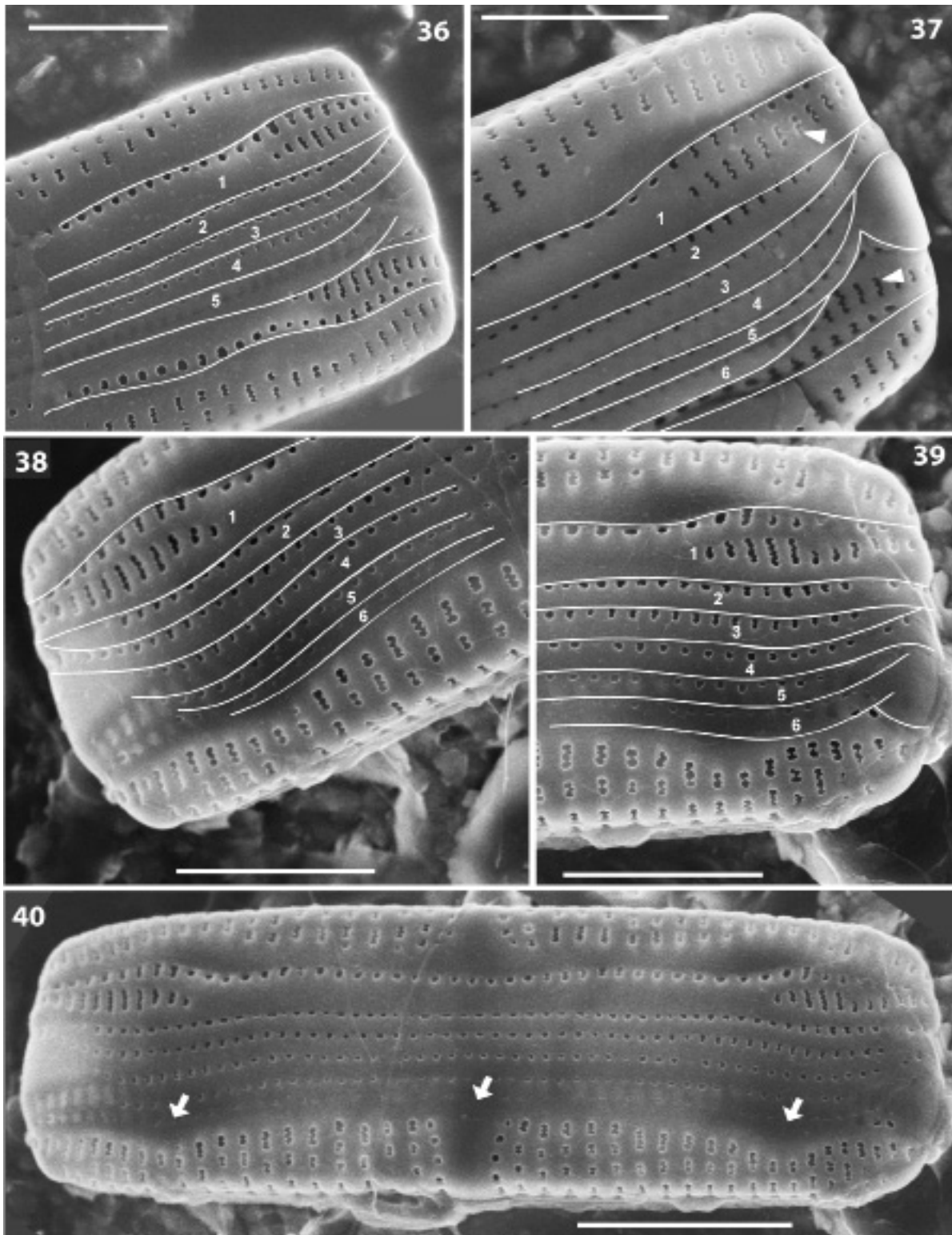
Figs 19–23 (SEM, external views). *Tursiocola yin-yangii* sp. nov.: (23) entire frustule in girdle view with the head pole showing the closed pole of the valvocopula (framed arrowhead); (19–22) the margins of the cingular bands are demarcated; (19–21) details of the frustule head pole with the closed apex of the valvocopula (arrowheads, copulae annotated ‘1’) and open supplementary copulae (annotated ‘2’ to ‘5’); (22) detail of the frustule foot pole with the open apex of the valvocopula; (21, 22) the same frustule. Scale bars 2 µm (23); 1 µm (20–22); 500 nm (19).



Figs 24–29 (SEM, internal views), *Tursiocola yin-yangii* sp. nov.: (24) entire valve; (25–26) details with the pseudoseptum extending on both apices and continuing as narrow strips along the margins; (27) striae are parallel. Detail of the areolae with corroded hymenes (arrowhead) and underlying sigmoid areola apertures (arrow). (28) detail of the central area with the butterfly structure, raphe slightly lateral and a single knob in between the proximal raphe endings, note the narrow strips along the valve margins; (29) broken frustule with the sigmoid external areola apertures (arrow), the section of the butterfly structure (framed arrowhead) and the internally domed areola hymenes (arrowhead). Scale bars 3 μ m (24), 1 μ m (25–26), 700 nm (29), 400 nm (28), 200 nm (27).



Figs 30–35 (SEM). *Tursiocola guyanensis* sp. nov.: (32) frustule in valve view; (30) frustule in girdle view, valvocopula apices with vermiform puncta (arrowheads); (35) central area with a fascia and spatulate proximal raphe endings; (31) fascia in girdle view (arrow), areolae vermiform with two to three constrictions (arrowhead); (33) detail of the valve apex with a reinforcement in one side of the terminal raphe ending, and diamond-like areolae near the raphe (arrowhead); (34) apex in girdle view with the raphe ending terminating in a contorted areola (arrow), areolae vermiform on the mantle and on the valvocopula apex (arrowheads). Scale bars 3 μm (30), 2 μm (32), 1 μm (31), 500 nm (33–35).



Figs 36–40 (SEM, external views), *Tursiocola guyanensis* sp. nov.: (40) entire frustule in girdle view with black shadows corresponding to the siliceous internal septa and central structures (arrows); (36–39) detail of the frustule apex (the margins of the cingular bands are demarcated) with vermiform puncta on the pole of the valvocopulae (annotated ‘1’, Fig. 37 arrowheads), with the presence of 5 supplementary open copulae (annotated ‘5’ to ‘6’). Figs 39 (valve head pole, with the closed pole of the 2nd copula) and Fig. 38 (valve foot pole) of the frustule illustrated in Fig. 40. Scale bars 3 μ m (40); 2 μ m (36–39).

Proximal raphe endings coaxial, well separated and spatulate. Terminal raphe fissures strongly hooked on the same side, externally ending in a vermiform areola (Fig. 34 arrow). Small apical area void of areolae (Fig. 33). Wide cingulum, composed of numerous copulae (up to 6 per valve). The valvocopula is wide, with an abvalvar row of round to oblong poroids and a second, abvalvar, apical row (1/4 of the valve length, on each apex) with transapically elongate and vermiform poroids (Fig. 37 arrowheads) with more or less the same density as the striae. The supplementary copulae have only one row of puncta that decrease in diameter from the 2nd to the 6th copula (e.g., in Figs 37, 38). The 5th and 6th copulae are weakly silicified and narrow. Frustule head pole and foot pole are very similar and hard to distinguish. The closed pole of the 2nd copula points out of the head pole of the cell.

The transapically elongate and vermiform puncta on both apices of the valvocopulae are very similar to the areolae on the valve apices (Figs 37–38 arrowheads). These vermiform puncta are present symmetrically on both apices of the valvocopula. The valvocopulae appear to be closed and present tabs standing on the wings of the central structure (Fig. 43). In cleaned material we found no free valvocopula, only narrow open cingular bands, impossible to be attributed to *T. yin-yangii* sp. nov. more than to *T. guyanensis* sp. nov. More observations are needed to clearly describe each cingular band.

Internally: Presence of a transverse, narrow and thickened structure (Figs 41–44), with lateral expansions reminiscent of a butterfly (Fig. 43 arrows). A picture of the entire pseudoseptum has not yet been obtained. In Fig. 40 (arrows) the black shadows at each pole of the frustule and on the central part, mark the presence of siliceous internal thickenings corresponding to the septa and central structures.

Holotype: Specimen on the SEM stub BM001231764 (National History Museum, London, U.K.) illustrated in Fig. 32.

Isotypes (Here designated): Slide BM 101 856 (Natural History Museum, London, UK), Slide SZCZ 24042 in collection A. WITKOWSKI (The Faculty of Geosciences, Szczecin, Poland).

Type locality: Nesting *Chelonia mydas* in French Guiana from ‘Aztèque’ (48°51'45.81"N, 2°17'15.331"E). Sampling date: 07 04 2016. Collector: Damien CHEVALLIER. Also present, as rare, on juvenile *Chelonia mydas* at ‘Anse du Bourg’, Lesser Antilles (14° 29' 13.43"N, 61°44 58.886"W).

Etymology: The epithet *guyanensis* was given in reference to French Guiana (Guyane), the location where the species was first found.

Habitat: Nesting wild adult *Chelonia mydas* from French Guiana, host *Tursiocola guyanensis* sp. nov. In sample ‘31 CM’, this latter taxon is rare, while *T. yin-yangii* sp. nov. is more abundant. *T. guyanensis*

was also observed as very rare on 3 juvenile specimens of *Chelonia mydas* from Martinique Islands (Lesser Antilles). Until now, this species was not observed in samples taken from *Chelonia mydas* from the South Pacific, nor were they found on *Dermochelys coriacea* (leatherback turtle), or *Lepidochelys olivacea* (olive Ridley turtle) from Guiana.

Taxonomic notes: The internal central area of *Tursiocola guyanensis* (Figs 40–43), with a narrow silicified transverse structure and semblance of wings (Fig. 42 arrows), are characteristic of the genus *Tursiocola*. There are similarities between our taxon and *T. denysii* FRANKOVICH et M.J.SULLIVAN in FRANKOVICH et al. (2015b). *T. denysii*, like our taxon, has closed valvocopulae ornamented on their apices by a second row of puncta simply referred to as ‘abvalvar pores’ (ref. cit., fig. 28 arrow). In *T. guyanensis* sp. nov., the poroids are long and vermiform. Furthermore the valvocopulae in *T. guyanensis* sp. nov. are wide whereas those in *T. denysii* seem more narrow. Additional features that differentiate the two taxa include the following: *T. guyanensis* sp. nov. is more acicular than *T. denysii* (length/width = ca. 7 in *T. guyanensis* versus ca. 4.8 in *T. denysii*), with striae less strongly radiate, less areolae per stria and most likely a more complex cingulum. Furthermore, the areolae in *T. denysii* are described as ‘transapically elongated’ but not constricted in their middle.

A taxon presented as *Tursiocola* sp. from a leatherback turtle in ROBINSON et al. (2016, fig. 2–D), with an internal narrow transapical structure with lateral triangular wing-shaped expansions, and valvocopulae showing apices with a double row of puncta, may be similar to our new taxon.

DISCUSSION

Several studies have attempted to find reliable characters to distinguish *Tursiocola* from *Epiphallina*. HOLMES et al. (1993a) suggested that the butterfly-like internal structure could serve to discriminate between the two latter genera (Table 1). Thereafter, WETZEL et al. (2012) pointed that the copulae in *Tursiocola* systematically have two rows of puncta versus only one in *Epiphallina*. It is now clear that the latter does not hold and that the ornamentation of the copulae varies among *Tursiocola* species (FRANKOVICH et al. 2015a,b and present study, Table 1): For example, *Tursiocola costata* FRANKOVICH et M.J.SULLIVAN has copulae with only one row of punctae (Table 1).

The two taxa reported here belong to *Tursiocola*, and species from this genus may be differentiated ultrastructurally, particularly by the: 1) shape of the external areola opening, 2) external shape and width of the stauros, 3) proximal raphe endings shape, 4) complexity of the cingulum (simple or composed of

Table 1. Morphometrics and characteristic features of *Tursiocola* and *Epiphthalina* published species [(+) present, (–) absent, (nd) not specified, () = as observed from the original illustration and/or from recent bibliographic references].

	Heteropolarity	Frustule outline	Length (µm)	Width (µm)	Striae in 10 µm and position	Areola shape	Proximal raphe endings	Valvocopulae	Copulae	Stauros in external side	Internal central knob(s)	Internal butterfly structure
<i>Tursiocola yin-yangii</i> sp. nov. Present study	difficult to observe	acicular, acute apices	8.7–14.5	1.32–1.37	36–42.8 parallel, slightly radiate on mid-valve	'S'-shaped	round to spatulate, coaxial	open, narrow, 1 row of round puncta, and short row of bigger puncta at foot pole	multiple	relatively wide, bow-tie shaped	1 knob	+
<i>Tursiocola guyanensis</i> sp. nov. Present study	very slight	narrow-elliptical to acicular	12–13.9	1.7	33–40.6 parallel, slightly radiate on mid-valve	oblong with constrictions	round to spatulate, coaxial	closed, wide, 1 row of round to elongate puncta, and a partial row of vermiform puncta at both apices	multiple	relatively wide, bow-tie shaped	nd	+ (remains to be fully illustrated)
<i>Tursiocola omurai</i> (T.NEMOTO) DENYS in DENYS1997 (no SEM) Basionym: <i>Stauroneis omurai</i> NEMOTO in NEMOTO 1956	nd	median sub-constriction of the valves, rostrate ends	20–30	4–5	30 parallel	indistinctly punctate (round to rectangular)	nd	closed, 2 rows of round puncta	nd	central area very narrow, linear fascia	one hump	+
<i>Tursiocola staurolineata</i> DENYS in DENYS1997	slight	linear to very narrowly lanceolate, constricted at the pseudo-septa	15–32.9	2.2–3.2	34–36 parallel in mid-valve, slightly radiate on apices	more or less round	coaxial, slightly enlarged	closed girdle bands, 2 per frustule, two rows of aligned round poroids	normally	narrow, straight, small roundish central area	2 knobs	+
<i>Tursiocola olympica</i> (HUSTEDT) R. W. HOLMES, NAGASAWA et TAKANO in HOLMES et al. 1993a Basionym: <i>Stauroneis olympica</i> HUSTEDT 1952	nd	linear lanceolate, round apices	15–35	1.5–4	28–32 (almost parallel)	round (0.16–0.22 µm in diameter)	(slightly deflected)	closed girdle bands, double row of puncta		(fairly broad, rectangular to bow-tie shaped)	1 knob	+

Table 1 Cont.

<i>Tursiocola podocnemicola</i> C.E. WEITZEL, B.VAN DE VUIVER et L. ECTOR in WEITZEL et al. 2012	nd	narrow lanceo- late, acute apices, slightly constricted	15–26	1.5–2	30–35 parallel	round, oval to rectan- gular	strongly curved unilaterally	2–3 open bands, 1 row of large pores and a short row of smaller pores (or 2 rows, unclear)	rectangular stauros	2 knobs	+
<i>Tursiocola ziemanii</i> FRAN- KOVICH et M.J.SULLIVAN in FRANKOVICH et al. 2015a	–	narrow lanceo- late, rostrate apices	20–61	2.4–5.2	22–25 convergent in mid- valve, paral- lel on apices	oval	doubly hooked unilaterally	only 2, open, 2 rows elongate pores	diamond-shaped central area, + stauros	2 knobs	+
<i>Tursiocola costata</i> FRANKO- VICH et M.J.SULLIVAN in FRANKOVICH et al. 2015a	+	lanceolate, drawn out ros- trate apices	17–29	2.5–3.9	22–29, onvergent, raised virgae	circular to oval to irre- gular	strongly deflected on one side	2 copulae, open, 1 row of circular to oval pores	diamond-shaped central area, narrow stauros	2 knobs	+
<i>Tursiocola variocopi- lifera</i> FRANKOVICH et M.J.SULLIVAN in FRANKOVICH et al. 2015a	–	narrow, constricted in the middle in girdle view	31–57	2.9–4.7	25–28 slightly convergent in mid- valve, paral- lel on apices	oval, fine slit-like elongate areolae	straight expanded	coarsely striated, open, 2 rows of linear pores	diamond-shaped central area, nar- row rectangular stauros	2 knobs	+
<i>Tursiocola densii</i> Franko- vich & M.J.Sullivan in Frankovich et al. 2015b	slight	narrowly lanceolate, change in curvature to juncture of pseudoseptum	10–20	2–2.9	2 6 – 3 4 , radiate, to parallel on apices: 37– 43	elongated	straight, asymme- tric spathulate	closed, 1 row of ovoid pores, a second abvalvar row of similarly spaced pores	wide bow-tie stauros	1 knob	+
<i>Epiphthalina aleutica</i> (T.Nemoto) R.W.Holmes, S.Nagasawa & Takano in Holmes et al. 1993a, see also Denys 1997	+	lanceolate	15–26 (28–42 in Ne- moto)	1.75–3	30–32 more or less parallel, radiate on apices	approximate- ly circular, 0.15 µm in diameter	(coaxial, not enlar- ged)	open, 1 row of round to rectan- gular perfora- tions	fairly broad, rectangular to butterfly-shaped	1 knob- like struc- ture	–
<i>Epiphthalina aleutica</i> var. <i>lineata</i> Denys in Denys 1997 (no SEM)	nd	slightly constricted or concave in mid-valve		<2.5	more slender form (on Dall's porpoise only) other structures identical to <i>E. aleutica</i>						
<i>Epiphthalina radiata</i> R.W.Holmes, S.Nagasawa & Takano in Holmes et al. 1993b	+	slightly constricted or concave in mid-valve	17–31	2.4–4	26–28, radiate (5–6 puncta, except in the central area)	round to oval	(coaxial, not enlar- ged)	open, 1 row of elongate pores	(narrow, bow-tie shaped)	(possibly 1 knob)	–

multiple bands), 5) valvocopula and supplementary copula ornamentation (the puncta, sometimes identical in form and dimensions to the valve areolae, are not perforations and are closed by domed internal hymenes), 6) closed or open valvocopulae and copulae.

The valvocopula structure, and the presence of a short supplementary row of puncta at both poles (or at a single pole) of the valvocopulae and copulae, may be particularly good criteria to differentiate species. Unfortunately, all published taxa have not been examined with the same degree of EM accuracy, so some details concerning the number of copulae or their ornamentation, is not yet known.

Following FRANKOVICH et al. (2015a,b) and their ‘artificial’ key based on diverse morphological features, *Tursiocola denysii* FRANKOVICH et M.J.SULLIVAN and *T. variocopulifera* FRANKOVICH et M.J.SULLIVAN have valvocopulae that are different from their abvalvar copulae. *T. guyanensis* sp. nov. and *T. yin–yangii* sp. nov. also belong to this category. Nevertheless, some *Tursiocola* species are described as having only 2 cingular bands (valvocopulae with no supplementary bands), that are difficult to be qualified as ‘undifferentiated’.

The following key primarily uses the structure of the cingulum and its diverse degree of complexity, to separate all currently known *Tursiocola* taxa.

Provisional key to *Tursiocola* species, mainly based on the cingulum:

- 1 more than 4 copulae per valve and valvocopulae different from abvalvar copulae.....2
- only 2 or 3 cingular bands per frustule.....6
- 2 valvocopulae closed, with 1 row + short segment of ovoid puncta.....*T. denysii*
- different valvocopula ornamentation.....3
- 3 valvocopulae broad, with 1 row of round puncta + large segment of vermiform puncta*T. guyanensis*
- valvocopulae otherwise.....4
- 4 valvocopulae open, 2 complete rows of linear puncta.....*T. variocopulifera*
- different valvocopula ornamentation.....5
- 5 1 row of round puncta + short segment of scarce round puncta.....*T. yin–yangii*
- 6 2 to 3 bands, open, 1 row + segment of smaller puncta.....*T. podocnemicola*
- cingulum with only 2 bands.....7
- 7 valvocopulae open, 1 row of oval puncta.....*T. costata*
- different valvocopula ornamentation.....8
- 8 2 rows of elongate puncta.....*T. ziemanii*
- valvocopulae otherwise.....9
- 9 valvocopulae closed, 2 rows of round puncta.....*T. staurolineata*
- Idem, with broader and more rhombic stauros.....*T. olympica*
- Idem, with distinct median constriction and somewhat rostrated ends.....*T. omurai*

ACKNOWLEDGMENTS

Many thanks are due to Yonko GORAND (C2M, University of Perpignan, France) for assistance with the SEM and to Jeanine ALMANY (USR 3278 CRIOBE, EPHE–CNRS–UPVD) for improvements on the manuscript. An anonymous reviewer is acknowledged for his helpful comments and Aloisie POULÍČKOVÁ and Petr HAŠLER (Editor in Chief and Technical editor) for their editorial help. Participation of AW and GD–K was financed from Topical subsidy of the Polish Ministry of Science and Education and DC appreciated the financial support of the ANTIDOT project (Pépinère Interdisciplinaire Guyane, Mission pour l’Interdisciplinarité, CNRS), the French Guiana Regional Council, the EDF Foundation and Fondation de France. We also acknowledge the Institut Pluridisciplinaire Hubert CURIE UMR 7178–CNRS / Unistra and the CNRS–USR 3278–Labex CORAIL for supporting this research.

REFERENCES

ANONYMOUS (1975): Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. – *Nova Hedwigia Beihefte* 53: 323–354.

BENNETT, A.G. (1920): On the occurrence of diatoms on the Skin of Whales. – *Proceedings of the Royal Society of London* 91: 352–357.

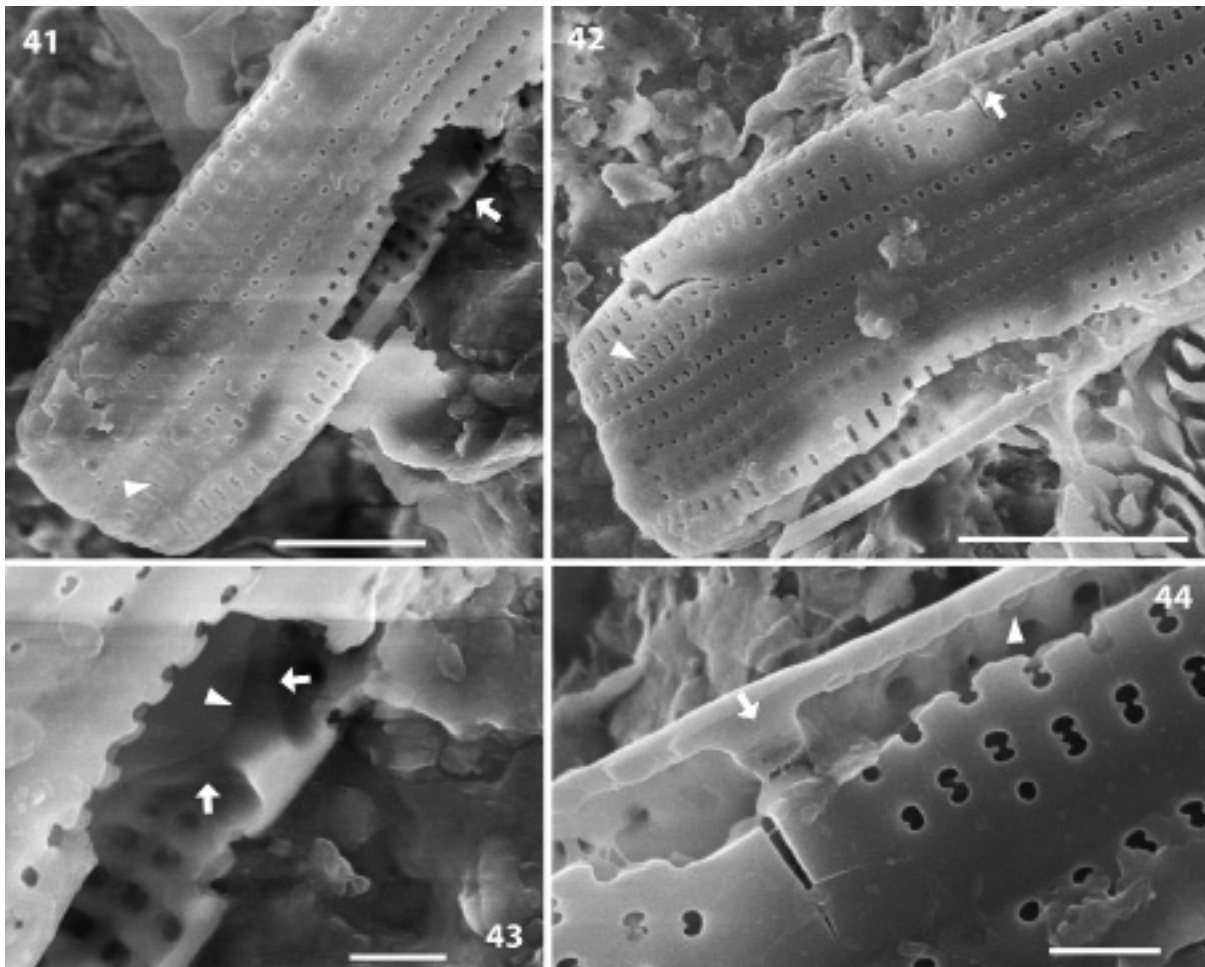
BRADY M. (2010): Turtleatoms: what diatoms make sea turtles their homes? – In: JULIUS, M. & EDLUND, M.(eds): 21st International Diatom Symposium, abstracts. – p. 84. St. Cloud State University, St. Cloud, MN.

DENYS, L. (1997): Morphology and taxonomy of epizoic diatoms (*Epiphialaina* and *Tursiocola*) on a sperm whale (*Physeter macrocephalus*) stranded on the coast of Belgium. – *Diatom Research* 12: 1–18.

DENYS, L. & DE SMET, W.H. (2010): *Epipellis oiketis* (Bacillariophyta) on Harbour Porpoises from the north sea channel (Belgium). – *Polish Botanical Journal* 55: 175–182.

DENYS, L. & VAN BONN, W. (2001): A second species in the epizoic diatom genus *Epipellis*: *E. heptunei* sp. nov. – In: Jahn, R. et al. (eds): Lange–Bertalot–Festschrift: Studies on Diatoms. Dedicated to Prof. Dr. Dr. h. c. Horst Lange–Bertalot on the Occasion of his 65th Birthday. – pp. 167–176, Gantner Verlag: Ruggell ISBN 3-904144-26-X.

FRANKOVICH, T.A.; SULLIVAN, M.J. & STACY, M.I. (2015a): Three new species of *Tursiocola* (Bacillariophyta) from the skin of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). – *Phytotaxa* 204: 33–48. doi: 10.11646/



Figs 41–44 (SEM, internal views), *Tursiocola guyanensis* sp. nov.: (41) broken frustule showing the internal central structure (arrow) and the vermiform puncta on the pole of the valvocopula (arrowhead); (43) detail of Fig. 41 with the valvocopula median tab (arrowhead) standing on the lateral expansions of the butterfly structure (arrows); (42) broken frustule showing the internal central structure (arrow) and the vermiform puncta on the pole of the valvocopula (arrowhead); (44) detail of Fig. 42 with the broken and narrow butterfly structure (arrow) and the internally domed areola hymenes (arrowhead). Scale bars 3 μm (42); 2 μm (41); 500 nm (43–44).

phytotaxa.204.1.3

- FRANKOVICH, T.A.; SULLIVAN, M.J. & STACY, M.I. (2015b): *Tursiocola denysii* sp. nov. (Bacillariophyta) from the neck skin of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). – Phytotaxa 234: 227–236. doi: 10.11646/phytotaxa.234.3.3
- FRANKOVICH, T.A.; ASHWORTH, M.P.; SULLIVAN, M.J.; VESELÁ, J. & STACY, N.I. (2016): *Medlinella amphoroidea* gen. et sp. nov. (Bacillariophyta) from the neck skin of Loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). – Phytotaxa 272: 101–114.
- HART, T.J. (1935): On the diatoms of the skin film of whales, and their possible bearing on problems of whale movements. – Discovery Reports Y: 247–282.
- HOLMES, R.W. (1985): The morphology of diatoms epizoic on cetaceans and their transfer from *Cocconeis* to two new genera, *Bennettella* and *Epipellis*. – British Phycological Journal 20: 43–57.
- HOLMES, R.W. & NAGASAWA, S. (1995): *Bennettella constricta* (Nemoto) Holmes and *Bennettella berardii* sp. nov. (Bacillariophyceae: Chrysophyta) as observed on the skin of several cetacean species. – Bulletin of the National Science Museum Tokyo, Series B (Botany),

Tokyo 21: 29–43, 4 pl.

- HOLMES, R.W.; NAGASAWA, S. & TAKANO, H. (1993a): The morphology and geographic distribution of epidermal diatoms of the Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli* True) in the Northern Pacific Ocean. – Bulletin of the National Science Museum Tokyo, Series B (Botany), Tokyo 19: 1–18.
- HOLMES, R.W.; NAGASAWA, S. & TAKANO, H. (1993b): A re-examination of diatom samples obtained from cetaceans collected off South Africa. – Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Ser. B 19:127–135.
- HUSTEDT, F. (1952): Diatomeen aus der Lebensgemeinschaft des Buckelwals (*Megaptera nodosa* Bonn.). – Archiv für Hydrobiologie 46: 286–298.
- MAJEWSKA, R.; KOCIOLEK, J.P.; THOMAS, E.W.; DE STEFANO, M.; SANTORO, M.; BOLAÑOS, F. & VAN DE VIJVER, B. (2015): *Chelonicola* and *Poulinea*, two new gomphonemoid diatom genera (Bacillariophyta) living on marine turtles from Costa Rica. – Phytotaxa 233: 236–250. doi: 10.11646/phytotaxa.233.3.2
- NEMOTO, T. (1956): On the diatoms of the skin film of whales in the Northern Pacific. – Scientific Report of the Whales Research institute 11: 97–132.

- NEMOTO, T. (1958): *Cocconeis* diatoms infected on whales in the Antarctic. – Scientific Report of the Whales Research institute 13: 185–191.
- OKUNO, H. (1954): Electron microscopical study on Antarctic diatoms (6) Observation on *C. ceticola* forming “Diatom film” on whales skin. – Journal of Japanese Botany 29: 271–277.
- OMURA, H. (1950): Diatom infection on Blue and Fin whales in the Antarctic whaling area V (the Ross sea area). – Scientific Report of the Whales Research institute 4: 14–26.
- PAVLOV, A.; JOVANOVSKA, E.; WETZEL, C.E.; ECTOR, L. & LEVKOV, Z. (2016). Freshwater *Mastogloia* (Bacillariophyceae) taxa from Macedonia, with a description of the epizoic *M. sterijovskii* sp. nov. – Diatom Research 31: 85–112.
- RIAUX–GOBIN, C. & WITKOWSKI, A. (2012): Small-sized and discoid species of the genus *Cocconeisopsis* (Bacillariophyta) on *Holothuria atra* (Juan de Nova, Mozambique Channel). – Phytotaxa 54: 43–58.
- RIAUX–GOBIN, C.; WITKOWSKI, A.; KOCIOLEK, P.; ECTOR, L.; CHEVALLIER, D. & COMPÈRE, P. (2017): New epizoic diatom (Bacillariophyceae) species from sea turtles in the Eastern Caribbean and South Pacific. – Diatom Research 32: 109–125 DOI: 10.1080/0269249X.2017.1299042.
- ROBINSON, N.J.; MAJEWSKA, R.; LAZO–WASEM, E.A.; NEL, R.; PALADINO, F.V.; ROJAS, L.; ZARDUS, J.D. & PINOU, T. (2016): Epibiotic diatoms are universally present on all sea turtle species. – PLoS ONE 11: e0157011. doi:10.1371/journal.pone.0157011
- ROSS, R.; COX, E.J.; KARAYEVA, N.I.; MANN, D.G.; PADDOCK, T.B.B.; SIMONSEN, R. & SIMS, P.A. (1979): An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. – Nova Hedwigia Beihefte 64: 513–533.
- ROUND, F.E.; CRAWFORD, R.M. & MANN, D.G. (1990): The diatoms: Biology and Morphology of the Genera. – 747 pp., Cambridge University Press, Cambridge.
- TOTTI, C.; ROMAGNOLI, T.; DE STEFANO, M.; DI CAMILLO, C.G. & BAVESTRELLO, G. (2011): The diversity of epizoic diatoms. – In: DUBINSKY, Z. & SECKBACH, J. (eds): All flesh is grass. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology 16. – pp. 323–343, Springer Book.
- VAN BONN, W. & DENYS, L. (1997): Diatoms of the genus *Epipellis* in skin films of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in San Diego Bay. – In: IAAAM 1997 (eds): IAAAM proceedings, 1997. – pp. 20–22.
- WETZEL, C.E.; VAN DE VIJVER, B.; COX, E.J.; BICUDO, D. DE C. & ECTOR, L. (2012): *Tursiocola podocnemicola* sp. nov., a new epizoic freshwater diatom species from the Rio Negro in the Brazilian Amazon Basin. – Diatom Research 27: 1–8. doi: 10.1080/0269249X.2011.642498