



Approche biogéomorphologique des plages de nidification pour la conservation des tortues vertes (*Chelonia mydas*) de Mayotte

Sophie Morisseau

► To cite this version:

Sophie Morisseau. Approche biogéomorphologique des plages de nidification pour la conservation des tortues vertes (*Chelonia mydas*) de Mayotte. Sciences de l'environnement. Université de Montpellier, 2024. Français. [⟨NNT : 2024UMONG146⟩](#). [⟨tel-04776384v2⟩](#)

HAL Id: tel-04776384

<https://hal.science/tel-04776384v2>

Submitted on 6 Nov 2025

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

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



HAL Authorization

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Sciences de la mer

École doctorale GAIA

Unité de recherche MARBEC

Approche biogéomorphologique des plages de nidification pour la conservation des tortues vertes (*Chelonia mydas*) de Mayotte

Présentée par Sophie MORISSEAU

Le 17 juin 2024

Sous la direction de Elliott SUCRÉ
et Damien CHEVALLIER

Devant le jury composé de

Gwenaëlle PENNOBER, Professeure, Université de La Réunion, Espace-Dev

Caroline HABOLD, Directrice de Recherche CNRS, Université de Strasbourg, IPHC

Edward ANTHONY, Professeur, Aix-Marseille Université, CEREGE

Elliott SUCRÉ, Professeur, Université de Mayotte, MARBEC

Damien CHEVALLIER, Ingénieur de Recherche CNRS, Université des Antilles, BOREA

Matthieu JEANSON, Maître de Conférence, Université de Mayotte, Espace-Dev

Laura MANNOCCI, Chercheuse IRD, Université de Montpellier, MARBEC

Katia BALLORAIN, Docteure, Centre d'étude et de découverte des tortues marines (CEDTM)

Présidente du jury

Rapporteure

Rapporteur

Directeur de thèse

Directeur de thèse

Encadrant de thèse

Invitée

Invitée



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

“Failure is simply the opportunity to begin again, this time more intelligently.”

Henry Ford

Remerciements

Au terme de cette aventure passionnante, je tiens à exprimer ma sincère reconnaissance à toutes les personnes qui m'ont aidées, soutenues et encouragées.

Je remercie premièrement le jury de thèse, Caroline Hibold, Edward Anthony, Gwenaëlle Pennober, Laura Mannocci et Katia Ballorain pour avoir accepté de lire et d'évaluer ce travail pluridisciplinaire.

Je remercie la DEALM, le Parc Naturel Marin de Mayotte et l'Université de Mayotte pour le financement du projet de thèse et des moyens humains et logistiques mis à disposition pour soutenir mes campagnes de terrain.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à mes directeurs et encadrant de thèse, Elliott Sucre, Damien Chevallier et Matthieu Jeanson. Merci. Bien que mes propos puissent être insuffisant pour exprimer réellement mes pensées, je vous dédie tout de même ces quelques lignes. Vous m'avez tellement apporté que je ne pourrais le résumer ici. En plus de partager avec passion et générosité vos connaissances dans vos domaines spécifiques, vous avez tellement enrichi et amélioré ma manière de me questionner et de penser la recherche. J'ai adoré votre respect mutuel pour les disciplines de chacun, mais aussi le respect que vous avez eu envers moi. Vous avez été d'une complémentarité idéale. J'ai une profonde estime pour chacun d'entre vous. Merci aussi pour votre écoute dans les moments difficiles. Matthieu, au cours de ces cinq dernières années, tu as été mon guide et tu le resteras. Tu m'as accordé ta confiance depuis le début. Grâce à toi, j'ai pu imaginer, construire et vivre la thèse de mes rêves. Je pars maintenant avec des souvenirs que je n'aurais jamais imaginé vivre un jour. Au-delà des compétences techniques que tu m'as enseignées, j'ai énormément appris auprès de toi sur la gestion du travail, me permettant pleinement de m'épanouir dans mon travail. Elliott, merci pour tous tes conseils si précieux tout au long de la thèse. À travers eux, tu m'as appris à réfléchir différemment, en donnant une toute nouvelle dimension à mes travaux et à ma manière d'appréhender les questions que je me pose. J'ai énormément muri dans mes réflexions auprès de toi. Damien, merci de m'avoir transmis ta passion débordante pour les tortues marines, tout en respectant ma sensibilité, surement excessive et incontrôlée. Merci pour les merveilleux moments à Saziley, tous les kilomètres parcourus sans jamais réussir à rivaliser avec ta vitesse de pointe. Merci de m'avoir formé à l'écologie et pour tous tes conseils qui m'ont appris à prendre plus de hauteur sur ce que je faisais.

Je remercie mes trois stagiaires, Solana, Lucas et Cyrielle. Vous avez été d'une aide inestimable. Merci Solana, ma toute première stagiaire. Tes compétences en GNSS et géodésies ont été précieuses pour démarrer cette thèse. Merci à toi Lucas, tout le travail que tu as fourni sur les inondations et les œufs m'ont grandement permis d'avancer, bien que cela ait pu être un peu éprouvant à certains moments ! Merci à toi Cyrielle pour tout le dévouement que tu as montré

sur le terrain et en laboratoire, même si tu voyais des tortues imaginaires dans la nuit. Mais comme dirait Justine « *on n'est pas là pour être ici !* »

Je remercie l'association Les Naturalistes pour leur soutien tout au long de la thèse, à la fois logistique sur le terrain, mais aussi humain afin de venir compléter les équipes à Saziley. Merci particulièrement à Michel. J'ai vu ma toute première tortue avec toi en 2019 et tu m'as fait découvrir Saziley, une plage tellement incroyable. Merci pour tout l'apprentissage que tu m'as transmis sur la reconnaissance des traces et des pontes, merci pour ton savoir et ta passion des tortues.

Je remercie également l'association Oulanga Na Nyamba pour leur soutien sur le site de Papani. Merci particulièrement à François-Elie de m'avoir aussi transmis ton savoir puis sensibilisé sur les problématiques de braconnage et pour toutes tes observations de changements morphologiques à Papani. Merci pour ton aide précieuse sur le terrain à Saziley, ton expérience a été d'une très grande aide dans mes débuts. Merci à toi et à Jeanne de m'avoir intégré dans les différents groupes de travail ce qui m'a permis d'échanger avec des acteurs du territoire et d'en apprendre toujours davantage sur les tortues marines.

Je remercie ainsi tous les acteurs « tortues » du territoire, lesquels se reconnaîtront, pour nos échanges et votre travail pour protéger les tortues marines. Je remercie particulièrement Cléa, pour toutes nos discussions passionnantes depuis le début de la thèse et de m'avoir formé et intégré au REMMAT.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon comité de thèse, ma référente Aurélie Celerier, Franck Dolique, Antoine Collin, Marc Girondot, Jean-Christophe Auget et Patricia Cucchi pour vos précieux conseils et votre écoute. J'ai grandement apprécié nos échanges. Vous m'avez donné beaucoup de force et de confiance à chaque réunion. Je tiens à remercier particulièrement Marc. Merci de m'avoir tant aidé pour les analyses statistiques sur R, domaine que j'ai découvert durant la thèse. Merci pour ta pédagogie, ta bienveillance et ton soutien.

Je remercie tous les collègues de l'université de Mayotte pour votre aide et votre soutien durant ces années. Merci Yann, homme poisson, pilote de bateau, de drone et le plus étonnant, scribe. Merci pour ton aide sur le terrain à la fois en géomorphologie et en biologie. Merci à toi Sarah, pour toutes les fois où tu m'as accompagnée sur le terrain, d'avoir tout simplement été la personne qui a permis que ma première campagne ait lieu et de m'avoir aidé en hydro. Au-delà de la thèse, je ne garde que de bons souvenirs à bord de notre bolide, fonçant à toute allure dans l'aventure du doctorat. Merci à toi Manu de m'avoir permis de vivre cette incroyable aventure à bord du Marion Dufresne, un rêve d'enfant, à la rencontre des chercheurs de MAYOBs et de Fani Maoré. Et merci à toi et aussi à Rémi pour votre aide en Machine Learning. Merci Charles, pour ton travail sur la deuxième campagne à Saziley et les nombreux bébés mesurés, nids excavés et aller/retour en bateau malgré des conditions pas toujours évidentes. Thibault, merci pour ton aide et tous les fous rires sur le terrain sans oublier nos folles soirées karaoké au Malgache. Merci à toi FX pour ton aide en photogrammétrie, Léma pour les statistiques, Marine en SIG et Zaina pour tes conseils et ton aide au laboratoire. Merci à tous les autres collègues et stagiaires de passage pour tous nos échanges, à la fois professionnelles et personnelles, votre

présence anime l'université et permet de se sentir bien au travail : Ali, Aline, Anaïs, Anliati, Audrey, Aurélien, Axel, Ayad, Batule, Chiraz, Claire, Clément, Damien, Dimitri, Esméralda, Fabien, Laura J, Laura M, Laura J, Lucie, Lysandre, Lyselle, Matthieu LD, Marc, Marie T, Marie G, Manon, Nicolas, Rachid, Sebastian, Simon, Sylvain, Thibaud, Thomas, Tiphaine, Valentin, Victoire, Victor, Yvan.

Je remercie toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin aux campagnes sur Saziley. Vous avez été plus d'une centaine et votre aide m'a tout simplement permis de concrétiser ce travail. Bien que je ne puisse tous vous nommer ici, sachez ma reconnaissance.

Merci à toi Amélie, depuis toutes ces années tu me soutiens dans mon travail avec toujours le sourire. J'entends encore tes rires avec Julie et ta bonne humeur dans les nuits de Saziley. Merci pour tout.

Je remercie mes voisins et amis, Amaury, Dao, Émilie, Fanny, Hélène, Marion, pour les fameux apéros du vendredi soir et tous les autres, de votre soutien particulier en fin de thèse et durant les barrages, qui m'ont tellement aidé à tenir. Merci pour votre écoute inconditionnelle et votre bienveillance. Vous avez été et vous êtes au top ! Sans oublier les Tsingoniens pour votre soutien, vos encouragements et nos franches rigolades !

Merci à Mamie Lucie, pour les nombreuses relectures et conseils. Pour toutes ces après-midis à relire et corriger mes écrits, accompagnés de discussions passionnantes. Merci à Audrey et Benoît pour votre accueil et tous les macchiato caramel.

Merci à ma famille et à ma belle-famille de votre soutien malgré la distance. Votre amour et votre intérêt pour mon travail m'ont donné et me donnent toujours beaucoup de force.

Enfin, merci à mon Cher et Tendre. Merci de m'avoir (encore) suivie à l'autre bout du monde dans mes délires, de respecter mes passions bien qu'elles ne soient pas les tiennes, de me soutenir malgré les longues heures à attendre, que je finisse mes journées toujours plus longues au fur et à mesure de mon avancement. Merci pour ton investissement à Saziley. Tes encouragements ont été d'une importance inestimable.

Encore merci à tous !

Avant-propos

Cette thèse rassemble deux blocs disciplinaires : la géomorphologie et la biologie. Souvent étudiés séparément, nous verrons à quel point ces domaines sont pourtant complémentaires. En respectant leurs spécificités théoriques, conceptuelles et méthodologiques, ce travail original adopte un nouveau regard de la géographie sur la conservation d'une espèce de tortue marine en danger d'extinction à l'échelle mondiale : la tortue verte, *Chelonia mydas*.

Le manuscrit de thèse s'articule autour de 7 chapitres, précédés d'une introduction présentant les objectifs de l'étude. Le chapitre 1 expose le contexte général, tandis que le chapitre 2 décrit les approches méthodologiques utilisées. Les chapitres 3, 4, 5 et 6 présentent les résultats des recherches sous forme de publications, dont les trois premiers sont rédigés en anglais. Les chapitres 3 et 4 sont des articles en révision dans les revues *Journal of Coastal Conservation* et *Endangered Species Research* respectivement. Le chapitre 5 concerne un article en cours de finalisation qui sera prochainement soumis dans la revue *Royal Society Open Science*. Le chapitre 6 (rédigé en français) est un article en préparation qui devrait être soumis dans la revue *Journal of Nature Conservation*. Une présentation générale des objectifs et des méthodologies utilisées sont résumés au début de ces 4 chapitres (3,4,5 et 6) puis les principaux résultats et les discussions avancées sont synthétisés à la fin. Le chapitre 7 propose une discussion générale. Une conclusion clôture ce manuscrit.

Sommaire

Introduction	11
CHAPITRE 1 - Contextes géomorphologiques & biologiques de l'étude.....	17
CHAPITRE 2 - Présentation des sites d'études & approches méthodologiques	73
CHAPITRE 3 - Morphological dynamics of green turtle nesting beaches: implications for conservation	109
CHAPITRE 4 - Environmental preferences of green sea turtle (<i>Chelonia mydas</i>) for egg-laying on a fringing reef pocket beach, Mayotte island	153
CHAPITRE 5 - Impact of marine flooding on green turtle's (<i>Chelonia mydas</i>) embryonic development: a geomorphological and hydrodynamical study on the field.....	189
CHAPITRE 6 - Prédiction des zones favorables au succès à l'émergence des tortues marines à l'aide des techniques des SIG et du <i>Machine Learning</i> : Développement d'une méthodologie appliquée à des fins de conservation	231
CHAPITRE 7 - Discussion générale	273
Conclusion & perspectives.....	301
Références	311
Liste des figures	345
Liste des tableaux	350
Table des matières	351
Annexes	358

Introduction

La biogéomorphologie est un domaine d'étude visant à examiner les interactions entre les processus physiques, les reliefs, les paysages et la distribution des espèces, leur développement, et les interactions entre les organismes (Viles 1988). Les espèces animales et végétales peuvent contribuer à la formation des paysages ou en modifier les processus physiques en œuvre. En retour, les caractéristiques du relief et son évolution conditionnent la répartition, le développement et les interactions entre espèces (Fig.1) (Coombes 2016a). Les échelles spatiales et temporelles des processus géomorphologiques et biologiques sont multiples, mais étroitement liées, complexifiant leurs études (Phillips 1995 ; Corenblit et *al.* 2011 ; Larsen et *al.* 2021). Coombes (2016b) et Viles (2020) soulignent la pertinence d'approfondir les recherches dans cette discipline et mettent en avant son rôle certain pour répondre aux questions liées à la conservation de la biodiversité.

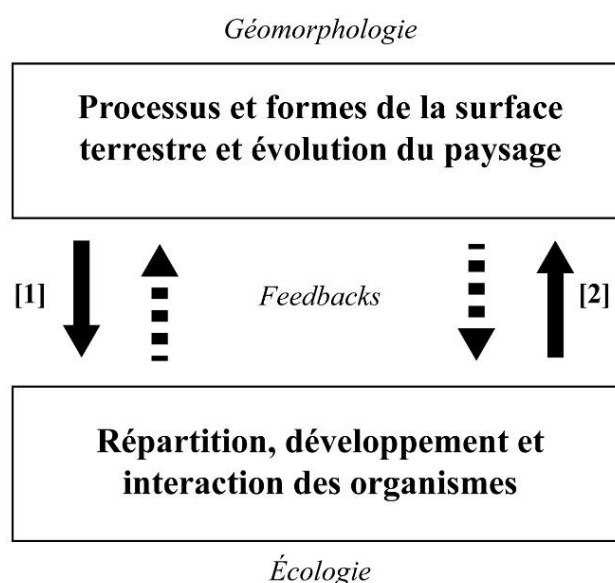


Figure.1. Schéma des interactions biotiques-abiotiques prises en compte par la biogéomorphologie reproduit et traduit de Coombes (2016a). [1] représente l'influence des processus géomorphologiques, des formes de relief et de la topographie sur l'écologie, [2] représente l'implication des micro-organismes, des plantes et des animaux dans la formation des formes du relief et des paysages au fil du temps. Les flèches en pointillés représentent les "rétroactions" biogéomorphologiques résultant de [1] et [2].

Les plages, milieu d'interface entre terre et mer, représentent un espace pour la nidification des tortues marines et constituent ainsi un support pour le renouvellement de ces populations. Exposées aux actions maritimes, éoliennes et continentales, les plages adoptent

des formes diverses, évolutives à de multiples échelles d'espace et de temps. L'équilibre de ces milieux singuliers tient à l'ajustement mutuel entre la morphologie et les forces hydrodynamiques et aérodynamiques structurant le transport sédimentaire (Wright & Thom 1977). Diverses interactions biogéomorphologiques vont se produire entre les processus géomorphologiques, les formes du relief et la topographie des plages sur l'écologie de reproduction des tortues marines.

Les tortues marines nidifient sur les plages, milieu dont les caractéristiques sont déterminées par les conditions environnementales des systèmes côtiers. Les femelles gravides sélectionnent l'emplacement de leur nid où elles déposeront leurs œufs. Ce choix est fondé sur la morphologie (Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil 2013 ; Silva *et al.* 2020), la végétation (Turkozán *et al.* 2011) et la sédimentologie de la plage (Mortimer 1990). Il est aussi guidé par un compromis essentiel : pondre à une distance assez éloignée du jet de rive pour éviter la perte du nid par érosion (Chevallier *et al.* 2023), tout en restant assez proche pour réduire le risque de dessiccation et de prédation (Wood & Bjørndal 2000). La localisation du nid sur la plage et sa profondeur, détermineront le micro-environnement¹ du nid et par conséquent, les conditions d'incubation (Ackerman 1997 ; Van De Merwe *et al.* 2005 ; Serafini *et al.* 2009). Cet environnement est essentiel pour le développement embryonnaire et doit répondre à une gamme étroite de température, d'humidité, de salinité, et d'échanges gazeux (O₂, CO₂) (Ackerman 1977; McGehee 1979 ; Lolavar & Wyneken 2020). Précisons que l'évaluation de la réussite de l'incubation passe par la quantification du succès à l'éclosion, c'est-à-dire du nombre de tortillons éclos par rapport au nombre d'œufs pondus et du succès à l'émergence qui correspond au nombre de tortillons qui ont émergé du sable par rapport au nombre d'œufs pondus.

Toutefois, la mobilité des plages peut conditionner et impacter la nidification et par conséquent le développement des embryons. Par exemple, certaines plages de ponte ont connu une réduction de l'espace disponible pour la nidification en raison d'une tendance à l'érosion à plus ou moins long terme (Coley & Smart 1992 ; Barnett *et al.* 2004 ; Mathenge *et al.* 2012 ; Fujisaki *et al.* 2018 ; Maneja *et al.* 2021), ou bien à la suite d'événements énergétiques ponctuels (Darsan *et al.* 2016 ; Mishra *et al.* 2021 ; Pradhan *et al.* 2022). Ce rétrécissement chronique ou événementiel, peut entraîner une baisse de la fréquentation des femelles sur ces plages (Mathenge *et al.* 2012 ; Mishra *et al.* 2021), ainsi qu'une diminution du succès de nidification (Coley & Smart 1992) ou encore une augmentation de la compétition intra-spécifique pour

¹ Environnement immédiat à petite échelle.

l'espace (Pradhan et *al.* 2022), conduisant ainsi à la destruction des nids par les congénères. En réponse à des changements morphologiques de la plage, les femelles peuvent aussi s'adapter en ajustant l'emplacement de leurs nids (Lum 2005 ; Péron et *al.* 2013 ; Yamamoto et *al.* 2015 ; Cuevas et *al.* 2021 ; Pradhan et *al.* 2022). Cependant, les œufs sont parfois pondus à proximité du jet de rive, en raison d'un relief trop abrupt bloquant leur ascension, ce qui peut augmenter alors le risque d'érosion ou d'immersion des nids (Fujisaki et *al.* 2018). Plusieurs études ont documenté la perte de nid par érosion (Chacón et *al.* 1996 ; Godley et *al.* 2002 ; Caut et *al.* 2010 ; Joseph et *al.* 2012 ; Darsan et *al.* 2016 ; Pradhan et *al.* 2022), dont certaines l'ont estimé entre 16 % et 60 % (Eckert & Eckert 1990 ; Patino-Martinez et *al.* 2008 ; Chevallier et *al.* 2023). De plus, l'immersion prolongée des nids entraîne une mortalité accrue des embryons (Foley et *al.* 2006 ; Pike et *al.* 2015 ; Limpus et *al.* 2020 ; Ware et *al.* 2021). Bien que l'érosion et l'inondation des nids soient dues à des phénomènes naturels, ces risques tendent à s'accroître en raison de l'urbanisation croissante des littoraux qui déstabilise l'équilibre sédimentaire des plages autant que l'élévation du niveau de la mer induite par le changement climatique. Toutefois, relativement peu d'études s'intéressent à ces facteurs de mortalités et les connaissances sur leurs impacts réels sont ainsi limitées.

Plus précisément, l'Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) prévoit une augmentation du niveau des océans entre 0,43 m à 1,10 m d'ici la fin du siècle (Oppenheimer et *al.* 2019). Les côtes de basses altitudes pourraient ainsi connaître des inondations plus fréquentes par la modification des conditions hydrodynamiques (Fish et *al.* 2005). De plus, l'effet combiné de l'anthropisation des côtes et de l'élévation du niveau des océans tend à réduire l'espace d'accommodation² des plages, un phénomène appelé "coastal squeeze" (Ponette 2013). La mobilité des plages se retrouve limitée et leur morphodynamique peut être modifiée. La dégradation, la réduction ou la perte des zones de nidification pourraient ainsi être des conséquences de ce phénomène (Mazaris et *al.* 2009 ; Varela et *al.* 2019). Les populations de tortues marines sont particulièrement vulnérables en raison de leur histoire de vie complexe, de leur cycle de vie mixte terrestre et marin, de leur maturité sexuelle tardive (Miller 1997) et de leur fidélité au site de nidification (Carr & Ogren 1960 ; Tucker 2010 ; Chevallier et *al.* 2020). Cette vulnérabilité est accentuée par le fait que les femelles retournent nidifier sur leur plage de naissance (Allard et *al.* 1994 ; Lohmann et *al.* 2008). La disponibilité et la viabilité des plages

² Espace disponible pour le dépôt des sédiments.

de ponte, c'est-à-dire propice au développement embryonnaire, constituent ainsi des enjeux majeurs pour la protection, la conservation et/ou le rétablissement de ces populations.

Dans ce contexte, ce travail de thèse a pour objectif **d'améliorer notre compréhension des interactions existant entre la dynamique du système plage, la nidification des femelles gravides et le succès à l'émergence des tortues marines, à plusieurs échelles temporelles. Nous visons, *in fine*, à évaluer la capacité des plages à assurer leur fonction de support pour la nidification des tortues marines**, c'est-à-dire, leur capacité à fournir des conditions environnementales favorables à la nidification et aux succès d'éclosion et d'émergence.

Notre étude a été réalisée sur les tortues vertes à Mayotte (France, océan Indien), une espèce classée « en danger d'extinction » à l'échelle mondiale par l'International Union for Conservation of Nature (IUCN) (Seminoff et *al.* 2015) et réévaluée récemment en « moins préoccupant » à l'échelle du Sud-Ouest de l'Océan Indien (SOOI) (Bourjea & Dalleau 2023). Mayotte représente un lieu particulièrement intéressant à plusieurs titres, pour étudier les interactions biogéomorphologiques entre les plages et les tortues marines. Tout d'abord, c'est une île volcanique bordée de récifs coralliens dont les côtes d'accumulation sont des plages de poche relativement courtes, d'orientation diverses sur le pourtour de l'île. Les dynamiques morphologiques saisonnières se caractérisent par des rotations de plage ou des mouvements transversaux (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Charroux et *al.* 2024). De plus, l'île a connu un événement sismo-volcanique exceptionnel à partir de mai 2018 en raison de la déflation d'un réservoir magmatique, se traduisant par un essaim sismique et la formation d'un nouvel édifice volcanique sous-marin, situé à 40 km à l'est de Mayotte (Lemoine et *al.* 2020 ; Feuillet et *al.* 2021 ; REVOSIMA 2024). Ce phénomène a également entraîné une déformation de la surface avec un déplacement de l'île vers l'est, compris entre 21 et 25 cm, ainsi qu'un affaissement vertical de 10 à 19 cm selon les côtes (Grandin et *al.* 2019), avec, en conséquence, une élévation relative du niveau marin (Fig.2). Un ralentissement de ces déplacements a été observé en avril-mai 2019 et depuis fin 2020, les signaux ne montrent plus aucun déplacement (REVOSIMA 2024). Le taux de subsidence se stabilise désormais autour de $0,19 \pm 0,06 \text{ mm.an}^{-1}$, reflétant les valeurs enregistrées sur le long terme (Camoin et *al.* 1997). Les réponses morphologiques des systèmes littoraux mahorais suite à cette rapide élévation du niveau moyen des mers ont fait l'objet de quelques études (Jeanson et *al.*, 2021 ; Charroux et *al.*, 2024). Les premiers résultats de ces travaux n'ont pas permis de mettre en évidence des changements majeurs dans les dynamiques littorales. Cependant, des phénomènes de *overwash* ont été observés plus

fréquemment et les côtes basses sont désormais régulièrement inondées lors des grandes marées de vives-eaux.

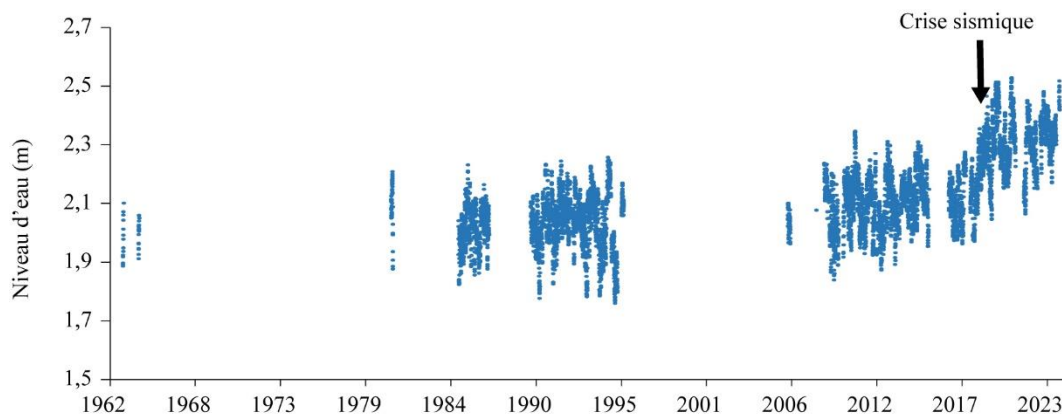


Figure.2. Niveau moyen journalier du niveau marin à la station marégraphique de Dzaoudzi. Source Sonel – REFMAR.

Afin de répondre à notre objectif, les différents axes de recherche menés au cours de ce travail de thèse sont guidés par plusieurs questions :

1. Quelles sont les dynamiques morphologiques et l'évolution à court (< 3 ans) et long termes (> 60 ans)³ des plages de ponte de Mayotte ?
2. Comment la dynamique des plages influence-t-elle la distribution des nids et dans quelles mesures ces derniers sont exposés à l'érosion ?
3. Quelles sont les préférences environnementales qui guident les femelles dans leur choix d'emplacement de ponte et comment ce dernier influence-t-il la profondeur des nids ?
4. Les nids sont-ils exposés aux inondations et dans quelles mesures celles-ci impactent-elles le développement embryonnaire, le succès à l'éclosion et à l'émergence ?
5. Quels autres facteurs environnementaux, évalués *in situ*, influencent le succès à l'émergence ?
6. Les femelles nichent-elles majoritairement dans les secteurs identifiés comme étant les plus favorables au succès à l'émergence ?

L'ensemble des chapitres ont été structurés autour de ces questions de recherche. Le **chapitre 1** expose le contexte général de l'étude, permettant de poser les concepts et

³ Classification selon Crowell et *al.* (1993).

connaissances fondamentales sur la dynamique des plages et l'écologie de reproduction des tortues marines que nous avons mobilisés. Le **chapitre 2** présente les sites d'étude et les approches méthodologiques employées. Il apporte certaines informations complémentaires utiles aux articles présentés ensuite. Dans le **chapitre 3**, nous exposons les premiers résultats, portant sur les tendances évolutives à long terme des plages de nidification et l'étude morphodynamique réalisée sur deux sites entre 2020 et 2022. Ce travail permet d'évaluer la disponibilité des plages pour la ponte, l'impact des dynamiques morphologiques sur la distribution des nids à l'échelle saisonnière et de quantifier la perte des nids par érosion à l'échelle d'une période d'incubation. D'autres facteurs peuvent être à l'origine de la perte des nids comme nous l'avons spécifié et sont directement liés à l'emplacement du nid déterminé par les femelles lors de la ponte. Ainsi, nous avons préalablement étudié la distribution des nids et des préférences environnementales des tortues vertes pour la nidification à l'échelle de deux saisons de ponte, les résultats sont présentés dans le **chapitre 4**. Le **chapitre 5** s'intéresse plus particulièrement aux mesures relatives aux inondations dans des nids de tortues vertes, étant donné le contexte spécifique de l'île et leur impact sur le développement embryonnaire, le succès à l'éclosion et à l'émergence. Enfin, dans le **chapitre 6**, nous présentons des résultats combinant un grand nombre de données environnementales visant à expliquer plus largement les principaux facteurs responsables des faibles succès à l'émergence enregistrés sur la plage lors de notre étude. Nous évaluons si les femelles nichent préférentiellement dans les secteurs les plus favorables à la réussite de l'incubation par l'intermédiaire de la prédiction du succès à l'émergence sur la plage, basée sur une méthode de « machine learning », associée à la distribution des nids issue des données du chapitre 4. Enfin, une **discussion générale** synthétise et met en perspective les résultats marquants obtenus selon les différents axes de recherche, puis une **conclusion** clôture le manuscrit et met l'accent sur les avancées scientifiques de cette étude.

CHAPITRE 1

Contextes géomorphologiques & biologiques de l'étude

Partie I – Géomorphologie et dynamique des plages de poche récifales : notions fondamentales et état des connaissances sur les systèmes de plages mahoraises.

Partie II – Écologie des tortues vertes, des généralités au contexte régional et local.

Introduction

Ce travail de thèse explore des interactions entre les plages, leurs formes et leurs dynamiques à diverses échelles de temps et la nidification des tortues vertes de Mayotte. Afin de poser convenablement le contexte de l'étude et définir les termes que nous allons régulièrement employer, nous avons divisé ce chapitre en deux parties distinctes. Dans un premier temps le fonctionnement des systèmes côtiers, la morphodynamique des plages puis les spécificités relatives aux plages de poche en contexte récifal seront résumés. Dans un second temps, un état des connaissances sur le système plage/récif corallien des plages mahoraises sera présenté. La deuxième partie de ce chapitre concerne l'écologie de reproduction des tortues vertes et se divisera en trois sous-parties. Dans la première sous partie, des généralités sur le cycle de vie et la reproduction des tortues vertes seront décrites. Dans la deuxième sous partie, un état des connaissances sur le cycle de vie, des menaces et des mesures de conservation sera exposé d'abord à l'échelle régionale du Sud-Ouest de l'Océan Indien (SOOI), puis dans une troisième sous partie, plus spécifiquement à Mayotte.

Partie I. Géomorphologie et dynamique des plages de poche récifales : notions fondamentales et état des connaissances sur les systèmes de plages mahoraises.

I-1. Synthèse du fonctionnement des systèmes des plages de poche en contexte récifales

I-1.1. Concept du système côtier

La combinaison des actions maritimes, éoliennes et continentales, dont les caractéristiques sont dépendantes des conditions atmosphériques, vont définir les formes et la morphologie des côtes ainsi que leur évolution à diverses échelles spatiales et temporelles. Wright & Thom (1977) développent le concept de morphodynamique afin de mieux appréhender ce système, qui correspond aux interactions et aux changements mutuels entre la morphologie et les forces hydrodynamiques et aérodynamiques impliquant le mouvement des sédiments. Masselink et *al.* (2011) ont reconsidéré le schéma conceptuel du système côtier présenté dans la figure 1.1 à partir des travaux de Wright & Thom (1977) et de Cowell & Thom (1994).

Premièrement, tous ces auteurs précisent que les **conditions environnementales** représentent le cadre, les conditions limites du système côtier, dans lequel les processus morphodynamiques vont se produire mais se trouvent à l'extérieur du système. Ces conditions sont responsables des variations géographiques et temporelles des caractéristiques morphologiques des littoraux. Quatre grands facteurs cadrent l'évolution morphologique des côtes, 1) la **géologie**, qui correspond aux limites solides et l'état morphologique préexistant, 2) les **activités humaines**, un facteur de forçage apparu récemment, créant de nouvelles limites solides, 3) la nature et l'abondance des **sédiments** disponibles pour produire une réponse morphologique et former les reliefs, dont l'origine est diverse : marine, fluviale, terrestre ou biologique, autant de provenances diversifiant leurs propriétés physiques, chimiques et granulométriques, 4) les **forces externes**, d'origines atmosphériques, vents côtiers et climats, terrestres, écoulements fluviaux et marins, vagues, marées et courants, dont les variations

d'ampleur et de fréquence fourniront plus ou moins d'énergie à l'établissement des formes morphologiques et la capacité à les faire évoluer.

Deuxièmement, le système côtier se structure autour de quatre composantes, correspondant au flux d'énergie et de matière. Les **processus** représentent l'énergie et la matière qui transitent dans le système par le transport, l'érosion ou le dépôt des sédiments. Les forces externes hydrodynamiques et aérodynamique sont les processus côtiers les plus importants et structurants. Le **transport sédimentaire**, correspond à l'interaction entre un fluide en mouvement et la matière non consolidée par le jeu des contraintes de cisaillements. Le système peut perdre ou gagner des sédiments produisant ainsi des schémas d'érosion ou d'accrétion, dont la quantification s'effectue à travers un bilan sédimentaire. La **morphologie** représente le relief du système dont les variations spatiales et temporelles sont causées par l'érosion ou le dépôt de sédiment. La **stratigraphie** correspond à l'enregistrement temporelle des couches de sédiments accumulés à l'intérieur des morphologies. Les différents compartiments sont interdépendants par rétroaction et permettent de maintenir le système en équilibre. Wright & Thom (1977) soulignent que cette approche peut être appliquée à toutes les échelles de temps, de l'instantané au Quaternaire, et à une variété de systèmes de dépôts côtiers, des plages aux deltas.

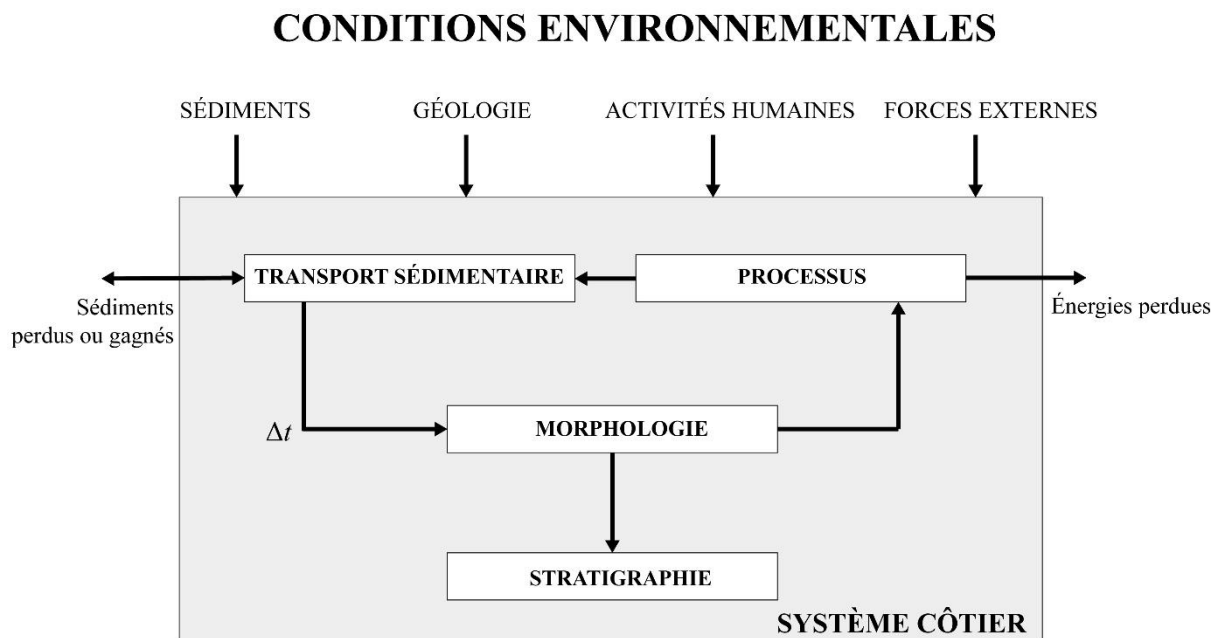


Figure.1.1. Composantes impliquées dans la morphodynamique côtière de Masselink et *al.* (2011), schéma modifié d'après Cowell & Thom (1994). Δt fait référence à la dépendance du temps dans l'évolution de la morphodynamique côtière.

Précisons que les transferts sédimentaires sont limités dans l'espace et s'effectuent à l'intérieur de cellules hydro-sédimentaires, correspondant à un espace où les sédiments se déplacent (Bowen & Inman 1966 ; Carter & Woodroffe 1994 ; Bray *et al.* 1995 ; Rosati 2005 ; Masselink *et al.* 2011). Carter & Woodroffe (1994) considèrent que la côte est une série de cellules ouvertes à l'apport d'énergie mais relativement fermées aux transferts des sédiments.

I-1.2. Morphodynamique des plages

Parmi les environnements côtiers, les plages correspondent à des côtes d'accumulation ou de dépôt. Elles représentent des espaces d'accueils où les sédiments sont déposés par les vagues ou les fleuves le long des rivages dont les limites se situent entre le niveau de marée basse de vive eau jusqu'au changement topographique relevé en haut de plage, limite de la zone du *swash*, à l'intérieur des terres où la végétation est permanente (Masselink *et al.* 2011 ; Short & Jackson 2013). L'évolution morphologique des plages dépend majoritairement des actions marines, par l'intermédiaire des courants littoraux qui orientent le transport sédimentaire où l'ensemble des processus seront influencés par les conditions météorologiques et des limites solides géologiques ou des aménagements anthropiques (Short 1991 ; Masselink *et al.* 2011 ; Short & Jackson 2013 ; Jackson *et al.* 2005). Les plages prennent de multiples formes, directement en lien avec les différents régimes morphodynamiques qui existent et varient dans le temps (Wright & Short 1984 ; Cowell & Thom 1994 ; Short 1996 ; Short & Jackson 2013), présentés dans la figure 1.2.

Cowell & Thom (1994) indiquent que l'échelle de temps instantané se réfère aux évolutions morphologiques des plages qui se produisent au cours d'un cycle d'agents de forçages tels que les vagues ou les marées. À l'échelle de l'événement, les plages évoluent en raison d'un événement unique tel qu'une tempête ou bien en réponse aux variations saisonnières des forçages externes. Les évolutions côtières des échelles ingénieures impliquent une évolution des conditions limites du système. Les changements aux échelles des temps géologiques se déroulent sur des décennies à des millénaires et correspondent à l'évolution des forces motrices du niveau marin, du climat et de la tectonique.

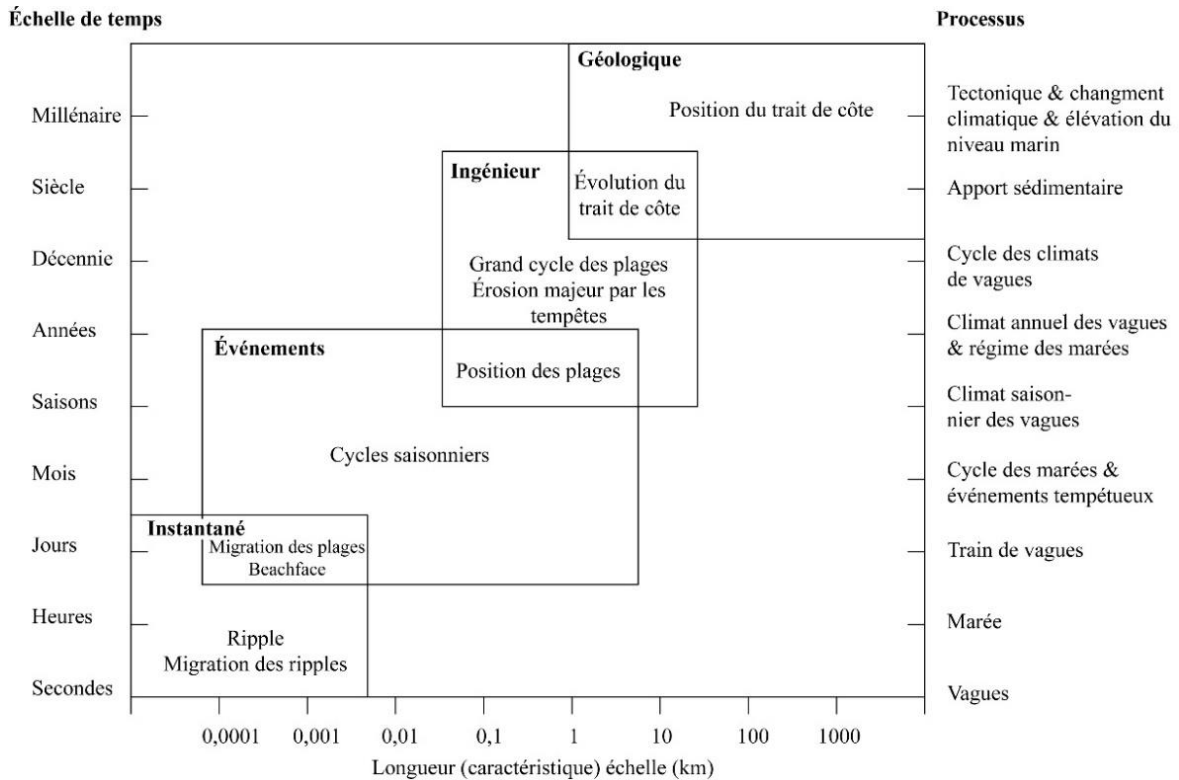


Figure.1.2. Les relations entre les échelles des caractéristiques des côtes sédimentaires et leurs variations temporelles divisées en quatre échelles spatio-temporelles majeures. Graphique reproduit de Cowell & Thom (1994) et Short & Jackson (2013).

Les plages évoluent aussi à diverses échelles spatiales. Du large jusqu'à l'arrière-plage, les morphologies et leurs évolutions sont variables, en lien avec les conditions hydrodynamiques. Afin de mieux les appréhender, on peut diviser la côte en compartiments (Fig. 1.3). Du large vers la côte, la houle se propage et la profondeur d'eau va progressivement diminuer à l'approche du rivage. Les frottements induits par l'augmentation de la bathymétrie vont atténuer une partie de son énergie, diminuer sa longueur d'onde et sa vitesse jusqu'au point de déferlement (Hamm *et al.* 1993). Ces processus se produisent sur l'avant-côte, qui correspond à la zone d'influence des vagues sur le transport sédimentaire. À l'intérieur de ce compartiment, se trouve la zone de surf qui désigne l'espace de déferlement des vagues. Ce déferlement peut prendre diverses formes en fonction de la morphologie de plage rencontrée (Wright & Short 1984). Lorsque les vagues approchent du rivage, le déferlement et l'énergie induite poussent les masses d'eau et forment ce que l'on appelle « la langue de *swash* », ou le jet de rive dont l'épaisseur diminue en remontant vers le haut de la plage (Raubenheimer & Guza 1996). La hauteur maximale atteinte par le jet de rive est communément appelée *run-up*. Ces processus s'effectuent dans la zone de *swash*, dont les limites spatiales sont évolutives,

et correspondent à la partie de la plage alternativement submergée sur des échelles temporelles de groupe de vagues (Masselink et *al.* 2011 ; Chen et *al.* 2023). Enfin, l'arrière-plage représente une zone stable, non affectée par le *run up*.

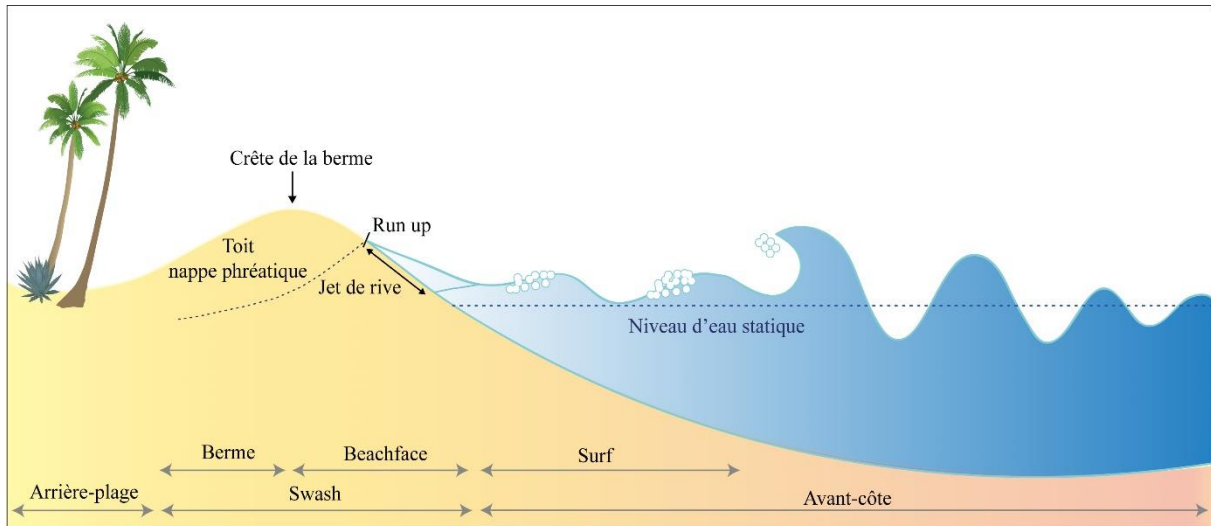


Figure.1.3. Schéma des différents compartiments d'une plage, présentant ainsi les notions employées dans cette étude.

Comme nous l'avons précisé, les différents compartiments vont connaître des morphologies et des évolutions diverses en fonction des conditions environnementales du système côtier associé. Nous allons particulièrement décrire ici, pour les besoins de l'étude, la zone de *swash*. Elle représente un espace à la jonction entre les actions marines et la terre, dont les diverses formes seront sensibles aux variations des conditions hydrodynamiques, marées et houles, créant des ajustements morphologiques réguliers. La délimitation de la zone de *swash* est variable dans le temps, étroitement liée au cycle tidal. Le transport sédimentaire s'effectue par la remontée des vagues, appelé *uprush* et par le retrait du jet de rive appelé *backwash* (Hughes et *al.* 1997). Parmi les morphologies typiques de la zone de *swash* : le *beachface* et la berme. Premièrement le *beachface* présente un profil relativement abrupte soumis aux processus de *swash* dont l'équilibre tient à l'asymétrie entre le déplacement des sédiments vers la terre et la force opposée régit par la gravité pour déplacer les sédiments vers la mer, dépendant de la taille des sédiments (Masselink et *al.* 2011). Les profils du *beachface* peuvent passer d'une forme concave ou escarpée à une forme convexe en relation avec les variations des conditions énergétiques (pour davantage de détail sur la morphodynamique de la zone de *swash*, consulter par exemple Masselink & Puleo (2006)). La berme correspond à la section presque plane située à l'intérieur des terres par rapport au *beachface*. La berme est une forme d'accrétion qui résulte

de l'accumulation de sédiments à l'extrémité terrestre de l'influence des vagues et qui est séparée du front de mer par la crête de la berme (Masselink et *al.* 2011). La présence d'une berme agit comme une barrière naturelle contre l'action du *swash*, protégeant l'arrière-plage (Baldock et *al.* 2005). L'*overwash*, c'est-à-dire le dépassement de la berme par le *run up*, sera le vecteur de la croissance verticale de la berme par le dépôt des sédiments, ou bien son érosion (Hine 1979; Baldock et *al.* 2005, 2008 ; Donnelly 2007 ; Jensen et *al.* 2009).

Dans la zone de *swash*, il se produit également des interactions entre le jet de rive et la nappe phréatique par l'intermédiaire de l'infiltration et de l'exfiltration de l'eau. L'oscillation du toit de la nappe phréatique suit le cycle tidal associé secondairement au *run-up* (Ravindran et *al.* 2023), processus présenté dans la figure 1.4. Lorsque la marée monte, l'eau de la langue de *swash* s'infiltré progressivement dans le sable provoquant l'élévation du toit de la nappe phréatique jusqu'à ce qu'elle atteigne le point de saturation (Nielsen 1990 ; Gourlay 1992 ; Raubenheimer et *al.* 1999 ; Masselink et *al.* 2011). L'infiltration de l'eau dans la nappe phréatique dépend de la pente de la plage et des propriétés des sédiments, qui déterminent la porosité et la perméabilité du sable de la plage et donc la vitesse d'écoulement horizontal (Nielsen 1990 ; Gourlay 1992 ; Kasenow 2002 ; Hsieh et *al.* 2015 ; Ravindran et *al.* 2023). En marée descendante, la nappe phréatique suit le niveau de la mer à la même vitesse au départ, puis ralentit progressivement, ce qui entraîne la formation d'un front d'infiltration (*seepage face*). À marée basse, la nappe phréatique continue de baisser alors que le niveau marin a atteint son niveau maximal le plus bas (Duncan 1964 ; Nielsen 1990 ; Masselink et *al.* 2011). Lorsque la marée remonte, la nappe phréatique continue de baisser pour atteindre son niveau maximal le plus bas. Puis progressivement, l'eau du *swash* s'infiltré et le niveau du toit de la nappe phréatique remonte (Duncan 1964 ; Nielsen 1990 ; Masselink et *al.*, 2011).

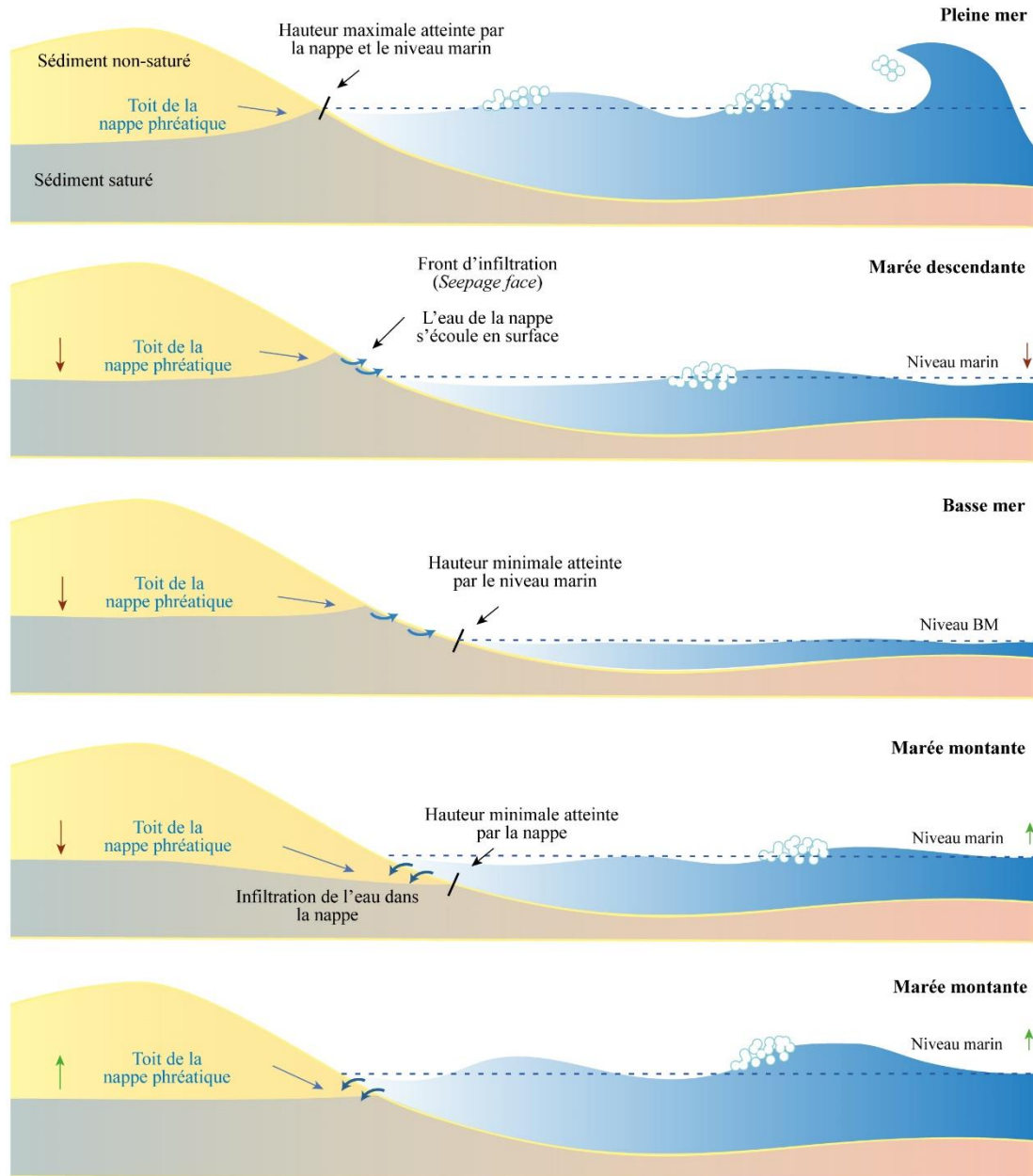


Figure.1.4. Schéma de l'oscillation du toit de la nappe phréatique en fonction du cycle tidal, modifié d'après Degryse-Kulkarni (2003).

I-1.3. Particularité des plages de poche en contexte récifal

I-1.3.1. Plages de poche

Les plages de poche sont caractérisées par leur longueur relativement courte, plus ou moins encaissées entre deux promontoires rocheux. Les changements morphologiques et le transport sédimentaire seront conditionnés par l'orientation des houles incidentes (Hsu & Evans 1989 ; Daly et *al.* 2011 ; Horta et *al.* 2018 ; Gallop et *al.* 2020 ; Risandi et *al.* 2020), qui vont

plus ou moins se réfracter en perdant une partie de leur énergie (Bowman *et al.* 2009), selon la surface, l'orientation et le degré d'indentation des promontoires (Bowman *et al.*, 2009, 2014 ; Fellowes *et al.*, 2019 ; Klein *et al.*, 2002). En ce sens, ils vont jouer un rôle protecteur pour les côtes sous le vent et créer une graduation de l'énergie résiduelle le long de la plage par la réfraction des vagues (Klein *et al.* 2002 ; Daly *et al.* 2014 ; Fellowes *et al.* 2019, 2022). À travers la diversité des formes, d'orientation, de profondeur des promontoires, les réponses morphologiques seront singulières pour chaque plage et ainsi difficile à prévoir (Fellowes *et al.* 2019).

Cependant, divers auteurs ont observé une rotation saisonnière des plages de poche, où les sédiments se déplacent longitudinalement d'une extrémité à l'autre de la plage, réduisant ainsi alternativement leur largeur. Cette évolution morphologique est influencée par les changements directionnels de la houle incidente, ainsi que par la longueur et l'orientation des plages (Masselink & Pattiaratchi 2001 ; Klein *et al.* 2002 ; Short 2003 ; Ranasinghe *et al.* 2004; Martins & de Mahiques 2006 ; Anthony *et al.* 2011 ; Daly *et al.* 2011 ; Bryan *et al.* 2013 ; Turki *et al.* 2013 ; Di Luccio *et al.* 2019 ; Castelle *et al.* 2020 ; Robinet *et al.* 2020 ; Asselot & Brander 2023). D'autres mouvements morphologiques ont été relevés tels que des dynamiques transversales (Daly *et al.* 2011 ; Jeanson *et al.* 2019). La morphologie de l'avant plage, et l'orientation des promontoires peuvent également induire des courants de retour appelés *megarips* lors de conditions énergétiques plus intenses pouvant conduire à une érosion, avec un temps de récupération plus important (Short 2003 ; Loureiro *et al.* 2012a). Des courants de retour moins érosifs ont également été signalés par Horta *et al.* (2018) et Asselot & Brander (2023).

Les transferts de sédiments entre plages riveraines sont limités en raison de la présence de ces promontoires (Storlazzi & Field 2000 ; Dehouck *et al.* 2009 ; Loureiro *et al.* 2012b). Dans certains cas, aucune perte sédimentaire n'est relevée dans le système plage (Klein *et al.* 2002 ; Jeanson *et al.* 2019). Dans d'autres cas, le transport sédimentaire peut se réaliser hors des promontoires, appelé « contournement de promontoire » en raison du faible degré d'échancrure de la plage, d'une forte obliquité des vagues ou en raison de l'élévation du niveau des marées (Short 2003 ; McCarroll *et al.* 2018 ; Castelle *et al.* 2020 ; King *et al.* 2021). Les variations morphologiques observées sur ce type de plage peuvent ne pas suivre une tendance saisonnière ou annuelle. Les conditions météo-marines peuvent engendrer des dynamiques morphologiques variables en raison de ce système contraint (Short 2003).

I-1.3.2. Plages en contexte récifal

La présence de récifs coralliens sur le pourtour des plages va jouer un rôle majeur sur leur évolution par la modification des conditions hydrodynamiques. Le maintien de ces côtes singulières tient à l'équilibre entre les processus biologiques et physiques assurant à la fois le développement des récifs et l'ajustement morphologique des plages (Masselink et *al.* 2014).

Les récifs coralliens correspondent à des structures calcaires issues de la production de carbonate de calcium par les colonies de coraux, qui vivent en symbiose avec les zooxanthelles (Goreau et *al.* 1979 ; Sorokin 2013 ; Masselink et *al.* 2014). Le développement des coraux est contraint par les conditions environnementales du milieu, les zooxanthelles étant particulièrement sensibles à la température et à la disponibilité en lumière (Kleypas et *al.* 1999). Pour ces raisons, les récifs coralliens se développent principalement dans la zone intertropicale entre 29° de latitude nord et 31° de latitude sud, notamment dans la province Indo-Pacifique et en Atlantique dans les Caraïbes (Spalding & Grenfell 1997 ; Spalding et *al.* 2001 ; Masselink et *al.* 2014). La formation des récifs coralliens, selon l'hypothèse de Charles Darwin (1842) et complétée par d'autres auteurs (Daly 1910 ; Fairbridge 1950 ; Stoddart 1969 ; Purdy 1974 ; Woodroffe & McLean 1994 ; Droxler & Jorry 2021 ; Liu et *al.* 2022), viendrait de l'édification d'une île volcanique dont la subsidence a permis le développement d'un récif frangeant. Au fur et à mesure que l'île volcanique s'enfonce et s'érode, le récif corallien continue de se développer et se détachera progressivement des terres à mesure de la subsidence de l'île. Un lagon se formera séparant le récif-barrière de la côte. Lorsque l'île volcanique est entièrement sous les eaux, il ne reste que les formations récifales, formant ainsi un lagon sans île, appelé atoll. Toutefois, la formation des atolls modernes du Quaternaire ne serait pas tous expliquée par la subsidence de l'île volcanique concernée mais plutôt par des reliefs à fond plat relativement proches de la surface lors d'une période de faible fluctuation du niveau des océans et d'un climat propice (Droxler & Jorry 2021).

Bien que différents types de formations coralliennes existent, elles présentent une morphologie commune, décrite par Battistini et *al.* (1975) (Fig.1.5). En ce qui concerne particulièrement la morphologie des récifs frangeants, premièrement, le front récifal est une brusque rupture de pente où se trouve la plus grande diversité et abondance de coraux en raison du brassage important des vagues incidentes favorisant leur présence. Deuxièmement, le platier récifal est la partie la plus large du récif corallien constitué d'un dallage cimenté et en raison de l'exposition des coraux à marées basses, leur présence est réduite. Cette partie peut se diviser

en deux zones distinctes : le platier interne, en pente douce, est caractérisé par l'alternance de coraux vivants et morts puis le platier externe se présente en plate-forme subhorizontale, et constitué de coraux morts et d'accumulations détritiques et sableuses (Nicet et *al.* 2012 ; Andrefouet 2014). Troisièmement, dans la zone arrière-récif, il est possible de trouver un chenal d'embarcation correspondant à une accumulation sédimentaire entre le platier et la plage où des herbiers peuvent s'établir. Le développement des récifs coralliens est très limité dans cette zone en raison du faible brassage de l'eau par les vagues et de l'apport de sédiments terrigènes par la proximité avec la terre. Enfin, la plage où il est possible de voir des formations locales de grès de plage, appelé aussi *beachrock* résultant de la cimentation du sable ou des débris coralliens.

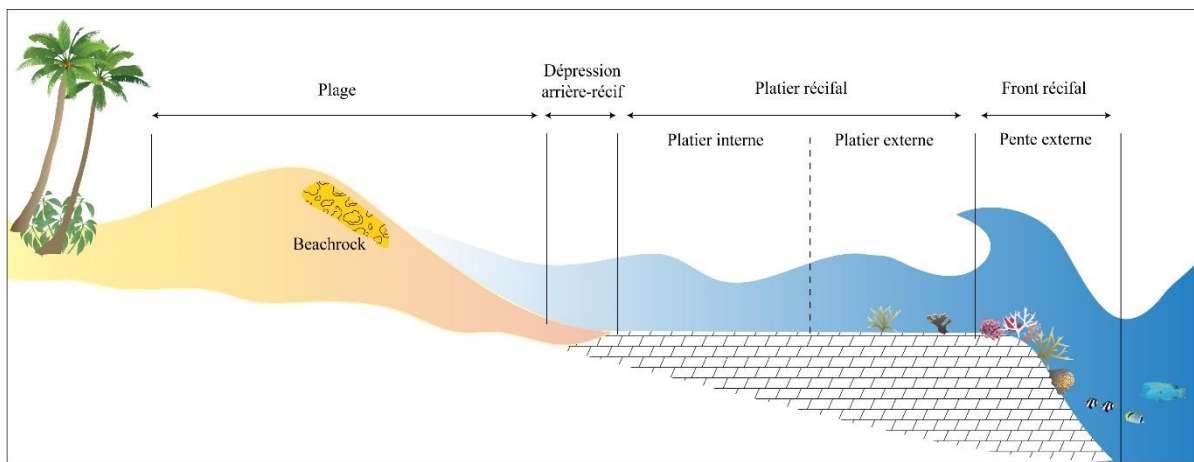


Figure.1.5. Schéma de la morphologie d'une plage bordée d'un récif frangeant d'après Battistini et *al.* (1975).

La présence d'un récif corallien va modifier l'hydrodynamisme affectant les plages. Ces structures bioconstruites vont constituer une barrière protectrice (Frihy et *al.* 2004 ; Elliff & Silva 2017 ; Martins et *al.* 2019) où d'importantes quantités d'énergie des vagues peuvent être dissipées (Young 1989 ; Gourlay 1994 ; Lugo-Fernández et *al.* 1998 ; Frihy et *al.* 2004 ; Kench & Brander 2006 ; Kench et *al.* 2006 ; Jeanson et *al.* 2013, 2016 ; Ruiz de Alegria-Arzaburu et *al.* 2013 ; Costa et *al.* 2016 ; Lentz et *al.* 2016 ; Martins et *al.* 2019), abritant ainsi le littoral adjacent de changements morphologiques majeurs (Frihy et *al.* 2004 ; Martins et *al.* 2019 ; Reguero et *al.* 2018 ; Mariño-Tapia et *al.* 2014). Lorsque la houle incidente atteint les récifs coralliens, les vagues déferlent au niveau du front récifal en raison du changement abrupt de la bathymétrie, dissipant ainsi leur énergie. La hauteur des vagues diminue progressivement à mesure de leur propagation sur le platier par le jeu des forces de frottement du fond qui atténuent

d'avantage leur énergie (Kono & Tsukayama 1980 ; Hearn 1999 ; Lowe et *al.* 2005 ; Harris et *al.* 2015 ; Costa et *al.* 2016 ; Lentz et *al.* 2016). La quantité d'énergie atteignant le récif est déterminée par la profondeur de l'eau ; plus le niveau d'eau est faible, plus l'atténuation énergétique des vagues sera importante et en ce sens, l'énergie résiduelle atteignant les plages sera faible (Kench & Brander 2006 ; Péquignet et *al.* 2011 ; Storlazzi et *al.* 2011 ; Taebi & Pattiaratchi 2014 ; Harris et *al.* 2015 ; Jeanson et *al.* 2016). Les variations du niveau d'eau proviennent des effets de la marée, des caractéristiques des vagues incidentes associées aux conditions météorologiques dont la hauteur des vagues, les ondes de tempêtes, etc. (Gourlay 1996 ; Lowe et *al.* 2005). En ce sens, il existe des variations saisonnières des conditions d'atténuation énergétiques en lien avec les conditions atmosphériques (Kench et *al.* 2009a, b ; Kench & Mann 2017). L'atténuation de l'énergie va également dépendre de la morphologie du récif, en fonction de la largeur du platier récifal, de la pente externe et de la hauteur du récif (Kench & Brander 2006 ; Ruiz de Alegria-Arzaburu et *al.* 2013 ; Costa et *al.* 2016 ; Baldock et *al.* 2020) et ainsi que l'abondance et des espèces de coraux déterminant leur rugosité (Reguero et *al.* 2018 ; Baldock et *al.* 2020).

L'évolution morphologique des plages sera dépendante de l'énergie résiduelle des vagues incidentes qui conditionnera le transport sédimentaire (Ogston et *al.* 2004 ; Storlazzi et *al.* 2011). Les plages bordées de récifs coralliens seraient plus stables que les plages exposées, dénuées de récifs (Martins et *al.* 2019). Toutefois, comme nous l'avons spécifié, en fonction des différents paramètres influençant l'atténuation énergétique des vagues, les plages vont connaître des évolutions morphologiques différentes. Par exemple, Escudero et *al.* (2021) ont révélé que les plages bordées de platiers récifaux plus étroits et plus profonds présentent des taux d'érosion plus élevés. Lors d'événements énergétiques plus intenses tels que les cyclones ou les tempêtes tropicales, la présence des récifs vont aussi permettre de limiter leur impact sur les plages (Perry et *al.* 2014 ; Cuttler et *al.* 2018 ; Yao et *al.* 2018).

Cependant, le changement climatique associé à l'acidification des océans, peut entraîner une réduction de la couverture corallienne (Pandolfi et *al.* 2011 ; Spalding & Brown 2015 ; Hoegh-Guldberg et *al.* 2017). La mortalité des coraux entraîne une réduction de l'atténuation énergétique des vagues incidentes en raison de la diminution de la rugosité. Les forces de frottement sont réduites et la hauteur des vagues et du *run-up* augmentent ce qui peut favoriser l'érosion des plages adjacentes (Sheppard et *al.* 2005 ; Storlazzi et *al.* 2011 ; Quataert et *al.* 2015 ; Reguero et *al.* 2018). L'augmentation du niveau des océans pourrait aussi provoquer une plus grande remise en suspension des sédiments ce qui augmenterait la turbidité de l'eau, une

modification du transport sédimentaire et en ce sens, changer les modèles d'érosion et d'accrétion des plages limitrophes (Ogston & Field 2010 ; Storlazzi et *al.* 2011 ; Grady et *al.* 2013).

I-1.3.3. Plages de poche en contexte récifal

La littérature sur l'étude des plages de poche en contexte récifal est relativement limitée. L'évolution des plages de poche bordées de récifs coralliens est conditionnée par l'énergie résiduelle des vagues incidentes et le degré d'enfoncement de la plage (Jeanson et *al.* 2013). De par leur contexte morphologique singulier, ce type de plage récifal peut connaître des variations morphologiques saisonnières en lien avec la direction des houles (Norcross et *al.* 2002 ; Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Risandi et *al.* 2020 ; Charroux et *al.* 2024). Toutefois leur évolution sur le long terme est stable et les volumes sédimentaires restent conservés (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Risandi et *al.* 2020).

I-2. Contexte des plages récifales de Mayotte : état des connaissances

I-2.1. Caractéristiques physiques et environnementales

Mayotte est un département français d'outre-mer depuis 2011 et fait géologiquement partie de l'archipel des Comores, comprenant les îles de Mohéli, d'Anjouan et de Grande Comore. Située dans l'océan Indien à l'entrée septentrionale du canal du Mozambique, l'île est la plus orientale de l'archipel, à 300 km au nord-ouest de la côte malgache et à 450 km environ des côtes du Mozambique (Fig. 1.6). D'une superficie de 374 km², Mayotte se compose de deux îles principales : Grande Terre et Petite Terre (Fig. 1.6). L'île est entourée par un récif-barrière presque continu de 157 km de circonférence et d'une largeur maximale de 2km. La barrière récifale renferme un lagon de 1 500 km² qui atteint une profondeur de 30 à 40 m en moyenne. En raison du relief de l'île, qui se caractérise par une alternance de monts dont l'altitude maximale s'élève à 660 m (Mont Bénara), les activités humaines se concentrent sur la bande côtière. La topographie et la présence des récifs coralliens sur le pourtour de l'île résultent d'une histoire géologique complexe associée au climat tropical humide et maritime qui a érodé les reliefs au cours du temps, façonnant le paysage actuel de Mayotte.

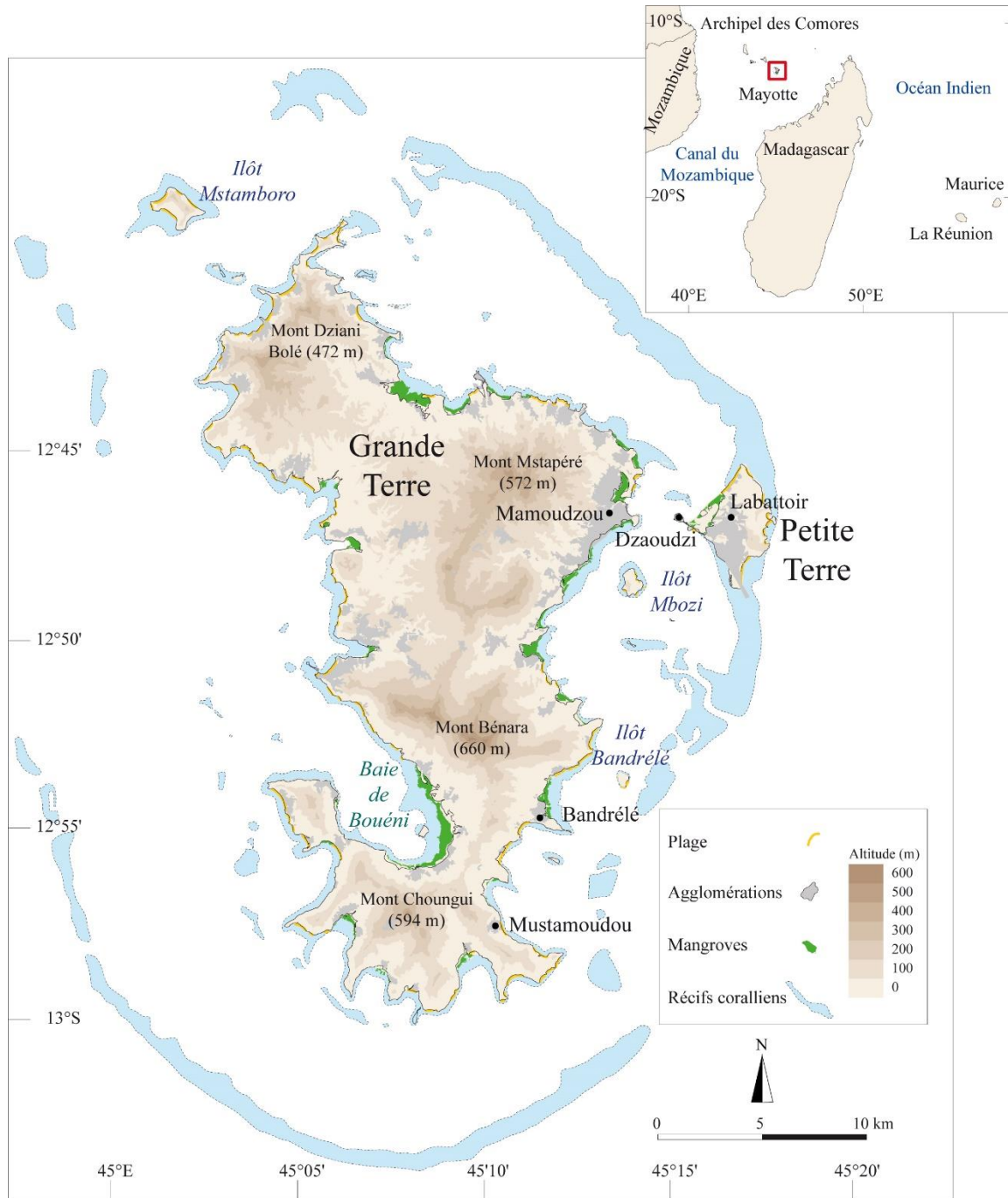


Figure.1.6. Localisation de Mayotte et présentation des caractéristiques physiques.

I-2.1.1. Formation géologique et volcanisme de l'archipel des Comores

La formation des îles de l'archipel des Comores est complexe et l'ensemble des événements géologiques et tectoniques à l'origine de ces îles volcaniques ne sont pas encore tous appréhendés, mais ont fait l'objet de nombreuses études (Hajash & Armstrong 1972 ;

Emerick & Duncan 1982 ; Emerick 1985 ; Nougier et *al.* 1986 ; Debeuf 2004 ; Michon 2016 ; Famin et *al.* 2020 ; Tzevahirtzian et *al.* 2021 ; Boymond et *al.* 2022 ; Thinon et *al.* 2022 ; Bordenca et *al.* 2023). L'archipel des Comores représente les sommets émergés d'une ride sous-marine qui sépare le bassin de Somalie du Canal du Mozambique, formé à la suite de la rupture du Gondwana (Cox 1992 ; Reeves & De Wit 2000 ; König & Jokat 2010 ; Leinweber & Jokat 2012), puis par la migration de Madagascar vers le sud le long de la faille de Davies, au cours du Jurassique moyen au Crétacé (Bunce & Molnar 1977 ; Scrutton et *al.* 1981 ; Reeves & De Wit 2000 ; Vormann et *al.* 2020). Mayotte est la plus ancienne des îles, datée à moins de 10 millions d'années (-Ma), puis Mohéli et Anjouan à -3,5 Ma et -5 Ma respectivement et enfin, l'île de Grande Comore aurait émergé à -0,13 Ma (Hajash & Armstrong 1972 ; Emerick & Duncan 1982 ; Nougier et *al.* 1986 ; Debeuf 2004 ; Michon 2016).

Plusieurs théories sont avancées pour expliquer la formation de l'archipel, comme l'existence d'un point chaud (Hajash & Armstrong 1972 ; Emerick & Duncan 1982 ; Emerick 1985 ; Debeuf 2004). Les datations rapportées par les différents auteurs et le relief des îles correspondent aux stades d'érosion des volcans de points chauds (Darwin 1842), depuis Mayotte vers la Grande Comore (Fig. 1.7a). D'autres études penchent plutôt sur une déformation lithosphérique dans le contexte général du rift est-africain (Nougier et *al.* 1986 ; Debeuf 2004 ; Michon 2016). Toutefois, les recherches récentes tendent à conclure que l'origine de l'archipel serait liée à une plaque naissante entre celle du Lwandle et de Somalia (Fig. 1.7b) (Famin et *al.* 2020 ; Lemoine et *al.* 2020 ; Feuillet et *al.* 2021 ; Thinon et *al.* 2022).

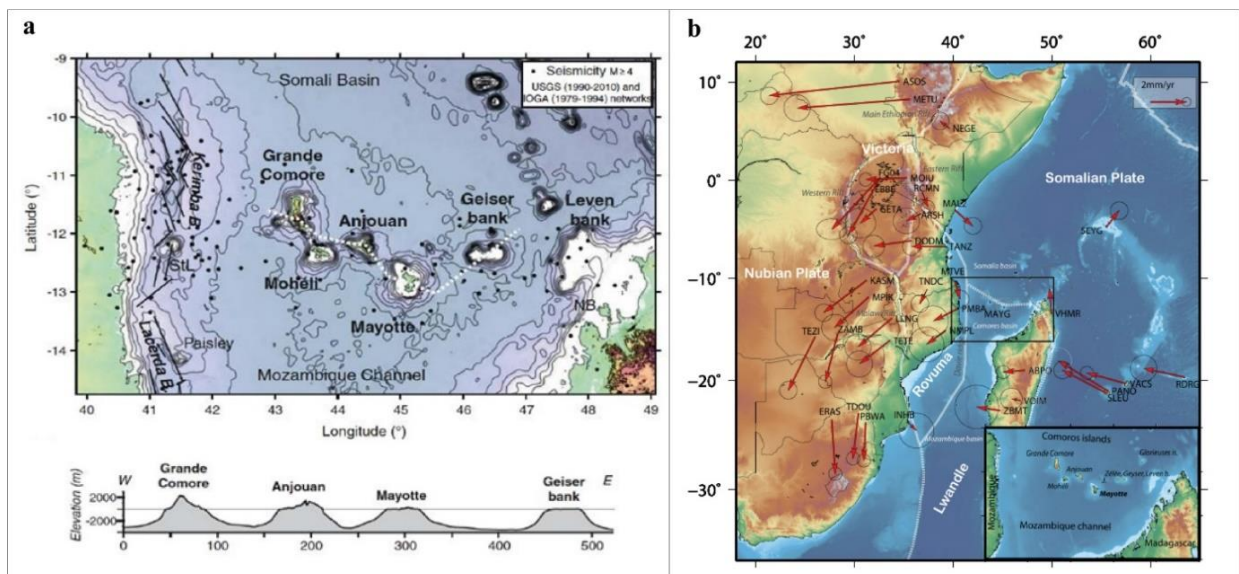


Figure 1.7. Présentations graphiques et cartographiques des théories avancées pour expliquer l'émergence de l'archipel des Comores. a) Altitude des îles de l'archipel des Comores et du banc de Geiser, issue de Michon (2016), b) situation de l'archipel des Comores sur la limite des deux plaques Somalia et Lwandle d'après Lemoine et *al.* (2020).

I-2.1.2. Volcanisme de Mayotte

L'île de Mayotte est un volcan bouclier qui repose sur un fond marin à plus de 3000 m de profondeur. La première activité magmatique de Mayotte aurait débuté à -20 Ma selon Michon (2016) puis réévaluée à -26 Ma et -27 Ma par Masquelet et *al.* (2022). Deux massifs volcaniques se forment à l'origine de Grande Terre vers -15 Ma, dont l'éruption du volcan méridional s'est produite à -10 Ma, puis celle du volcan septentrional à partir de -8 Ma (Debeuf, 2004). Par la suite, des coulées de lave différenciées forment des dômes phonolitiques à -3,3 Ma (Nougier et *al.* 1986), et de -750 000 ans à -7 000 ans, l'activité devient explosive où des éruptions phréatomagmatiques, à l'origine de l'émergence de Petite Terre, percent le récif corallien et forment des cratères de type maars (Debeuf, 2004). Par la projection de matériaux et d'écoulements de ponce et de cendre, des anneaux de tufs vont s'édifier. Au cours de ce temps, des éruptions de type strombolien se produisent également, érigeant des cônes de scories (Emerick & Duncan 1982 ; Nougier et *al.* 1986 ; Debeuf 2004 ; Lacombe et *al.* 2024). Bien que l'activité volcanique soit aujourd'hui à l'arrêt, des dégagements gazeux d'origine magmatique sont observables au niveau du lac Dziani Dzaha et sur le platier récifal au sud de Petite Terre (Liuzzo et *al.* 2023).

I-2.1.3. Récifs coralliens et formation du lagon

Les récifs coralliens se seraient formés premièrement sur le pourtour de l'île à la suite des deux premières éruptions volcaniques (Guilcher et *al.* 1965). Par le processus naturel décrit par Darwin associé aux fluctuations du niveau marin, un récif-barrière s'est formé au cours du temps. Pendant le Pléistocène, le climat a connu de fortes variations ce qui a eue pour conséquence une oscillation importante du niveau marin, asséchant à plusieurs reprises le lagon de l'île (Guilcher et *al.* 1965). Les récifs ont alors été érodés par l'action des fleuves, créant une morphologie karstique de pitons et de dolines puis des vallées se sont creusées dans le lagon jusqu'à la barrière externe, formant les actuelles passes (Guilcher et *al.* 1965). Au cours de la dernière période glaciaire, mieux connue par la communauté scientifique, le niveau marin était à 115 m en dessous du niveau actuel. L'élévation progressive du niveau des océans par le réchauffement de l'atmosphère, fut d'environ 19 mm.an⁻¹ entre 11,6 et 9,6 Ka BP (*Before Present*), puis de 6 mm.an⁻¹ à 9 mm.an⁻¹ entre 10 et 8 Ka BP environ, de 1,1 mm.an⁻¹ à 3 mm.an⁻¹ entre 8 et 7 Ka BP, et enfin de 0,9 mm.an⁻¹ à 7 Ka BP (Zinke et *al.* 2001 ; Camoin et *al.* 2004). Les récifs actuels auraient commencé à se développer entre 8 à 9 Ka BP, et leur croissance a

suivi l'élévation progressive du niveau marin (Camoin et *al.* 2004). Zinke et *al.* (2001) et Camoin et *al.* (2004) ont démontré que le niveau des mers s'est stabilisé entre 3 à 2,5 Ka BP, permettant également de stabiliser la croissance des récifs coralliens. La subsidence naturelle de l'île est estimée à $0,19 \pm 0,06 \text{ mm.an}^{-1}$ (Camoin et *al.* 1997).

I-2.1.4. Activité volcanique récente

Depuis mai 2018, Mayotte connaît une activité sismo-volcanique intense où 32 séismes de magnitude supérieure à 5 ont été enregistrés, dont le plus important fut le 15 mai 2018 à une magnitude de 5,9 (Lemoine et *al.*, 2020). Deux essaims sismiques distincts ont été identifiés, dont les épicentres se trouvent à l'est de Petite-Terre entre 5 et 15 km (essaim sismique principal), et à 25 km (essaim sismique secondaire), dont les profondeurs sont comprises entre 25 et 50 km (REVOSIMA 2024). Ces essaims se situent le long d'alignement de cônes volcaniques, où un nouveau volcan sous-marin, Fani Maoré, fut découvert à l'extrémité est au cours de campagnes océanographiques (Fig.1.8).

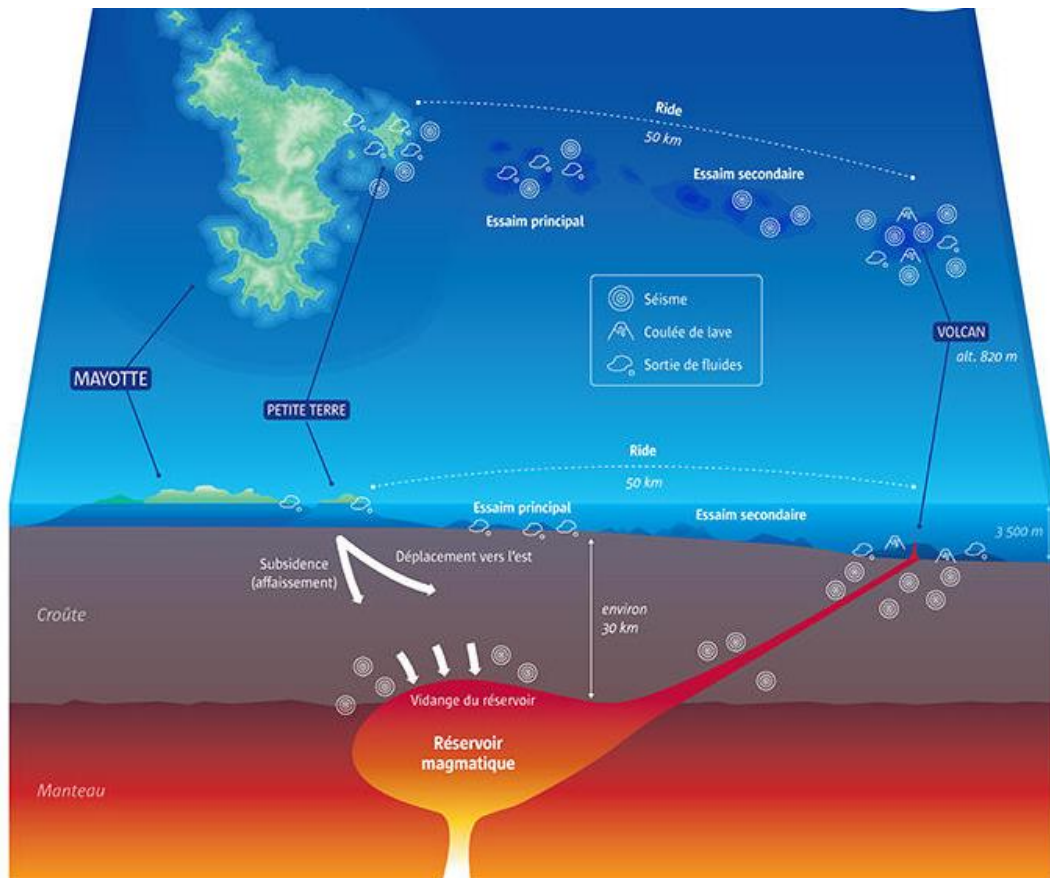


Figure.1.8. Schéma illustrant la théorie de la déflation d'un réservoir magmatique par Julien Tredan-Turini depuis Escalón (2023).

En raison de la déflation d'un réservoir magmatique, ce volcan sous-marin s'est érigé à 40-60 km à l'est de l'île de Petite Terre, à une profondeur de 3 000 mètres, atteignant 820 mètres de haut et 5 km de large (Cesca et *al.* 2020 ; Lemoine et *al.* 2020 ; REVOSIMA 2024). Le volume émis de lave a été estimé à 6,55 km³ depuis le début de l'éruption qui a probablement commencé le 18 juin 2018 (Cesca et *al.* 2020), ou le 3 juillet 2018 selon Lemoine et *al.* (2020). Événement inédit à l'échelle mondiale (Feuillet et *al.* 2021), la naissance de ce nouvel édifice volcanique et la déflation du réservoir magmatique associée ont provoqué une déformation de la surface (REVOSIMA 2024). Un déplacement vers l'est de l'île compris entre 21 et 25 cm et un affaissement vertical de 10 à 19 cm selon les façades de l'île ont été enregistrés (Fig.1.9) (Grandin et *al.* 2019).

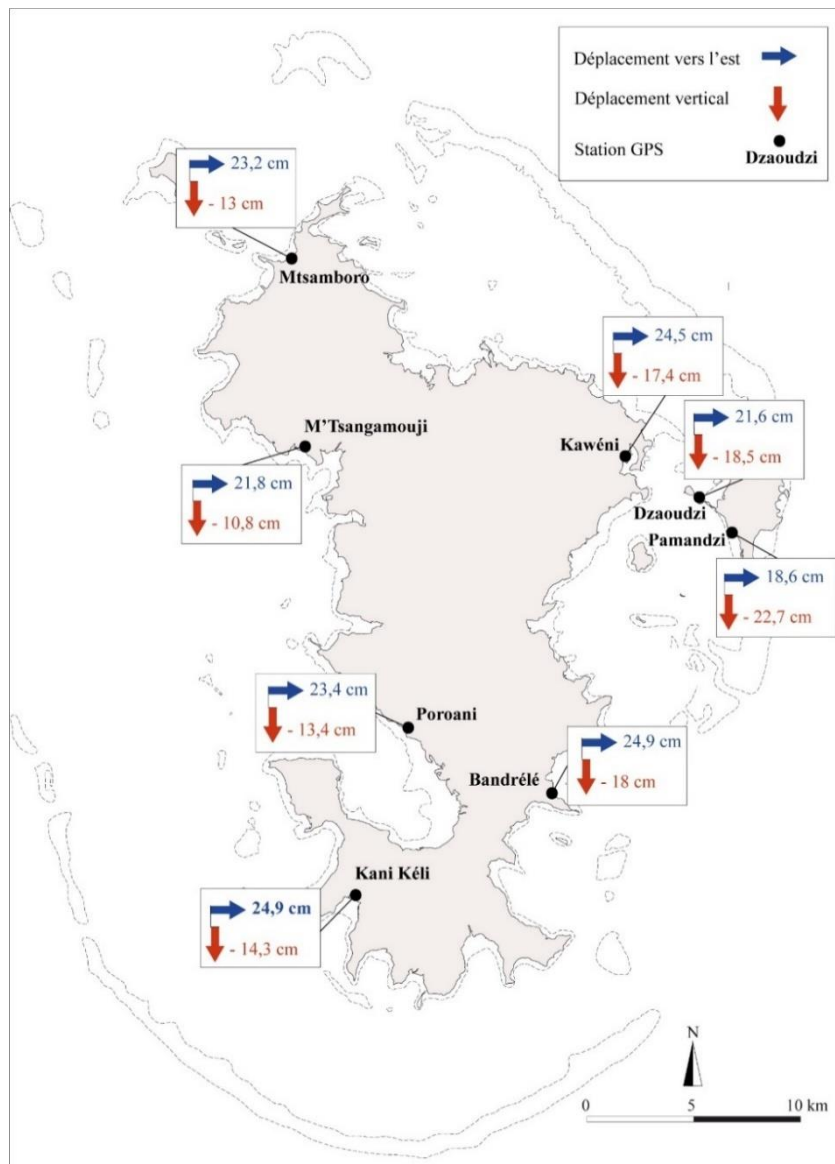


Figure.1.9. Déplacement vers l'est et un déplacement vertical des stations GPS d'après les données de Grandin et *al.* (2019).

Cette subsidence a eu pour conséquence une élévation relative du niveau de la mer. D'après les données enregistrées par le marégraphe de Dzaoudzi, la moyenne du niveau d'eau avant subsidence (de 2008 à avril 2018) était de 2,10 m et a enregistré une hausse de 19 cm après la crise sismique (2018 à 2022). Un ralentissement des déplacements a été observé en avril-mai 2019 et depuis fin 2020, les signaux n'en montrent plus aucun (REVOSIMA 2024). Depuis juillet 2018, le nombre de séismes a fortement diminué, mais une sismicité continue persiste. Des panaches acoustiques et des anomalies géochimiques ont aussi été détectés dans la colonne d'eau au niveau de la structure volcanique du Fer à Cheval, située sur l'essai sismique principal (REVOSIMA 2024). Bien que l'éruption de Fani Maoré soit probablement arrêtée, la situation pourrait évoluer en raison de cette activité sismique persistante et de ces émissions de fluides.

I-2.1.5. Paysages actuels

Soumis au climat chaud et humide, les reliefs ont été érodés et altérés sous différents processus physiques et chimiques au cours des temps géologiques. Ainsi, l'ensemble de l'île présente une morphologie de reliefs volcaniques anciens (Debeuf 2004). La géomorphologie de l'île se structure autour des crêtes du Nord (Mont Dziani Bolé), du massif du centre (Mont Mtsapéré jusqu'au Mont Combani), du massif du Bénara (Fig. 1.10a), et du Mont Choungui au Sud (Fig. 1.10b). Les formes de relief rencontrées se caractérisent par des cratères d'explosion tels que le système de maars de Moya à Petite Terre partiellement érodé par l'érosion marine (Fig. 1.10c), ou par des dômes de scories (Fig. 1.10d). Les formations superficielles de l'île sont constituées de latérites, issues de l'altération des roches volcaniques dont plusieurs produits tels que des allotérites, saprolites évoluées, saprolites de transition, sont identifiées sur l'île dont les origines dépendent de la roche mère et du niveau d'érosion (Nehlig et *al.* 2013). Les sols rouges et orangés colorent notamment le paysage de Mayotte, formant dans certains cas des badlands appelés Padza. En Petite Terre, ce sont les falaises jaunâtres qui nuancent le littoral, correspondant à des dépôts partiellement altérés (Fig. 1.10c).

Une érosion régressive est à l'origine des côtes dentelées, formées de caps et de presqu'îles (Nehlig et *al.* 2013). Des mangroves se sont installées dans les baies les plus échancrées (Fig. 1.10e) dont la plus importante se situe dans la baie de Bouéni (Fig. 1.10b). Entre les pointes rocheuses, des plages se sont accumulées (Fig. 1.10a). Les récifs coralliens

marquent le paysage maritime et épousent les plages mahoraises. La barrière externe est entrecoupée de passes dont la passe « S » (Fig. 1.10f). Le lagon est caractérisé par la présence d'îlots rocheux volcaniques (Fig. 1.10g) ou coralliens, mais aussi sableux qui se découvrent pour la plupart à marée basse (Fig. 1.10h).



Figure 1.10. Photographies du paysage mahorais. a) Presqu'île de Bouéni avec au fond, le Mont Bénara, b) le Mont Choungui, c) partie est de Petite Terre avec le système de maars de Moya et le lac Dziani Dzaha, d) partie ouest de Petite Terre où les cônes de scories sont visibles, e) mangrove de Tsingoni, f) la passe en S, g) l'îlot Bandrélé, h) l'îlot de sable blanc au large de la pointe Saziley. (Cliché S.Morisseau).

I-2.2. Forçages météo-marins

I-2.2.1. Climat tropical humide et maritime

Du fait de sa situation géographique, Mayotte est soumise à un climat tropical humide et maritime. Ce climat se caractérise par l'alternance d'une saison humide et pluvieuse en été austral (*Kashkasini*) entre le mois de décembre et de mars, puis d'une saison sèche de juin à septembre, lors de l'hiver austral (*Kussini*). Deux intersaisons effectuent la transition, *Matulahi* d'avril à mai et *M'gnombéni* d'octobre à novembre. Les variations de température entre les deux saisons sont faibles avec les maximales atteignant régulièrement 30/32°C et les minimales 21/25°C en fonction des saisons. L'humidité est en moyenne de 85%. Les précipitations s'élèvent en moyenne à 1500 mm par an mais des disparités sur l'ensemble du territoire sont notables, le nord connaît une pluviométrie plus importante en raison du relief (Fig.1.11).

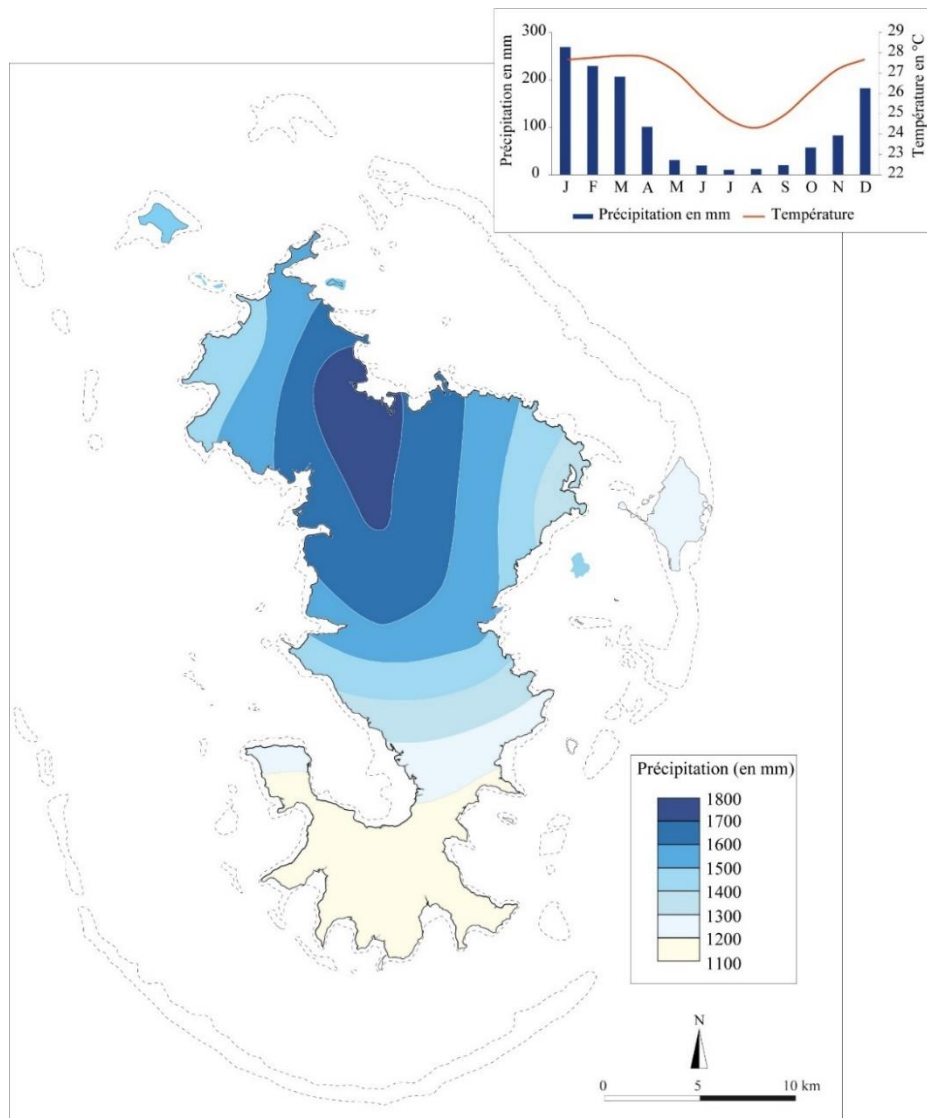


Figure.1.11. Pluviométrie de Mayotte et diagramme ombrothermique sur les données de 1981 à 2010 (source MétéoFrance).

Les conditions climatiques sont gouvernées par la position de la Zone de Convergence Inter Tropicale (ZCIT) qui oscille entre le 15°N et 20°S, ceinturée par deux anticyclones. Lors de la saison humide, la ZCIT se trouve au sud de Mayotte. Les vents chauds et humides de mousson soufflent sur l'archipel pouvant ponctuellement générer des vents violents et des dépressions tropicales et plus rarement des cyclones. Le cyclone tropical Kamisy (1984) caractérisé par des vents violents (148 km/h), est le plus récent à avoir impacté directement Mayotte. Dans certains secteurs, 90% des maisons et des cultures ont été détruites. Lors de la saison sèche, qui s'étend du mois de juin au mois d'octobre, la ZCIT se trouve au nord de l'équateur. L'île est ainsi sous l'influence de l'anticyclone des Mascareignes et des vents d'alizés. Les températures sont plus fraîches et les précipitations plus faibles et il n'est pas rare de rester plusieurs semaines sans pluie (MétéoFrance).

I-2.2.2. Régime des vents

Le régime des vents est conditionné par les saisons. La figure 1.12 expose les vitesses et directions de vent moyennes selon les saisons sèches ou humides, entre octobre 2020 et septembre 2022, période de notre étude.

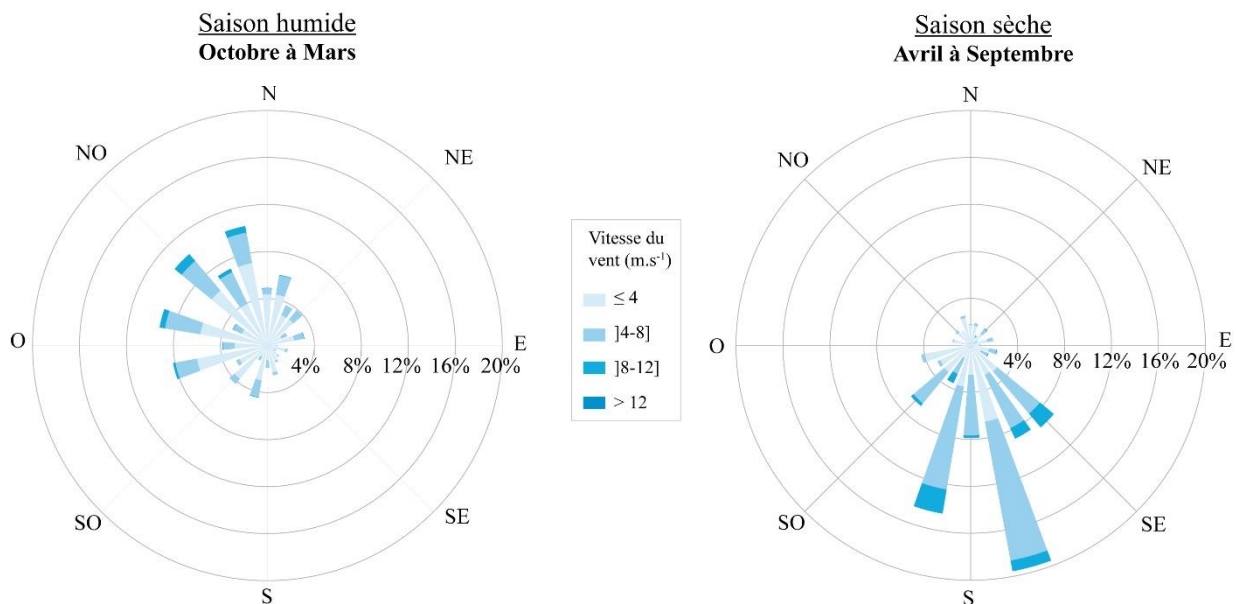


Figure.1.12. Moyenne des vents saisonniers entre septembre 2020 et octobre 2022. Données issues de la station météorologique de Pamandzi (MétéoFrance).

En saison humide (octobre à mars), les vents sont de provenance nord-ouest (26%) majoritairement et soufflent en moyenne à 3,2 m.s⁻¹. Les vents les plus forts se produisent au

cours du mois de janvier et février à hauteur de 3,42 m.s⁻¹ et 3,63 m.s⁻¹ respectivement. En saison sèche (avril à septembre), les alizées soufflent de provenance sud-ouest à sud-est (57%) à une vitesse moyenne de 4,43 m.s⁻¹. Les vitesses maximales des vents se produisent au cours du mois de juin avec une moyenne de 5,43 m.s⁻¹ et au mois de juillet, de 5,22 m.s⁻¹. Ce régime de vent est représentatif des normales de saison (Jeanson et *al.* 2019).

I-2.2.3. Hydrodynamisme

L'hydrodynamisme du lagon est sous l'influence d'une marée semi-diurne, à marnage mésotidal avec un niveau d'eau moyen de 3,20 m en période de vive-eau (Tableau 1.1). Des inégalités peuvent atteindre 0,20 m pour les basses mers et 0,60 m pour les hautes mers et peuvent être enregistrées au sein d'une même journée. Suite à la subsidence rapide de l'île en raison de la naissance du volcan sous-marin, le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) n'a pas remis à jour les valeurs des différents niveaux d'eau étant donné les activités sismiques encore persistantes sur l'île. En ce sens, ces chiffres avancés peuvent évoluer à l'avenir.

Tableau 1.1. Niveau de marée de Dzaoudzi. Source SHOM.

	Niveau d'eau (m)	Référence altimétrique (SHOM 53)
Niveau des plus hautes mers astronomiques (PHMA)	4,30	2,51
Niveau des pleines mers de vives-eaux (PMVE)	3,70	1,92
Niveau des pleines mers de mortes-eaux (PMME)	2,80	1,02
Niveau moyen (NM)	2,13	0,35
Niveau des basses mers de mortes-eaux (BMME)	1,45	-0,33
Niveau des basses mers de vives-eaux (BMVE)	0,50	-1,28
Niveau des plus basses mers astronomiques (PBMA)	0,08	-1,70

L'environnement océanique proche de Mayotte est dominé par des houles modérées (1-2 m) pouvant connaître ponctuellement des épisodes de plus haute énergie (3-4 m) en lien avec le passage de cyclones ou des épisodes de houles australes (Jeanson et *al.* 2019). Le schéma saisonnier de l'alternance des vents se reflète également dans l'agitation du lagon. En saison humide, les vents de moussons engendrent des vagues modérées, de provenance nord-ouest à nord-est, exposant le nord de l'île. Le sud de l'île est soumis aux alizés qui génèrent des vagues plus énergétiques de provenance sud à sud-est (60%) en relation avec l'augmentation des

vitesses du vent. Mayotte est aussi exposée aux houles plus longues, provenant du nord et du sud de l'océan Indien (Jeanson et *al.* 2013). Comme Mayotte est entourée par un récif frangeant et par un récif-barrière entrecoupé de passes, le complexe récifo-lagonaire va induire un hydrodynamisme particulier à la fois sur les courants des marées et sur l'énergie des vagues affectant les plages. Cette architecture récifale est, par conséquent, structurante dans le transport sédimentaire. L'hydrodynamisme dans le lagon de Mayotte est principalement gouverné par la marée, le vent et la houle océanique (Jeanson et *al.* 2013). Les flux de marées agissent comme des ondes qui se propagent dans le lagon (Chevalier et *al.* 2017). À marée haute, l'eau entre par les passes du nord pour sortir vers les passes du sud et l'inverse se produit à marée basse (Idier et *al.* 2008 ; Chevalier et *al.* 2017). À travers cette dynamique lagonaire particulière où les écoulements se réalisent principalement vers l'extérieur, l'eau est régulièrement renouvelée (Chevalier et *al.* 2017). Le récif barrière et les récifs frangeants vont dissiper une grande partie de l'énergie des vagues océaniques incidentes, l'intensité de cette atténuation sera plus ou moins importante en fonction de la rugosité et de la largeur des récifs coralliens (Jeanson et *al.*, 2013).

I.2.3. Système plage/récif corallien

Les plages de Mayotte représentent 19% des littoraux de l'île (Courteille et *al.* 2022). Relativement courtes, elles sont encaissées dans des baies de profondeur variable entre deux promontoires rocheux et se composent à la fois de sable corallien et volcanique dont les proportions peuvent grandement différer selon les sites. Courteille et *al.* (2022) ont démontré une stabilité relative des plages sur le long terme, avec toutefois des phénomènes d'accrétion et d'érosion sur certaines d'entre elles qui pouvaient être liés à des apports terrigènes en raison de l'érosion des sols et des événements plus énergétiques à l'origine de l'érosion des plages. Certaines d'entre elles ont présenté les deux cas de figures signifiant que ces événements pouvaient être périodiques et non représentatifs des tendances sur le long terme. Ainsi, les littoraux sableux mahorais ne sont pas soumis à des évolutions extrêmes, probablement en raison de la présence de récifs frangeants qui réduisent l'énergie des vagues incidentes et en l'absence d'événements de haute énergie (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Courteille et *al.* 2022). Toutefois, des dynamiques morphologiques saisonnières sont à l'œuvre en lien avec le schéma saisonnier des conditions de vent et de vague et de l'indentation des plages (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Charroux et *al.* 2024). Sur des plages peu encaissées s'opèrent une rotation longitudinale où des phases d'engraissement et d'érosion sont mesurées à leurs extrémités entre la saison

sèche et humide. Ces mouvements sédimentaires sont provoqués par le changement de direction de la dérive littorale essentiellement expliqué par un basculement de la direction des vents passant du secteur nord-nord-ouest en saison humide au secteur sud-sud-est en saison sèche. Toutefois, des différences morphologiques interannuelles peuvent être relevées, en lien avec les variations des conditions météorologiques et hydrodynamiques (Jeanson et *al.* 2013). Aucune perte sédimentaire annuelle n'a été mesurée (Jeanson et *al.* 2019 ; Charroux et *al.* 2024). Les plages qui se caractérisent par un encaissement plus important montrent des mouvements transversaux, avec une érosion du haut de plage en périodes énergétiques puis une remontée progressive du sable sur le haut de plage en périodes plus calmes (généralement lors de l'été austral), (Jeanson et *al.* 2019). Enfin, suite à la subsidence de l'île, Jeanson et *al.* (2021) et Charroux et *al.* (2024) ont démontré que les profils de plage n'ont pas montré de changements morphologiques associés à cette subsidence.

Partie II. Écologie des tortues vertes, des généralités au contexte régional et local.

II.1. Généralités sur la reproduction des tortues vertes

La tortue verte (*Chelonia mydas*) est une espèce de vertébré ovipare appartenant à la famille des *Cheloniidae* (Fig. 1.13). Cette espèce est présente sur l'ensemble des océans hormis l'arctique et en mer méditerranée. Cette large répartition spatiale s'explique par son cycle de vie complexe.



Figure.1.13. Photographie d'une tortue verte adulte retournant à l'eau après avoir pondu (cliché de L. Le Gall) et d'une émergente de tortue verte (cliché de M. Jeanson), sur la plage de Grande Saziley.

II.1.1. Cycle de vie des tortues vertes

Le cycle de vie se décompose en plusieurs stades et présente des similitudes entre les différentes espèces de tortues marines (Miller 1997). Après une phase de vie en mer, dans leur zone d'alimentation, les tortues vertes adultes, les femelles et les mâles, rejoignent les zones de reproduction. L'accouplement a lieu à proximité des plages de nidification et chaque femelle pond 1 à 7 fois par saison de reproduction (Hendrickson 1958 ; Spotila 2004 ; Cheng et al. 2009 ; Ekanayake et al. 2011). Entre chaque ponte, s'écoulent 10 à 21 jours (Hendrickson 1958 ; Carr & Hirth 1961 ; Carr & Carr 1972 ; Sato et al. 1998 ; Spotila 2004 ; Xavier et al. 2006 ; Cheng et al. 2009 ; Ekanayake et al. 2011 ; Shimada et al. 2021). Au cours de cette période inter-ponte,

les tortues vertes restent à proximité des plages (Carr & Carr 1972 ; Hays et *al.* 1999 ; Blanco et *al.* 2013 ; Chambault et *al.* 2016 ; Raposo et *al.* 2023). Les femelles repartent ensuite dans leur zone d'alimentation et reviendront pondre 2 à 6 ans plus tard. Il est rare qu'elles reviennent nicher l'année suivante (Carr & Carr 1972 ; Spotila 2004 ; Ekanayake et *al.* 2011).

La période d'incubation des œufs de tortues vertes, c'est-à-dire de la ponte à la sortie des nouveau-nés à la surface du sable, dure en moyenne 60 jours mais peut être très variable, entre 43 à 94 jours (Hendrickson 1958 ; Bustard & Greenham 1968 ; Ackerman & Prange 1972 ; Miller 1985, 1997 ; Broderick et *al.* 2000 ; Cheng et *al.* 2009 ; Guerra et *al.* 2021). La durée d'incubation sera dépendante des conditions d'incubation associées à l'environnement du lieu de nidification (voir II.1.2.4. Conditions d'incubation). Lors de l'éclosion des œufs, les nouveau-nés appelés « émergentes », mesurant environ 4,40 cm à 5,00 cm et pesant 17g à 28g (Limpus et *al.* 2003 ; Spotila 2004 ; Cheng et *al.* 2009), quittent le nid pour rejoindre la mer. Elles entament alors une nage frénétique et commencent ce qu'on appelle les « années perdues » (Miller 1997 ; Spotila 2004 ; Reich et *al.* 2007). Cette phase du cycle de vie des tortues marines est peu connue mais les auteurs supposent que le stade juvénile précoce de l'ensemble des espèces de tortues marines se passe dans les habitats océaniques (Carr 1987 ; Mansfield et *al.* 2021), pour rejoindre ensuite des habitats néritiques (Musick & Limpus 1996 ; Chambault et *al.* 2018). Les jeunes tortues vertes navigueraient 3 à 5 ans dans les habitats océaniques avant de rejoindre des habitats néritiques (Reich et *al.* 2007 ; Turner Tomaszewicz et *al.* 2022), passant d'une alimentation carnivore à herbivore (Reich et *al.* 2007).

Les jeunes tortues vertes, appelées « immatures » à ce stade de vie, resteront plusieurs années dans ces habitats à se nourrir et grandir et mesurent entre 15 cm et 87 cm (Spotila 2004 ; Patrício et *al.* 2011 ; Avens et *al.* 2012 ; Colman et *al.* 2015). Leur maturité sexuelle intervient entre 14 ans et 40 ans (Frazer & Ehrhart 1985 ; Spotila 2004 ; Bell et *al.* 2005 ; Goshe et *al.* 2010 ; Patrício et *al.* 2014 ; Houtan et *al.* 2014 ; Colman et *al.* 2015 ; Turner Tomaszewicz et *al.* 2022), un âge variable au sein des populations de tortues vertes où la croissance des individus sera dépendante de la disponibilité en nourriture (Spotila 2004) et la qualité des habitats (Kubis et *al.* 2009 ; Patrício et *al.* 2014). À leur maturité sexuelle, elles rejoindront des sites de nidification ou d'alimentation (Bolten 2002 ; Chambault et *al.* 2018). Le cycle de vie des tortues vertes est résumé dans la figure 1.14 à partir des études précédemment citées.

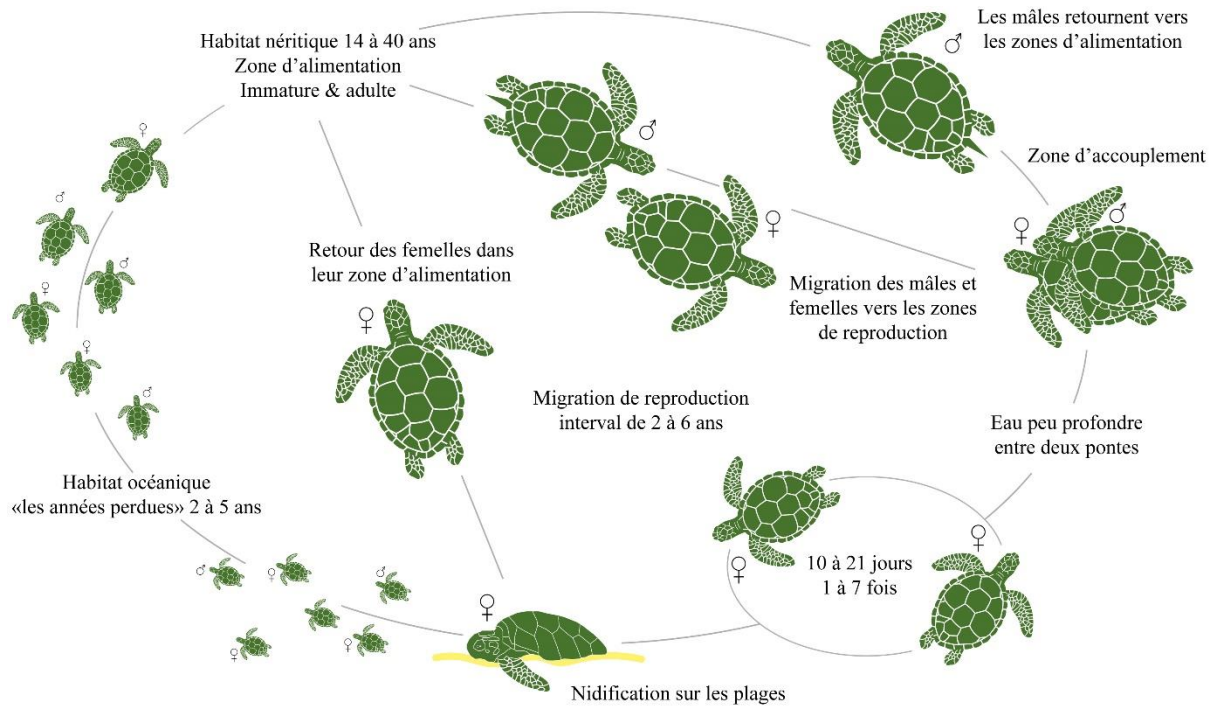


Figure.1.14. Cycle de vie des tortues vertes, des mâles et des femelles.

Ainsi, les tortues vertes utilisent des habitats divers au cours de leur vie, ce qui explique leur large répartition spatiale et temporelle à l'échelle mondiale, évoluant entre les zones d'alimentation, de reproduction et les zones de migration entre ces deux espaces.

II.1.2. Nidification et développement des embryons

II-1.2.1. Sélection du site de nidification

La phase de nidification des femelles gravides comprend plusieurs étapes clefs, conditionnés par différents paramètres environnementaux qui vont influencer la sélection du site de ponte et, par conséquent, le bon développement des embryons.

Tout d'abord, la femelle choisit la plage de nidification, qui résulte de la philopatrie chez l'ensemble des espèces de tortues marines. Cette tendance se réfère aux situations de reproduction des individus sur leur lieu de naissance, permettant aux nouvelles générations de nidifier sur des sites utilisés avec succès par les précédentes (Refsnider & Janzen 2010). Les tortues vertes sont fidèles à leur site de nidification (Carr & Ogren 1960 ; Mortimer & Portier 1989 ; Shimada et al. 2021) et il est désormais admis qu'elles reviennent pondre sur le site de leur naissance (Carr et al. 1978 ; Bowen et al. 1989 ; Allard et al. 1994 ; Avise & Bowen 1994). Ce retour serait permis par la mémorisation d'indices géomagnétiques de la plage par les

nouveau-nées lors de leur émergence et de leur parcours sur la plage. Ils utiliseraient ensuite ces informations pour retrouver leur plage de naissance afin de se reproduire une fois adulte (Lohmann & Lohmann 1996 ; Avens & Lohmann 2003 ; Luschi *et al.* 2007 ; Lohmann *et al.* 2008 ; Brothers & Lohmann 2015).

Lorsque les tortues vertes se reproduisent au large de leur site de nidification, elles vont ensuite venir pondre leurs œufs sur les plages. La décision de la femelle gravide à sortir de l'eau est influencée par plusieurs paramètres, déterminant son lieu d'émersion sur la plage. Tout d'abord, précisons que les tortues marines nidifient majoritairement la nuit afin de limiter leur exposition à des températures extrêmes voir mortelles (Hendrickson 1958 ; Spotila & Standora 1985 ; Abd Mutalib *et al.* 2015). La prise de décision peut être influencée par les conditions météorologiques (Garcon *et al.* 2010), la température de l'eau (Hays *et al.* 2002 ; Solow *et al.* 2002) ou le cycle lunaire associé au niveau de la marée, les femelles préférant nidifier à marée montante afin de limiter leur parcours sur la plage (Abd Mutalib *et al.* 2015 ; Péron 2016). D'une manière plus générale, l'hydrodynamisme serait impliqué dans la prise de décision, c'est-à-dire les conditions d'agitation du milieu, les niveaux d'eau et les courants (Péron 2016). La topobathymétrie peut aussi influencer sur le lieu d'émersion de la femelle sur la plage (Yamamoto *et al.* 2012 ; Péron 2016).

Après être sortie de l'eau, la femelle entreprend l'ascension de la plage afin d'y trouver un lieu propice au creusement du nid. La sélection d'un site de nidification par les tortues marines est un compromis adaptatif entre le coût énergétique engendré par la montée de la tortue sur la plage et le choix d'un site propice à une incubation réussie (Wood & Bjorndal 2000). Après avoir pondu, les femelles retournent en mer, abandonnant leur nid. Ainsi, le choix du site de ponte est déterminant pour la survie des embryons étant donné que les femelles ne fournissent pas de soins parentaux à la naissance. L'emplacement du nid choisi par les tortues vertes déterminera le micro-environnement du nid qui affectera le succès à l'éclosion, à l'émergence, le sexe-ratio, la forme physique des nouveau-nés mais aussi l'exposition à la prédation (voir II.1.2.4. Conditions d'incubation).

Les tortues vertes et plus généralement les tortues marines, adoptent alors une stratégie, qui repose sur une combinaison de facteurs environnementaux, pour assurer leur survie lors de la ponte, et celle du nid et des émergentes. Cette stratégie dépend de trois principaux paramètres environnementaux : la morphologie, la végétation et la sédimentologie des plages. La morphologie de la plage est un facteur déterminant pour la sélection du site de nidification des

tortues vertes, notamment la pente (Cuevas et *al.* 2010 ; Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil 2013), et l'altitude de la plage (Santos et *al.* 2017 ; Patrício et *al.* 2018). D'après ces auteurs, les femelles préfèrent nicher à une certaine altitude et une pente relativement abrupte afin de limiter la distance à parcourir mais assez plane pour faciliter l'ascension des femelles sur la plage et pour limiter le risque d'inondation des nids. Les tortues vertes semblent préférer nicher près de la végétation (Whitmore & Dutton 1985 ; Brown & Macdonald 1995 ; Wang & Cheng 1999 ; Ali et *al.* 2005 ; Chen et *al.* 2007 ; Turkozan et *al.* 2011 ; Ferreira 2012 ; Patrício et *al.* 2018), ce qui leur permet de se camoufler des prédateurs lors de la ponte (Turkozan et *al.* 2011). Les caractéristiques sédimentaires sont aussi déterminantes, les femelles préfèrent nicher dans un sable aux grains fins à moyens (Mortimer 1990 ; Salleh et *al.* 2018 ; Salleh 2021). La teneur en eau et la compacité du substrat joueraient également un rôle prépondérant (Chen et *al.* 2007). Bien que des caractéristiques sédimentologiques précises aient été démontrées comme déterminantes pour le choix du site de nidification, Mortimer (1990) a révélé que les tortues vertes nichent toutefois dans des caractéristiques de sable très variable. Enfin, Patrício et *al.* (2018) démontrent une répétabilité des femelles dans leur choix du type de microhabitat et de la position des nids. Elles retourneraient au même endroit lorsqu'elles pondent une fois avec succès. Ils précisent que la plupart des femelles ont sélectionné des sites augmentant la survie de leur progéniture, suggérant que la sélection du site de nidification serait un trait adaptatif.

II.1.2.2. Étapes de la ponte

La nidification des tortues marines, c'est-à-dire de la montée de la femelle sur la plage jusqu'à son retour à la mer, se distingue en plusieurs étapes, similaires entre les espèces (Hendrickson 1958 ; Bustard & Greenham 1969 ; Hailman & Elowson 1992 ; Miller 1997 ; Lindborg et *al.* 2019). Il existe tout de même des différences notamment sur le temps d'exécution de chaque étape, probablement en raison de la taille des femelles qui va influencer leur vitesse et leur mobilité sur la plage ainsi que le creusement du nid (Miller, 1997). L'éthogramme du processus de ponte pour les tortues vertes en 7, 9 ou 11 étapes a été décrit par Hendrickson (1958), Bustard & Greenham (1969), Miller (1997), Lindborg et *al.* (2019), processus décrit ici en 9 étapes :

- (1) L'approche de la femelle à la côte ;
- (2) La sortie de l'eau ;

- (3) L'ascension de la femelle gravide sur la plage (~10 minutes) ;
- (4) Le creusement de la cavité corporelle, appelé aussi l'étape du balayage, sur le site choisi (~30 minutes) ;
- (5) Le creusement de la chambre d'incubation, appelé aussi « puits de ponte », dans cette cavité corporelle où elle déposera ses œufs (~29 minutes) ;
- (6) La ponte des œufs (~22 minutes) ;
- (7) Le « rebouchage » de la chambre d'incubation avec ses nageoires postérieures (~10 minutes) ;
- (8) Le balayage final qui s'étend sur une surface supérieure à celle de la cavité corporelle afin de camoufler la localisation du nid pour éviter les risques de prédation (~ 1 heure) ;
- (9) Le retour à l'eau.

Le processus de nidification, entre la montée de la tortue sur la plage et son retour à l'eau après la ponte, dure en moyenne entre 1h30 et 3h30 d'après les auteurs. Néanmoins, ce temps peut s'avérer plus long, selon la difficulté à trouver un site propice et à creuser la chambre d'incubation en fonction du type de substrat, etc.

Les tortues marines peuvent retourner à l'eau sans avoir pondu. Les demi-tours appelés « false crawls », peuvent se produire à différents stades de la ponte. Toutefois, c'est lors de la phase de sortie de l'eau, de la recherche du site de nidification et du creusement de la cavité corporelle que les tortues marines sont particulièrement sensibles aux dérangements. La présence humaine, l'éclairage, la prédation sont des facteurs perturbateurs qui peuvent provoquer l'abandon de la nidification par la femelle. Toutefois, les tortues vertes reviendront pondre au cours de la même nuit ou bien la nuit suivante (Miller 1997).

II-1.2.3. Développement embryonnaire

L'embryogénèse d'une tortue verte débute à partir du développement intraoviducal de la femelle jusqu'à l'éclosion du nouveau-né dans le nid, à la sortie de sa coquille (Miller 1997). Miller (1985) et Miller et *al.* (2017) ont décrit le développement embryonnaire des tortues marines en 31 stades. Le développement commence lors de la fécondation qui a lieu dans l'oviducte où pendant 9 jours les œufs vont se développer et augmenter en épaisseur jusqu'à la gastrulation correspondant au stade 0 à 6, puis les femelles vont nicher pour déposer les œufs afin qu'ils poursuivent leur développement (Miller 1982). La période d'incubation démarre

ainsi au stade 6. Au cours du premier tiers du développement (stades 1 à 20), les embryons sont caractérisés par le nombre de somites et le développement précoce des yeux (Miller 1985). Au cours du deuxième tiers du développement embryonnaire (stades 21 à 26), l'organogenèse se produit, dont la détermination des sexes en fonction de la température. Afin d'obtenir un sexe-ratio 1 : 1, la température pivot doit être autour de 29°C chez les tortues vertes, un seuil variant d'une population et d'une localité à l'autre ; les températures plus fraîches produisent des mâles et les températures plus chaudes, des femelles (Spotila et *al.* 1987 ; Broderick et *al.* 2000 ; Spotila 2004 ; Hays et *al.* 2017 ; Stubbs & Mitchell 2018 ; Laloë et *al.* 2020). Au cours du dernier et troisième tiers du développement (stades 27 à 31), la croissance des embryons est importante et la pigmentation s'assombrit (Miller 1985). Au stade 30, les tortillons commencent à briser la coquille et c'est au stade 31 qu'ils en sortent. Au cours du développement, la température de la chambre d'incubation s'élève par la chaleur métabolique (Broderick et *al.* 2001 ; Önder & Candan 2016 ; Sönmez 2018), produite par la décomposition du vitellus et le développement des tissus embryonnaires entre 0,07° et 2,86°C (Broderick et *al.* 2001).

II.1.2.4. Conditions d'incubation

Le développement des embryons de tortues marines se réalise toutefois dans une gamme étroite de conditions d'incubation tels que la température, l'humidité, la salinité et les échanges gazeux. Les conditions d'incubation vont être déterminantes pour le succès à l'éclosion. Concernant les tortues vertes, Howard et *al.* (2014) ont réalisé une revue de la littérature sur la tolérance thermique maximale des embryons de tortues vertes et ont mis en lumière qu'elle se situerait entre 33°C à 35°C. Les températures létales supérieures varient cependant selon les régions (Bustard & Greenham 1968 ; Broderick et *al.* 2001 ; Weber et *al.* 2012 ; Bladow & Milton 2019). L'humidité du sable optimale pour le développement des embryons se situerait entre 2% à 10% (Mortimer 1990 ; Yalçin-Özdilek et *al.* 2007 ; Sönmez et *al.* 2013 ; Matthews et *al.* 2021). Enfin, les échanges gazeux (O₂ et CO₂) sont nécessaires au développement de l'embryon (Ackerman & Prange 1972 ; Ackerman 1977). La consommation d'oxygène augmente progressivement au cours du développement embryonnaire et se stabilise à la fin de l'incubation (Ackerman & Prange 1972 ; Ackerman 1977 ; Chen et *al.* 2010 ; Booth et *al.* 2020). Enfin, McGehee (1979) et Limpus et *al.* (2020) ont démontré que la salinité a un effet sur le développement embryonnaire des tortues caouannes mais aucune étude à ce jour n'a été réalisée sur les tortues vertes. Les variations

de ces conditions d'incubation vont ainsi influencer le développement des œufs et par conséquent, la durée d'incubation (Hendrickson 1958 ; Miller 1997 ; Broderick et *al.* 2000; Miller et *al.* 2017 ; Matthews et *al.* 2021).

Les conditions d'incubation au sein des nids vont être influencées par le micro-environnement du nid déterminé par la femelle lors de la ponte. Les nids placés sous la végétation présenteraient des températures moins élevées que les nids situés sur un sol découvert (Reboul et *al.* 2021) et entraîneraient en ce sens, un succès à l'éclosion plus élevé (Guerra et *al.* 2021). Les caractéristiques du sable peuvent également influencer la température mais aussi l'humidité et les échanges gazeux au sein des nids. La ponte dans le sable noir entraînerait une température plus élevée que dans le sable clair par une plus grande absorption du rayonnement solaire incident (Hays et *al.* 1995, 2001). De plus l'O₂ et le CO₂ se déplacent dans le sable par diffusion et ces échanges peuvent être plus ou moins facilités en fonction de la taille des particules et de la teneur en eau du sable (Ackerman 1977, 1980), mais ce n'est pas toujours le cas (Stewart et *al.* 2019). Le sable plus grossier comporterait de plus grands volumes d'espaces interstitiels remplis d'air et serait plus conducteur de gaz (Ackerman 1977). Mais les taux d'humidité seraient moindres par une infiltration de l'eau plus importante et le succès à l'éclosion serait réduit par dessiccation (Mortimer 1990). La profondeur des nids serait aussi un paramètre déterminant, les nids plus profonds seraient associés à une température plus basse et à une humidité plus élevée (Ackerman 1997 ; Van De Merwe et *al.* 2006). Les variations de ce paramètre peuvent s'expliquer par la taille des femelles, mais les auteurs ne semblent pas tous d'accord sur cette conclusion (Miller 1997 ; Booth & Astill 2001).

II-1.2.5. Émergence

Lors de l'éclosion des œufs, les nouveau-nés vont entreprendre le parcours de la chambre d'incubation pour rejoindre le sommet de celle-ci, processus que l'on nomme « émergence ». Toutefois, l'ascension de la colonne de sable n'intervient pas directement après l'éclosion. Les nouveau-nés attendent 4 à 7 jours avant de sortir à la surface du sable (Balazs & Ross 1974). L'émergence se produit généralement la nuit afin de limiter la prédation et des températures diurnes extrêmes (Bustard 1967 ; Gyuris 1993 ; Glen et *al.* 2005, 2006). Le déclenchement de l'émergence serait contrôlé par la température de surface du nid où un seuil critique ne devrait pas être dépassé, situé autour de 31°C à 33°C (Hendrickson 1958 ; Bustard

1967 ; Moran et *al.* 1999 ; Drake & Spotila 2002 ; Glen et *al.* 2006). Au-delà, les émergentes seraient inhibées. Glen et *al.* (2006) soulignent toutefois que d'autres facteurs secondaires peuvent contribuer au processus de l'émergence. L'émergence serait synchrone, permettant de réduire le coût énergétique des individus lors du creusement tous ensemble et faciliterait ainsi la sortie du nid, plus rapide (Rusli et *al.* 2016). Toutefois, des émergences asynchrones ont été enregistrées jusqu'à 7 jours pour la tortue verte (Hendrickson 1958 ; Glen et *al.* 2005 ; Mahmoud et *al.* 2005). Le succès à l'émergence, la morphologie des tortillons et leur capacité à ramper et à nager seront aussi dépendants des conditions d'incubation, notamment de la température (Glen et *al.* 2003 ; Booth et *al.* 2004, 2013 ; Burgess et *al.* 2006 ; Ischer et *al.* 2009 ; Segura & Cajade 2010 ; Staines et *al.* 2019) et de l'humidité (Matthews et *al.* 2021).

II-2. Contexte régional et local

Notre étude est réalisée sur l'île de Mayotte, située dans le SOOI, une région où les tortues vertes sont présentes en nombre. Le SOOI correspond à la RMU 15 d'après Wallace et *al.* (2010, 2023). Les RMU (*Regional Management Unit*) correspondent à des unités spatiales délimitées à partir d'une compilation de données de télémétrie, de génétique et de suivis des populations, dans l'optique d'établir des unités de protection des tortues marines pertinentes en lien avec leur cycle de vie multiscalaire. En ce sens, nous allons préalablement faire état des connaissances des tortues vertes dans le SOOI afin de mieux apprécier et comprendre leur cycle de vie, à *posteriori*, à l'échelle de Mayotte.

II.2.1. SOOI

II.2.1.1. Sites de nidification

177 sites de nidification des tortues vertes ont été identifiés par Seminoff et *al.* (2015) sur lesquels 35 000 à 50 000 femelles nicheuses viendraient pondre chaque année, entre 100 000 à 150 000 nids dans la région du SOOI (Mortimer et *al.* 2020). Les plages de ponte se concentrent en majorité sur des îles et dans une moindre mesure le long des côtes malgaches et de l'est africain (Mortimer et *al.* 2020). Bourjea & Dalleau (2023) ont compilé des données historiques dans le cadre d'une réévaluation du critère de la liste rouge de l'IUCN dans la région du SOOI à partir des précédents travaux de Seminoff et *al.* (2015) et de Mortimer et *al.* (2020).

Ces auteurs ont estimé le nombre de nids par site de nidification présenté dans la figure 1.15 (voir le détail des résultats et des sources de données dans Bourjea & Dalleau 2023). Geer et al. (2022) ont aussi effectué une revue de la littérature sur les connaissances relatives aux tortues marines, aux menaces qui pèsent sur elles et les mesures de conservation entreprises plus particulièrement dans les pays de l'est africain.

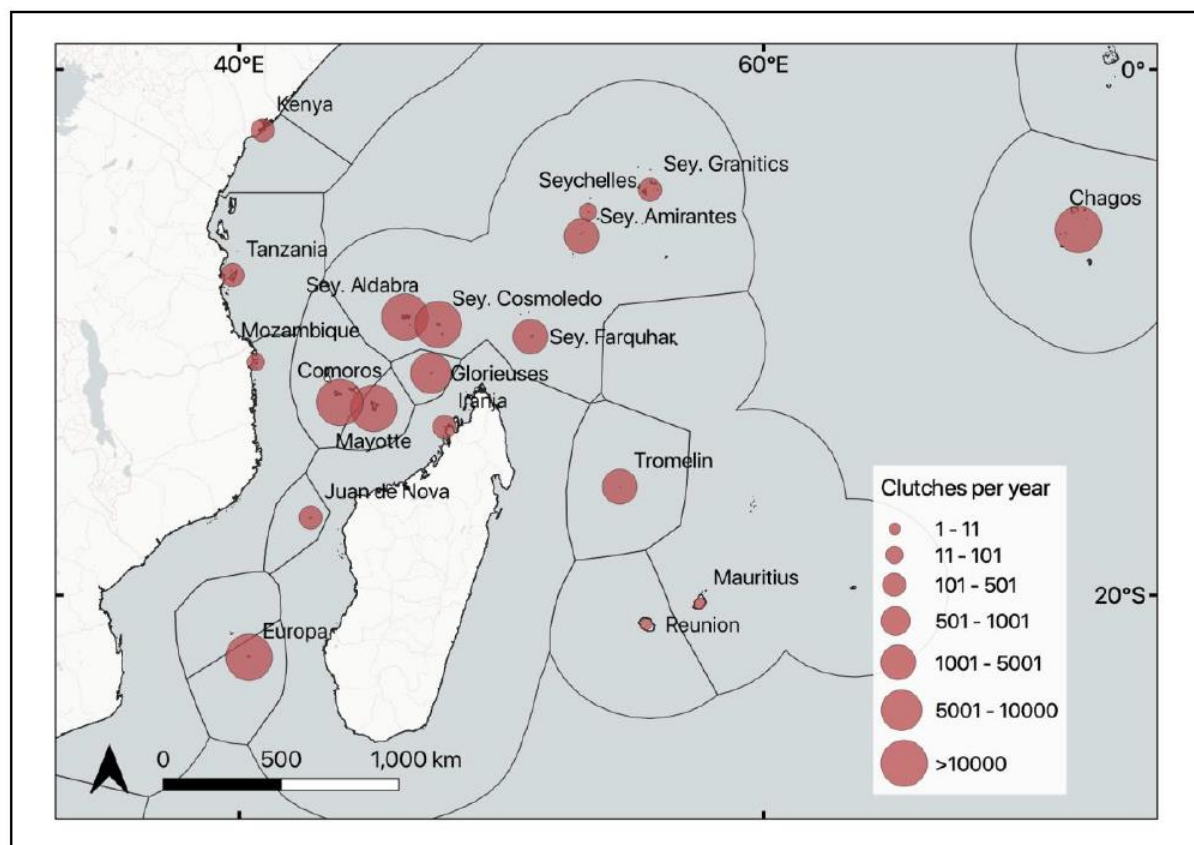


Figure.1.15. Estimation des nids déposés chaque année par les tortues vertes sur les sites de nidification du SOOI, par Bourjea & Dalleau (2023).

En résumé, l'archipel de Chagos serait le premier site de nidification dans la région sur lequel 20 500 femelles pondent chaque année et enregistrerait une augmentation entre 465% et 930% des femelles nicheuses depuis 1996 (Mortimer et al. 2020). Les îles françaises représentent aussi des sites majeurs pour la nidification des tortues vertes, particulièrement Tromelin, Glorieuse, Europa et Mayotte (Le Gall et al. 1986 ; Lauret-Stepler et al. 2007 ; Bourjea et al. 2007 ; Derville et al. 2015). Les estimations les plus récentes du nombre de femelles nicheuses par an s'élève à 3 900 à Tromelin (Le Gall et al. 1986 ; Derville et al. 2015), 3 500 à Mayotte (Bourjea et al. 2007). Puis Bourjea & Dalleau (2023), à partir des données de

Lauret-Stepler et *al.* (2007), ont estimé 2 000 femelles pour les Glorieuses et à partir des données de Le Gall et *al.* (1986), 6 300 femelles sur Europa.

Les sites secondaires sont Juan de Nova, 100 à 500 femelles viendraient pondre chaque année, puis La Réunion, où les pontes sont très rares (Bourjea & Dalleau 2023). La nidification des tortues vertes dans l'archipel des Comores se concentre sur l'île de Mohéli avec 5 000 nicheuses (Bourjea et *al.* 2015a). Sur les côtes malgaches, les plages de nidification des tortues vertes se concentrent sur la côte ouest, notamment à Nosy Iranja, les îles Radama et l'archipel de Nosy Hara (Bourjea et *al.* 2006 ; Metcalf et *al.* 2007). En ce qui concerne les îles de Maurice et de Rodrigues, les pontes sont très rares, en raison du développement de ces îles (Bourjea 2015). Puis les sites de nidification des Seychelles (Cosmoledo et Aldabra) connaîtraient un total de plus de 10 000 pontes chaque année (Mortimer et *al.* 2020).

Sur la côte du sud-est de l'Afrique, les activités de nidification sont moindres par rapport aux îles du SOOI. Au Kenya, les tortues vertes nichent en majorité à Kiunga, Watamu, Lamu et Mombasa (Okemwa et *al.* 2004 ; Machaku 2016 ; Geer et *al.* 2024). Geer et *al.* (2022) estiment que 350 à 450 tortues vertes pondent par saison et que la population semble stable. En Tanzanie, les sites de nidification des tortues vertes sont situés sur l'île de Zanzibar et dans les districts de Kigamboni, Pangani et Mafia (Muir 2005 ; Dunbar 2011 ; West 2017). Les données disponibles ont permis à Geer et *al.* (2022) d'estimer que 400 à 500 tortues vertes pondent chaque année en Tanzanie et ce chiffre semble être stable. Au Mozambique, les tortues vertes nichent de la péninsule de Quewene à l'archipel des Quirimbas, dont le site le plus important serait Vamizi (Garnier et *al.* 2012 ; Anastácio et *al.* 2014 ; Fernandes et *al.* 2021). Enfin, les tendances à long terme suggèrent une stabilité ou un accroissement des populations de tortues vertes dans la région (Bourjea & Dalleau 2023).

II.2.1.2. Phénologie des pontes

Les femelles pondent majoritairement toute l'année sur les sites de nidification du SOOI, avec des périodes pic de ponte, variables selon les sites : février à août pour les Glorieuses (Lauret-Stepler et *al.* 2007) et Mayotte (Bourjea et *al.* 2007), novembre à mars pour Tromelin et novembre à février pour Europa (Le Gall et *al.* 1986 ; Lauret-Stepler et *al.* 2007). À Aldabra, les tortues nichent de février à septembre (Mortimer 2012a), dans l'archipel de Chagos de juin à octobre (Mortimer et *al.* 2020), à Madagascar entre mai et août (Bourjea et *al.*

2006), au Mozambique entre février et mars (Garnier et *al.* 2012), et au Kenya de mars à juillet (Olendo et *al.* 2019). Il existe ainsi une synchronisation spatiale de l'activité de ponte entre la partie nord du SOOI (Aldabra, Glorieuses, Mohéli, Mayotte) (Dalleau 2013). Dalleau (2013) a démontré que la température gouvernerait la saisonnalité des pontes à l'échelle régionale et a proposé un modèle permettant de déterminer les pics de ponte à l'échelle du SOOI (Fig. 1.16). Il précise que les différences de synchronisation pourraient être expliquées par le fait que les sites d'alimentation ne sont pas les mêmes (voir II.2.1.3. Migrations post-reproduction). L'intervalle entre deux nidifications varierait en moyenne de 12 à 15 jours (Mayotte : Bourjea et *al.* 2007 ; Aldabra : Mortimer 2012 ; Kenya : Geer et *al.* 2024) et un intervalle de remigration est estimé à au moins trois ans (Mortimer et *al.*, 2011).

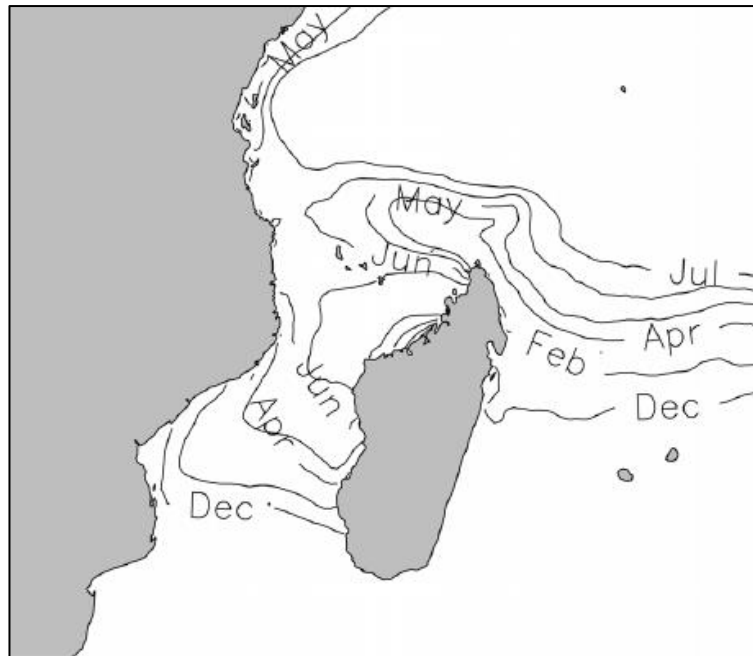


Figure.1.16. Contour des dates des périodes de pics de ponte d'après le modèle développé par Dalleau (2013).

II.2.1.3. Migrations post-reproduction

Les migrations post-reproduction se concentrent dans le Canal du Mozambique et notamment dans les habitats côtiers (Dalleau 2013). Quatre zones remarquables ont été identifiées par Dalleau (2013). Deux zones côtières, 1) la côte est-africaine (Mozambique et Tanzanie), 2) la côte ouest de Madagascar. Deux zones océaniques, 3) la partie septentrionale du Canal du Mozambique et entre la pointe nord de Madagascar et Tromelin, 4) la partie australe du Canal du Mozambique entre le nord du Mozambique et Europa (Fig.1.17). La distribution

de ces couloirs migratoires pour rejoindre les sites d'alimentation serait principalement contrainte par les caractéristiques du paysage régional, tels que l'emplacement des sites de nidification, la distribution des zones d'alimentation et les courants océaniques (Dalleau et *al.* 2019).

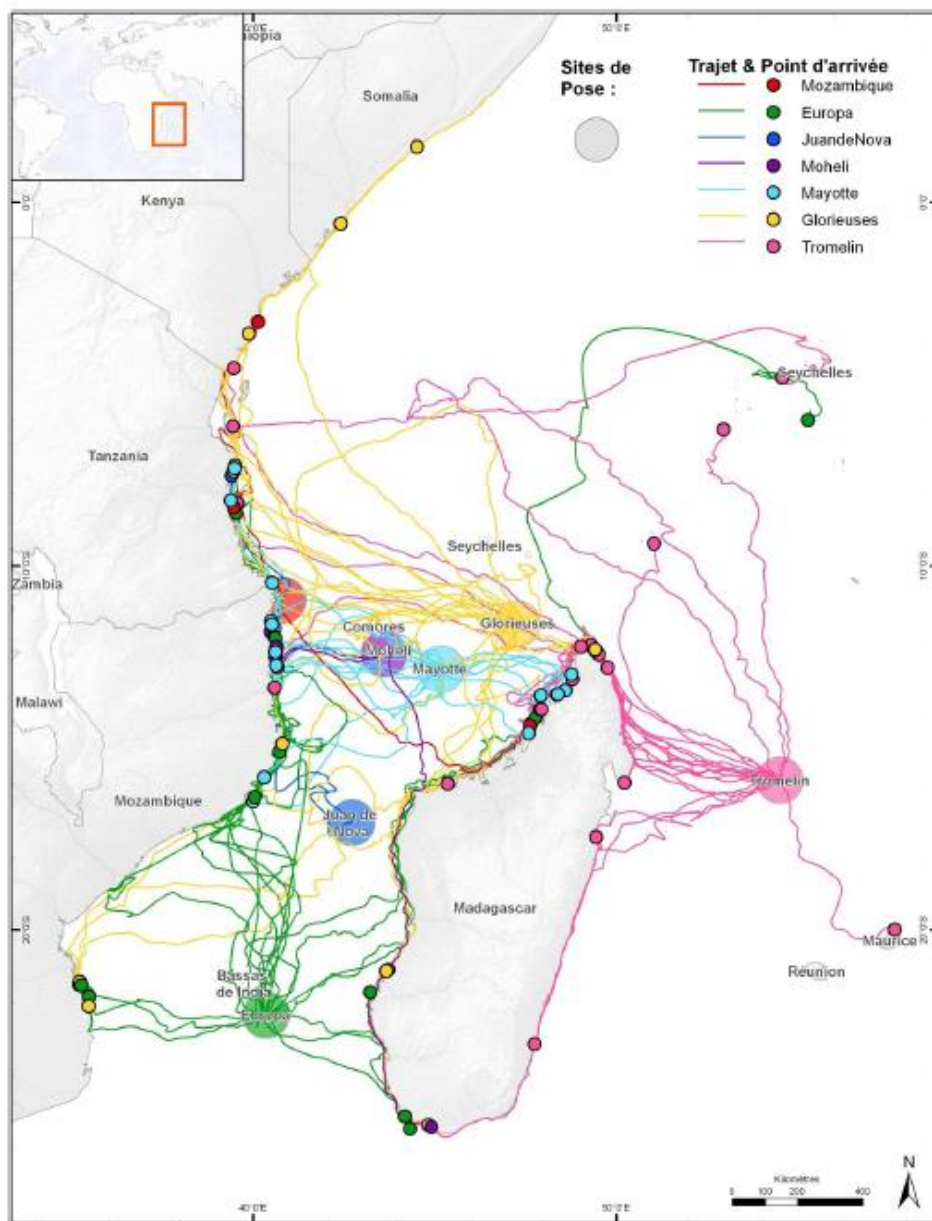


Figure.1.17. Trajet de migration post-reproductive de 77 tortues vertes femelles suivies par satellites. Cartographie de Dalleau (2013).

Les femelles ont rejoint des zones d'alimentation majoritairement au Mozambique (31%), à Madagascar (39,7%) et en Tanzanie (15,4%) (Dalleau 2013). Il est intéressant de préciser que seules 6% des femelles ont rejoint les îles et les archipels du SOOI pour se nourrir.

Dalleau (2013) interprète ces résultats par la constatation que la surface des herbiers pour l'alimentation est moindre par rapport aux côtes africaines et malgaches. Les femelles en migration post-reproduction en provenance de l'archipel de Chagos chercheraient plutôt des aires d'alimentation dans les îles de l'archipel, aux Seychelles, sur la côte est africaine, à Madagascar et aux Maldives (Hays et *al.* 2014, 2018, 2024). Les femelles qui nichent aux Seychelles resteraient dans l'archipel pour s'alimenter (Bourjea et *al.* 2015b).

II.2.1.4. Juvéniles et immatures

D'après les travaux de Jensen et *al.* (2020), de Dalleau (2013) et de Dalleau et *al.* (2019) basés sur des méthodes de génétique des populations et de modèles de dispersion des nouveau-nés fondés sur les courants océaniques, les jeunes tortues vertes nées dans le sud du Canal du Mozambique (Juan de Nova et Europa) rejoindraient les aires de développement principalement dans le Sud (64%) (détail des résultats, voir Fig.1.18). L'île d'Europa aurait cependant un niveau élevé d'auto-recrutement. Les juvéniles nés dans l'aire centrale, définie par Jensen et *al.* (2020) comme étant la zone regroupant l'archipel des Comores, les îles françaises, la côte nord de Madagascar, le littoral est africain, puis les îles d'Aldabra et de Comosledo (Seychelles) (Fig.1.19), recruteraient dans des sites de cette aire centrale (60%). Ces résultats seraient principalement en raison du courant nord-est de Madagascar et du courant de Somalie, avec des individus se dispersant vers le nord le long de la côte de la Tanzanie, du Kenya et de la Somalie. Les tortues juvéniles de l'aire nord qui représente les îles des Amirantes et de Granitic, se dispersent essentiellement de manière zonale dans la bande équatoriale sous l'influence principale du courant sud-équatorial, à la fois dans l'aire centrale (45%) et dans l'aire sud (32%). Enfin, dans leur zone de développement, les juvéniles utiliseraient des habitats contrastés tels que les mangroves ou les platiers récifaux associés à des ressources diverses (herbiers marins, coraux) (Chambault et *al.* 2020).

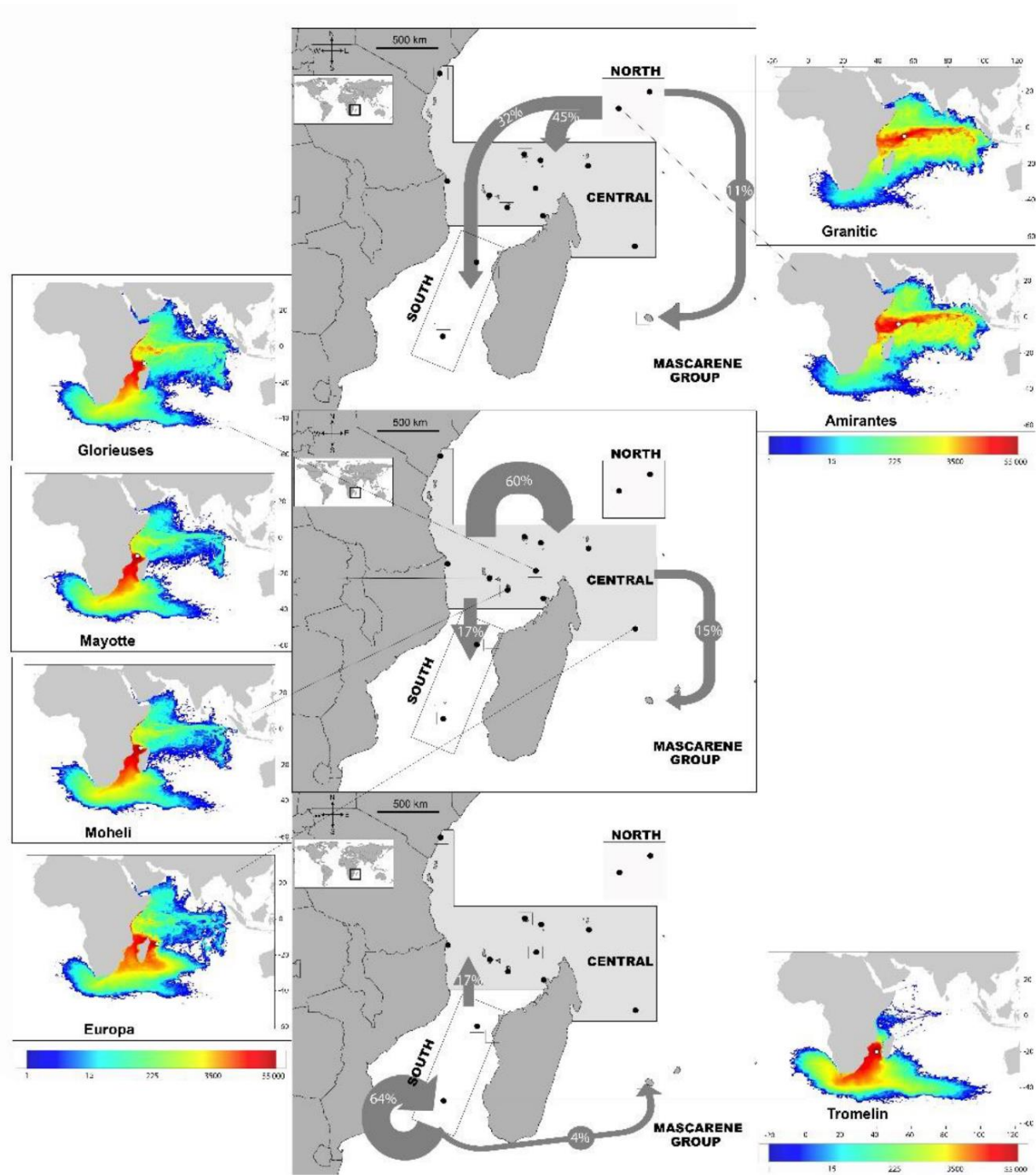


Figure.1.18. Dispersion des émergentes à partir des colonies étudiées. Les 7 petites cartes montrent les distributions de densité des juvéniles émergeant des sept zones de nidification simulées (les couleurs indiquent le nombre de particules). Les trois cartes centrales montrent la distribution proportionnelle des tortues juvéniles de chaque zone (nord, centre et sud). Cartographies de Jensen et *al.* (2020). À noter une erreur dans cette figure : les cartographies de Tromelin et Europa ont été inversées.

II.2.1.5. Stocks génétiques

Dans la région du SOOI, deux principaux stocks génétiques ont été découverts par Bourjea et *al.* (2015b), comprenant deux sous-stocks. Le premier stock génétique se situe au sud du canal du Mozambique avec deux sous-stocks à Europa et à Juan de Nova, puis le nord du SOOI, avec un premier sous stock de l'archipel des Seychelles et les populations restantes du SOOI. Une exception apparaît toutefois concernant la population des Seychelles, les femelles migrent majoritairement dans l'archipel. Les auteurs émettent l'hypothèse que cette différenciation pourrait être due aux modèles des courants locaux et régionaux. Puis, ils avancent aussi l'hypothèse du rôle de la barrière indopacifique en tant que rupture génétique, renforcée pendant les périodes de baisse du niveau de la mer associée à un flux rare mais continu de nouveau-nés et de jeunes juvéniles en provenance d'Australie occidentale. Les populations se mélangent toutefois en raison des aires d'alimentation communes (Bourjea & Dalleau 2023). De même que pour les juvéniles, l'étude génétique entreprise par Jensen et *al.* (2020) a suggéré que la plupart des tortues vertes des huit aires d'alimentation provenaient des trois stocks du SOOI (Sud, Centre et Nord) et probablement des îles Cocos (Keeling) mais à des fréquences très faibles.

II.2.1.6. Principales menaces

Les menaces qui pèsent sur les tortues vertes à l'échelle du SOOI ont été identifiées et résumées par Seminoff et *al.* (2015) et Bourjea (2015), puis pour les pays de l'est africain particulièrement par Geer et *al.* (2022). En somme, la destruction, la modification ou la réduction des habitats utilisés par les tortues vertes affecteraient tous les stades de vie. Sur les plages de nidification, l'aménagement anthropique de la côte et le dragage tend à réduire l'espace disponible pour la ponte ou à dégrader l'espace d'accueil, tandis que l'éclairage pourrait aussi avoir des effets négatifs en dérangeant l'activité de ponte et l'émergence. En zone nérétique, la dégradation des récifs coralliens et des herbiers marins est source de préoccupation. Le prélèvement des œufs s'opère également dans la région, ainsi que le braconnage des femelles gravides à des fins alimentaires. La prédation, bien qu'aucun chiffre ne permette de mesurer son importance d'après Seminoff et *al.* (2015), est une source de mortalité certaine, tels que les crabes fantômes, les chacals rayés, les blaireaux ou encore les frégates. Des cas de fibropapillomatose ont aussi été recensés dans la région. Enfin, d'après les auteurs et les

nombreuses publications compilées, les prises accessoires, c'est-à-dire la capture accidentelle d'individu dans les filets de pêche, seraient le problème majeur pour les tortues vertes dans la région. Dans un contexte plus global, le changement climatique associé à l'élévation généralisée du niveau des océans rendent vulnérables toutes les populations des tortues vertes.

II.2.1.7. Mesures de conservation dans le SOOI

La protection des tortues vertes à l'échelle du SOOI repose sur de la réglementation à la fois régionale et internationale et sur des protocoles d'accord en matière d'effort de conservation et de création de groupes de travail rassemblant des experts de la région pour aider et conseiller les membres affiliés. Seminoff et *al.* (2015), Bourjea & Dalleau (2023) et Geer et *al.* (2022) ont détaillé ces mesures dans leurs écrits à l'échelle régionale mais aussi pour chacun des pays du SOOI.

Pour résumer, à l'échelle internationale, plusieurs conventions ont été mises en place afin de protéger la biodiversité, dont les tortues vertes, telles que : la convention sur la diversité biologique, la convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage, la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction, la consultation technique de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture sur les interactions entre les tortues marines et les pêcheries, la convention internationale pour la prévention de la pollution par les navires (MARPOL pour *Marine pollution*) et enfin la convention de Nairobi pour la protection, la gestion et le développement des ressources marines et côtières.

À l'échelle régionale, le protocole d'accord sur les tortues marines de l'océan Indien et de l'Asie du Sud-Est (IOSEA) vise à développer et à aider les pays de la région à mettre en œuvre la stratégie régionale de l'IOSEA pour la gestion et la conservation des tortues marines et de leurs habitats. À l'échelle du SOOI et sous l'égide des conventions de Nairobi sur les mers régionales et de l'IOSEA, la *Western Indian Ocean - Marine Turtle Task Force* (WIO-MTTF) est un groupe de travail fournissant des conseils en matière de conservation pour les onze pays de la région. Enfin, la Commission des Thons de l'Océan Indien (CTOI) a monté un groupe de travail sur les prises accessoires. Toutefois, Bourjea & Dalleau (2023) rappellent que l'impact de l'homme reste important dans la région, accru par l'absence de contrôle efficace sur la pêche

notamment et le développement non contrôlé non plus des activités humaines sur les habitats côtiers utilisés par les tortues vertes.

II.2.2. Mayotte

Mayotte est une zone de reproduction importante pour les tortues vertes présentes en majorité sur l'île et, dans une moindre mesure, pour les tortues imbriquées (*Eretmochelys imbricata*), à l'échelle du SOOI. L'île est aussi une zone d'alimentation pour ces deux espèces, à la fois pour les adultes mais aussi pour les juvéniles qui sont observés depuis plusieurs années dans le lagon. Bien que moins fréquents, quelques spécimens de tortues caouannes (*Caretta caretta*) peuvent être aperçus, tandis que les tortues olivâtres (*Lepidochelys olivacea*) et les tortues luths (*Dermochelys coriacea*) sont rarement observées.

II.2.2.1. Connaissance sur le cycle de vie des tortues vertes

3 500 femelles viendraient pondre sur les côtes de l'île selon Bourjea et *al.* (2007). Les plages de nidification sont nombreuses, bien que certains secteurs soient privilégiés. Les suivis entrepris par le Conseil département (CD976) depuis les années 90 (Quillard 2011), puis par les associations Oulanga Na Nyamba, Les Naturalistes et le Parc Naturel Marin de Mayotte (PNMM) ont permis de mettre en évidence que Grande Saziley et Moya 1 sont les deux premiers sites de ponte de l'île (voir le détail des suivis réalisés et les résultats dans Paute et *al.* 2022). Le PNMM a récemment réalisé des suivis en ULM entre 2019 et 2022 avec 51 survols couvrant 210 plages, au cours desquels 25 673 traces de tortues marines ont été relevées. Les résultats, présentés dans la figure 1.19, indiquent effectivement que Grande Saziley est la plage la plus fréquentée, avec plus de 15 % des traces observées. Deux "hot spots" se distinguent toutefois : les plages de la pointe Saziley, de Maoussi à Angalastara, qui concentrent 46 % des traces et Petite Terre avec environ 22 % des traces dont Papani et Moya 2 représentent à eux seuls 15 %. Certaines plages isolées des "hot spots" sont également importantes, notamment Safari, Ngouja, Apondra, Mstanga Gouléa et Boundrouni. Ces résultats confirment ceux issus des précédents suivis réalisés par le CD976 dans les années 2000 et montrent une stabilité relative des plages de ponte.

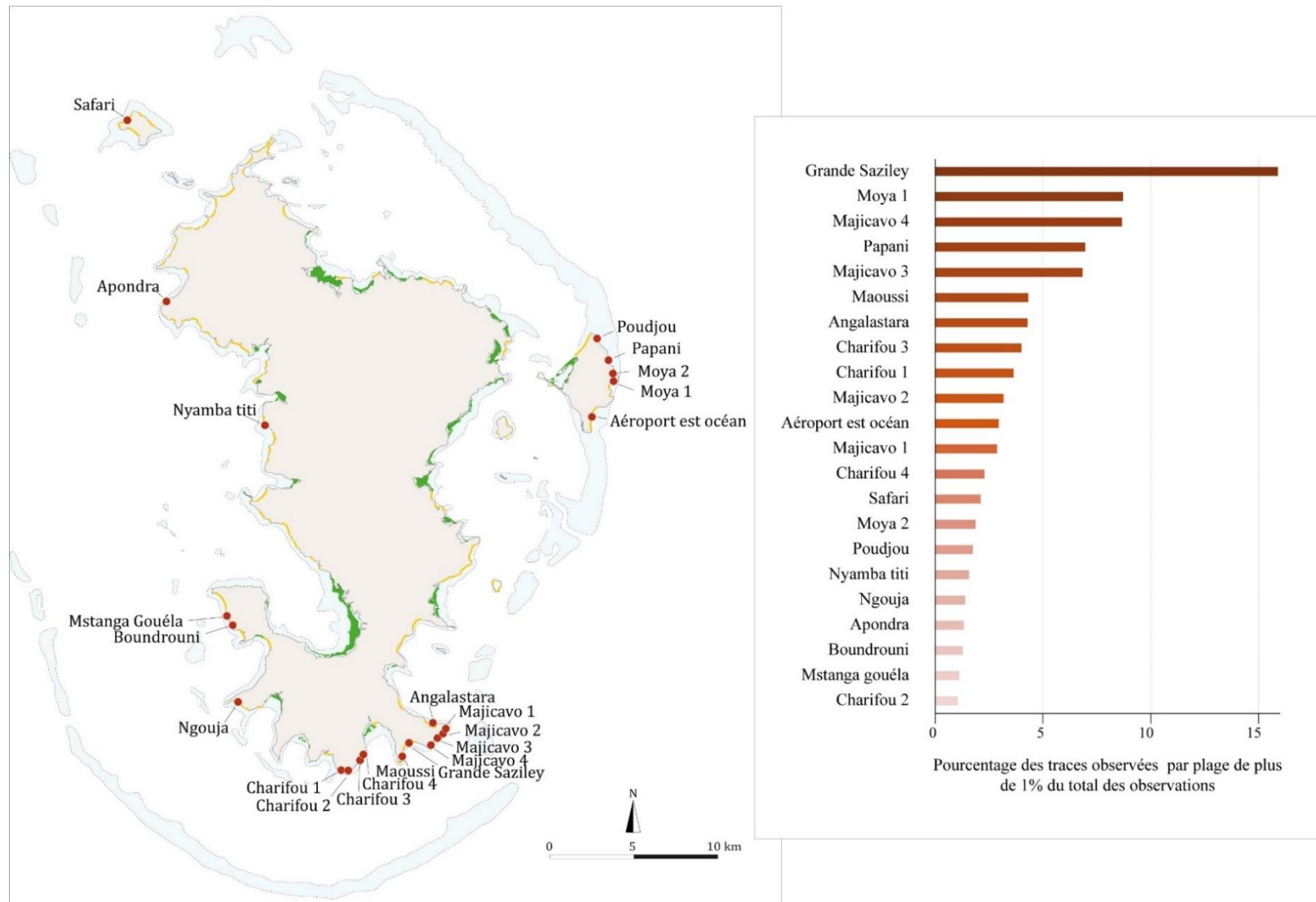


Figure.1.19. Cartographie des 22 premières plages de nidification de l'île de Mayotte associée au graphique présentant les pourcentages des traces observées entre 2019 et 2022. Résultats d'après le Parc Naturel Marin de Mayotte.

Bourjea et *al.* (2007) estiment que plus de 2000 femelles pondent sur les sites de Grande Saziley et de Moya 1 à partir des données acquises par le CD976. Entre 2021 et 2022, l'association Les Naturalistes a comptabilisé plus de 1000 pontes à mesure de deux suivis nocturnes par semaine sur le site de Grande Saziley. Sur Papani, 4^{ème} site de fréquentation des femelles d'après le PNMM, l'association Oulanga Na Nyamba a enregistré 159 pontes entre juillet 2020 et février 2023 sur un suivi diurne bi-mensuel.

Les tortues vertes de Mayotte nichent toute l'année, mais un pic est observé entre avril et septembre par Bourjea et *al.* (2007) puis par les associations et le CD976 lors de leurs suivis (communications personnelles). Bourjea et *al.* (2007) ont aussi estimé que le taux de succès d'incubation s'élève à 77% en moyenne. De plus, les femelles déposeraient 3 nids avec un intervalle de 12 à 14 jours chaque saison de reproduction. Après une période d'incubation, les tortillons émergent de leur nid et entament une course effrénée vers l'océan puis une nage frénétique. Comme précédemment expliqué, les nouveau-nés peuvent dériver soit vers le sud du canal, puis vers les anneaux des aiguilles ou dans l'océan Atlantique, soit vers le nord le long de la côte somalienne jusqu'à la mer d'Arabie ou dans les eaux équatoriales (Dalleau 2013 ; Dalleau et *al.* 2019 ; Jensen et *al.* 2020). Dalleau (2013) met aussi en évidence que les trajectoires côtières de l'Afrique de l'Est et de Madagascar présentent des conditions plus favorables au développement des tortillons.

Après la période de nidification, selon Dalleau (2013), les migrations post-reproduction des tortues vertes de Mayotte vers les sites d'alimentation néritiques se répartissent à la fois le long de la côte nord-ouest de Madagascar, de la côte nord-est du Mozambique et de la côte est de la Tanzanie. Ces migrations impliquent en moyenne un parcours de 819 km et une durée de navigation de 9 ± 8 jours.

Mayotte constitue également une zone d'alimentation essentielle pour les tortues vertes, qui se nourrissent principalement de phanérogames présents sur les platiers récifaux, où l'on recense 10 espèces différentes sur l'île (Ballorain et *al.* 2010 ; Dedeken & Ballorain 2015). Une étude menée à Ngouja (sud-ouest) par Ballorain et *al.* (2010) a mis en évidence qu'elles se nourrissent principalement sur des herbiers à prédominance de *Halodule uninervis* et *Syringodium isoetifolium*, espèces de phanérogames. Toutefois, l'utilisation de l'habitat varie en fonction de la taille des individus, expliquée par leurs besoins alimentaires et physiologiques spécifiques (Ballorain et *al.* 2010). À l'échelle de l'île, une étude préliminaire menée en 2023 sur plusieurs mois a révélé que les individus se nourrissent principalement dans la partie sud de

l'île ainsi que sur Petite Terre, avec une fréquentation particulièrement marquée sur trois plages : Ngouja, Bouéni et Charifou (Paute 2023). Soulignons une nouvelle fois que l'étude menée par Dalleau en 2013 ne montre pas la présence d'individus, provenant des sites de ponte du SOOI, qui viendraient s'alimenter à Mayotte.

Enfin, Mayotte semble également servir de zone de développement pour les jeunes tortues. Oulanga Na Nyamba a mis en évidence une présence d'immatures, notamment dans la Vasière des Badamiers à Petite Terre, qui sont observés depuis plusieurs années (Paute 2022).

II.2.2.2. Principales menaces

Les menaces qui pèsent sur les tortues marines sont multiples et majoritairement en raison des actions de l'Homme. Le Réseau d'Échouage Mahorais des MAMMIFÈRES marins et des Tortues marines (REMMAT) animé par le PNMM, recense les tortues marines et les mammifères marins en détresse ou retrouvés morts sur les plages de l'île et dans le lagon.

Plus particulièrement pour les tortues marines, objet de notre étude, 2137 cas ont été répertoriés entre 2011 et 2022, soit une moyenne de 178 cas par an pouvant atteindre jusqu'à 431 cas annuellement, dont 90% pour des constats de décès. Environ 80% des cas recensés concernent la tortue verte. Le braconnage constitue la principale cause de mortalité des tortues marines, représentant environ 80% des cas et jusqu'à 350 incidents par an (Fig. 1.20). Ce chiffre équivaudrait à environ 10% du nombre total de femelles venant pondre sur l'île (Oulanga Na Nyamba 2020). Les plages les plus touchées par le braconnage sont situées dans le sud (notamment les plages de Charifou et Saziley), dans le nord (en particulier sur l'îlot Mtsamboro), dans le nord-ouest (comme la plage d'Apondra à Acoua), dans l'ouest (Mtsanga Nyamba) et sur Petite-Terre (la plage de Papani). Les plages isolées sont particulièrement prisées par les braconniers, en particulier celle de Papani à Petite Terre, qui enregistre un nombre alarmant de cas de braconnage. Entre octobre 2018 et mai 2020, cette plage, classée quatrième en termes de fréquentation sur l'île, a été le théâtre du braconnage de 90 tortues marines. Actuellement, ces chiffres avancés ne sont que des estimations, les braconniers ayant développés leurs méthodes pour dissimuler les cadavres. Les tortues vertes sont spécialement ciblées pour leur chair, malgré les réglementations en place, et font l'objet d'un commerce illégal. Le prix au kilo de viande de tortue varie de 15 à 50 euros, représentant une source de revenus considérable où une seule tortue braconnée peut valoir des centaines d'euros à la

revente. Dans la plupart des cas, le braconnage n'est pas motivé par des besoins alimentaires, mais plutôt pour être consommé lors de festivités (Oulanga Na Nyamba 2020).

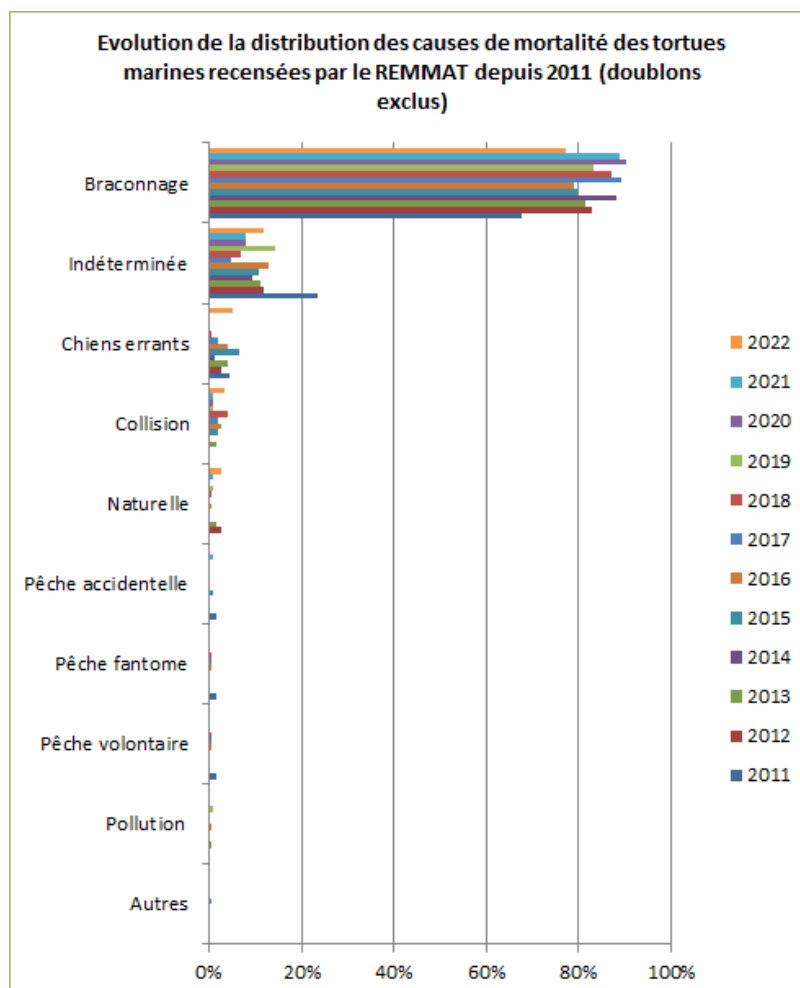


Figure.1.20. Données issues des recensements du REMMAT entre 2011 et 2022 pour les tortues marines. Données du Parc Naturel Marin de Mayotte.

Autre cause de mortalité, les chiens errants. Ils attaquent les femelles lors de la ponte en ciblant les nageoires, causant des blessures graves voire la mort de l'animal. Ils déterrent les nids pour manger les œufs ou s'attaquent aux émergentes lors de leur parcours sur le sable pour rejoindre l'océan.

Les collisions représentent également un risque de mortalité pour les tortues marines en raison de la navigation de bateau sur leur habitat, herbiers marins notamment. Les hélices et la coque des bateaux peuvent percuter les individus en cours de nage et venir perforer ou enfoncer

leur carapace. Les blessures infligées sont souvent mortelles car les poumons se trouvent sous la dossière. En 2022, 4 juvéniles ont été retrouvées mortes par collision (REMMAT).

Les pratiques de pêche sont également sources de mortalité pour les tortues marines. La pêche professionnelle mahoraise est majoritairement artisanale. La flotte se compose de barques (110 à 130) dont les pêcheurs utilisent la technique de la palangrotte, du filet et de la traine puis deux à trois palangriers déploient un effort de pêche important à l'aide de palangre dérivante (source PNMM). Des thoniers senneurs issus de la pêche industrielle fréquentent aussi la ZEE (Zone Economique Exclusive) de Mayotte, sans débarquer sur l'île (source PNMM). Les pirogues, bateaux traditionnels, sont les plus couramment utilisées pour une pêche familiale, non autorisées dans le cadre professionnel (700 à 800 navires actifs), et les pêcheurs utilisent des lignes à main ou des palangrottes (PNMM). En 2007, Pusineri & Quillard (2009) évaluent qu'entre 50 à 250 tortues marines seraient accidentellement capturées chaque année par les pêcheurs mahorais. La plupart d'entre eux ont déclaré que leur dernière prise de tortue était accidentelle (85%) et seulement 15% ont déclaré qu'elle était délibérée. Dans les cas de prises accidentelles, les tortues vertes ont été quatre fois plus souvent capturées que les tortues imbriquées.

Les macros-déchets, présents en quantité dans le lagon, peuvent être à l'origine d'occlusion intestinale. Les pêches fantômes, filets perdus ou laissés volontairement, représentent aussi une problématique non négligeable, pouvant enchevêtrer les individus. La gestion des déchets est en ce sens un sérieux enjeu sur l'île. Le PNMM évalue à 60 objets par hectare le nombre de déchets présents sur les récifs frangeants où 90% sont des plastiques, dont 65% issus de la pêche (fils, cordes, filets) (Mulochau et *al.* 2019).

Peu observée mais présente, la fibropapillomatose est une maladie causée par un virus qui provoque des tumeurs pouvant limiter le déplacement des tortues marines et leur créer des difficultés pour se nourrir, entraînant ainsi dans certains cas la mort de l'animal. Enfin la prédation naturelle existe également. En mer, les adultes peuvent subir des attaques de requins ou d'orques et les émergentes celles des mérous ou des oiseaux marins, et à terre, les nouveau-nés peuvent être prédatés par les corbeaux pies, les hérons et les crabes fantômes.

La dégradation des habitats des tortues marines est aussi une préoccupation majeure sur l'île notamment la détérioration des herbiers marins, zone d'alimentation pour les tortues vertes et imbriquées. Au-delà des pressions naturelles comme les cyclones, les fortes chaleurs,

l'urbanisation côtière et l'agriculture causent l'envasement du lagon. La dégradation et le défrichement des terres près des bassins versants entraînent un départ sédimentaire pouvant être massif lors de la saison des pluies. La charge particulaire augmente dans le lagon et limite la pénétration de la lumière et par conséquent, le développement des herbiers et des récifs coralliens. La quantification de ces flux sédimentaires a été étudiée à travers les projets LESELAM (Lutte contre l'érosion des sols et l'envasement du lagon à Mayotte) lancé par le BRGM (Bureau de Recherches Géologiques et Minières) et le projet ENVALAG (étude des processus morpho-dynamiques du trait de côte mahorais et de l'envasement du lagon), de l'Université de Mayotte (Landemaine et *al.* 2021). Le piècement des herbiers par les usagers du littoral et l'utilisation d'engins de pêche ou les mouillages, les dégradent également. Sur les plages de ponte, la pollution lumineuse, ponctuelle ou permanente, peut perturber la montée des femelles sur la plage ou désorienter les émergentes (Claro & Bardonnnet 2011), sans oublier la pollution apportée par les nombreux macros-déchets présents sur leur parcours qui constituent des obstacles.

II.2.2.3. Mesures de conservation

La préservation des tortues marines est une priorité tant au niveau national qu'au niveau local, à Mayotte. Actuellement, plusieurs organismes s'engagent dans des actions de sensibilisation, de protection et de restauration des habitats utilisés par ces espèces.

II.2.2.3.1. Réglementations en vigueur

À l'échelle nationale, les tortues marines sont protégées par un arrêté ministériel du 10 novembre 2022 fixant la liste des tortues marines protégées sur le territoire national et les modalités de leur protection. Il interdit notamment, la destruction, la mutilation, la capture, l'enlèvement intentionnel des spécimens incluant les prélèvements d'échantillons biologiques, la perturbation intentionnelle, la perturbation induite par des nuisances lumineuses et la poursuite ou le harcèlement des animaux dans le milieu naturel ; mais aussi la destruction, l'altération ou la dégradation des habitats de reproduction et la détention, le transport, la naturalisation, le colportage, la mise en vente, la vente ou l'achat, l'utilisation commerciale ou non des spécimens de tortues marines prélevés.

À l'échelle locale, les tortues marines sont protégées par l'arrêté préfectoral n°361-DEAL-SEPR-2018 qui fixe la liste des espèces animales terrestres et tortues marines protégées et les mesures de protection de ces espèces. Il est précisé pour la tortue verte et la tortue imbriquée, qu'il est interdit sur tout le territoire de Mayotte : la destruction ou l'enlèvement des œufs ou des nids, la mutilation, la destruction, la capture ou l'enlèvement, la perturbation intentionnelle, la naturalisation qu'ils soient vivants ou morts, leur transport, leur colportage, leur utilisation, leur détention, leur mise en vente, leur vente ou leur achat et la destruction, altération ou dégradation des sites de reproduction et des aires de repos.

Soulignons qu'un premier arrêté daté de 1977 avait été mis en œuvre sur la protection des tortues marines (n°4 et 19 du 21 janvier 1977), puis plusieurs années après, l'arrêté du 7 août 2000, fixait la liste des tortues marines (*Chelonia mydas*, *Eretmochelys imbricata*) intégralement protégées et les mesures de protection de ces espèces animales présentes dans la collectivité départementale de Mayotte.

Toujours actuelle, la protection des habitats de tortues marines repose sur trois arrêtés préfectoraux visant spécifiquement la protection des tortues marines au sein du Parc de Saziley (n°518/SG du 08 avril 1991), sur le site de N'Gouja (n°40/DAF du 11 juin 2001) et sur la plage de Papani (n°42/DAF du 05 août 2005). Récemment, un élargissement des habitats à protéger s'est matérialisé à travers l'arrêté n°2022/DEAL/SEPR/0094 du 9 février 2022 portant sur la création de deux zones de protection de biotope sur le domaine public maritime de Saziley et Charifou et l'arrêté n°2022/DEAL/SEPR/0092 à la date du 9 février 2022 portant sur la création d'une zone de protection de biotope sur le domaine public maritime de Moya et Papani. Ainsi, sur les plages de Papani, Moya et Poudjou, en partie à Labattoir ainsi que sur les plages de Saziley à Charifou, entre Mtsoumbatsou et M'Bouini, il est, par exemple, interdit de se trouver sur la plage entre 18h et 6h du matin, d'utiliser toute source lumineuse sur la plage entre 18h et 6h du matin et d'introduire des animaux domestiques, même tenus en laisse. En sus, les sites de Ngouja, Saziley, Charifou, Papani et Moya sont maitrisés par le conservatoire du littoral.

Les activités préjudiciables aux tortues marines sont aussi réglementées par l'arrêté préfectoral n°2018-DMSOI-601 du 28 juin 2018 et précise que la pêche, le transport, la transformation, le conditionnement, la mise en vente ou l'achat des cinq espèces de tortues marines présentes à Mayotte sont interdits. Cet arrêté est une révision de l'arrêté préfectoral n°109/ SG/DAF du 30 décembre 2004 qui réglementait la pêche au filet dans les eaux

intérieures (lagon), considérée comme dangereuse pour les récifs et les espèces protégées. Enfin, l'arrêté préfectoral n°61/AM du 21 mars 2006 interdit la récolte des végétaux marins dans le lagon de Mayotte et protège ainsi les herbiers marins. Un arrêté municipal du 12 octobre 2010 (n°62/CCK) réglemente également sur le site de N'Gouja la pratique et la navigation des engins de type planches nautiques tractées par voile.

II.2.2.3.2. Actions de conservation

Comme susmentionné, récemment une mise à jour de la réglementation a été formulée grâce à la mobilisation des parties prenantes locales, visant à réévaluer le statut des tortues marines et à renforcer les mesures de protection qui leur sont dédiées. Avant d'aborder les principales initiatives de conservation, soulignons d'une manière générale l'importance des recherches menées par des scientifiques depuis les années 70 à Mayotte. Ces travaux ont permis d'accroître les connaissances sur les tortues marines dans cette région, facilitant ainsi leur protection par l'identification des menaces qui pèsent sur elles.

Depuis les années 90, diverses actions ont été entreprises pour la protection des tortues marines à Mayotte. Voici un aperçu non exhaustif de ces initiatives :

- Le CD976 a initié des suivis de fréquentation des femelles gravides sporadiques dès 1993, puis les a rendus quotidiens à partir de 1998, principalement à Grande Saziley et Moya 1. En 2003, le conseil départemental a entrepris des suivis en ULM, élargissant ainsi le nombre de plages surveillées jusqu'en 2008. Les suivis ULM sont repris entre 2019 et 2022 par le PNMM.
- En 1998 également, l'association Oulanga Na Nyamba (ONN) a été créée, avec pour mission d'approfondir les connaissances sur les tortues marines, de sensibiliser les populations locales et de lutter contre le braconnage.
- En 1999, l'association Les Naturalistes a été fondée dans le but de préserver, de faire découvrir et de sensibiliser aux patrimoines naturels et culturels de l'île.
- L'association Escalé réalise un suivi quotidien sur N'gouja entre 2004 et 2007 et en 2018. Pour plus de détails sur les différents suivis réalisés à Mayotte, voir Paute et *al.* 2022.
- Des actions contre la pollution lumineuse sont menées par le CD976, décrites dans Claro & Bardonnnet (2011).

- Le PNMM a été établi en 2010, visant à garantir le bon état des écosystèmes, des espèces et des habitats, ainsi qu'à assurer une exploitation durable des activités tout en préservant le patrimoine culturel.
- Simultanément, le REMMAT a été mis en place, constituant un réseau de science participative pour recenser les cas de détresse et de mortalité des tortues marines et mammifères marins.
- En 2014, des actions inter-services de surveillance et de contrôle ont été renforcées, coordonnées par le PNMM et réunissant le CD976, le PNMM ainsi que d'autres services de l'État.

Par la suite, les organismes qui participent à la protection des tortues marines se sont organisés autour d'un PNA entre 2015 et 2020, dont le bilan d'activité détaillé est désormais disponible (<https://hal.science/hal-04466430/>), avec plusieurs axes d'actions :

1) Réduire la mortalité causée par les activités humaines.

- Le PNMM, les services de la Douane, le service départemental de l'Agence Française pour la Biodiversité, le CD976, la gendarmerie maritime, la police intercommunale de la Communauté de Communes du Sud (CCsud), le REMMAT, ONN, l'association Escale, Les Naturalistes de Mayotte, et l'Association pour la Sauvegarde de la Vie Marine (ASVM) collaborent pour recenser les cas de braconnage, assurer la surveillance, effectuer des inspections, dissuader et contrôler. Cette collaboration a permis de réduire le nombre de tortues braconnées sur les sites de présence.
- En 2018, un groupe de travail pour la lutte anti-braconnage, dirigé par la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer (DEALM) en partenariat avec le service départemental de l'Agence Française pour la Biodiversité (AFB), le CD976, ONN et les naturalistes, est créé.
- En 2019, ONN obtient l'agrément Protection de l'Environnement délivré par la Préfecture de Mayotte, lui permettant de déposer plainte auprès du Substitut du Procureur en charge de la thématique environnementale à Mayotte et de se constituer Partie Civile lors des procès pour actes de braconnage.
- Le PNMM a renforcé ses actions de contrôle en mer et sensibilise les pêcheurs aux pratiques durables. L'arrêté a été mis à jour dans cette optique.
- Contre la pollution, de nombreuses actions de nettoyage régulier des plages sont entreprises par ONN, le PNMM, le REMMAT, Les Naturalistes et le CD976.

- Une sous-action vise également à réduire la mortalité des tortues en détresse. À cette fin, le REMMAT forme chaque année plusieurs personnes pour élargir le réseau afin de minimiser les délais d'intervention. Un centre de soin est en cours de création pour prendre en charge, soigner, réhabiliter et relâcher en milieu naturel les tortues marines en détresse. Ce centre vise également à sensibiliser le public, les usagers de la mer et les décideurs, à renforcer les connaissances sur les causes de mortalité et la biologie des espèces et à faciliter le transfert et le partage de connaissances avec d'autres territoires.

2) Protéger et restaurer les habitats prioritaires des tortues marines.

Plusieurs suivis des populations de tortues marines ont été mis en place ou poursuivi à travers des projets de recherches afin de connaître les habitats utilisés (SEMMADRONE, ECOTOM, REFCAR, SeaMay). Le BRGM lance en parallèle une étude sur l'aléa érosion et l'évolution du trait de côte. En 2018, un groupe de travail sur le suivi des populations est mis en place ainsi qu'un observatoire du littoral.

3) Parfaire la connaissance de la biologie et de l'écologie des populations de tortues marines et de leur habitat.

Plusieurs projets de recherches déjà énoncés précédemment s'ajoutent à d'autres (exemples des projets EFEHMAR, DIATOMS).

4) Sensibiliser les populations aux enjeux de conservation des tortues marines et de leur habitat.

Une évaluation des connaissances des habitants et touristes de passage a été mise en œuvre par le PNMM à travers des enquêtes dont les résultats sont disponibles dans le bilan d'activité du PNA. Puis une pluralité d'actions pour sensibiliser la population mahoraise à la préservation des tortues marines sont réalisées par les différents acteurs du territoire, dont la fête de la tortue, les foundi du lagon, les sorties observations des pontes par les associations, la réalisation d'outils pédagogiques, les interventions dans le milieu scolaire etc. (voir le détail dans le bilan d'activité).

Le Conseil National de la Protection de la Nature (CNP) a salué les efforts déployés par les parties prenantes dans le cadre du PNA. Néanmoins, il recommande de concentrer les

futures actions sur les impacts du changement climatique sur la disparition des plages de nidification.

Après l'année 2020, les actions se sont poursuivies et un pacte de sauvegarde fut lancé en 2021 pour lutter contre le braconnage, qui rassemble les acteurs clés du territoire. Le pacte fut reconduit en 2022 au vu de son efficacité et de sa nécessité. Les axes d'actions se focalisent sur l'amélioration des connaissances sur les pratiques de braconnage, l'augmentation de la présence sur les plages, l'amélioration de la coordination, l'augmentation des moyens matériels donnés aux organismes qui assurent une présence de nuit, renforcement de la protection réglementaire des sites les plus sensibles et communication auprès du grand public pour que tous prennent conscience de la fragilité de cette espèce de plus en plus soumise aux dangers provoqués par les humains.

Conclusion

Les plages, supports du renouvellement des populations de tortues marines, sont des environnements évolutifs à différentes échelles d'espace et de temps. Elles représentent des systèmes complexes dont l'évolution morphologique sera le résultat de multiples interactions interdépendantes. La zone de *swash* connaît des ajustements morphologiques réguliers en lien avec les conditions hydrodynamiques. Cette partie de la plage est aussi en connexion directe avec la nappe phréatique dont les oscillations seront dépendantes du cycle tidal et secondairement du *run-up*. La nidification des femelles gravides se concentre sur cet espace, dont leur sélection du site de ponte s'ancre sur de multiples paramètres environnementaux, la morphologie, la sédimentologie et la végétation de la plage. Cette sélection, étroitement liée à l'environnement qu'offre le site, influencera les conditions d'incubation au sein des nids et par conséquent le développement embryonnaire. Toutefois, les processus physiques de la zone de *swash* façonnent la morphologie et l'évolution de l'environnement de nidification des tortues marines, pouvant affecter directement l'incubation des œufs. À l'échelle de notre site d'étude, Mayotte représente un haut lieu pour la reproduction des tortues vertes dans la région du SOOI. Les femelles gravides nidifient sur des plages de poche bordées de récifs coralliens de caractéristiques sédimentologiques variables. Les plages de poche ont la particularité d'être ceinturées entre deux promontoires rocheux modifiant l'orientation des houles incidentes, en lien avec les conditions d'agitations et structurent ainsi le transport sédimentaire. La présence de récifs coralliens aux abords des plages constitue aussi une barrière naturelle, réduisant l'énergie des vagues et en ce sens, limite des évolutions morphologiques majeures. Toutefois, des dynamiques de rotations saisonnières sont largement observées sur ce type de plage comme c'est le cas à Mayotte. En revanche, la crise sismo-volcanique qui a affecté l'île et provoqué une élévation du niveau marin relative, modifie les conditions hydrodynamiques et les niveaux d'eau qui affectent les plages. Des inondations plus fréquentes ont été observées notamment sur les côtes basses de l'île et une augmentation des phénomènes d'*overwash*. Ces constats mettent en évidence une imbrication d'échelles et d'interactions complexes mais essentielles à étudier conjointement afin de comprendre les processus physiques susceptibles d'impacter la nidification des femelles et la survie embryonnaire.

CHAPITRE 2

Présentation des sites d'études & approches méthodologiques

Partie I – Présentation des caractéristiques physiques des plages étudiées : Grande Saziley et Papani.

Partie II – Synthèse des approches méthodologiques

Introduction

Cette thèse utilise diverses méthodologies et techniques provenant du domaine de la géographie et de la biologie. L'objectif est de développer un moyen d'étudier et de croiser ces deux disciplines pour évaluer des interactions biogéomorphologiques entre la plage et son évolution ainsi que la nidification des tortues vertes. Deux grandes parties structurent notre propos : 1) les sites d'études sont préalablement présentés, 2) les méthodologies sont résumées en trois sous-parties ; une première expose les techniques utilisées pour étudier l'évolution des plages sur le long terme et celles relatives au suivi morphodynamique entrepris sur deux plages de l'île, une deuxième partie décrit le protocole de terrain mis en place pour étudier les tortues vertes, à la fois la nidification des femelles gravides et les conditions d'incubation associées au développement embryonnaire des nids, puis une dernière partie est consacrée à la description des techniques des Systèmes d'Information Géographiques (SIG) employées pour extraire les données environnementales à partir des productions issues des suivis morphologiques et des données biologiques géolocalisées des tortues vertes.

Partie I. Présentation des caractéristiques physiques des plages étudiées : Grande Saziley et Papani.

Deux sites d'étude ont été retenus pour mener les différentes expérimentations, Grande Saziley, une plage située au sud-est de Grande-Terre et Papani, située à l'est de Petite-Terre. Ces plages représentent des sites majeurs pour la nidification des tortues vertes à l'échelle de l'île comme nous l'avons précédemment mentionné (voir Chapitre 1 partie II.2.2.1. Connaissance sur le cycle de vie des tortues vertes). Elles présentent des configurations géographiques et géomorphologiques différentes, que nous allons décrire dans les paragraphes suivants, ce qui permet d'étudier potentiellement différentes dynamiques morphologiques. À noter que ces sites n'ont jamais fait l'objet d'un suivi morphodynamique avant cette étude. De plus, si notre attention s'est portée sur ces plages c'est parce qu'elles font l'objet d'un suivi rigoureux de la fréquentation des femelles gravides par les associations *Les Naturalistes de Mayotte* sur Grande Saziley depuis 2019, et l'association *Oulanga Na Nyamba* sur le site de Papani depuis 2020. Un des objectifs de cette étude est d'apporter une aide à la décision dans le cadre de la conservation des tortues marines, aussi fut-il pertinent d'étudier ces plages où de robustes connaissances sont déjà acquises sur la fréquentation des femelles. Outre l'aspect scientifique, ces associations ont apporté un précieux soutien logistique. Papani et Grande Saziley sont des sites isolés et leur accès est difficile, uniquement par voie maritime pour le transport du matériel lors des campagnes de mesures. Rappelons également que, par sécurité, des précautions particulièrement strictes ont dû être appliquées. Les problèmes d'agressions et de vols, malheureusement généralisés sur l'île, sont accentués sur ces sites dont l'accès restreint et la présence de tortues marines rendent le site propice au braconnage. Ainsi, le nombre de campagnes de terrain est limité et leur réalisation nécessite une anticipation minutieuse.

I.1. Grande Saziley

La plage de Grande Saziley est située au sud-est de l'île de Grande-Terre (Fig. 2.1a). Elle appartient à la commune de Bandré et le village le plus proche, M'Tsamoudou, est à 2,5

km (Fig. 2.1b). L'accès au site n'est possible que par la terre via un long sentier pédestre en 2h30, ou par voie maritime. Grande Saziley mesure 850 m de long pour une largeur de 60 m, bordée par un récif frangeant de 100 m de large en moyenne (Fig. 2.1c).

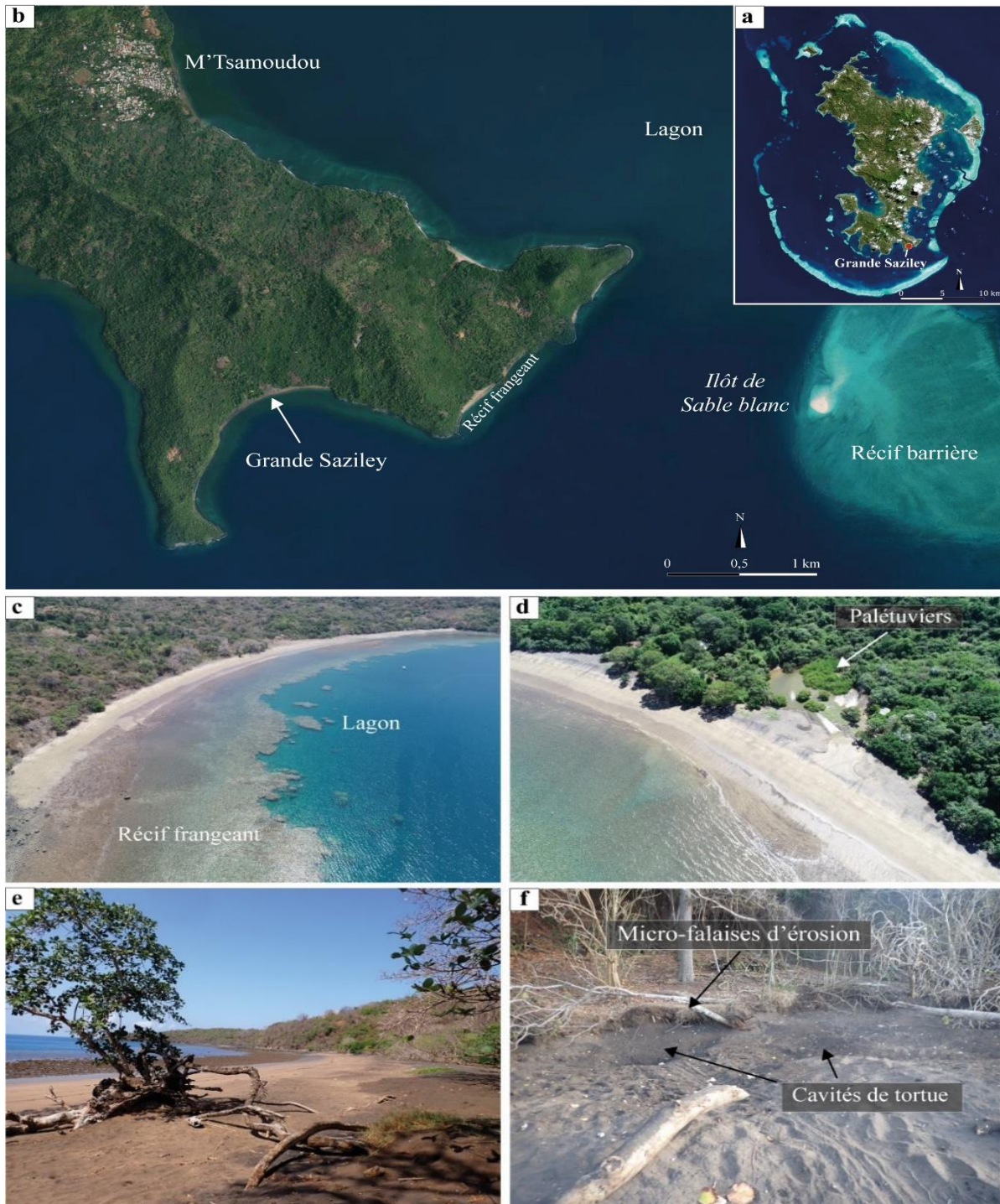


Figure.2.1. Présentation de la plage de Grande Saziley, a) localisation de la plage au sud-est de Mayotte (image Landsat), b) localisation du site d'étude sur la pointe de Saziley (orthophotographie IGN 2020), c) image drone de la plage (Y.Mercky), d) image drone de la zone de palétuviers (Y.Mercky), e) photographie d'un arbre au centre de la plage dont le substrat a été érodé par l'action marine (S.Morisseau), f) photographie d'une micro-falaise d'érosion et des cavités de tortues vertes au sud-ouest de la plage (S.Morisseau).

Cette plage est encaissée dans une baie, entourée de deux promontoires rocheux (Fig. 2.1b). Trois cours d'eau temporaires traversent la plage lors des fortes pluies de mousson. L'arrière-plage est constituée d'une forêt sèche et la zone centrale par une formation de palétuviers submergés lors des hautes mers de vives-eaux ou au cours de la saison des pluies (Fig. 2.1d). Une végétation saisonnière d'*ipomoea pes-caprae* s'installe lors de la saison des moussons sur le haut de plage. Le paysage de la plage est aussi marqué par les cavités creusées par les femelles, par des arbres déracinés et des micro-falaises d'érosion qui se dessinent notamment au sud-ouest de la plage (Fig. 2.1e, 2.1f). Grande Saziley appartient au Conservatoire du littoral et, depuis mars 2021, la gestion du site est partagée entre le Conseil Départemental et la Communauté de Communes du Sud (CCsud). La forêt sèche est aujourd'hui menacée par la culture d'abatis sur brûlis. La déforestation engendrée découvre les sols et lors des pluies de moussons, la terre est davantage lessivée. Un apport sédimentaire terrigène supplémentaire peut atteindre le platier récifal et créer une turbidité plus importante, ce qui impacterait à terme les récifs coralliens et les herbiers de phanérogames.

I.2. Papani

Papani est située sur l'île de Petite-Terre à Labattoir, commune de Dzaoudzi (Fig. 2.2a). Papani est une plage de poche relativement courte avec une longueur de 400 m et une largeur de 45 m. Bordée par le récif barrière de 600 m de large, la plage est ouverte vers l'est (Fig. 2.2b). Papani présente la singularité d'être adossée à une falaise du maar du lac Dziani Dzaha. Cette falaise mesure environ 50 m de hauteur et se compose de matériaux d'origine volcanique notamment des cendres et des bombes pyroclastiques qui se sont incrustées lors des éruptions explosives à l'origine de Petite-Terre (voir Chapitre 1, partie I-2.1.2. Volcanisme de Mayotte). L'arrière de la plage est caractérisé par une zone végétalisée dont le substrat est terrigène, issu de l'effondrement subaérien de la falaise sur lequel s'est formé une micro-falaise d'érosion (Fig. 2.2c). L'espace d'accommodation de la plage est donc limité. La plage est fermée au sud par une pointe rocheuse, correspondant à un rebord de maar partiellement érodé par l'action marine au cours du temps. Le nord est parsemé de blocs provenant de la falaise. (Fig. 2.2d). L'érosion marine a creusé des encoches basales le long de la falaise formant même une grotte au nord de la plage où les tortues marines viennent pondre régulièrement. Du *beachrock* affleure périodiquement en fonction des saisons et du décapement du sable par l'action des vagues.

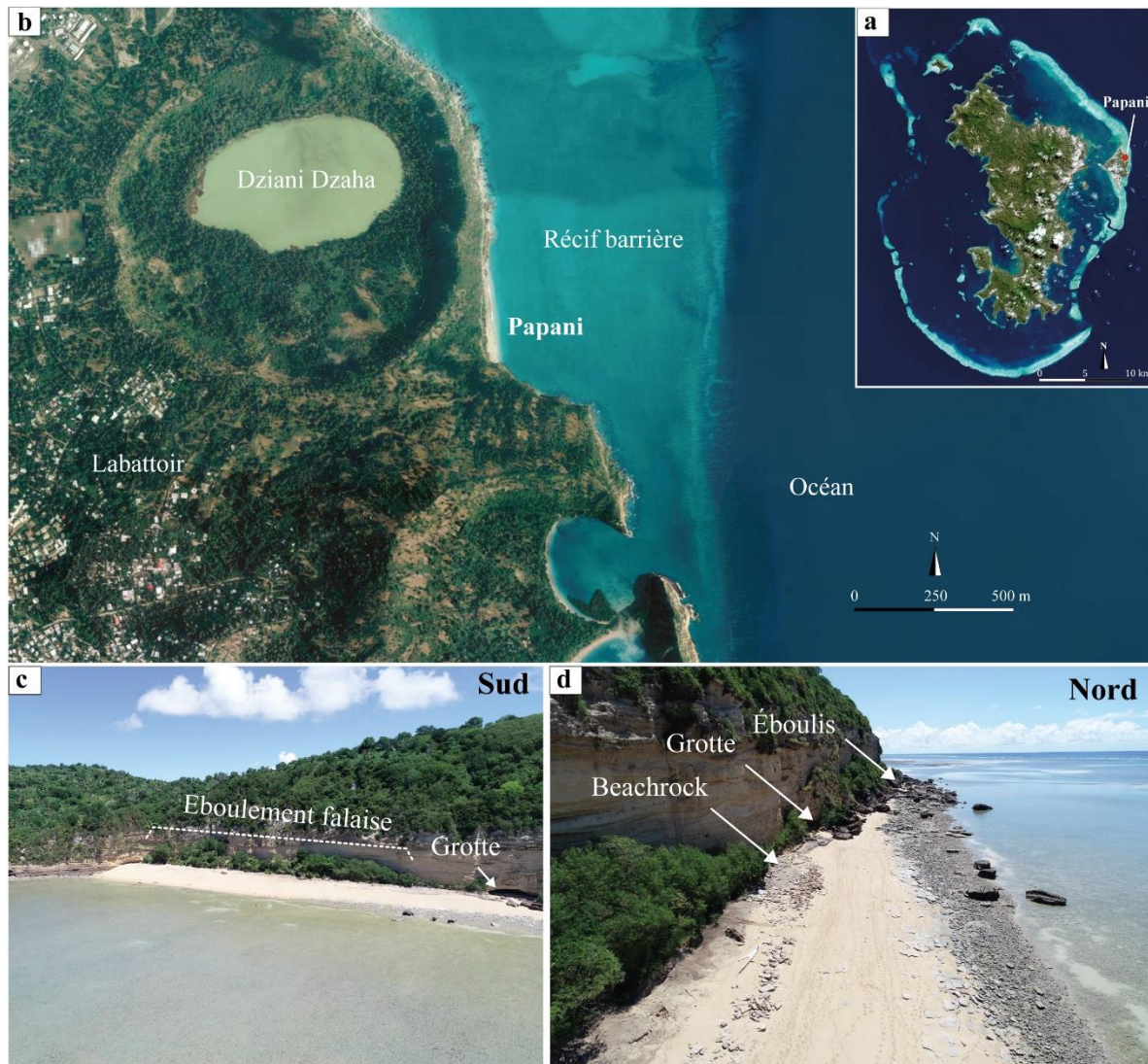


Figure.2.2. Présentation de la plage de Papani, a) localisation de la plage au nord-est de Petite Terre, à Mayotte (image Landsat), b) localisation du site d'étude sur Petite Terre (orthophotographie IGN 2020), c) image drone de la partie nord de la plage (Y.Mercky), d) image drone de la partie sud (Y.Mercky).

Partie II. Synthèse des approches méthodologiques

II.1. Étude des plages de nidification

L'évolution des plages a été étudiée à différentes échelles temporelles. Nous allons premièrement présenter les travaux sur l'étude de la cinématique du trait de côte depuis 1950 effectuée sur des plages de l'île, correspondant à leur évolution sur le long terme. Dans un second temps, un suivi morphodynamique fut entrepris sur les deux plages décrites précédemment, afin d'étudier les dynamiques morphologiques saisonnières et les variations interannuelles, correspondant à leur évolution sur le court terme.

II.1.1. Analyses diachroniques du trait de côte depuis 1950

II.1.1.1. Images

Les tendances évolutives de 10 plages majeures de nidification à l'échelle de l'île ont été caractérisées et quantifiées à travers l'étude du trait de côte depuis 1950 (présentation des 10 sites Chapitre 3, partie 2.1. Study site). Cette méthodologie repose sur la comparaison de lignes du rivage digitalisées à partir de photographies aériennes issues de l'Institut Géographique National français (IGN) (<https://remonterletemps.ign.fr/>) et d'une image satellitale Pléiade (Airbus/CNES), comprenant une série temporelle entre 1950 et 2020 : 1950, 1969, 1989, 2008, 2011, 2013, 2016, 2018, 2020 (présentation des images Chapitre 3, partie 2.2. Shoreline evolution).

II.1.1.2. Géoréférencement

Les images de 2008 à 2020 ont été livrées, orthorectifiées et géoréférencées dans le système de coordonnées géographiques RGM04 UTM 38S, au contraire des périodes les plus anciennes (1950, 1969, 1989). La méthodologie retenue pour quantifier les variations de ligne de rivage oblige la superposition de plusieurs images dans un même système de projection afin

de pouvoir comparer les traits de côte numérisés ultérieurement. Ainsi, les images de 1950, 1969 et 1989 ont été géoréférencées. Le géoréférencement est défini comme un processus qui assigne aux cartes non-métriques une « référence métrique » à partir de l'espace géographique réel ou de ses correspondances (Balletti 2006). Il s'agit donc de désigner des coordonnées géographiques sur une carte ne correspondant à aucun système de projection à partir d'une référence composée des coordonnées du système de projection souhaité.

Le géoréférencement des images a été réalisé à l'aide du logiciel Qgis à partir des méthodologies décrites par Duvat & Pillet (2017) et Thior et *al.* (2021) par exemple, en ciblant des points communs au sol, appelés « point de repère » ou « point de contrôle », entre une image de référence (ici 2016) et l'image à géoréférencer. Ce travail a été particulièrement fastidieux puisque peu d'habitations étaient présentes entre 1950 et 1989 et sur certains sites encore aujourd'hui (notamment Grande Saziley, Majicavo 3 et 4 et Charifou 1 et 3). Ainsi, la recherche de repères s'est-elle davantage concentrée sur les récifs coralliens et les pointes rocheuses. L'algorithme de géoréférencement projectif a été utilisé, combiné à la méthode de rééchantillonnage par les plus proches voisins, obtenant les meilleurs résultats. Malgré ces difficultés, le travail effectué sur ces images fut satisfaisant. L'évaluation du travail de géoréférencement s'est basée sur l'erreur quadratique moyenne ou *Root Mean Square* (RMS). Il s'agit d'une valeur mesurant l'écart géométrique moyen entre les coordonnées que nous avons entrées et les coordonnées calculées par la correction, en fonction de la transformation préalablement choisie.

II.1.1.3. Indicateurs et digitalisation du trait de côte

Lorsque l'ensemble des images sont implantées dans le même système de coordonnées géographiques, le trait de côte peut être digitalisé. Toutefois, la définition du trait de côte est imprécise, qualifiée d'interface physique entre terre et mer (Dolan et *al.* 1980). Cette ligne peut prendre différentes formes selon les rivages et évoluer au cours du temps. Boak & Turner (2005) ont répertorié, à partir de la littérature, 45 indicateurs du trait de côte qu'ils ont accompagnés d'une description précisant leur pertinence. Aussi, le choix de l'indicateur du trait de côte s'est basé sur deux critères : 1) sa visibilité sur l'ensemble des images, 2) celui qui reflètera le plus fidèlement l'évolution du rivage. Dans notre étude, la ligne de végétation pérenne et continue a été choisie comme indicateur du trait de côte. Bien que la qualité des images et leur résolution fussent différentes, la végétation reste la limite la plus visible entre terre et mer. De plus, en

raison du climat tropical et humide de Mayotte, une végétation saisonnière et périodique d'*ipomoea pes-caprae* peut apparaître pendant la période de mousson. Ainsi, il était pertinent de ne retenir que la végétation pérenne et continue afin d'éviter les biais, notamment des avancées du trait de côte. Le littoral a été numérisé pour chaque image à une échelle de 1:1000 sur le logiciel Qgis, jugé comme le meilleur rapport entre la visibilité du littoral et la qualité de la numérisation.

II.1.1.4. Quantification des évolutions du trait de côte

L'extension DSAS (*Digital Shoreline Analysis System*) du logiciel Arcgis a été utilisée pour calculer plusieurs indicateurs quantifiant l'évolution du trait de côte. Des transects ont été générés tous les 10 mètres, considérés comme le meilleur ratio pour quantifier précisément l'évolution du trait de côte en ne créant pas de transects similaires, sans nécessité, afin d'économiser du temps d'analyse et de calcul. Une ligne de base est créée au préalable à 50 mètres du rivage afin de calculer des indicateurs par rapport à cette ligne théorique (Fig.2.3).

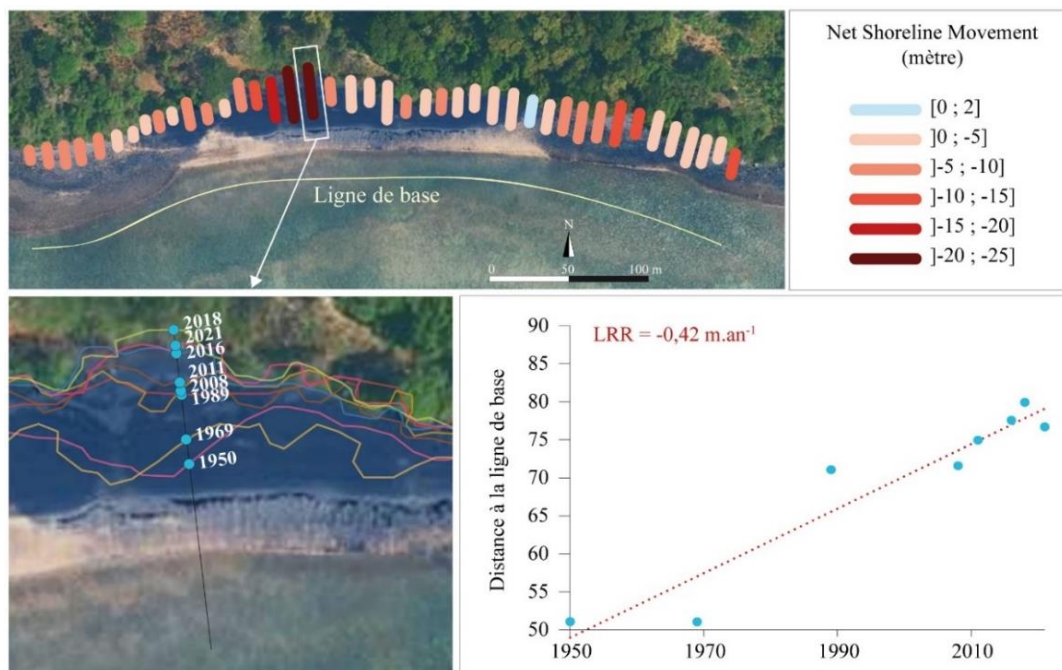


Figure.2.3. Représentation des transects générés avec DSAS sur le site de Majicavo 4 (Pointe de Saziley) et exemple du calcul de l'indice LRR sur un transect.

Ainsi, l'indicateur NSM (*Net Shoreline Movement*), représentant la distance entre le trait de côte le plus ancien (1950) et le plus jeune (2020) a été utilisé. Puis, le LRR (*Linear Regression Rate*), correspondant à une statistique de taux d'évolution calculée par régression

linéaire, et prenant en compte toutes les périodes numérisées, a été calculé pour chaque transect généré (Fig.2.3) (Himmelstoss et *al.* 2018).

II.1.1.5. Incertitudes

L'incertitude du positionnement du trait de côte a été calculée en tenant compte de la résolution de l'image, de la numérisation et du géoréférencement. La résolution de l'image correspond à la taille des pixels (entre 0,50 m et 2 m). L'erreur de numérisation a été calculée à partir de l'écart-type du positionnement du trait de côte issue d'une digitalisation répétée sur la même portion du trait de côte par un même opérateur à quelques jours d'intervalle (Faye 2010, 2012). Plus précisément, le trait de côte a été à nouveau numérisé 3 fois (selon les recommandations de Coyne et *al.* 1999 ; Fletcher et *al.* 2003) sur les premiers cinquante mètres du trait de côte en partant de l'ouest. Tous les dix mètres, la distance entre le trait de côte numérisé initialement et ceux digitalisés pour le calcul de l'incertitude a été mesurée, une moyenne et l'écart type de toutes ces mesures ont ensuite été calculés. L'erreur de numérisation a ensuite été mesurée en multipliant la moyenne par deux écarts types concentrant ainsi 95% des écarts trouvés pour chaque date (Faye et *al.* 2008). Enfin l'incertitude du positionnement de chaque ligne de trait de côte a été quantifiée à partir de l'équation développée par Hapke et *al.* (2011) (Chapitre 3, partie 2.2. Shoreline evolution), en prenant en compte ces trois paramètres, résolution, numérisation et géoréférencement. L'incertitude pour l'indicateur NSM a été calculée en tenant compte de l'incertitude correspondant à l'année la plus ancienne et à l'année la plus récente (Hapke et *al.* 2011, voir équation Chapitre 3, partie 2.2. Shoreline evolution). En ce qui concerne les incertitudes associées à l'indicateur LRR, l'erreur standard de la pente a été calculée avec un intervalle de confiance à 95% (LCI95), ici déterminé par l'extension DSAS (Bheeroo et *al.* 2016 ; Himmelstoss et *al.* 2018). Les marges d'erreur sont disponibles en annexe 1.

II.1.2. Suivi morphodynamique

II.1.2.1. Suivi morphologique

Le suivi morphologique s'est fondé sur des mesures topographiques répétées entre 2020 et 2022 des deux plages retenues pour l'étude via la réalisation de profils topographiques et de

Modèle Numérique d'Élévation (MNE) (voir Tableau 2.1 pour le détail des campagnes). Les profils topographiques sont des transects réalisés perpendiculairement à la plage ayant pour objectif de retranscrire en 2D sa morphologie. Les MNE sont des représentations en 3D de l'élévation de la totalité de la superficie des plages. Les deux méthodologies sont complémentaires pour appréhender l'ensemble des processus physiques des plages.

II.1.2.1.1. Création des points de coordonnées géographiques de références

Afin de réaliser des mesures morphologiques à l'aide d'appareils de mesures topographiques, il est primordial de caler ces relevés à partir de points de coordonnées géographiques de références. Pour chacun des sites d'études, nous avons implanté deux bornes de références matérialisées par des pieux en béton. Chaque borne a été géoréférencée à l'aide d'un GNSS-RTK Trimble R8s (Fig.2.4a) (précision $\pm 1,5$ cm vertical et ± 2 cm horizontaux). Le GNSS (*Global Navigation Satellite Survey*) est un ensemble de satellites permettant d'obtenir des coordonnées géographiques précises. L'utilisation des techniques cinématiques en temps réel (RTK pour *Real Time Kinetic*) repose sur la mise en place de deux récepteurs : une station de base et un mobile qui communiquent avec les satellites. Le récepteur fixe communique par liaison radio avec le récepteur mobile et corrige en temps réel sa position. Ainsi, pour mesurer des coordonnées x,y,z d'une précision centimétrique, un opérateur arpente le site à l'aide du récepteur mobile et enregistre les points. Pour obtenir un premier point de coordonnée géographique sur les sites, la station de base a été laissée au-dessus des bornes pendant plusieurs heures. Ces données ont ensuite été recalées par rapport aux stations de l'IGN de Mayotte. Ce post traitement a été réalisé par le service Trimble internet (*Service Trimble Online*) d'une précision verticale de 3 à 6 cm et horizontale de 1 à 2 cm. Par la suite, des « têtes de profils » ont été installées sur chaque départ de profils topographiques. Leur localisation a préalablement été choisie, en fonction de la configuration et de la taille de la plage. En raison de la présence d'une falaise à Papani ou d'une végétation dense à Grande Saziley, il n'a pas été possible d'utiliser un récepteur GNSS RTK. Nous avons donc utilisé une station totale (Nikon XF, Fig. 2.4b) pour positionner ces têtes de profils, ainsi que des points d'orientation, en cheminant à partir des bornes.

Tableau 2.1. Chronologie des campagnes de terrain menées entre 2020 et 2022, à la fois sur le suivi morphodynamique des plages étudiées et le suivi des tortues vertes, des femelles nicheuses et du suivi des nids.

Site	Type de suivi	Date		Nb jours	Type
		Début	Fin		
Grande Saziley	Topographique	16/10/2020	16/10/2020	1	Profil topographique
		17/11/2020	17/11/2020	1	MNE
		30/04/2021	30/04/2021	1	Profil topographique & MNE
		11/06/2021	11/06/2021	1	Profil topographique & MNE
		06/10/2021	06/10/2021	1	Profil topographique & MNE
		21/03/2022	21/03/2022	1	Profil topographique & MNE
		16/06/2022	16/06/2022	1	MNE
		26/09/2022	26/09/2022	1	Profil topographique & MNE
	Hydrodynamique	21/07/2021	05/08/2021	17	1 capteur de pression au centre du platier
		12/02/2022	15/03/2022	32	1 capteur de pression au centre du platier
		21/03/2022	07/06/2022	79	1 capteur de pression au centre du platier
	Sédimentologique	30/04/2021	30/04/2021	1	19 prélèvements sédimentaires
		06/10/2021	06/10/2021	1	19 prélèvements sédimentaires
		21/03/2022	21/03/2022	1	19 prélèvements sédimentaires
	Suivi des femelles	07/07/2021	27/07/2021	20	Suivi nocturne exhaustif en continu
		21/08/2021	28/08/2021	4	Suivi nocturne exhaustif non continu
		24/03/2022	30/03/2022	6	Suivi nocturne des pontes en continu
		09/05/2022	29/05/2022	18	Suivi nocturne exhaustif en continu
	Suivi des nids	24/03/2022	30/03/2022	6	Mise en place des capteurs
		09/05/2022	07/06/2022	28	Suivi des émergences
Papani	Topographique	28/04/2021	28/04/2021	1	Profil topographique & MNE
		05/08/2021	05/08/2021	1	Profil topographique
		07/10/2021	07/10/2021	1	Profil topographique & MNE
		20/04/2022	20/04/2022	1	Profil topographique & MNE
		13/09/2022	13/09/2022	1	Profil topographique & MNE
	Hydrodynamique	21/07/2021	05/08/2021	17	1 capteur de pression au centre du platier
		12/02/2022	15/03/2022	32	1 capteur de pression au centre du platier
	Sédimentologique	28/04/2021	28/04/2021	1	12 prélèvements sédimentaires
		07/10/2021	07/10/2021	1	12 prélèvements sédimentaires
		20/04/2022	20/04/2022	1	12 prélèvements sédimentaires

II.1.2.1.2. Profils topographiques

Les profils topographiques ont été levés à l'aide d'un récepteur GNSS-RTK ou bien à l'aide d'une station totale Nikon XF, suivant la réception satellitale, et renouvelés à plusieurs reprises entre 2020 et 2022. L'altitude est relevée tous les 5 à 10 mètres, cela dépend des reliefs rencontrés. Une densification des levés est réalisée lors de la présence de barres intertidales, de ruptures de pente, ou de bermes. La répétitivité des profils topographiques au cours du temps permet de mesurer les variations altitudinales et d'apprécier le changement de forme du profil de plage puis de quantifier les mouvements sédimentaires. Les données issues des appareils de mesures topographiques ont été traitées à l'aide de la macro Excel Profiler 3.4 XL développée par Olivier Cohen, enseignant-chercheur à l'Université du Littoral Côte d'Opale (Cohen 2016a). Les profils topographiques sont complémentaires aux MNE et permettent de mesurer les variations du haut de plage, souvent masquées par la végétation lors des prises de vue par drone.

II.1.2.1.3. Modèles Numériques d'Élévation

Des Modèles Numériques d'Élévation (MNE) ont été réalisés par reconstruction photogrammétrique issue d'images prises par drone et renouvelés régulièrement entre les saisons (Tableau 2.1), permettant d'obtenir la totalité de la morphologie de la plage. Le drone utilisé a été un DJI Phantom 4 Pro équipé d'une caméra embarquée avec un capteur de 1 pouce et 20 mégapixels (Fig.2.4c). Pour le site de Grande Saziley, l'altitude du vol fut de 65 m, la vitesse de $6,4 \text{ m.s}^{-1}$ avec une photo capturée toutes les 2 secondes et un angle de -50° permettant un recouvrement de 80% en long et 75% en large. Pour Papani, l'altitude du vol fut de 45 m, une différence en raison de la longueur des sites, la vitesse de $5,5 \text{ m.s}^{-1}$ avec une photo capturée toutes les 2 secondes et un angle cette fois-ci de -55° permettant un recouvrement de 80% en long et 75% en large également. Trois vols sont réalisés à chaque sortie sur le terrain : deux vols pour la création des MNE et un vol à la verticale pour la construction des orthophotographies. Vingt à trente cibles matérialisées par des planches plastifiées en format A3 (Fig.2.4d) sont préalablement placées à différentes altitudes sur les plages (bas, milieu, haut) et mesurées avec précision à l'aide du récepteur GNSS-RTK Trimble R8s (précision $\pm 5\text{cm}$), constituant les GCP (*Ground Control Points*). Les GCP permettent de géoréférencer les productions photogrammétriques en post-traitement.



Figure.2.4. Photographies des divers appareils utilisés pour mesurer l'évolution de la morphologie des plages de Grande Saziley et Papani. a) Récepteurs de base et mobile du GNSS-RTK Trimble 8s, b) prise d'un point de coordonnées géographiques avec une station totale Nikon XF, c) drone DJI Phantom 4 Pro, d) cible mise en place comme point de calage pour la reconstruction photogrammétrique des images de drone. Clichés S. Morisseau.

Les images de drones ont été traitées à l'aide du logiciel Agisoft Metashape, en suivant la méthodologie utilisée par Casella et *al.* (2016) et Cohen et *al.* (2016b). Les photographies ont été importées dans le logiciel et un premier nuage de points peu dense se construit à la suite du lancement de la procédure d'alignement des photographies. Le géoréférencement des GCP s'effectue sur ce premier nuage de points, optimisé ensuite avec les paramètres de caméra pour limiter les erreurs de coordonnées. Enfin, le nuage de points dense est généré et le MNE est exporté en format TIFF. Les mêmes opérations s'effectuent pour la génération des orthophotographies. Les MNE et orthophotographies ont une résolution inférieure à 2 cm. Pour les MNE de Grande Saziley, l'altitude sous végétation a été extrapolée sur la base d'une classification des pixels par catégories : végétation, terrain, urbanisation, en ne retenant que le terrain. Ensuite, les MNE standard de différence (DoD) ont été calculés par le logiciel Qgis 3.10.11 à partir de l'équation de Angnuureng et *al.* (2020) (Chapitre 3, partie 2.3. Morphodynamic measures), pour obtenir les variations altitudinales entre deux périodes de mesures (Fig. 2.5). Les incertitudes RMSE (x,y,z) ont été obtenues à partir des GCP par le

logiciel, en tenant compte de la marge d'erreur du GNSS (Annexe 2). Les marges d'erreur des DoD ont été calculées via l'équation de Kaliraj et *al.* (2017) et Eelsalu et *al.* (2022) (Chapitre 3, partie 2.3. Morphodynamic measures).

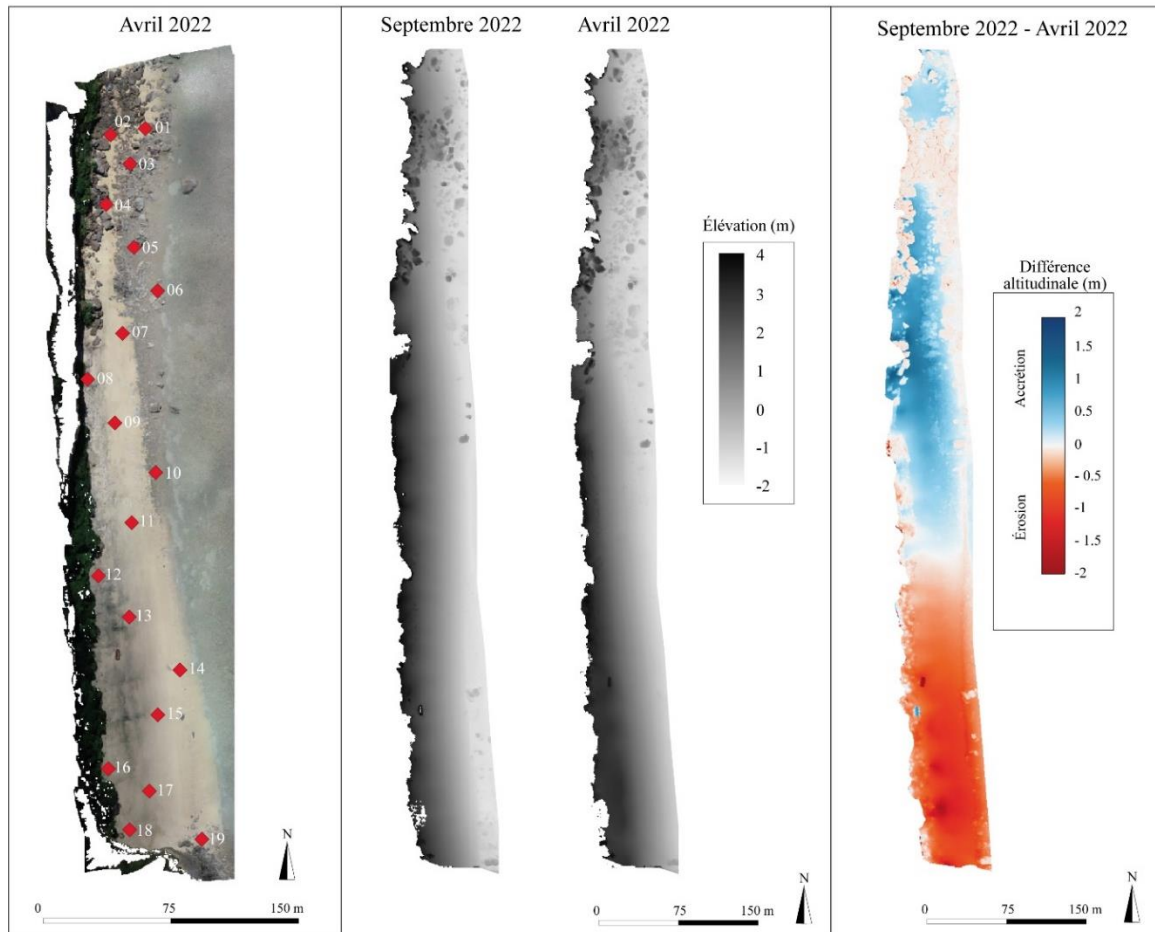


Figure.2.5. Exemple de productions réalisées à la suite de reconstructions photogrammétriques à partir de photographies de drone. En premier lieu, une orthophotographie générée à partir d'un vol de drone effectué sur Papani avec les GCP visibles en rouge (à gauche), puis deux MNE effectués à deux dates différentes, septembre et avril 2022 (au centre) et enfin le DoD entre ces deux dates (à droite).

II.1.2.2. Mesures hydrodynamiques

Des campagnes de mesures hydrodynamiques ont été réalisées sur chaque site d'étude, à l'aide de capteurs de pression RBRsolo³ installés sur les récifs de Grande Saziley et de Papani au cours de la saison sèche et de la saison humide (Tableau 2.1). L'objectif de ces campagnes est d'appréhender les différences de conditions de vague entre les deux sites et entre les deux saisons. La fréquence d'enregistrement a été fixée à 2 Hz, comme recommandée par plusieurs études portant sur l'hydrodynamisme dans les milieux coralliens (Brander et *al.* 2004 ; Lowe et *al.* 2005 ; Kench et *al.* 2006 ; Monismith et *al.* 2013). Le traitement des données de houle a été

effectué à l'aide d'un algorithme de transformé de Fourier rapide (FFT) développé par F. Floch (Université de Bretagne Occidentale), F. Ardhuin (Université de Bretagne Occidentale) et E. Cordier (Université de La Réunion). Cet algorithme est utilisé par ces chercheurs de l'Université de La Réunion (océan Indien), ainsi, dans l'optique d'harmoniser les traitements de vagues dans la région, le même algorithme a été utilisé.

Une gamme de fréquence, commune à chaque campagne hydrodynamique, à des fins de comparaison, a été fixée de 0,02 Hz à 0,3 Hz, représentative des principales composantes spectrales des vagues de la zone intertropicale (vagues de fetch locales et régionales : 0,3-0,125 Hz ; houles : 0,125-0,05 Hz, et ondes infragravitaires : 0,01-0,05 Hz) (Brander et *al.* 2004 ; Kench et *al.* 2006). Les valeurs ont été moyennées toutes les 15 minutes en raison de l'environnement mésotidal de la plage. Ensuite, la hauteur d'eau moyenne a été calculée à partir de la relation hydrostatique :

$$\rho_w = \rho g H_w$$

ρ_w : pression due à la hauteur d'eau

ρ : la densité de l'eau de mer (supposée constante et égale à 1028,1 kg.m-3)

g : l'accélération de la pesanteur.

H_w : niveau d'eau moyen

La hauteur significative des vagues H_s , correspondant à la hauteur moyenne du tiers le plus élevé des vagues, a été obtenue à l'aide de l'équation suivante :

$$H_s = 4\sigma_n$$

Enfin, la période de pic T_p correspondant à la période des ondes les plus énergétiques a été déterminée par l'équation suivante :

$$T_p = \frac{1}{F_p}$$

F_p : Fréquence de crête

La période des ondes permet de distinguer les ondes capillaires (<3s), les ondes de fetch (3-8s), les houles (8-20s) et les ondes infragravitationnelles (>20s) (Brander et *al.* 2004).

II.1.2.3. Données météorologiques

Des données anémométriques provenant de la station météorologique de Météo France, située à Pamandzi (Petite Terre), ont été obtenues. L'intérêt de ces données est de pouvoir caractériser les conditions de vent entre les saisons et de comprendre l'implication de ce paramètre dans les conditions d'agitation. La station météo relève chaque jour et toutes les trois heures, la vitesse et la direction du vent. Les vitesses sont exprimées en mètre par seconde et les directions de vent en degré correspondant aux orientations suivantes : 0°/360° - Nord, 45° - Nord-Est, 90° - Est, 135° - Sud-Est, 180° - Sud, 225° - Sud-Ouest, 270° - Ouest, 315° - Nord-Ouest. Ainsi, pour chaque campagne de mesures hydrodynamiques que nous avons susmentionnée, les données de vitesses et de directions de vent ont été extraites et étudiées.

II.1.2.4. Caractérisation sédimentologique

Trois campagnes de récoltes d'échantillons de sable ont été réalisées en avril 2021, octobre 2021 et avril 2022. L'objectif était de caractériser la répartition spatiale des sédiments et de suivre l'évolution saisonnière de cette répartition. La prise d'échantillons a été réalisée sur les profils topographiques, entre 4 et 5 prélèvements, aux mêmes coordonnées géographiques : en haut de plage, milieu de la plage, rupture de pente, et le bas de plage. 100 g à 200 g de sable ont été prélevés en surface, sur les 3 à 5 premiers centimètres. Tous les échantillons de sable ont été lavés à l'eau distillée puis placés dans une étuve à 60 °C pendant 24 heures avant d'être passés dans une tamiseuse à sept tamis (2000 µm, 1000 µm, 500 µm, 250 µm, 125 µm, 63 µm, 40 µm). Chaque refus de tamis a été pesé à l'aide d'une balance de précision $\pm 0,01$ g, permettant à *posteriori* de calculer le pourcentage de répartition des classes de taille de grain, selon la classification de Wentworth (1922) (Tableau 2.2).

Tableau 3.2. Classification granulométrique d'après Wentworth (1922)

Classes retenues pour l'étude	Classes granulométriques	Micromètre (µm)
Gravier	Gravier	>2
Sable grossier	Sable très grossier	[2000-1000[
	Sable grossier	[1000-500[
Sable moyen	Sable moyen	[500-250[
	Sable fin	[250-125[
Sable fin	Sable très fin	[125-63[
	Limon grossier	[63-40[
Limon	Limon moyen à très fin	<40

Deux indicateurs, de dispersion et de symétrie, ont été calculés pour chaque échantillon à partir des équations développées par Folk & Ward (1957). Le tableau 2.3 expose l'interprétation des résultats de cet indice de dispersion :

Indice de dispersion :

$$So(mm) = \sqrt{\frac{Q_{25}(mm)}{Q_{75}(mm)}}$$

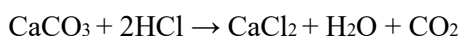
Indice d'asymétrie :

$$ast = \frac{Q_{25}(mm) \times Q_{75}(mm)}{Q_{50}(mm)}$$

Tableau 4.3. Interprétation des résultats de l'indice de dispersion, équation formulée par Folk & Ward (1957).

So	Classement
1 à 1,17	Très bien classé
1,17 à 1,20	Bien classé
1,20 à 1,35	Assez bien classé
1,35 à 1,87	Moyennement classé
1,87 à 2,75	Mal classé
> 2,75	Très mal classé

Comme les plages mahoraises sont composées à la fois de sables biogènes et volcaniques, dont les proportions sont très variables en fonction des sites, il fut pertinent de calculer pour chaque échantillon, le pourcentage de teneur en carbonate de calcium (CaCO₃). Le CaCO₃ a été analysé à l'aide d'un calcimètre Bernard, en exposant trois réplicats de 0,5 g par échantillon à l'action de 5 ml d'acide chlorhydrique. Ce dernier va dissoudre les carbonates de calcium et entraîner la libération de gaz carbonique (CO₂) selon l'équation de réaction suivante :



La quantification des concentrations en carbonate de calcium des échantillons s'effectue par la mesure du gaz carbonique libéré.

Ainsi, l'étude de l'évolution des plages a été réalisée à plusieurs échelles temporelles. À la fois sur le long terme en étudiant la cinématique du trait de côte depuis 1950 et à l'échelle saisonnière et interannuelle par le suivi morphodynamique de deux plages de l'île entre 2020 et 2022. Les différentes productions vont être mobilisées par la suite pour étudier l'impact de ces évolutions sur la nidification des tortues vertes.

II.2. Étude sur les tortues vertes

Plusieurs études ont été menées sur les tortues vertes à Grande Saziley. Nous tenions à préciser que l'ensemble des mesures, captures et manipulations effectuées sur les tortues vertes adultes comme sur les tortillons ainsi que les expériences menées en laboratoire ont fait l'objet d'une autorisation par arrêté préfectoral (Arrêté n°2021/DEAL/SEPR/221), à la suite de l'instruction de notre demande de Dérogation de spécimens d'Espèces animales Protégées (DEP) par la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte (DEALM) et le Conseil National de la Protection de la Nature (CNP). Bien que nous ayons obtenu cette autorisation, nous avons particulièrement veillé à ce que nos pratiques respectent la nidification des femelles, en limitant le plus possible le dérangement causé par notre présence. Le comportement des femelles a été surveillé pour détecter les signes de dérangement éventuel et toute action jugée comme préjudiciable pour le bon déroulement de la ponte fut arrêtée. En ce qui concerne les émergences, notre expérience, que nous allons décrire ultérieurement, a nécessité la mise en place d'enclos et le prélèvement des nouveau-nés. Les émergentes ont été relâchées au plus proche du nid où elles ont émergé, au maximum à 1 mètre de distance, et nous avons veillé à limiter la prédation sur la plage lors de leur passage sur le sable jusqu'à l'océan comme mesure de compensation. L'ensemble des manipulations ont été effectuées en lumière rouge, moins agressive pour les individus.

Deux grandes parties structurent cette étude sur les tortues vertes. Dans un premier temps, nous allons préciser le protocole de terrain relatif au suivi des femelles gravides, qui a été réalisé afin de localiser les zones de réussite et d'échec de nidification. Des données environnementales de végétation, de sédimentologie et de morphologie ont été récoltées sur le terrain afin de déterminer les préférences environnementales des femelles pour la ponte. De plus, la profondeur de certains nids a été mesurée afin d'évaluer si le choix de l'emplacement du nid affecte ce paramètre (voir chapitre 4, partie 2.2. Data collection). Dans un second temps,

nous avons mené une expérimentation afin d'étudier la survie embryonnaire et les conditions environnementales associées. Trente nids de tortues vertes ont ainsi été suivis de la ponte à l'émergence en mesurant des conditions d'incubation notamment la température et l'inondation, des paramètres déterminants dans la survie embryonnaire comme mentionnés dans l'introduction. Ces travaux ont permis d'apprécier la pertinence du choix de la femelle à placer son nid dans un site propice.

II.2.1. Suivi des femelles gravides

Le suivi des tortues vertes en nidification a été réalisé au cours de deux missions ponctuelles (~25 jours), en 2021 et 2022 (voir le détail des dates Tableau 2.1). Ces missions se sont déroulées en saison sèche pendant le pic de nidification (Bourjea *et al.* 2007). Chaque nuit, de 19h à 7h le lendemain, notre équipe a sillonné la plage et identifié les femelles en cours de nidification. À l'aide d'un récepteur GNSS portable GARMIN Montana 650 (± 3 m de précision), les coordonnées géographiques (x,y) de chaque nid ont été relevées, au moment de l'oviposition (Fig. 2.6a). Les échecs de nidification ont également été enregistrés, correspondant à 5 comportements :

- (1) retour à l'eau sans tentative de balayage, ni de creusement de nid (Fig. 2.6b) ;
- (2) abandon d'une cavité corporelle et retour à l'eau (Fig. 2.6c) ;
- (3) abandon d'une cavité corporelle suivi d'une autre tentative de nidification aboutissant à une ponte ;
- (4) abandon du creusement du nid et retour à l'eau (Fig. 2.6d) ;
- (5) abandon du creusement du nid suivi d'une autre tentative de nidification aboutissant à une ponte.

En 2021, le suivi des femelles gravides s'est déroulé entre le 7 juillet et le 27 août 2021 avec un total de 25 jours. Nous avons pu constater 69 échecs et 185 nids, toutefois, le suivi n'a pas été exhaustif en raison de problèmes techniques. Au cours de cette mission, la profondeur de 71 nids, c'est-à-dire entre le fond de la chambre d'incubation et le haut de la chambre d'incubation (Fig. 2.6e), a été mesurée avant la ponte des premiers œufs, à l'aide d'une corde lestée puis d'un mètre ruban. En 2022, le suivi des femelles gravides a été réalisé entre le 24

mars et le 29 mai 2022, avec un total de 24 jours de suivi. 391 échecs et 198 nids ont été référencés. Ainsi, sur les deux missions de suivi, 843 activités de tortues vertes ont été enregistrées. De plus, lors de ces missions, la limite du jet de rive, matérialisée par la laisse de mer, a été relevée chaque matin à l'aide d'un récepteur GNSS portable GARMIN 650.

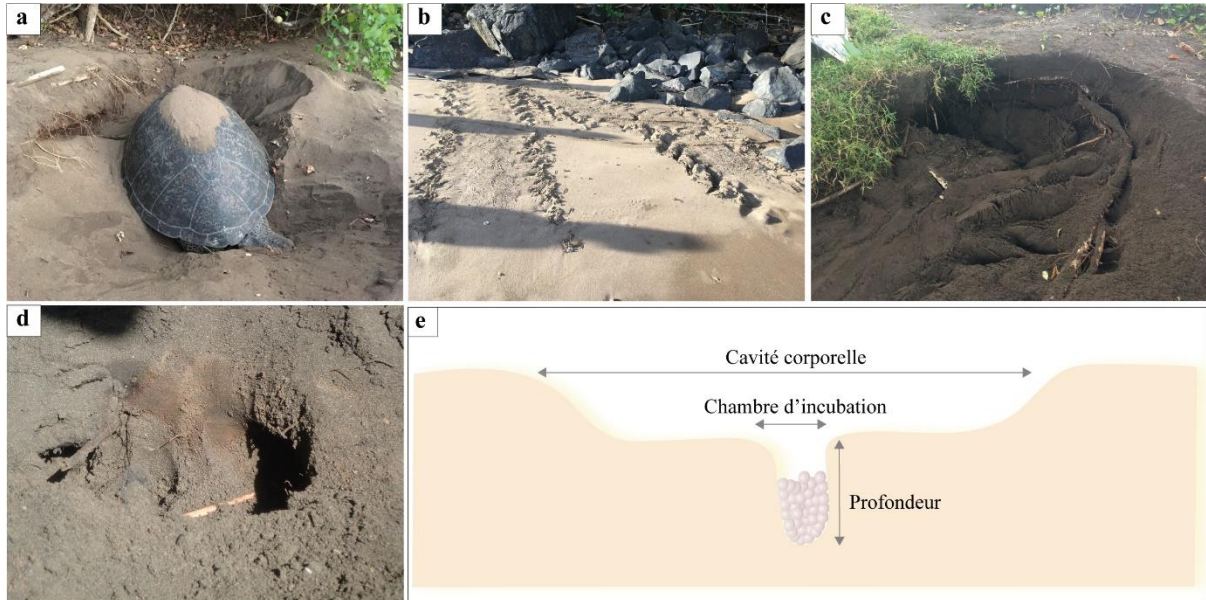


Figure.2.6. Photographies des divers comportements de nidification et illustration de la mesure de la profondeur réalisée dans les nids. a) Femelle en ponte, b) demi-tour et retour à l'eau, c) abandon d'une cavité corporelle, d) abandon du creusement du nid, e) schéma représentant la mesure de la profondeur du nid. (Clichés S.Morisseau).

II.2.2. Suivi des nids et mesure des conditions d'incubation

Une expérience a été menée du 24 mars au 7 juin 2022 au cours de laquelle 30 nids de tortues vertes ont été équipés de capteurs de pression et de température. Les nids ont été suivis de la ponte à l'émergence avec comme objectifs : 1) mesurer la température et les phénomènes d'inondation dans les nids, 2) comprendre l'origine des inondations, 3) étudier l'impact des inondations et de la température sur le développement embryonnaire, le succès à l'éclosion et à l'émergence.

II.2.2.1. Conditions météo-marines

Du 21 mars 2022 au 7 juin 2022, une station météorologique HOBO H21-USB a été installée au centre de la plage, comprenant des capteurs mesurant les précipitations (pluviomètre HOBO S-RGB-M002, précision de 0,2 mm), la vitesse et la direction du vent

(HOBO S-WSET-B, résolution $0,5 \text{ m.s}^{-1}$, précision $\pm 5^\circ$). Tous les enregistreurs ont été programmés pour prendre des mesures toutes les 5 minutes. Un capteur de pression RBR solo³ a été déployé au centre du platier récifal également avec une fréquence de mesure de 2Hz et les données de houle ont été traitées avec la même méthodologie que celle développée dans la partie II.1.2.2. Mesures hydrodynamiques La mesure de ces conditions météo-marines est nécessaire afin d'identifier l'origine des inondations des nids, marine ou pluviale, et de les caractériser.

II.2.2.2. Suivi des nids, de la ponte à l'émergence

II.2.2.2.1. Phase 1, du 24 mars au 30 mars 2022

❖ Équiper les nids de capteurs

Un suivi nocturne a été effectué durant 6 nuits, chaque soir de 19h à 7h du matin le lendemain, par notre équipe afin de repérer les tortues vertes en creusement. Lors du repérage d'une femelle prête à pondre, quelques secondes avant le dépôt des premiers œufs, un prélèvement de sable ($\sim 100 \text{ g}$) a été effectué au fond de la chambre d'incubation. À la suite de ce premier échantillon, un capteur HOBO U20L-01 mesurant à la fois la température (précision $\pm 0,44^\circ\text{C}$) et la pression ambiante (précision $\pm 0,62 \text{ kPa}$), a été placé au fond du nid à la verticale autant que possible. Tous les capteurs ont été reliés par un fil de pêche de 2,5 m de long auquel fut attachée une étiquette indiquant le numéro du nid équipé, afin de retrouver plus facilement le capteur lors de l'excavation ultérieure du nid. Nous ne disposions que de 5 à 10 secondes pour effectuer ces deux manipulations périlleuses, sans toucher la femelle au risque de mettre la ponte en échec. Les œufs ont ensuite été comptés (Fig.2.7a). Avant le rebouchage de la chambre d'incubation par la femelle (Fig.2.7b), un second prélèvement de sable a été réalisé en haut de celle-ci (~ 5 secondes de temps disponible pour effectuer la manipulation). La figure 2.7c schématise l'équipement et les prélèvements sédimentaires effectués pour chaque nid et la figure 2.7d expose la chronologie des manipulations.

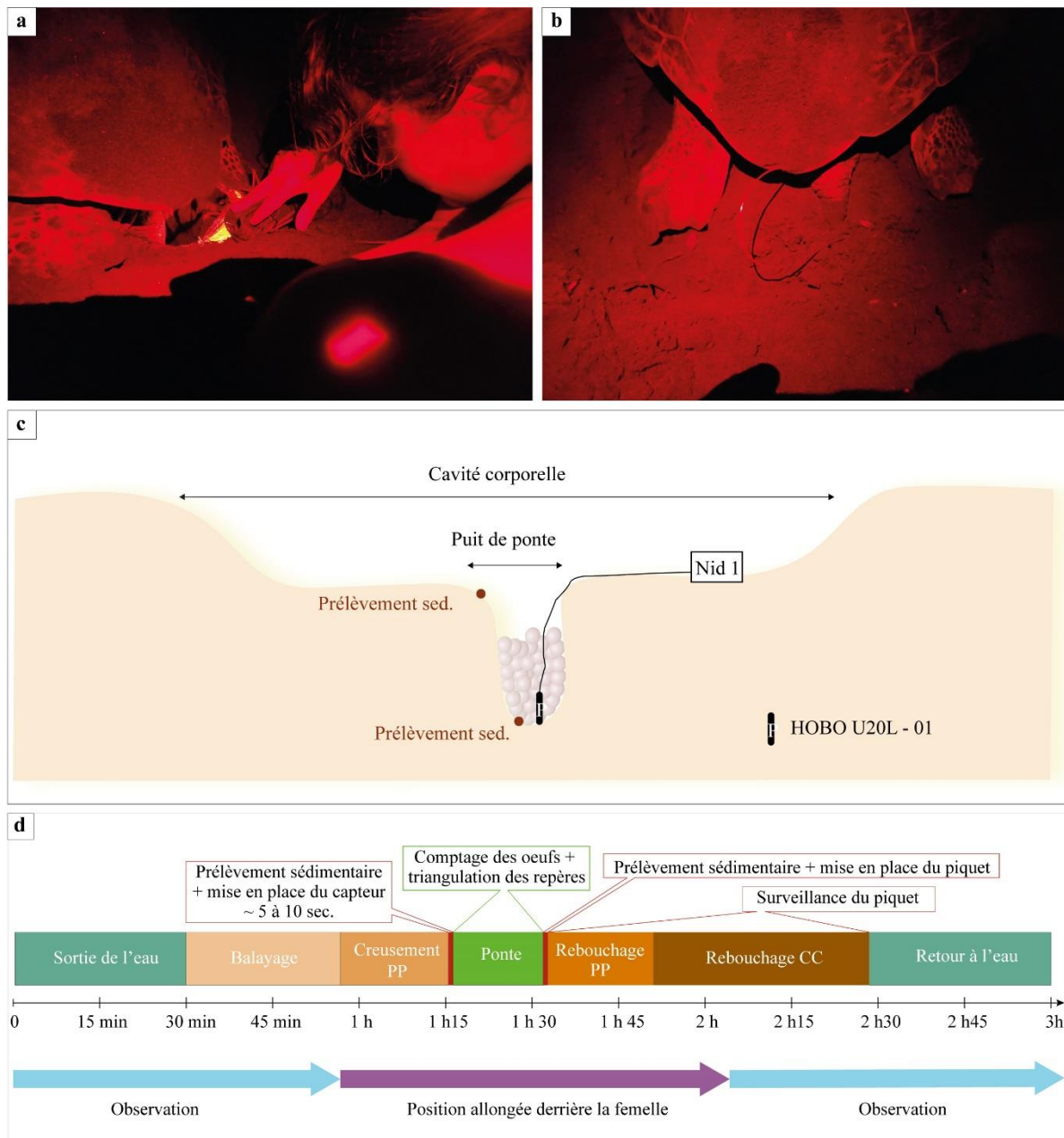


Figure.2.7. Illustration des manipulations effectuées pour le suivi des nids. a) Comptage des œufs après avoir équipé le nid par un capteur. b) Rebouchage du puits de ponte par la femelle. c) Schéma des différentes manipulations réalisées sur chaque nid équipé d'un capteur. d) Chronologie et temps de manipulation pour la mise en place d'un capteur dans un nid de tortue verte. (Clichés M. Jeanson)

❖ Géolocalisation des nids

La réussite de cette expérience tient à la géolocalisation précise des nids. Bien qu'un fil de pêche, avec étiquette, fût attaché à chaque capteur, il n'était pas envisageable de le laisser à la surface du sable car nous avons mené cette expérience au cours de la période de pic de ponte, afin d'accroître nos chances d'équiper en moins d'une semaine, la trentaine de nids. Durant les

deux mois d'incubation, les femelles viennent nidifier sur la plage, dix à trente individus par nuit, et en creusant leur cavité, elles peuvent tirer et s'emmêler avec les fils déterrants ainsi les capteurs. Utiliser un récepteur GNSS à main n'est pas suffisamment précis et le risque de ne pas retrouver les nids est très élevé. Nous avons aussi essayé d'utiliser un détecteur de métaux, sans réussite. La plage étant composée de sable volcanique et donc magnétique, cet appareil est inefficace sur ce type de substrat. Deux techniques ont été retenues et ont fonctionné après plusieurs essais, basées sur la triangulation principalement.

Marquage de points de repère sur la plage : Lors de la ponte, un observateur a marqué, avec une bombe de peinture, deux repères invariants : arbres, rochers... La distance des deux repères jusqu'au nid a été mesurée à l'aide d'un décimètre.

Prise des coordonnées x,y,z, à l'aide d'une station totale ou d'un récepteur GNSS-RTK : Afin de connaître précisément les coordonnées géographiques des nids pour assurer davantage leur repérage ultérieur mais aussi pour connaître leur position exacte pour les futures analyses, nous avons principalement utilisé une station totale Nikon XF. Tout d'abord, lorsque la femelle a rebouché la chambre d'incubation, un piquet comportant le numéro du nid a été placé au-dessus et maintenu par l'observateur jusqu'à l'éloignement de la femelle afin d'éviter la perte ou l'ensevelissement de celui-ci, attente d'1h30 environ derrière la femelle. Aux premières lueurs du jour et lorsque l'ensemble des femelles ont quitté la plage, chaque nid nouvellement équipé a été localisé précisément à l'aide de la station totale en cheminant depuis une borne aux coordonnées géographiques connues, placée au milieu de la plage. Une station totale est un appareil de mesures basé sur la triangulation, indépendant de toute connexion satellitaire et particulièrement intéressant à utiliser dans notre cas d'étude où les femelles nidifient majoritairement sous la végétation arborée. Toutefois, l'utilisation de cet appareil exige à l'équipe une durée de travail importante. Aussi, pour localiser les nids situés sans couvert végétal, les coordonnées ont été relevées à l'aide d'un récepteur GNSS-RTK Trimble R8s, dont la mise en œuvre est plus efficiente.

II.2.2.2.2. Phase 2, du 9 mai au 7 juin 2022

❖ Retrouver les nids équipés de capteur et mise en place des enclos

Le 9 mai 2022, nous sommes retournés sur le site. Cette date correspond au 47^e jour suivant les premières pontes dont les nids avaient été équipés en mars. La durée d'incubation, c'est à dire le temps entre l'oviposition et la première vague d'émergence, varie entre 47 et 78 jours selon les conditions d'incubation, en particulier de la température du nid (Miller et *al.* 2017 ; Bladow & Milton 2019). Le premier jour de la mission a été consacré à la recherche des nids équipés de capteurs et à la mise en place des enclos. Chaque nid a été relocalisé grâce aux repères de peinture de la première phase et surtout à l'aide de la station totale, en recréant le chemin depuis la borne repère située au centre de la plage. Les trente nids ont été retrouvés sans difficulté.

Lorsqu'un nid fut localisé, des enclos de 1 m² ont été placés au-dessus et centrés sur les nids (Figure 2.8a). Les enclos ont été confectionnés à partir de tubes et de coudes en polychlorure de vinyle (PVC) lestés avec du béton et renforcés de grillage en plastique à mailles fines enfoncé dans le sable à une profondeur d'environ 20 cm. Les enclos ont été pensés pour :

- 1) *Les émergentes* : être suffisamment grand pour qu'elles ne se chevauchent pas ; et que les mailles de grillage soient assez fines pour éviter leur fuite.
- 2) *Les femelles* : limiter les blessures des femelles lorsqu'elles s'en approchent pour pondre, mais suffisamment robustes pour éviter leur destruction ;
- 3) *La logistique* : être facilement transportable par voie maritime ;
- 4) *Limiter l'altération des mesures* : 1) que celui-ci n'altère pas la pénétration de la lumière afin de ne pas modifier les températures au sein des nids, 2) qu'il ne limite pas l'introduction de l'eau par le jet de rive, 3) ne pas trop réduire l'espace pour la ponte sur la plage et altérer la distribution des nids par leur obstruction sur le haut de plage. Le suivi des femelles de 2022 et le suivi des nids et les émergences se sont réalisés au cours de la même période.

❖ Suivre les émergences

À la suite de la mise en place des enclos, à partir du 10 mai, l'équipe a, alternativement, parcouru la plage, longue de 850 m, toutes les heures jusqu'au 7 juin 2022, c'est-à-dire pendant 28 jours, afin de détecter d'éventuelles émergences. Ces patrouilles régulières ont été mises en

œuvre afin de ne pas laisser : 1) les émergentes coincées trop longtemps dans l'enclos, notamment celles situées hors couvert arboré, le soleil et la chaleur peuvent causer leur mort (obs. personnelle) ou 2) à la proie des prédateurs qui peuvent potentiellement casser le grillage et attaquer les émergentes, comme les corbeaux pies, chiens errants, crabes fantômes. À chaque émergence, les nouveau-nés ont été récupérés dans des bacs et ramenés au campement (Figure 2.8b). Les émergentes ont été comptées puis leur carapace a été mesurée à l'aide d'un pied à coulins (SCL) (précision ± 1 mm) (Figure 2.8c). Après manipulation, tous les tortillons ont été relâchés au niveau de leur nid d'origine.

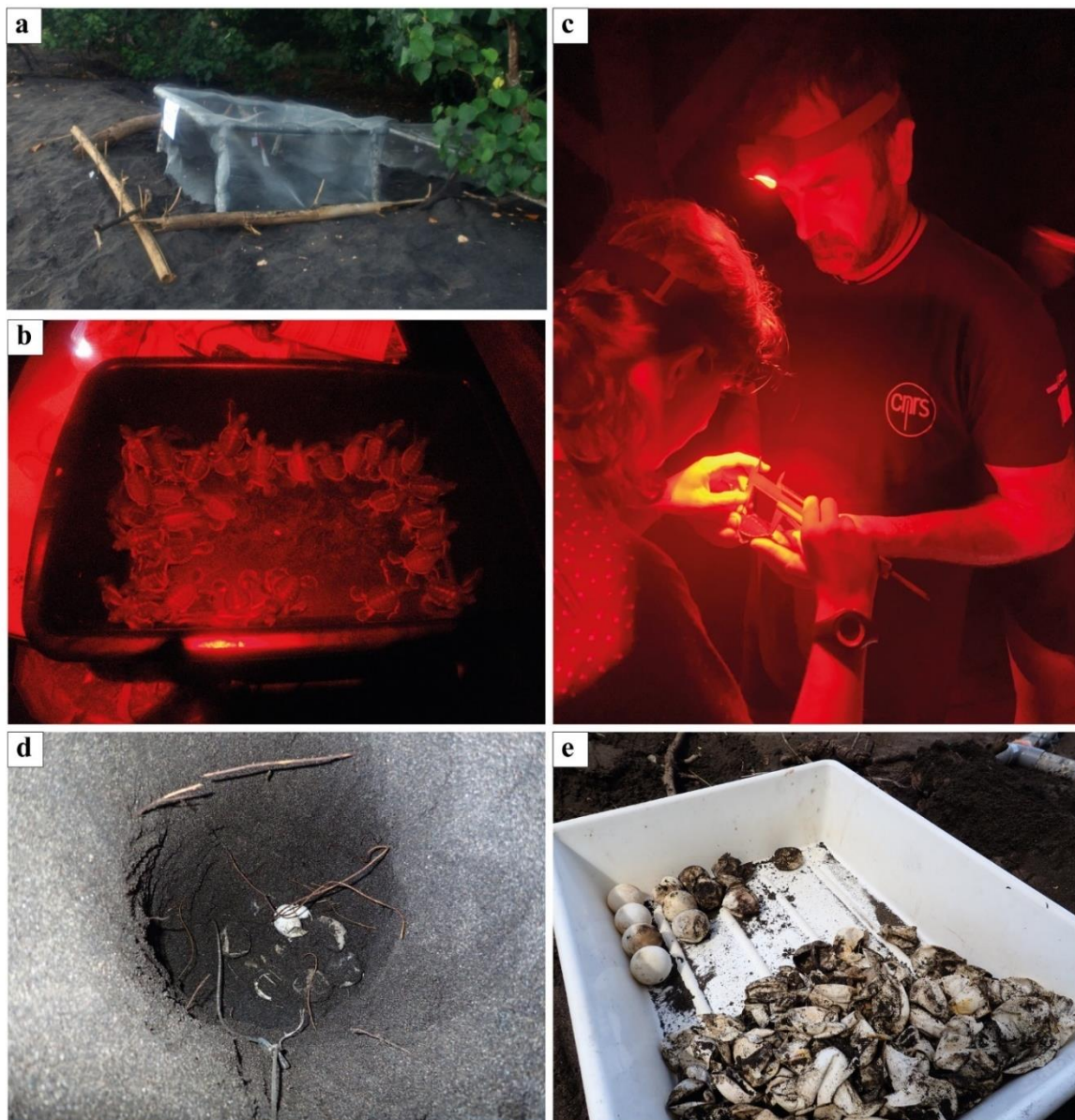


Figure.2.8. Illustration des manipulations effectuées lors du suivi des émergences. a) Enclos posé au-dessus d'un nid équipé, b) récupération d'émergentes dans un bac pour les compter et effectuer les mesures biométriques, c) mesure de la longueur de la carapace d'un tortillon à l'aide d'un pied à coulins, d) excavation d'un nid équipé, le fil du capteur et les œufs sont visibles, e) séparation des œufs éclos et non éclos lors de l'excavation. (Clichés a et d : S. Morisseau ; b, c et e : M. Jeanson).

❖ Excavation des nids

Au 70^{ème} jour d'incubation, considérant que l'intégralité de l'émergence était censée avoir eu lieu (Caut et *al.* 2010 ; Bladow & Milton 2019), les nids ont été excavés (Figure 2.8d). Les émergentes retrouvées vivantes et mortes dans la colonne de sable ont été comptées, le capteur HOBO U20L-01 a été retiré puis les œufs non éclos ont été stockés (Figure 2.8e).

II.2.2.3. Taux de survie et embryologie

À la suite de ce travail de terrain, pour chaque nid, le succès à l'émergence et à l'éclosion ont pu être calculés comme suit :

Succès à l'éclosion (%) :

$$\frac{\text{Nb émergente} + \text{nb émergente morte ou vivante dans la colonne de sable}}{\text{Nb oeuf pondue}} \times 100$$

Succès à l'émergence (%) :

$$\frac{\text{Nb émergente}}{\text{Nb oeuf pondue}} \times 100$$

Au retour de mission, en juin 2022, les œufs de 16 nids (981 œufs) ont été disséqués en laboratoire afin de déterminer, le plus précisément possible, à quel stade embryonnaire le développement s'était arrêté. Chaque œuf a été disséqué et à l'aide d'une loupe binoculaire *Realux France*, les stades embryonnaires ont été déterminés grâce à la clef d'identification développée par Miller et *al.* (2017), basée sur celle produite en 1985 (exemple Figure 2.9a et Figure 2.9b) (Miller 1985) (voir le détail en Annexe 3).

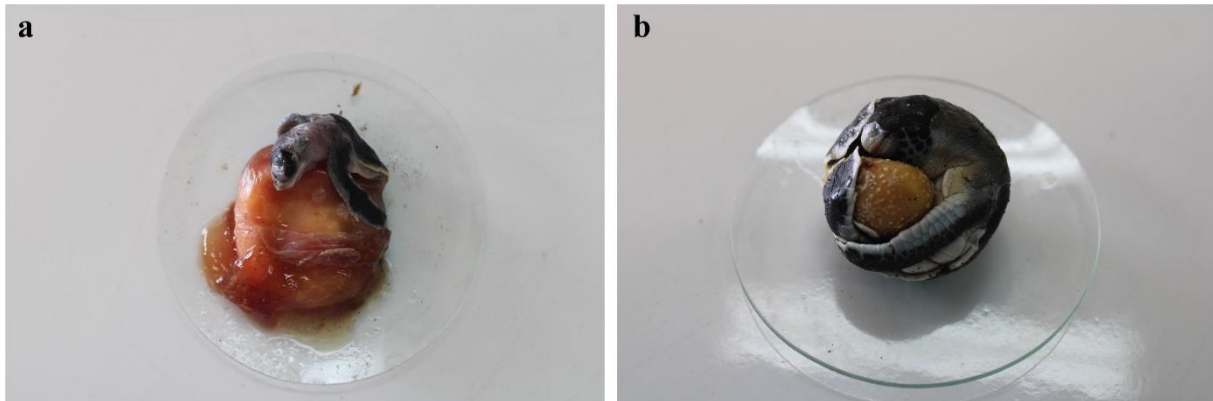


Figure.2.9. Photographies des embryons issus de la dissection des œufs non éclos. a) Décès de l'embryon estimé au stade 27, b) décès de l'embryon estimé au stade 30. (Clichés L. Le Gall).

L'étude des d'œufs en état de décomposition avancée n'a pas permis d'identifier un stade d'arrêt de développement. L'analyse d'autres œufs n'a pu aboutir qu'à l'identification d'un intervalle de stade embryonnaire. De plus, les stades de développement antérieurs au stade 19 n'ont pas été identifiés, la taille des embryons est inférieure à 1 mm, et ont été classés entre le stade 1 et le stade 19 (Tableau 2.4.).

Toutefois, l'identification des stades embryonnaires n'indique pas le jour de l'arrêt du développement. À travers ce travail, l'objectif est de savoir si les embryons sont décédés au moment d'un phénomène d'inondation préalablement identifié. Girondot & Kaska (2014) ont développé un modèle de croissance embryonnaire basé à la fois sur le taux de croissance liée à la température du nid et sur le taux de croissance de l'embryon. Le taux de croissance dépendant de la température du nid et le modèle de croissance embryonnaire sont ajustés à l'aide du maximum de vraisemblance et la distribution des paramètres est évaluée à l'aide de la méthode bayésienne de Monte Carlo par Chaîne de Markov (MCMC) (voir le détail du modèle Chapitre 5, partie 2.6.2. Growth model.). À travers ce modèle, ils déduisent la SCL des embryons en fonction du jour d'incubation. Ainsi, un modèle de croissance a été lancé pour chaque nid dont les œufs ont été disséqués (16 nids). Ensuite, les stades d'arrêts développementaux préalablement identifiés ont été convertis en taille d'embryon (SCL) selon le tableau de la tortue verte de Miller et *al.* (2017), en notant la taille moyenne et l'écart-type (Tableau 2.4). Chaque SCL des embryons identifiés a été croisée avec les jours d'incubation, nous permettant ainsi de connaître le jour de la mort de l'embryon (voir exemple Figure 2.10).

Tableau 5.4. Longueur de la carapace des tortues vertes en fonction du stade de développement embryonnaire selon Miller et *al.* (2017).

Stades embryonnaires	SCL moyen	Ecart-type
18	1,2	0,25
19	1,5	0,42
20	2,1	0,38
21	2,8	0,29
22	3,8	0,75
23	4,8	0,91
24	7,8	1,50
25	11,3	2,09
26	14,9	1,09
27	27,4	2,93
28	31,3	3,33
29	38,4	1,72
30	40,0	0,77

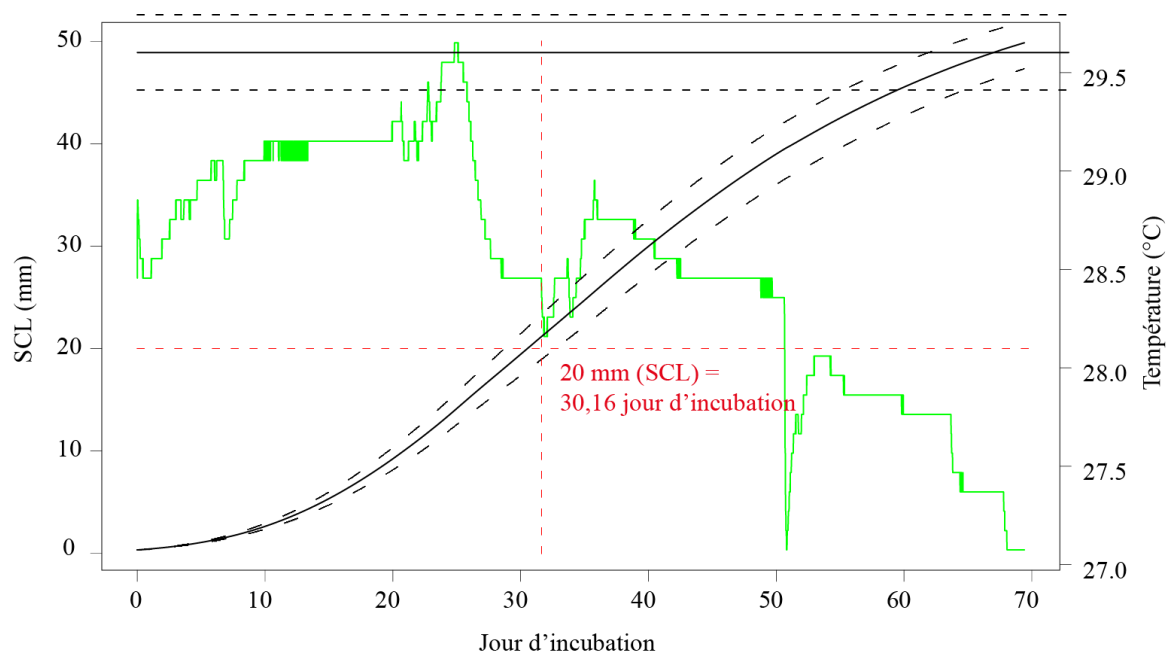


Figure.2.10. Graphique de la modélisation de la croissance embryonnaire estimée du nid 13. Si un embryon est mort lorsque sa longueur est de 20mm SCL, cela correspondrait au jour 30,16 d'incubation. La courbe verte correspond à la température du nid au cours de l'incubation.

II.2.2.4. Traitement des données

❖ Analyse sédimentologique

Chaque échantillon prélevé dans les nids a été analysé suivant la méthode précédemment décrite (voir la partie II.1.2.1. Caractérisation sédimentologique). La masse d'eau (θ_{dw}) a aussi été calculée par la formule de Gardner (1986) :

$$\theta_{dw} = \left[\left(\frac{\text{échantillon humide}}{\text{échantillon sec}} \right) - 1 \right] \times 100$$

❖ Données de pression

La quantification et la caractérisation des inondations souterraines constatées dans les nids ont été possibles grâce aux capteurs HOBO U20L-01 qui mesurent à la fois la pression et la température ambiante. Leur utilisation a été jugée comme la meilleure technique pour mesurer les inondations souterraines par Ware & Fuentes (2018) ; la présente étude est basée sur leur méthodologie. Les données de pression sont converties en données de profondeur par la relation hydrostatique (voir équation partie II.1.2.2. Mesures hydrodynamiques), par le logiciel de post traitement HOBOWare Pro, avec une résolution de 1,4 mm. La pression atmosphérique pouvant affecter les mesures de pression au sein des nids, les fluctuations de celle-ci ont préalablement été soustraites grâce aux données de la station météorologique Météo-France de Pamandzi. Enfin, la masse volumique de l'eau de mer a été fixée par défaut à 1025,0 kg/m³. Comme les nids sont situés en dessous de la surface du sol et que la profondeur moyenne d'un nid de tortues marines est de 0,60 m environ, le niveau de référence de l'eau est fixé à -0,60 m (Ware & Fuentes, 2018). À la suite de ces traitements, un graphique, regroupant la pression du nid et le niveau d'eau post traité, permet de lire les éventuels événements d'inondation (Fig.2.11). Pour chaque pic d'inondation, la durée et l'amplitude sont notées. La chambre d'incubation d'un nid mesurant en moyenne 0,35 m dans notre étude, nous avons considéré que l'ensemble du nid est inondé lorsque les pics de pression mesurés dans les nids dépassent ce seuil.

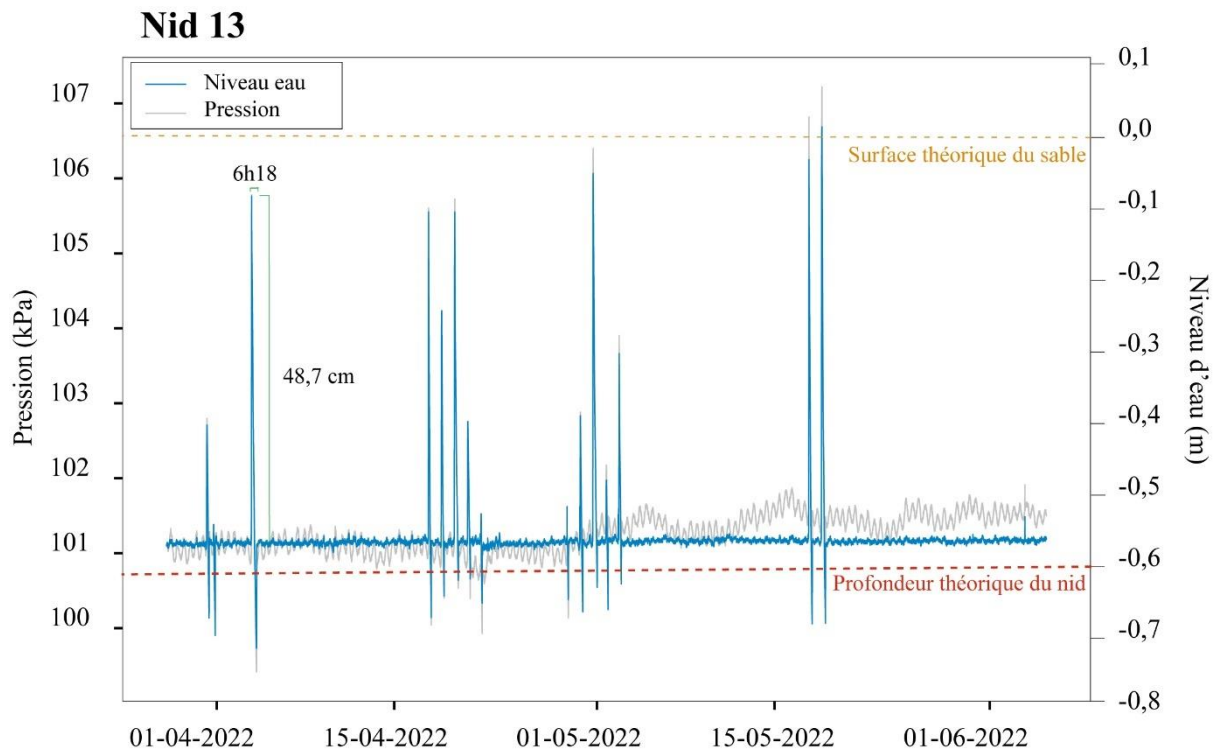


Figure.2.11. Exemple de résultats issus de l'extraction de données brutes de pression (en gris) des capteurs HOBO U20L-01 et des résultats à la suite de la transformation de ces données en mesure de profondeur (en bleu).

La figure 2.11 révèle aussi qu'après un événement d'inondation, un pic de pression négatif est enregistré. Ware & Fuentes (2018) expliquent que ces variations résultent très probablement d'une réduction de la pression autour de l'enregistreur au fur et à mesure de l'infiltration de l'eau.

II.3. Extraction de données environnementales sous SIG

De nombreuses données géomorphologiques et biologiques ont ainsi été produites. Il s'agit désormais de les mettre en relation afin d'étudier les interactions biogéomorphologiques telles que précédemment décrites en introduction. Nous avons extrait de nouvelles informations à partir de données localisées de tortues vertes, femelles en nidification et nids étudiés, croisées avec les supports de MNE et orthophotographies réalisées à la suite des campagnes de mesures géomorphologiques (voir partie II.1.2.1.3. Modèles Numériques d'Élévation). Ce travail a permis, à la suite d'analyses statistiques décrites dans les chapitres correspondants, de 1) quantifier les nids perdus par érosion (Chapitre 3), 2) identifier les paramètres

environnementaux préférés par les femelles pour la ponte (Chapitre 4), 3) évaluer l'effet du choix du site de ponte par les femelles sur la profondeur des nids (Chapitre 4), 4) identifier les paramètres environnementaux impliqués dans le succès à l'émergence (Chapitre 6) et 5) modéliser et prédire le succès à l'émergence sur la plage (Chapitre 6).

Les logiciels Qgis 3.10.11, Arcgis 10.8 avec l'extension ET GeoWizards 12 et ImageJ ont été utilisés pour l'extraction des données de morphologies et sur la végétation dans le système de coordonnées RGM04 UTM zone 38S. Le détail des variables récoltées est disponible en annexe 4, associé à la description précise des techniques utilisées pour obtenir de telles données. En prenant en considération l'ensemble des études menées, 19 variables ont été obtenues par l'intermédiaire des SIG. La figure 2.12 schématise une partie des données environnementales récoltées à partir d'un nid de tortue verte localisé, aidant la lecture des variables extraites décrites ci-dessous.

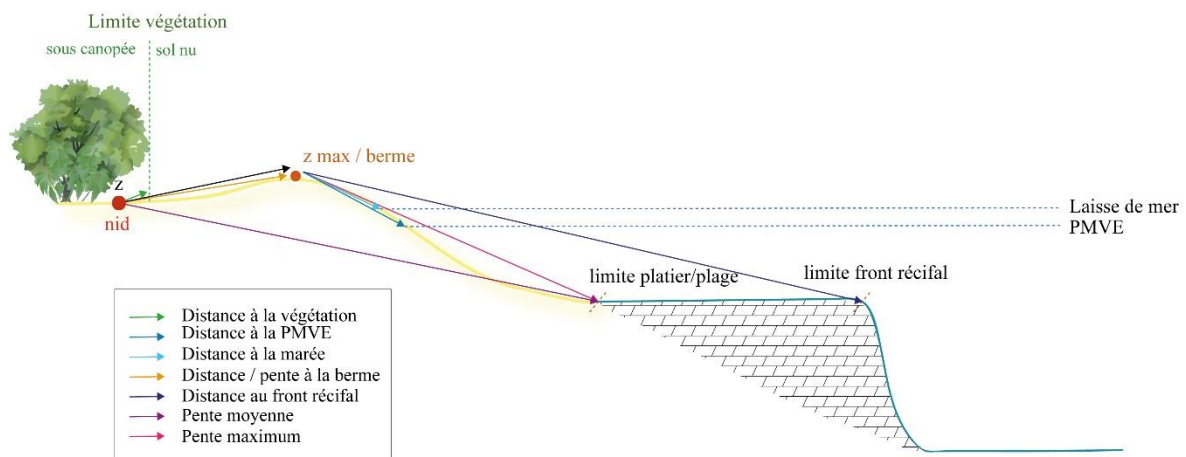


Figure.2.12. Schéma des données environnementales extraites sous SIG à partir des points localisés d'activité de tortues ou des nids étudiés.

Dans un premier temps, les limites morphologiques de la plage ont été digitalisées :

- 1) La limite du bas de la plage, correspond à la limite entre la plage et le platier détritique ;
- 2) Le contour du front récifal, à partir d'une image Pléaïde de 2018, comme les orthophotographies produites à l'aide du drone sont restreintes jusqu'à la limite du platier médian ;
- 3) La ligne de marée de PMVE, grâce aux données du SHOM, par conversion du niveau de marée en élévation en utilisant la référence altimétrique SHOM 53, voir tableau 2.1 ;
- 4) La ligne de végétation pérenne et continue.

Dans un second temps, à partir de chaque point localisé (x,y) d'activité de tortues vertes (ponte, échec de ponte, nids étudiés), des transects perpendiculaires ont été tracés jusqu'à chaque limite préalablement numérisée et décrite ci-dessus. Lors de la génération de ces transects, la distance fut automatiquement calculée. Grâce à ce premier travail, les variables suivantes sont obtenues : la distance à la végétation où les activités de tortues situées en dessous de la canopée ont été notifiées d'une distance négative, la distance à la PMVE et la distance au front récifal. De plus, une variable binaire a été créée : les nids se trouvant sous la canopée ont été classés en 1, sinon 0. Une autre variable redivisant celle-ci fut générée à partir des orthophotographies et de notre connaissance du terrain : (1) espace ouvert, dépourvu de végétation, (2) sous la canopée, sol dépourvu de végétation, (3) sous les arbustes ou sur le sol composé de litière forestière.

Par la suite, à partir des MNE, l'altitude de chaque activité de tortue verte a été extraite. La pente moyenne fut calculée par l'intermédiaire du transect réalisé entre les activités de tortues vertes et la limite de plage. Ensuite, nous voulions relever si les activités de tortues vertes se trouvaient derrière la crête de la berme ou non, ainsi que d'autres caractéristiques morphologiques associées. Nous sommes partis du principe que si les activités de tortues se situent en arrière de la crête, leur altitude est inférieure à l'altitude maximale relevée sur le transect entre l'activité de tortue et la limite de plage (Fig.2.12). Pour obtenir une telle information, la première étape est de connaître cette altitude maximale. Pour ce faire, des points espacés de 1 mètre ont été générés sur les transects et les altitudes ont été extraites. Le point altitudinal le plus haut fut retenu associé à ces points de coordonnées x,y,z. De nouveaux transects ont été générés entre ce point d'altitude maximale, l'activité de tortue verte et la limite de plage. Ainsi, la distance et la pente furent calculées entre le point d'altitude maximale et la limite de plage, puis entre l'observation localisée de tortue verte et le point d'altitude maximale. Nous avons également pu obtenir la distance et la pente entre l'observation localisée de tortue verte à la crête de la berme, puis la pente maximale entre la crête de la berme et la limite de la plage. Enfin, si l'altitude maximale est égale à l'altitude de l'activité de la tortue verte, nous posons la conclusion qu'elle ne se trouve pas en arrière d'une crête de berme. Ce travail nous permet de créer une variable binaire, 1 si l'activité de tortue est derrière une crête de berme et 0 si non. Les différents transects et l'altitude maximale générés sont visibles sur la Figure 2.13.

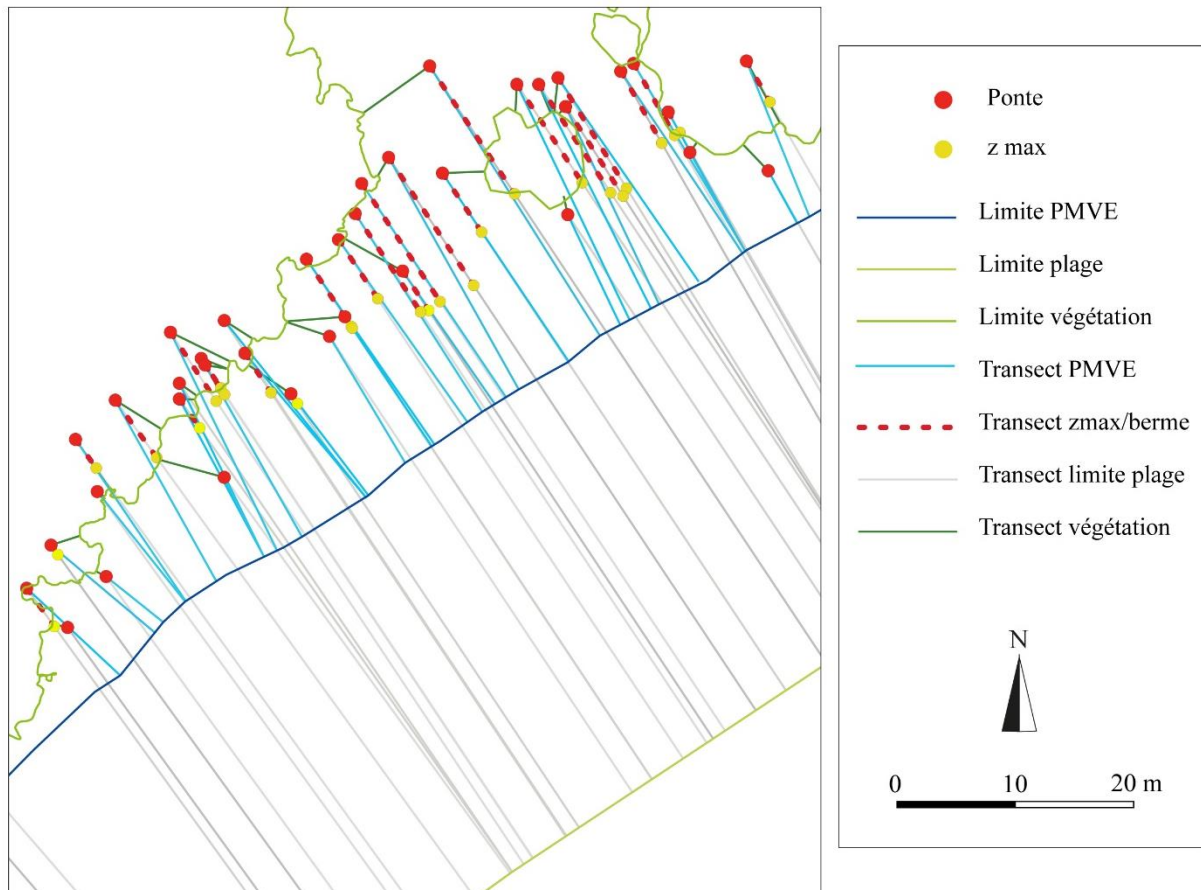


Figure.2.13. Présentation d'une partie des différentes opérations réalisées sous SIG pour extraire des données morphologiques et de végétations à partir de points localisés issus des données biologiques de tortues vertes.

Pour obtenir les paramètres liés à la dynamique morphologique de la plage, nous avons effectué les mêmes opérations, mais à partir des MNE différentiels (voir partie II.1.2.1.3. Modèles Numériques d'Élévation pour leur élaboration). Les différences altitudinales des activités de tortues vertes puis des altitudes maximales, de pente moyenne, de pente maximale et de distance à la crête de berme ont pu être calculées. Enfin, le recouvrement de la végétation a été quantifié par l'extraction d'un carré d'1 m² sur les orthophotographies, situé au-dessus des activités de tortues vertes. Ce travail a été réalisé exclusivement pour les nids équipés de capteur et non pour le suivi des femelles gravides. L'image résultante a été transformée en nuance de gris par le logiciel ImageJ et ajustée pour mieux visualiser la couverture de la végétation, le logiciel calculant *in fine*, le pourcentage de recouvrement de la végétation. Enfin, les limites du jet de rive avaient été relevées sur le terrain au cours des missions de 2021 et 2022 dans le cadre du suivi des femelles gravides. Afin d'obtenir la distance à cette ligne de laisse de mer, des transects ont été générés depuis les activités de nidifications de la nuit précédente.

Conclusion

Ce chapitre a présenté les différentes approches méthodologiques employées, à la fois concernant le domaine de la géomorphologie littorale et de la biologie de reproduction des tortues vertes. L'évolution des plages a été étudiée et quantifiée à plusieurs échelles temporelles. Sur le long terme, une étude de la cinématique du trait de côte depuis 1950 a été menée sur une dizaine de plages de l'île. Sur le court terme, un suivi morphodynamique a été réalisé sur Grande Saziley et Papani afin de mesurer et quantifier les dynamiques morphologiques saisonnières et interannuelles. Un suivi de fréquentation des femelles gravides a été effectué sur deux missions en 2021 et 2022, ainsi que la collecte de données sur les variations de profondeur des nids. De plus, trente nids de tortues vertes ont été suivis de la ponte à l'émergence en étudiant parallèlement les conditions d'incubation et notamment la température et les événements d'inondation. Enfin, pour étudier et croiser les deux blocs disciplinaires, nous avons utilisé les SIG afin d'extraire des données à partir des activités de tortues vertes sur les productions issues des suivis morphologiques des plages.

CHAPITRE 3

Morphological dynamics of green turtle nesting beaches: implications for conservation

Synthèse des objectifs & méthodologies

Ce chapitre traite de l'analyse du système des plages de nidification de Mayotte et évalue leur disponibilité pour la nidification des tortues marines, ainsi que la répartition saisonnière des nids et leur exposition à l'érosion. Ce travail répondra aux deux premiers axes de recherche :

- ❖ **Quelles sont les dynamiques morphologiques et l'évolution à court (< 3 ans) et long termes (> 60 ans) des plages de ponte de Mayotte ?**
- ❖ **Comment la dynamique des plages influence-t-elle la distribution des nids et dans quelles mesures ces derniers sont exposés à l'érosion ?**

L'évolution des plages a été quantifiée à deux échelles temporelles : le long terme (> 60 ans) et le court terme (< 10 ans). Sur le **long terme**, nous avons réalisé une recherche sur les tendances évolutives de 10 plages de nidification de l'île depuis 1950 en analysant la cinématique du trait de côte à partir d'images aériennes ou satellitaires. La quantification des taux d'évolution nous permet d'apprécier la disponibilité des plages pour la nidification. Sur le **court terme** (entre 2020 et 2022), un suivi morphodynamique a été réalisé à travers la collecte régulière de données topographiques, hydrodynamiques et sédimentologiques. Des données localisées relatives à la fréquentation des femelles de tortues vertes en nidification ont également été recueillies grâce aux efforts des associations locales à Mayotte et ont donné la possibilité de cartographier l'espace utilisé par cette espèce pour la ponte. En utilisant des techniques des SIG, les données d'activités de ponte de tortues vertes ont été superposées aux productions issues des suivis géomorphologiques, cela a donné le moyen de déterminer la répartition spatio-temporelle des nids ainsi que leurs pertes dues à l'érosion. À la suite des résultats obtenus, nous avons proposé des mesures de conservation qui peuvent être mises en œuvre, en tenant compte de la morphodynamique des plages.

Morphological dynamics of green turtle nesting beaches: implications for conservation

Sophie Morisseau^{1,2}, Matthieu Jeanson^{1,3}, Sarah Charroux^{1,3}, Michel Charpentier⁴, François-Elie Paute⁵, Solana Viel¹, Yann Mercky¹, Damien Chevallier⁶, Elliott Sucre^{1,2}.

¹ Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, 97660 Dembeni Mayotte, France

² MARBEC (MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation), Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34000 Montpellier, France)

³ Espace-Dev, IRD, Université Montpellier, Université Guyane, Université La Réunion, Université Antilles, Université Nouvelle Calédonie, Montpellier France

⁴ Association Les Naturalistes, environnement et patrimoine de Mayotte, Mayotte, France

⁵ Association Oulanga Na Nyamba, Mayotte, France

⁶ BOREA Research Unit, MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA, Campus Martinique, BP-7207, 97275 Schoelcher Cedex, Martinique – FWI.

Corresponding author at: Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, 8 rue de l'université – Iloni 97660 Dembeni - Mayotte, France.

E-mail address: sophie.morisseau@univ-mayotte.fr

Highlights

- Mayotte's main sea turtle nesting sites are in retreat since 1950, but there is no imminent loss of nesting habitat.
- The beaches rotate seasonally as the prevailing winds change direction.
- 46% of nests are subject to erosion between 2021 and 2022 due to significant longshore movement on one of the island's beaches.
- The study highlights the crucial importance of studying the long- and short-term evolution of nesting beaches for their conservation.
- Conservation efforts should focus on beaches with low seasonal sediment movement.

Abstract

Sea turtle nesting beaches are highly dynamic environments that are continually evolving on different spatial and temporal scales. Unfortunately, relatively few conservation strategies take into account the crucial importance of understanding and monitoring the morphological dynamics occurring on sea turtle nesting beaches. This study is one of the few to assess the evolutionary trends of nesting beaches and to measure the impact of morphological dynamics on sea turtle nesting, both in terms of nest distribution and risk of exposure to erosion. Our work study focuses on ten beaches on the island of Mayotte. Analyses of evolutionary trends represented on aerial images from 1950 to 2020 showed that a retreat occurred over the 70-year period with spatio-temporal disparities, without presenting evolutionary rates of imminent habitat loss. Topographical and hydrodynamic measurements carried out between 2021 and 2022, on two of the island's main nesting beaches. Grande Saziley and Papani, showed a seasonal rotation linked to the change in direction of prevailing winds between the rainy and dry seasons. However, these beaches were not affected by the same seasonal dynamics due to their specific orientation, indentation and reef context. Nest distribution followed sediment rotation on the Papani beach, where 46 % of nests are eroded above 10 cm between 2021 and 2022, in contrast to Grande Saziley where few nests were exposed to erosion. Our study highlights the importance of studying beach evolution, which should be seen as an indicator in assessing the capacity of beaches to support sea turtle nesting.

Keywords : Morphodynamic, Pocket beach, Mayotte, Green turtle, Nest erosion, Coral reef.

1. Introduction

Landforms and associated physical processes are responsible for the wide variability of habitat used by organisms, which will determine their distribution and development (Swanson 1980; Coombes 2016). Physical processes often take place at smaller scales than the biota, where different behaviors during the life cycle of organisms may lead them to use different habitats (Larsen *et al.* 2021). However, some habitats are particularly mobile, impacting species on short spatio-temporal scales. Among these, beaches are dynamic systems that continually change in response to coastal hydrodynamic processes such as tidal cycles, waves and currents governed by atmospheric conditions (wind and barometric pressure) that influence sediment remobilization and shape coastal morphology (Carter and Woodroffe 1994). This unique habitat is used by numerous species, including birds (Burger *et al.* 1996; Paredes and Zavalaga 2001), marine mammals (Duck 1990; Kuhn *et al.* 2017), reptiles (Vitt *et al.* 1993) and crustaceans (Pérez-Domingo *et al.* 2008). Beaches can serve as habitats for various organisms that may either reside there permanently (Lucrezi and Schlacher 2014) or use them as stopovers during migration. For some species, beaches may represent essential feeding grounds (Barbieri and Paes 2008), while for others, they are breeding grounds (Beltran *et al.* 2022). Beach morphodynamics play a predominant role in species richness, abundance and biomass (Defeo and McLachlan 2013).

Sea turtles exclusively use these habitats as nesting grounds. The sea turtles are found in most of the world's oceans, where they nest on a multitude of different beaches in tropical and subtropical regions such as the long sandy beaches of Costa Rica (Carr & Ogren, 1959) on Florida's barrier islands (Lamont & Carthy 2007), on estuarine beaches in French Guiana (Péron *et al.* 2013; Chambault *et al.* 2016), and on coral atolls such as Aldabra in the Indian Ocean (Mortimer 1985). Thus, the evolution and morphological dynamics will be specific to each beach, depending on their morphology and the meteorological and marine conditions of the environment in which they evolve.

Among all the nesting beaches used by sea turtles in tropical environments, there are pocket beaches (Carr, 1975; Anthony & Dolique, 2004) that may be bordered by coral reefs (Fish *et al.* 2005; Bourjea *et al.* 2015). However, the morphological dynamics of reef pocket beaches have been little studied. Characterized by their relatively short length, more or less embedded between two rocky headlands, morphological changes and sediment transport are

often conditioned by the orientation of incident swells (Hsu and Evans 1989; Daly *et al.* 2011; Horta *et al.* 2018; Gallop *et al.* 2020; Risandi *et al.* 2020), which will refract, to a greater or lesser extent, with a reduction of relative energy (Bowman *et al.* 2009), depending on the surface area, orientation, and degree of indentation of these headlands (Bowman *et al.* 2009, 2014; Fellowes *et al.* 2019). In this sense, sediment transfers between bordering beaches will be limited (Storlazzi and Field 2000; Dehouck *et al.* 2009). The presence of coral reefs also plays a fundamental role to act as a natural barrier that protects the shoreline from intense energetic events by reducing the energy of incident waves (Young 1989; Frihy *et al.* 2004; Kench and Brander 2006; Ruiz de Alegria-Arzaburu *et al.* 2013). The amount of energy reaching the reef is conditioned by the water depth (Gourlay 1994) and bottom friction (Lowe *et al.* 2005), both of which are determined by reef morphology (Kench and Brander 2006; Costa *et al.* 2016). Therefore, sediment transport and beach morphodynamics will be dependent on the residual wave energy on the reef flat (Gourlay 1994).

A beach habitat can be reshaped over the course of years, seasons, or a single tidal cycle, impacting on nesting at several levels. Chronic erosion phenomena, or more punctual erosion linked to storms, can lead to a reduction in the habitat available for nesting (Darsan *et al.* 2016; Fujisaki *et al.* 2018; Maneja *et al.* 2021; Mishra *et al.* 2021; Pradhan *et al.* 2022), decreasing frequentation (Mathenge *et al.* 2012; Mishra *et al.* 2021), and increased competition for nesting space. Overall an increased egg mortality results due to the high density of nest excavations in the reduced spaces (Pradhan *et al.* 2022). Beyond the spatial reshaping of the habitat used by gravid females for nesting, these morphological changes may also force sea turtles to nest in areas that are not favorable to successful incubation, for example due to steep slope changes that limit their access to the upper beach, exposing nests to the risks of erosion and flooding (Fujisaki *et al.* 2018). Numerous studies have identified the risk of nest loss due to erosion (Eckert and Eckert 1990; Chacón *et al.* 1996; Godley *et al.* 2002; Caut *et al.* 2010; Joseph *et al.* 2012; Darsan *et al.* 2016; Pradhan *et al.* 2022) and some authors have estimated that between 16% and 60% of nests are eroded by natural processes (Eckert and Eckert 1990; Patino-Martinez *et al.* 2008; Chevallier *et al.* 2023).

The availability and viability of nesting beaches constitutes a major issue for the protection, conservation, and recovery of sea turtle populations (Maneja *et al.* 2021). These beaches serve as the sole breeding habitat for the 7 species of sea turtle classified as vulnerable to critically endangered by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). In the

global context of the combined effect of coastal urbanization and sea level rise due to global warming, these nesting beaches are increasingly susceptible to "coastal squeeze." This phenomenon results from rising waters and an increasingly fixed coastline, ultimately resulting in the loss or reduction of available nesting areas for sea turtles (Mazaris *et al.* 2009; Varela *et al.* 2019; Veelenturf *et al.* 2020). Sea turtle populations are particularly vulnerable due to their complex life histories, mixed marine and terrestrial life cycle, delayed sexual maturity (Miller 1997) and nest site fidelity (Carr & Ogren, 1960; Miller, *et al.*, 2003; Tucker, 2010; Shimada *et al.*, 2021; Chevallier *et al.*, 2020) wherein they return to the beach where they were born to lay their eggs (Allard *et al.* 1994; Lohmann *et al.* 2008). Consequently, it is crucial to understand and quantify the evolution and morphological dynamics of nesting beaches and to assess their impact on nesting activities. This first step is fundamental to prevent the degradation or loss of nesting habitats, but also to assess the beach viability as a support for sea turtle nesting.

Our study aims to investigate the relationship between geomorphological evolutions of the beach and the green turtle (*Chelonia mydas*), nesting at different spatial and temporal scales, to assess the impact of this mobile habitat on nesting for conservation purposes. This research involves three key aspects: 1) assessing long-term trends in nesting beaches, in this case since 1950, 2) understanding seasonal and interannual morphodynamic processes and 3) investigating nest distribution and quantifying those exposed to erosion or accretion. The present study focuses on Mayotte, an island which has the singularity of being surrounded by a quasi-continuous reef cordon sheltering numerous pocket beaches, of different orientation but more or less long and bordered by fringing reefs (Jeanson *et al.* 2013) and which also are important breeding sites for green turtles, classified as endangered by the IUCN (Seminoff 2004).

2. Methodology

2.1. Study site

Mayotte is located in the western Indian Ocean, more precisely at the northern entrance of the Mozambique Channel, 300 km northwest of Madagascar and about 450 km from the Mozambique coast (Fig. 1a). With an area of 374 km², Mayotte is composed of two main islands: Grande Terre and Petite Terre. Mayotte has the particularity of being surrounded by an almost continuous barrier reef measuring 157 km in circumference, enclosing a vast coral-reef lagoon (nearly 1,500 km²). Due to its geographical location, the island is subject to a humid tropical

maritime climate, characterized by the alternation of a wet season, with rain and northwest monsoon winds (December to March), and a dry season marked by more sustained south and southeast trade winds (April to September). The hydrodynamics are influenced by a semi-diurnal tide and by a mesotidal tidal range, which rises on average by 3.20 m during spring tides. In addition, the island's reef-lagoon context partially attenuates wave energy affecting the shorelines, protecting them from major morphogenic events (Jeanson *et al.* 2013). The long-term coastline study was carried out on 10 of the island's main sea turtle nesting beaches (PNMM 2022) (Fig.1b) with different physical characteristics (Table 1), while morphodynamic monitoring was carried out on two sites, Grande Saziley and Papani.

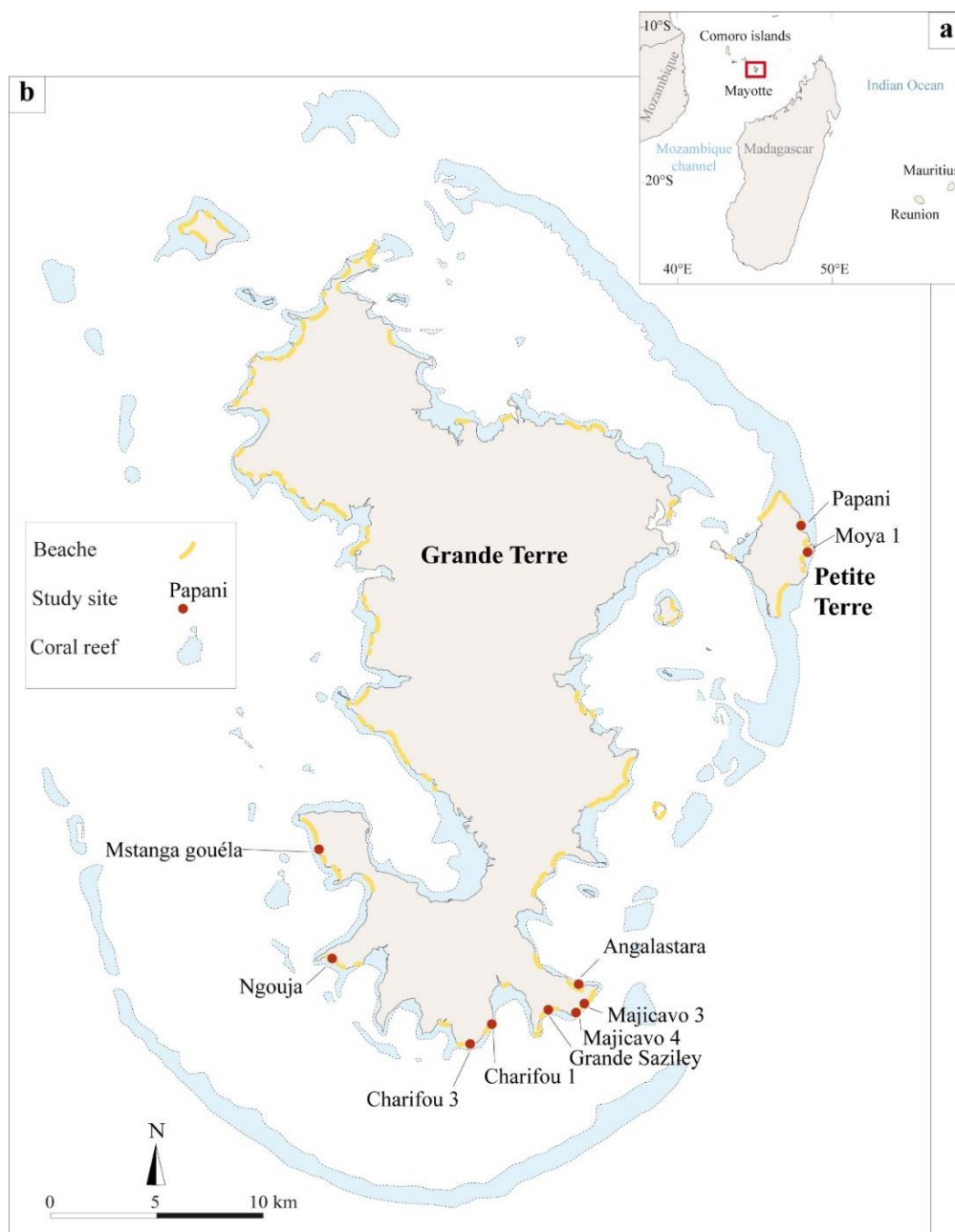


Figure.1. a) Location of Mayotte in the western Indian Ocean, b) location of study sites

The beach of Grande Saziley is 850 meters long, and 60 meters wide, and is bordered by a fringing reef measuring 100 meters wide on average (Table 1). This beach is enclosed in a bay surrounded by two rocky headlands. The backshore is characterized by the presence of a dry forest on the whole upper beach, while the center of the beach is occupied by mangrove trees and the eastern part leans onto volcanic blocks. Finally, the beach is composed of medium fine sand ($D_{50} = 0.17$ mm), poorly sorted and of volcanic origin, and 24% bioclastic sand, whose distribution follows a transverse and longitudinal gradient. The upper part of the beach is composed of black sand with a lower percentage of calcium carbonate than the lower part, while the eastern part has a higher percentage of coral sand than the western part. Only a slight change in sedimentological characteristics was measured from one season to the next. Papani is a relatively short pocket beach, measuring 400 meters long with an intertidal width of 45 meters, and is surrounded by the 600-meters wide barrier reef (Table 1). It is bordered on the south by a rocky headland. This beach has the particularity of being backed by a rocky cliff of volcanic origin (maars), part of which has collapsed, creating a vegetated area to the south of the beach where an erosion micro-cliff has formed. The beach itself is composed of coarse sand on average ($D_{50} = 0.72$ mm), well sorted and 80% bioclastic sand.

Table 1. Physical characteristics of the nesting beaches selected for our study.

Beach name	Beach length (m)	Beach width (m)	Wave exposition	Reef width (m)	Reef context	Backshore
Papani	350	55	East	670	External reef barrier	Cliff
Moya 1	450	45	East	450	External reef barrier	Cliff
Angalastara	500	65	North-East	125	Fringing reef in the lagoon	Forest and Wetland
Majicavo 3	300	40	South-East	170	Fringing reef in the lagoon	Forest
Majicavo 4	420	65	South-East	175	Fringing reef in the lagoon	Forest
Grande Saziley	900	75	South-East	100	Fringing reef in the lagoon	Forest and Wetland
Charifou 3	300	35	South-East	135	Fringing reef in the lagoon	Forest
Charifou 1	430	50	South	120	Fringing reef in the lagoon	Forest
Ngouja	650	55	South-West	230	Double reef barrier intern in the lagoon and external reef barrier	Forest and tourism facilities
Mstanga Gouéla	450	60	South-West	260	Double reef barrier intern in the lagoon and external reef barrier	Forest, wetland and tourism facilities

2.2. Shoreline evolution

Our assessment of evolutionary trends was carried out by detecting the position of the coastline using Qgis 3.10.11 software, based on aerial photographs supplied by the French National Geographic Institute (IGN) and Pléiade satellite images (Airbus/CNES). An 8-period time series between 1950 and 2020 was used (Table 2). Images taken between 2008 and 2020 were delivered orthorectified and georeferenced. For older images (1950, 1969, 1989), georeferencing was necessary and was carried out with Qgis 3.10.11 software using the 2016 image as a reference, and the projective georeferencing algorithm combined with the nearest neighbor resampling method. The continuous vegetation line was chosen as the shoreline indicator and digitized at a scale of 1:1000 with Qgis 3.10.11 software.

Table 2. Characteristics of the images used to study evolutionary trends of Mayotte's nesting beaches.

Year	Data products	Type of photograph	Resolution (m)	Nature	Source
2020	Aerial photography	Orthophotography	0.2	Color	IGN
2018	Satellite image	Orthophotography	0.5	Color	AIRBUS Defence & Space
2016	Aerial photography	Orthophotography	0.5	Color	IGN
2011	Aerial photography	Orthophotography	0.2	Color	IGN
2008	Aerial photography	Orthophotography	0.5	Color	IGN
1997	Aerial photography	Geo-referenced	0.5	B&W	IGN
1989	Aerial photography	Geo-referenced	0.5	B&W	IGN
1950	Aerial photography	Geo-referenced	1 or 2	B&W	IGN

The Digital Shoreline Analysis System (DSAS), an extension of Arcgis software, was used to quantify shoreline evolution by using Net Shoreline Movement (NSM) indications, representing the distance between the oldest (1950) and the most recent (2020) shoreline. The linear Regression Rate (LRR), corresponding to an evolution rate statistic calculated by linear regression, takes into account all digitized periods (Himmelstoss *et al.* 2018). The uncertainty for each shoreline (U_{tot}) was calculated from Eq.1 developed by Hapke *et al.* (2011), comprising the image resolution U_{res} , the georeferencing U_{geo} from the RMS errors, and the digitizing error U_{dra} , obtained using the method described by Faye *et al.* (2010).

$$\text{Equation (1): } U_{tot} = \sqrt{U_{res}^2 + U_{geo}^2 + U_{dra}^2}$$

The uncertainty for the NSM indicator (U_{tot}) was calculated from Eq.2 which combines the uncertainty corresponding to the oldest $U_{tot\ year1}$ and the most recent $U_{tot\ year2}$ (Hapke et al. 2011).

$$\text{Equation (2): } \sqrt{U_{tot\ year1}^2 + U_{tot\ year2}^2}$$

Regarding the uncertainties associated with the LRR indicator, the standard error of the slope was calculated with a 95% confidence interval (LCI95) here determined by the DSAS extension (Bheeroo et al. 2016; Himmelstoss et al. 2018).

2.3. Morphodynamic measures

Nine digital elevation models (DEMs) were built between November 2020 and September 2022 on the two beaches studied, including 7 for Grande Saziley and 4 for Papani. The DEMs were produced by photogrammetric reconstruction using a DJI Phantom 4Pro drone equipped with an onboard camera with a 1-inch, 20-megapixel sensor (Fig 2). Twenty to thirty targets were first placed at different altitudes on the beaches and precisely measured with a Trimble R8s GNSS-RTK (accuracy $\pm 5\text{cm}$), constituting the GCPs (Ground Control Points). Images were processed using Agisoft Metashape software, following the methodology used by Casella et al., 2016, with a resolution of less than 2cm. For the Grande Saziley DEMs, the altitude under vegetation was extrapolated on the basis of a classification of pixels by category (vegetation, field, urbanization), retaining only the field. RMSE uncertainties (x,y,z) were obtained from the GCPs by the software, taking into account the GNSS margin of error. Then, standard DEM of difference (DoD) were calculated by Qgis software from Eq.3 (Angnuureng et al. 2020), to obtain the altitudinal variations between two measurement periods.

$$\text{Equation (3): } \Delta DEM = k2 - k1$$

$\Delta DEM = \text{DoD}$

$k2 = \text{most recent DEM}$

$k1 = \text{oldest DEM}$

The uncertainty of DoD was calculated by Eq.4 (Kaliraj et al. 2017; Eelsalu et al. 2022), where $\delta 1$ represented the DEM error concerning time period 1 and $\delta 2$ of time period 2. The

uncertainty of the DoDs performed for this study was in the range of 3 cm to 8 cm for Grande Saziley and in the range of 8 cm to 12 cm for Papani.

$$\text{Equation (4): } \delta_{diff} = \sqrt{\delta_1^2 + \delta_2^2}$$

Topographic profiles were carried out at the two study sites from November 2020 to September 2022. Four topographic profiles were determined on the Grande Saziley site (Fig.2a) with a Nikon XF tacheometer and three topographic profiles were obtained with a GNSS-RTK Trimble R8s on the Papani site (Fig.2b). The accuracy was estimated to be ± 5 cm, including the accuracy of the instrument and the accuracy of the survey performed by the operator. The data were processed using the *Excel Profiler 3.4 XL* macro developed by Olivier Cohen of the University of the Littoral Côte d'Opale. The topographical profiles were created to follow the upper beach, which is not possible with a drone due to the vegetation that masks the relief.

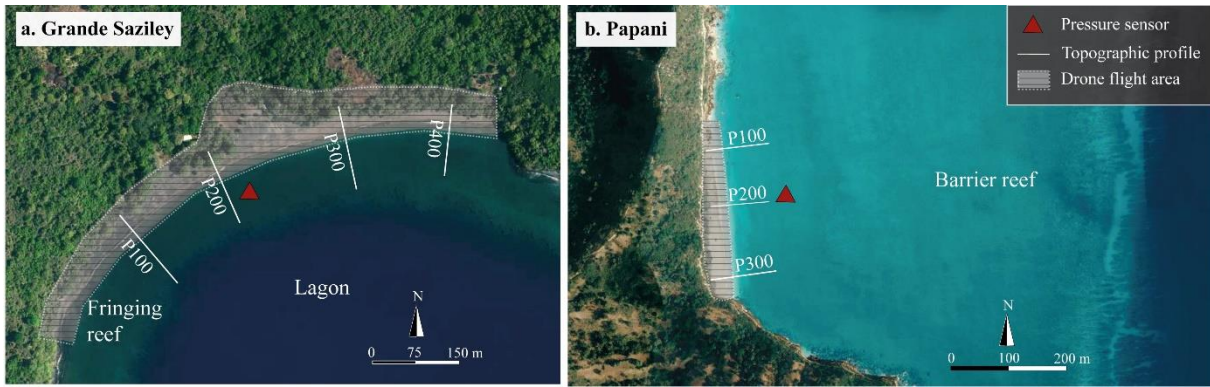


Figure.2. Location of the topographic profiles, the UAV flights and the location of the pressure sensors deployed on the two study sites. The pressure sensors were placed at an altitude of -2.052m on Grande Saziley and -1.619m on Papani. Orthophotography IGN 2020.

Two hydrodynamic measurement campaigns were carried out at each study site during a common period in the dry season and in the monsoon season to compare the swell conditions affecting the two beaches but also the differences in agitation observed between seasons. Thus, a *RBRsolo³ D* pressure sensor was installed on the Grande Saziley and Papani reef flats from July 21 to August 5, 2021, and from February 12 to March 15, 2022 (Fig.4). The recording frequency was set to 2 Hz, as recommended by several studies (Brander *et al.* 2004; Lowe *et al.* 2005; Kench *et al.* 2006; Monismith *et al.* 2013), to obtain the swell spectrum. Processing the wave data was performed using a fast Fourier transform (FFT) algorithm to obtain the wave spectrum. To compare the two measurement campaigns, a frequency range was chosen from

0.02 Hz to 0.3 Hz, representative of the main spectral components of intertropical zone waves (local and regional fetch waves: 0.3-0.125 Hz; swells: 0.125-0.05 Hz, and infragravitational waves: 0.01-0.05 Hz) (Brander et al. 2004; Kench et al. 2006) and values were averaged every 15 minutes, justified by the mesotidal environment of the beach. Subsequently, the mean water height was calculated, followed by the significant wave height (H_s) and the peak period (T_p).

2.4. Sea turtle monitoring

Localized data concerning green turtle frequentation was collected by two associations (Oulanga Na Nyamba and Les Naturalistes de Mayotte) and used to overlay with DEMs from the two study sites to assess the effect of morphological dynamics on nest distribution, and to quantify nests at risk of erosion or accretion. A dedicated team of the *Oulanga Na Nyamba* association has been carrying out a Papani beach daytime nesting survey since July 2019, every two weeks (during neap tides to facilitate trace visualization). It has been recording the location of clutches using a handheld GNSS receiver (± 3.65 m, GARMIN GPSMAP 64x) since July 2020, interpreting nesting success according to the methodology described by the IUCN Marine Turtle Specialist Group. This type of survey employs methods used to assess nesting activity that do not require the direct confirmation of eggs, provided the observer has sufficient training and experience (Schroeder and Murphy 1999). Data is stored and available in the Oulanga na Nyamba Sextant Catalog developed by the National institut for Ocean Science (IFREMER) [<https://doi.org/10.12770/a02d8efe-0728-4031-bdc1-b4dc1062f773>]. The association *Les Naturalistes de Mayotte* has been monitoring the Grande Saziley site two nights a week since 2020, and has also been recording the location of clutches using a handheld GNSS receiver (± 1.8 m, GARMIN GPSMAP 65) since January 2021, during the morning verification of the night's track. All the data collected by the associations was validated, and outlier location data was removed.

The distribution of green turtle nests was mapped using Qgis.3.10.11 software, with data collected between January 2021 and September 2022 for the Grande Saziley site, and between April 2021 and September 2022 for the Papani site, corresponding to the DEM survey period. Furthermore, at the Grande Saziley site, no data is available between the end of September 2021 and December 2021. The nest erosion and accretion was estimated with DoDs, by recording the altitudinal differences of each point using the software. These differences were converted into evolution rates over two months, corresponding to an incubation period. A rate of erosion

greater than -10cm over two months is considered unfavourable for nesting success (Spanier 2010), while changes between -10cm and +10cm are considered stable (Witherington 1986), and an accretion greater than +10cm is considered indeterminate. At present, we have no precise knowledge of the effects of accretion on hatching success and emergence, and our study did not set out to measure such effects, as this would have involved morphological measurements very close to each other in time.

3. Results

3.1. Evolutionary trends of sea turtle nesting beaches

The nesting beaches studied (Fig. 3) have evolved since 1950, with a tendency to retreat in a non-linear way and the extent of the identifiable changes varied between the sites. Only three periods are represented in Fig. 3 for reasons of legibility and these reveal that the evolution of the beaches was not constant over time. Between 1950 and 1989, the Charifou 1 and Ngouja beaches appeared to experience clear changes, while the Moya 1 beach retreated more between 1989 and 2020.

Following these initial findings, the beaches studied were divided into sectors (south/central/north) and the indicators were averaged for each zone. Moya 1, Grande Saziley, Charifou 3 and Charifou 1 experienced the greatest degrees of change, with an average maximum shoreline retreat of $-8.85 \text{ m} \pm 6.17 \text{ m}$ measured on the southern sector of Grande Saziley beach (Fig. 4a). Figure 4a also reveals that beach sectors were retreating to a greater or lesser extent, depending on the site. More specifically, the Grande Saziley, Charifou 3 and Angalastara sites showed that vulnerability to erosion is more pronounced in the southern sector ($-6.14 \text{ m} \pm 4.75 \text{ m}$ at Charifou 3 and $-4 \text{ m} \pm 5, 38 \text{ m}$ at Angalastara), while Majicavo 4 and Charifou 1, the areas most affected by erosion, were in the central sectors, with $-5.40 \text{ m} \pm 7.35 \text{ m}$ recession on average for Majivaco 4 and $-7.80 \text{ m} \pm 5.12 \text{ m}$ for Charifou 1. Finally, the beaches of Papani, Majicavo 3 and Mstanga Gouéla only showed slight changes in shoreline. Overall, the northern sections appeared to be undergoing much less change than the other sections, except for the Charifou 1 and Ngouja sites. However, the most important rates of change were recorded this time on the Charifou 1 site with $-0.16 \text{ m} \pm 0.13 \text{ m}$ of recession occurring each year at the center of the beach, followed closely by recession recorded in the northern section at $-0.15 \text{ m} \pm 0.18 \text{ m}$ (Fig.4b).

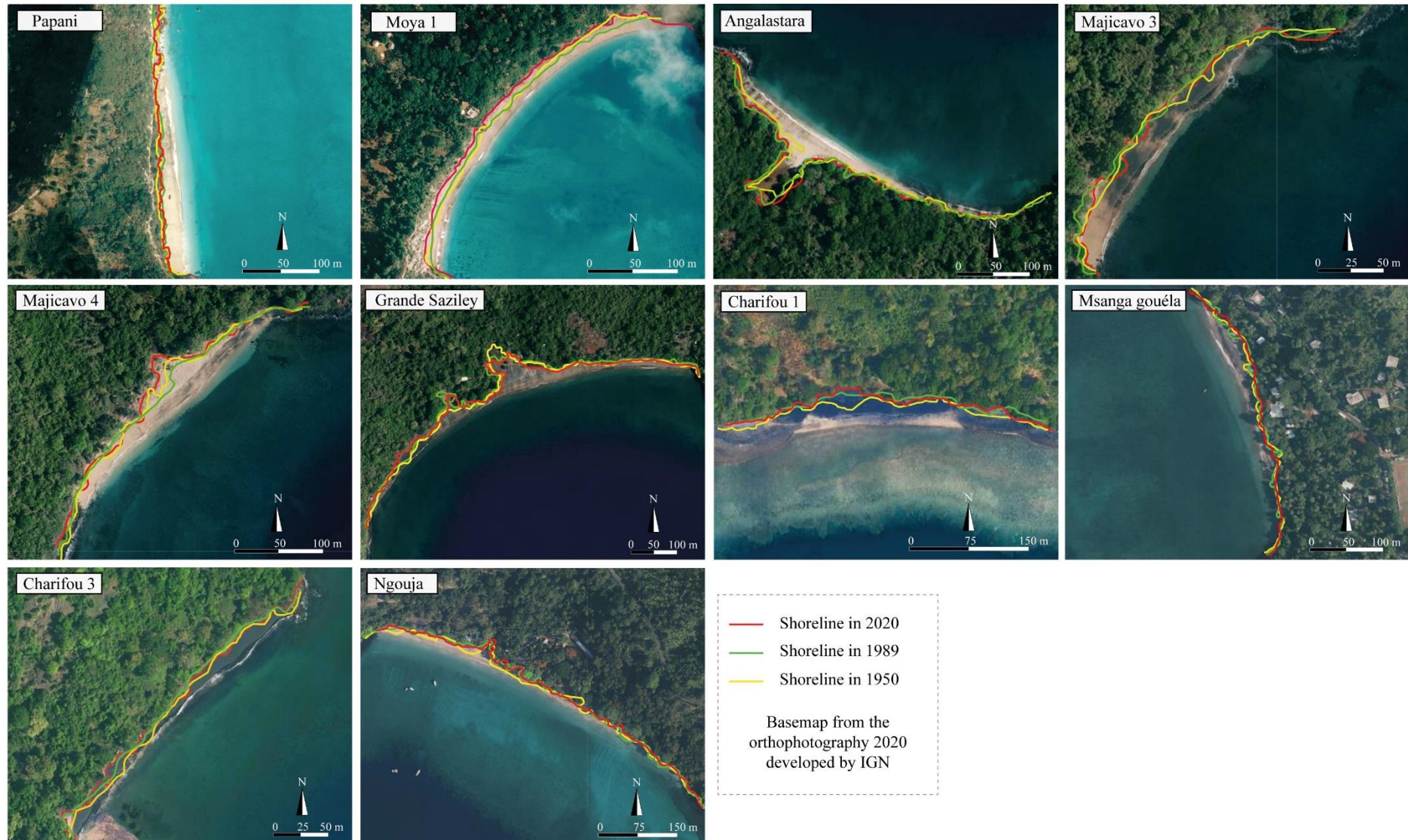


Fig.3. Shoreline evolution on the 10 study sites.

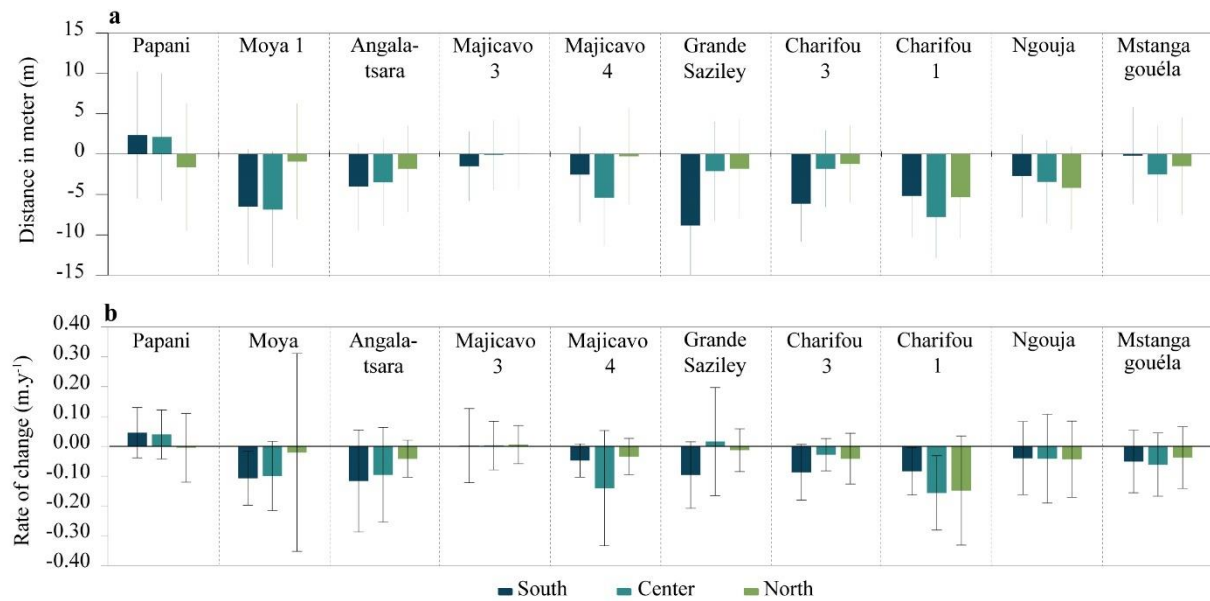


Figure.4. Graph representing a) the NSM indicator and b) the LRR indicator. Both indicators are averaged for the southern, central, and northern sections of each study site.

3.2. Seasonal morphological changes

3.2.1. Topographic survey

Figure 5a shows that in April 2021, at the end of the wet season, only weak changes had occurred on Grande Saziley beach compared with November 2020, notably a small accretion of the order of 20cm at the northeast end of the beach and erosion over the middle of the rest of the beach, with the exception of a marked erosion between -0.50m and -1m in the center of the beach. At the end of the 2021 dry season, the northeastern end of the beach was eroding (approx. -0.5m) and the other end was accreting to the same extent (Fig. 5b). The upper beach was eroding along its entire length down to -0.5m, and the middle beach accreting by the same amount. Then, in March 2022, compared with the previous October (Fig. 5c), the opposite process occurred and the morphological pattern of the beach resembled the wet season of 2021 (Fig. 5a), but with more marked altitudinal differences (of the order of 0.20m to 0.50m), with accretion at the bottom of the beach in 3 sectors. Finally, at the end of the austral winter of 2022 (Fig. 5d), the eastern part of the beach eroded between 0 and -0.50 m and the western part accreted between 0 m and 0.50 m (06/2022 to 09/2022).

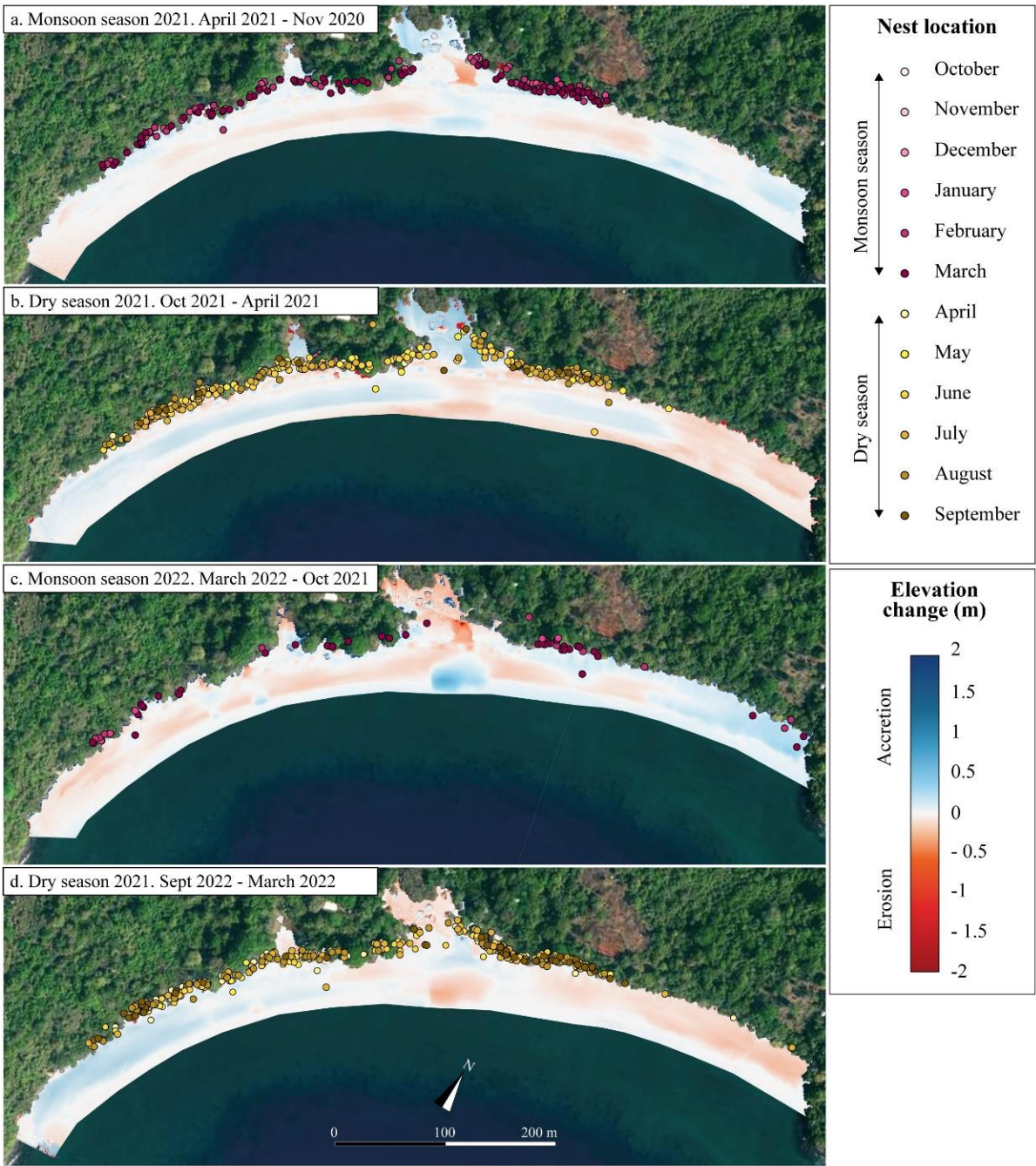


Figure. 5. Differential DEMs (DoD) calculated for Grande Saziley. The first legend corresponds to the nest located for each month. The second legend represents altitudinal changes, the same as for the Papani DoD (Fig.7), for comparison purposes. a) DoD representing the rates of change in April 2021 compared with November 2020, b) those in October 2021 compared with the previous April, c) those in March 2022 compared with October 2022 and d) those in September 2022 compared with the previous March.

The topographic profiles of the Grande Saziley show little change over the seasons (Fig. 6), with relatively stable, straight slopes ranging from 2.60° to a maximum of 5.66° , which is corroborated by the DoDs. Only in September 2022 was there a greater change, with the P100

accreting (+15.1 m³) and the P400 eroding (-16.22 m³) compared with the previous June. The upper beach showed little change, and the morphological changes observed on the topographic profiles stopped at the mean high water spring tide level (MHWS). Only the upper beach of profile P400 was not protected by the MHWS.

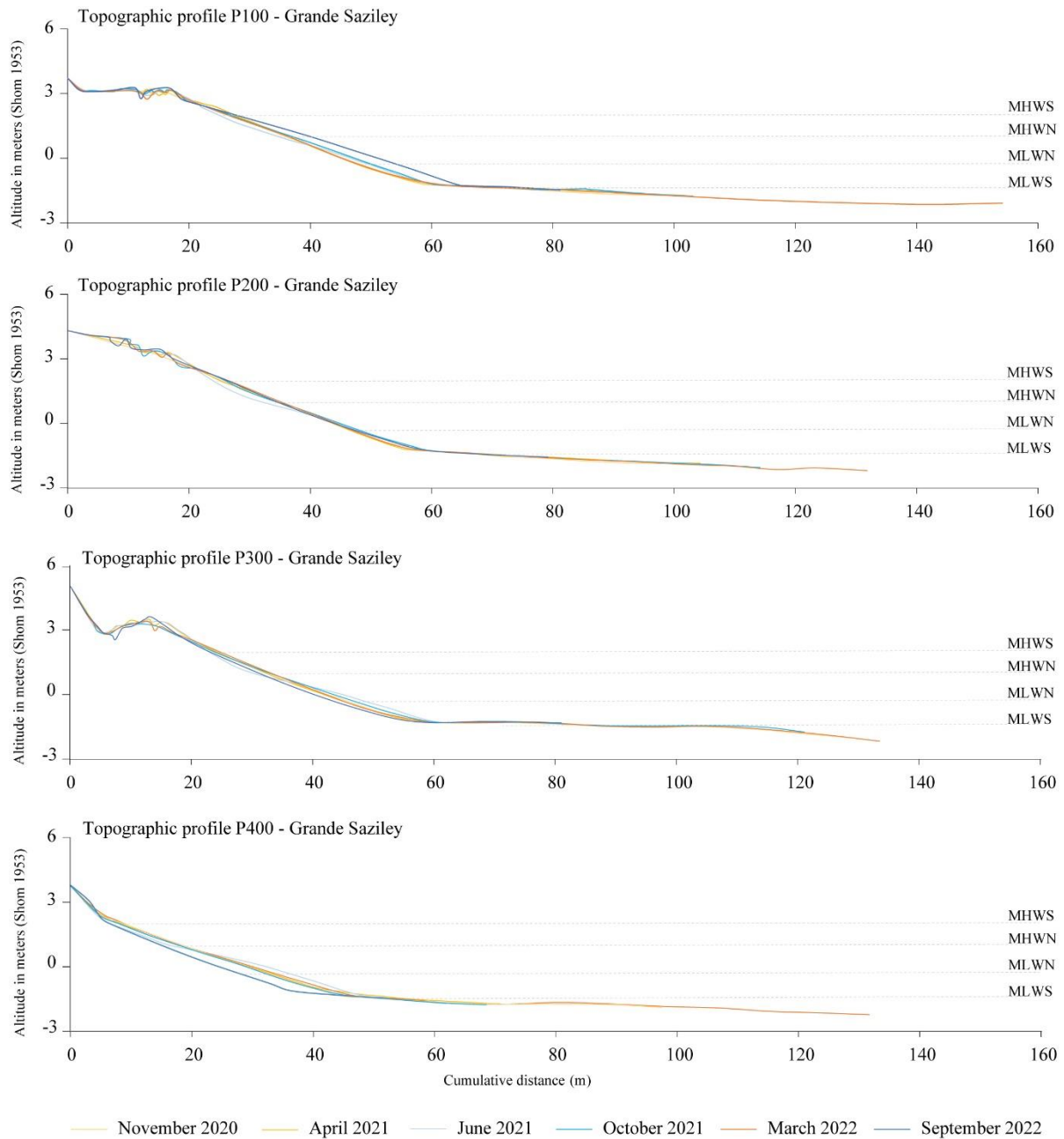


Figure. 6. Topographic profiles on Grande Saziley. MHWS= Mean High Water Spring Tide Level; MHWN= Mean High Water Neap tide level; MLWN= Mean Low Water Neap tide level; MLWS= Mean Low Water Spring tide level.

Papani beach undergoes significant changes between the dry and monsoon seasons, with sediment movements of 0.50 m to 2 m of erosion or accretion associated with sediment volume transfers of the order of $4,560 \text{ m}^3 \pm 670 \text{ m}^3$ (Fig. 7). At the end of the 2021 dry season, the northern part of the beach accreted while the southern part eroded (Fig. 7a), then the pattern reversed at the end of the 2022 austral winter (Fig. 7b), and at the end of the 2022 dry season, sand returned to the north of the beach, eroding the south (Fig. 7c). It should be noted that the altitudinal changes measured at Papani concern the entire beach. The topographic survey (Fig. 8), carried out more frequently, revealed that altitudinal changes can be even greater than those measured by DoDs (Fig. 7). This was the case in August 2021, in the middle of the dry season (04/2021 to 08/2021), when the P100 profile showed erosion reaching a maximum recession of -2.25 m (-50 m^3), while P300 accreted by a maximum of 1.057 m ($+27 \text{ m}^3$). The profiles also showed changes in slope, from a convex profile associated with the formation of a berm at the P100 profile at the end of the austral summer 2021 and 2022, to a concave profile at the end of the 2021 and 2022 austral winters, with the reverse occurring for P300, and P200 remaining stable. Slope degrees ranged from 2.70° to 7.38° .

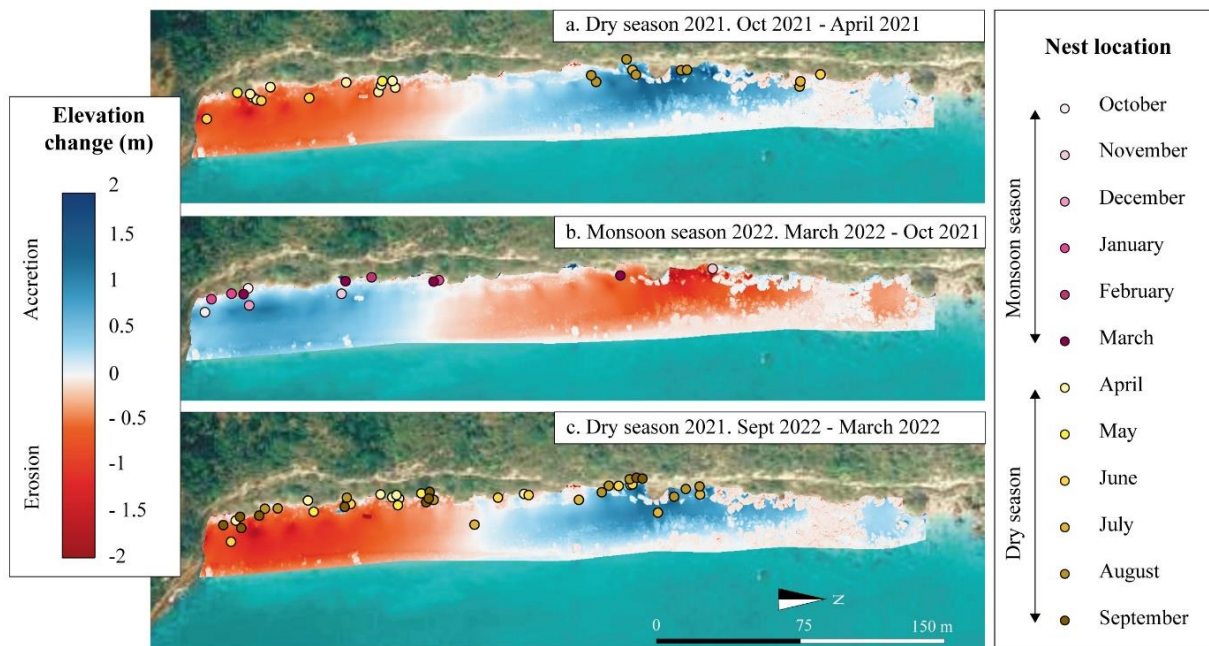


Figure.7. The differential DEMs (DoD) calculated for Papani. The legend on the right corresponds to the nests located for each month. The left-hand legend shows altitudinal changes, the same as for the Saziley DoD (Fig.5), for comparison purposes. a) DoD represent rates of change in October 2021 compared with April 2020, b) those in March 2022 compared with October 2022 and c) those in September 2022 compared with the previous March.

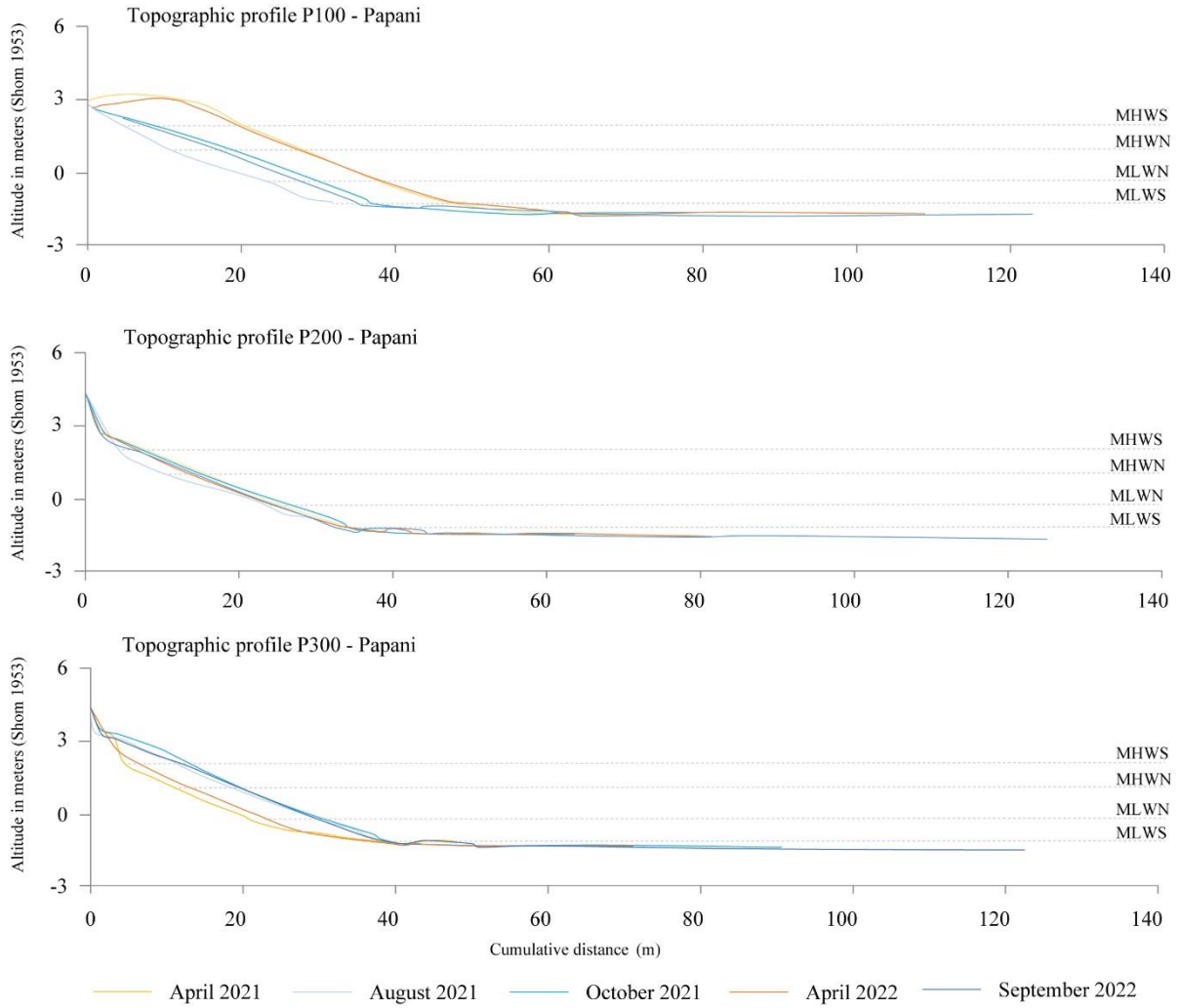


Figure. 8. Topographic profiles on Papani. MHWS= Mean High Water Spring Tide Level; MHWN= Mean High Water Neap tide level; MLWN= Mean Low Water Neap tide level; MLWS= Mean Low Water Spring tide level.

3.2.2. Hydrodynamics

First of all, it should be noted that water level data from both campaigns clearly show the diurnal mesotidal character of the tide (Fig. 9). Figure 9 also reveals the influence of the tide on significant wave heights (H_s), with waves being higher at high tide than at low tide. Over the entire study period, significant wave heights are greater on Papani than on Grande Saziley, even though the sensor was placed at a higher altitude (-1.619 m on Papani and -2.052 m on Grande Saziley).

During the 2021 austral winter campaign, wind speeds ranged from 2 to 8 m.s⁻¹, with a marked strengthening between July 24 and 26, reaching a maximum peak of 10.5 m.s⁻¹. Most of the wind came from the southeast, but gradually shifted to the southwest or even northwest by the end of the study period (Fig. 9). *Hs* ranged from 0.1 to 0.6 m for Saziley and from 0.3 to 0.7 m on average. However, between July 24 and 27, *Hs* was similar at both sites, with 3 intense periods (*Hs* between 0.70 m and 0.90 m). In terms of peak period (*Tp*), waves originated from both the windward sea and offshore swells at both study sites, with periods of between 4 and 20s at Papani and between 3 and 20s at Grande Saziley. During the 2022 austral summer campaign, winds came mainly from the northwest, with speeds ranging from 2 m.s⁻¹ to 4 m.s⁻¹. Two periods of increased wind speed were recorded during this monsoon period, between February 21 and 25, reaching 10.4 m.s⁻¹ and March 2, reaching 11.3 m.s⁻¹ respectively (Fig. 9). *Hs* were lower during this season, however, they remained higher at the Papani site than at Grande Saziley. However, between February 15 and 16, then on February 20 and between February 27 and March 4, wave heights were similar on both beaches and included those between 0.20 m and 0.38 m. Finally, the maximum peak was observed at Papani, reaching 0.47 m on February 13. Waves come mainly from the sea wind and secondarily from the swell on Papani, with periods between 7s and 12s. On Grande Saziley, *Tp* ranged from 4s to 20s, mainly swell, especially at the start of the measurement period, with fetch and swell waves measured throughout the period. Finally, over the two measurement campaigns, Grande Saziley had a wider swell spectrum than Papani.

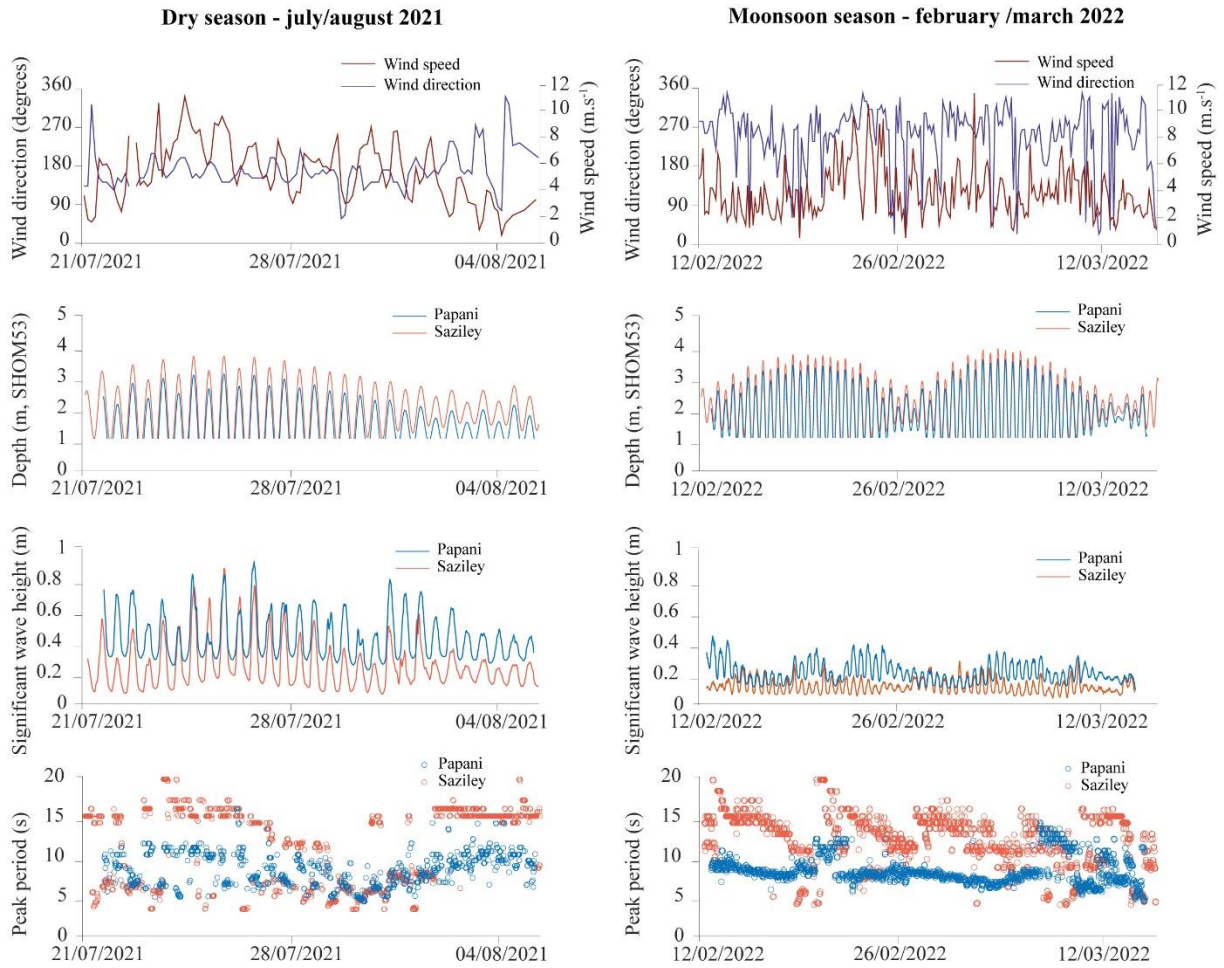


Figure. 9. Wind speed and direction, water depth, significant wave height (H_s) and peak period (T_p) averaged by bursts measured on Papani and Grande Saziley. Wind data are sourced from Météo France.

3.3. Seasonal nest distribution

At the Grande Saziley site, 887 nests were located between January 2021 and September 2022. Their distribution changed little over the seasons during this period (Fig.5). Nests were concentrated at the top of the beach, and the ends of the beach few nests were recorded. Only 5 nests were laid at the northeast end of the beach during the 2022 rainy season. On Papani beach, 70 nests were located between April 2021 and September 2022, with their distribution evolving according to the dry and moonsoon seasons (Fig.7). At the start of the 2021 dry season, 100% of nests were primarily located in the southern part of the beach in April. However, as the season progressed, from June onwards, females started to nest further north. By July and August 2021, nests were exclusively dug in the northern section of the beach. The nesting pattern shifted again in the subsequent wet season, with approximately 85% of nests being found in the southern part of the beach between October 2021 and March 2022. This pattern repeated itself

during the dry season of 2022, when 90% of females laid their eggs in the southern part of the beach between April and May, then gradually moved northwards, but this time also to the south of the beach. This trend could be seen on a larger time scale. Between July 2020 and June 2023, 184 nests were recorded (Fig. 10) and these were classified into two spatial categories, either to the north or south of the beach, with the P200 transect as the boundary, since this portion seemed to represent the swing zone of the altitudinal changes observed. The diagram shows a shift in nest distribution, with females nesting progressively northwards in the dry season and southwards in the wet season.

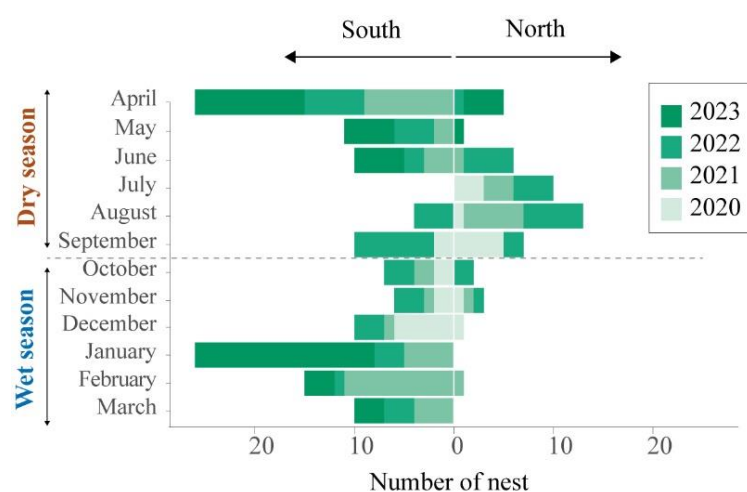


Figure. 10. Distribution of green turtle nests at Papani, broken down by location on the north or south of the beach, month and year. Data correspond to the period between July 2020 and June 2023.

3.4. Erosion and accretion nest estimates

At the Grande Saziley site, we determined that 13% of nests laid between January 2021 and September 2022 were subject to seasonal morphological changes, with 87% being located at the top of the beach, beyond the limits where altitudinal changes occurred. The DEMs revealed a singular relief representing turtle nest cavities at the top of the beach, ultimately indicating that the upper beach had not been washed and smoothed by the tide. Of the 13% subject to altitudinal changes, less than 2% experienced a rate of change between -50cm and -10cm, 8.56% between -10cm and 10cm, and 2.7% greater than 10cm (Table 3). Nests laid in the 2021 dry season were slightly more subject to erosion (1.23%) than those of 2022 (0.56%), and in the 2021 wet season no nests would have been exposed to the risk of erosion (Table 3). At Papani, altitudinal changes are much higher than at Grande Saziley, and all nests laid were subject to seasonal morphological dynamics. Of the 70 nests recorded between January 2021 and September 2022, it was only possible to calculate evolution rates for 61 nests. Some nests

were laid in a seacave, where no altitude could be recorded with the drone. Thus, 46% of the nests underwent erosion ($< -10\text{cm}$), 36% accretion ($<10\text{cm}$) and 18% little evolution (between -10cm and 10cm) between 2021 and 2022. It was also during the dry season that the nests suffered the most erosion, with around 55% in 2021 and around 48% in 2022, whereas during the 2021 wet season only 20% of nests were exposed to erosion (Table 3).

Table 3. Percentage of nests exposed to erosion or accretion according to study sites Papani and Grande Saziley and between the different dry and wet seasons of 2021 and 2022. The 2021 dry season ran from April to September 2021, followed by the wet season from October 2021 to March 2022, and then the 2022 dry season from April to September 2022.

		Dry season 2021		Monsoon season 2022		Dry season 2022	
		Papani	G.Saziley	Papani	G.Saziley	Papani	G.Saziley
Erosion	$[-50 ; -40[$	4.55	0	10.0	0	3.45	0
	$[-40 ; -30[$	13.64	0.11	0	0	3.45	0
	$[-30 ; -20[$	22.73	0.11	0	0	13.79	0
	$[-20 ; -10[$	13.64	1.01	10.0	0	27.59	0.56
Stable	$[-10 ; 10[$	9.09	2.59	40.0	1.35	17.24	3.15
Accretion	<10	36.36	1.69	40.0	0	34.48	0.56

4. Discussion

Our study has shown that the island's main sea turtle nesting beaches are in long-term decline. In the short-term, Papani and Grande Saziley experienced seasonal and interannual variations between 2020 and 2022. The results also highlighted a change in nest distribution at the Papani site, with a high number of nests exposed to erosion, compared with Grande Saziley. In this section, we will attempt to understand the morphological dynamics described, discuss their effects on nesting and, finally, assess the beach's capacity to provide sufficiently stable support for nesting, and discuss suitable conservation measures in the event of unfavorable dynamics.

4.1. Long and short-term evolution of pocket sea turtle nesting beaches

A study of the long-term evolution of nesting beaches was carried out using aerial and satellite imagery which showed that most of Mayotte's sea turtle nesting beaches demonstrate an overall trend towards regression on different spatio-temporal scales. Certain sections of

beach appeared to be more vulnerable to recession. The beaches of Grande Saziley, Charifou 1, Majicavo 4, and Moya 1, which represent the island's most important sea turtle nesting sites, all exhibit noticeable shoreline retreat. However, it is important to note that the use of aerial and satellite images does have certain limitations. Indeed, vegetation can mask erosion phenomena visible on the ground, such as at Grande Saziley, where significant retreat appeared to occur over a 13-year period, which was not visible in aerial images because of the Baobab canopy (Fig. 11a). In this sense, this methodology may lead to the underestimation of recession rates, but it is satisfactory for measuring long-term evolutionary trends. The heterogeneous evolution of the nesting beaches can be explained by the presence on some of wetlands on part of the backshore, where mangroves have expanded over time, as is the case at Grande Saziley. Even when these wetlands are older, their delineation may change over the decades due to variation in favorable host conditions for mangrove establishment (Example at Angalastara Fig.3). In addition, gullies that become torrents during heavy rains can tear up beach-top vegetation and thus contribute to variations in coastline position (Fig. 11b.1) (e.g. at Mstanga gouéla, Ngouja and Majicavo 4). Occasionally energetic events like storm or cyclone can also cause the shoreline to retreat spontaneously.

In the short-term, the combined analysis of hydrodynamic, topographic, and meteorological data revealed seasonal variations on Grande Saziley and Papani beach. Grande Saziley has undergone longshore and cross-shore sedimentary movements that can be explained by changes in wind direction. In the dry season, due to south-southeast winds and Grande Saziley's southeast orientation, waves will propagate parallel to the beach, creating a cross-shore movement where sediment from the upper beach will be remobilized by more energetic waves and redeposited at the lower end of the beach. Sedimentary movements are more morphogenic due to the trade winds, which are steadier than monsoon winds in the wet season. Significant erosive events, such as the formation of erosional micro-cliffs, can occur during intense meteorological events, such as stronger south-easterly trade winds causing surge, associated with a period of high tides levels (e.g. July 2021, Fig. 11c.1). However, wind direction oscillates between south-east and south-west over the six-month season, creating a north-east or south-west longshore drift, implying longshore movements, particularly at the ends of the beach. During the rainy season, wind-driven waves from the northwest refract onto the southern tip, creating a longshore drift that transports sediment from the southwestern end of the beach to the northeastern end. Due to low wave energy, sediments deposited during the dry season on the lower part of the beach are gradually remobilized towards the upper part.

During heavy rainfall, large gullies can form (Fig. 11b.1), the largest of which is in the center of the beach, where the backshore wetland can connect to the sea water. Large volumes of sediment can, in this sense, be deposited at the bottom of the beach and will gradually rise over the course of the season. Finally, seasonal changes of the Grande Saziley beach occur in the tidal swing zone, so the top of the beach appears to be protected from altitudinal variations.



Figure. 11. All photographs were taken on Grande Saziley beach a) Erosion in the center of the Grande Saziley beach. The 2008 photograph is from the Departmental Council of Mayotte and the 2021 photograph is from Sophie Morisseau. b.1) Ravine created on March 13, 2022 to the further south of the beach, b.2) green turtle eggs washed down a gully during heavy rain on March 28, 2022, c.1) micro erosion cliff formed in the space of one tide cycle (approx. 50 cm) on July 25, 2021, c.2) eggs on the surface of the sand due to beach erosion on July 25, 2021, d) a green turtle laying eggs, digging its nest beforehand near the vegetation where we see the roots exposed and pulled out, e) overwash phenomenon in an important sea turtle nesting site situated further south of the beach, July 24, 2021.

At Papani, a seasonal rotation involving large volumes of displaced sand each season affects the entire beach. A reversal of the longshore drift, mainly due to changes in swell direction in response to the angle of inclination of the prevailing winds, is at the origin of the longshore movements. During the austral winter, winds blow from the south-southeast, causing a northward longshore drift as a result of swell refraction on the rocky promontory, leading to erosion of the southern part of the beach and accretion of the northern part. During the austral summer, the opposite pattern occurs, with north-westerly winds creating a longshore drift, resulting in sediment accretion to the south and erosion to the north, revealing beach rock outcrops (Fig. 12).

The results obtained in the Grande Saziley and Papani beaches are corroborated by recent studies conducted on Mayotte showing this same seasonal sedimentary rotation on other beaches of the island, notably Mstanga gouéla and Ngouja (Jeanson et al., 2013, 2019, Charroux et al, in press). Morphological movements were particularly noticeable at Papani due to its north-south orientation, which is highly exposed to directional changes in longshore drift given the seasonal wind regime. Moreover, the beach is located outside the lagoon where much of the incident wave energy is attenuated (Jeanson et al., 2013), but is bordered by the barrier reef, unlike Grande Saziley which experiences less morphogenic sedimentary movements in this sense. The more incised enclosure of Grande Saziley also allows for more consistent energy attenuation. Thus, the differences in terms of morphological dynamics measured through our study can be explained by the morphology of the site, the orientation, the geographical location in the lagoon or at the edge of the external barrier, the indentation of the beach and its incision, supported by the study of Jeanson et al., 2013.

Finally, the interannual variations revealed by the two years of topographic monitoring of the Papani and Grande Saziley sites can be explained by the establishment of the monsoon and trade winds that oscillate from one year to another and can settle earlier or later in their respective seasons, conditioning the beginning of the sedimentary tilt. The nesting beaches studied here are devoid of anthropogenic development on the shoreline, making these processes entirely *natural*. We can also see that the upper beach is stable over the two years of topographic measurements.

These observable seasonal variations on the Mayotte island are common to pocket beaches in reef environments (Norcross et al. 2002; Risandi et al. 2020), and those without coral reefs (Bryan et al. 2013; Short et al. 2014).

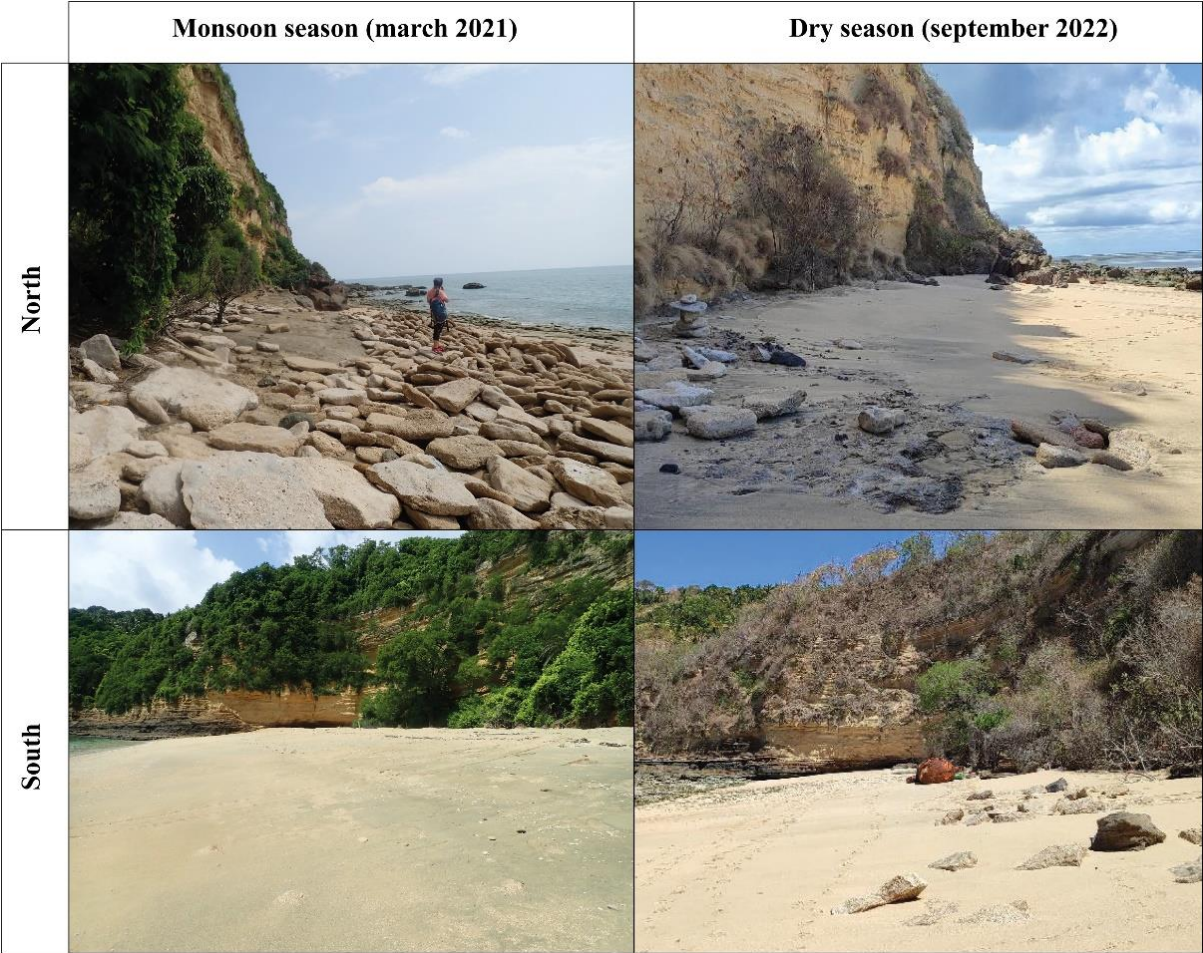


Figure.12: Photographic follow-up on the northern and southern part of Papani beach between the dry and wet season between 2021 and 2022.

Thus, over the long-term, Papani has shown stable rates of shoreline change, and this finding is corroborated by topographic measurements over the short-term, where the top of the beach has not retreated. However, seasonal variations are consequently. As for the Grande Saziley site, over the long-term, the beach is in recession, but according to topographic profiles over two years of measurements, the top of the beach does not appear to be retreating. This finding highlights the importance of combining the two methodologies and time scales to assess beach evolution. Short-term topographic measurements may not be representative of long-term trends. Furthermore, the methodologies used for the long-term study are not sufficiently fine-tuned to properly assess and quantify the evolution. Also, two years of measurements are not sufficient to identify trends in beach evolution, but they do enable us to understand seasonal processes, although further work is needed to confirm these seasonal variations.

4.2. Beach evolution and impact on sea turtle nesting

Mayotte's most important nesting beaches in terms of frequentation have been in recession since 1950. However, the rates recorded do not seem to indicate an imminent threat of habitat loss.

In the short-term, the beaches are subject to seasonal morphological dynamics that have notably affected the distribution of Papani nests (Fig. 7). Seasonal rotation is such that, in the southern summer, the sand on the northern part of the beach is completely stripped away, revealing beachrock conglomerate, which makes it impossible to excavate nests (Fig. 12). The opposite occurs in the dry season, although the southern part of the beach still has sandy soil, representing the amount of sand not mobilized during the seasonal rotation. The change in nest distribution may also be due to changes in the gradual slope, making the beach more or less accessible, or linked to coastal currents, as some studies have shown (Spanier 2010), but here it would still appear that sand availability is the dominant factor. At the Grande Saziley site, nest spatial distribution varies little and does not seem to have been influenced by altitudinal variations on the beach. This can be explained by the fact that female turtles nest at the top of the beach, beyond the intertidal zone where morphological processes take place. It should be noted that on their ascent trajectory, changes in slope and altitude are described over the seasons, but this does not seem to affect nest location, as was reported in other studies (Maison *et al.* 2010; Maneja *et al.* 2021; Pradhan *et al.* 2022). Thus, at both study sites, although females tend to choose upper beach locations, farther up than the high-tide line, erosive processes occur on a short temporal and spatial scale, exposing the nests to erosion.

Specifically at the Papani site, seasonal physical processes affect the entire beach, where no nest can escape altitudinal changes (Fig. 7). The exposure of nests to erosion or accretion is a function of seasonal sediment rotation. In the dry season, nests laid in the northern part of the beach will be subject to erosion and the southern part to accretion, and vice versa the following season. Over the two years of measurements, this represents 46% of nests experiencing erosion, with 18% eroding between 30cm and 50cm over a two-month period, and 36% accreting (Table 3) between 2021 and 2022. This figure is probably an underestimate, as the drone flights may have been carried out when the rotation had already begun. This can be seen from the topographic profiles taken in August 2021, which show greater erosion of the P100 profile than in October 2021, assumed to be the end of the dry season (Fig. 8). In addition to the loss of nests through erosion, accretion phenomena have sometimes been significant above the nests

(<40cm). Accretion above the nests can reduce hatching and emergence success by increasing the distance to be covered by the newborn in the sand column (Witherington, 1986; Chevallier et al., 2023).

As regards the Grande Saziley site, females select their site beyond the high-tide line and as a result, very few nests have suffered erosion. However, the results of the morphodynamic study suggest that nests are exposed to erosion during exceptional dry-season events, and although erosion rates may be higher, these events are sporadic (e.g. in July 2021 Fig.11c.2). It is difficult to quantify the loss of nests during this type of phenomenon, which is masked by the daily digging of nests on the DEMs. In the wet season, nests laid in the path of gullies may also be subject to erosion during intense rainfall (e.g. in March 2022 Fig.11b.2), but nest mapping between 2021 and 2022 shows that few nests seem to be affected, as females lay their eggs largely outside the areas morphologically marked by gullies. Seasonal longshore dynamics do not seem to be the cause of nest erosion here, but rather cross-shore movements, unlike in Papani. We can therefore assume that the beaches in the lagoon, which are more enclosed between two rocky promontories, would be more suitable for nesting, as they are less subject to seasonal morphological dynamics. However, the methodology used to quantify nest erosion remains an estimate, as morphological processes can be very punctual, not reflecting a linear phenomenon over the seasons, and our measurement frequencies don't allow us to identify them.

Finally, it should be noted that beyond the impact of physical habitat processes on the distribution and development of species, organisms themselves can also act as morphogenic agents by modifying geomorphic processes (Swanson 1980). Sea turtles can contribute to beach evolution through bioerosion, through nest excavation, which can remobilize sand and destabilize vegetation when it takes place near roots and trees (e.g. Grande Saziley Fig. 11d) (Péron et al. 2013), thus promoting the departure of sediments. However, our study did not set out to quantify this phenomenon, although it may be necessary to do so in the future, as bioerosion could also partly explain the evolution of the beaches.

4.3. Potential impacts of the recent subsidence event

Between May 2018 and July 2019, Mayotte experienced intense seismic activity (32 earthquakes > 5, the largest reaching 5.9 on May 15, 2018) due to the deflation of a magmatic

reservoir that resulted in the formation of a submarine volcano 40-60km east of the island at a depth of 3,000 meters, reaching 820 meters high and 5km wide (Cesca et al., 2020; Lemoine et al., 2020; REVOSIMA, 2022). This exceptional phenomenon, which has never been recorded on a global scale before (Feuillet et al. 2021), caused a deformation of the surface, resulting in an eastward displacement of the island of between 21 and 25cm and a vertical subsidence of 10 to 19cm depending on the island's shoreline (Grandin et al. 2019), thus causing a relative sea level rise. GNSS signals show, however, that there has been no further displacement since the end of 2020 (REVOSIMA Bulletin 2022). This event could potentially cause a change in beach dynamics due to an increase in energy entering the beach/coral reef system, with the amount of energy attenuated on the reef flats depending on water depth (Gourlay 1994). Along these same lines, we might expect that this rapid sea level rise would readjust beach profiles to accommodate the increased water level. However, recent studies conducted in Mayotte by Jeanson et al., 2021 and Charroux et al., in press have shown that the morphological changes observable before and after the seismic event cannot be exclusively explained by this phenomenon.

Morphological measurements taken at Grande Saziley and Papani indicate that the upper beach has not retreated. It is therefore possible that the tide-protected nesting area has shrunk due to a more constant water level encroaching on the beaches. This will certainly have an impact on important sea turtle nesting beaches in Mayotte such as Papani and Moya 1, which already have a more limited reception area, due to the relief which limits their regression and adaptation to erosion and flooding events. Indeed, field observations, corroborated by the study by Jeanson et al. 2021 and Charroux et al., in press, have also established that overwash phenomena occur more frequently, particularly during spring tides. It is possible that sea turtle nests are thus more exposed to flooding by waves and tides. Figure 8 shows that MHWS levels reach the top of Papani beach, and submersion phenomena have been observed on several occasions on Grande Saziley (Fig.11e). This regular flooding by submersion can lead to embryo asphyxiation (Pike et al. 2015; Limpus et al. 2020). In the context of rapid sea-level rise, caused by global warming, nest flooding is likely to become a frequent phenomenon (Fuentes et al. 2010; Varela et al. 2019).

4.4. Morphodynamic studies of nesting beaches are essential for the conservation of sea turtles

Our study highlighted the impact of seasonal morphological dynamics on nest distribution and exposure to erosion, although the two study sites presented different results. A pocket beach located in the lagoon, embedded in a bay and facing south-east, will undergo fewer morphological changes than an east-facing beach located on the reef barrier outside a bay and the nests will be less exposed to erosion, except in the case of exceptional energetic events causing destructive crossshore movements. In the latter case, the nests will be exposed to more chronic erosion by longshore currents.

Beyond these specific beach systems, sea turtles nest on a multitude of beaches, with varying physical, hydrodynamic, sedimentological and marine weather characteristics. Impacts on nest distribution and exposure to erosion will therefore be specific to each nesting site. For example, Pradhan et al., 2022 described chronic erosion of a nesting beach in India linked to the natural establishment of a sand spit. This morphological dynamic exposes nests to erosion and causes a reduction in nesting space, leading to density-dependent mortality. It is therefore necessary to study the morphodynamics of each nesting beach and take them into account in sea turtle conservation strategies, which is rarely the case. Moreover, understanding the processes at work makes it possible to assess the temporality of these morphological changes, i.e. whether they are long-term chronic phenomena or natural seasonal variations, which will require different beach management measures.

However, a number of precautions need to be taken to ensure appropriate management. First of all, we need to check and assess that development does not exacerbate the phenomenon of erosion and habitat loss through significant modification of hydrosedimentary processes. In addition, we need to consider the hydrosedimentary cell so as not to impact adjacent beaches (Griggs 2005). Management of sea turtle beaches must be associated with the study of female nesting site selection and emergence success. Some common measures in coastal development that have been adopted to reduce beach erosion in order to maintain beach habitats have had negative impacts on nesting. Hard methods such as riprap or walls built at the top of the beach have reduced nesting success (Hirsch et al. 2022). Soft methods, such as beach nourishment has also reduced nesting success through excessive slope variations (Grain et al. 1995; Brock et al. 2009). Sedimentological characteristics have altered the thermal properties of the sand, which can reduce hatching success or alter sex (Shamblott et al. 2021). Indeed, beyond nest

erosion, other environmental factors such as temperature, humidity and salinity can influence incubation conditions and affect hatching and emergence success (McGehee, 1979; Ackerman, 1997; Wood & Bjorndal, 2000; Miller et al, 2003), in conjunction with environmental characteristics chosen by females, such as vegetation and sedimentology (Kamel 2013; Stewart et al. 2019).

In view of this, it seems inappropriate to apply both soft and hard beach management measures to pocket beaches with significant coastal dynamics and bordered by a cliff like Papani. Beaches bordered by cliffs will not be able to retreat in the face of widespread sea-level rise. In our Papani case study, it is likely that the hydro-sedimentary cell is larger than the selected area for the study. Profile P100 has a berm in the wet season, whereas in the dry season, profile P300 accretes but has no berm, the sand probably spreads over a greater distance, due to the fact that there is no rocky promontory on the northern part to contain the sand. This lack of knowledge means that no action can be taken on this site, as the other beaches may suffer from any anthropogenic development blocking sediment transit. So, for this type of beach, it seems appropriate to consider relocating nests to more suitable nesting sites, as is the case in other geographical areas. (Formia et al. 2003; Kornaraki et al. 2006; Spanier 2010).

In the case of a pocket beach where small altitudinal changes are measured and with sufficient backshore, such as Grande Saziley, the beach appears viable for nesting. However, further morphodynamic monitoring is required to assess the morphological response of the beach to sea-level rise. As mentioned above, other factors may be responsible for nesting and incubation failure, and further studies will be needed to conclude that beaches are capable of supporting sea turtle nesting. Our study does, however, provide a sound basis for conservation decisions. Combining the disciplines of geomorphology, coastal engineering, sea turtle biology will thus be necessary to provide suitable management to maintain nesting habitats in the future, with beach morphodynamic studies being one of the first steps.

Conclusion

Sea turtle nesting beaches on the island of Mayotte are in widespread retreat, with some areas more affected than others, whose evolution is not linear over time, without however constituting alarming rates of nesting habitat loss. The morphodynamic monitoring carried out here shows a seasonal rotation of the beach sites studied, attributed mainly to changes in wind

direction between the dry and rainy seasons. Disparities between the beaches studied are observed and explained by several factors, such as swell orientation, reef hydrodynamics induced by reef morphology, and beach indentation. The geomorphological study of beaches represents an important first step and, as we have shown, is essential for assessing the viability and availability of beaches as nesting habitats for sea turtles, although paradoxically these methods are currently only rarely taken into account in conservation strategies. Our study has shown that nest distribution can be affected by altitudinal changes that do not always allow for nest excavation, and despite the selection of nesting sites at the top of the female beach, sedimentary movements are such that nests are exposed to the risk of erosion to the extent of 46% at the Papani site. This study shows that beaches evolve in a continuous and heterogeneous way over the same territory, suggesting the interest of continuing to study specific nesting beach sites. Due to the exceptional subsidence event that has occurred since may 2018, Mayotte also represents a unique working site for measuring the impact of sea-level rise on nesting beaches and the sea turtles' strategies for adapting to this singular phenomenon.

Acknowledgements

We would like to thank the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte (DEALM) and The Office Française de la Biodiversité for funding the project and the Parc Naturel Marin de Mayotte for their help in the field. We also wish to express appreciation to the Centre Universitaire de Mayotte for important resources they made available. Finally, we are most grateful to the associations *Les Naturalistes de Mayotte* and *Oulanga Na Nyamba* for assisting us in the field, as well as Olivier Cohen and Marine Courteille for their valuable advice.

References

- Ackerman R (1997) The nest environment and the embryonic development of sea turtles. In: *The Biology of Sea Turtles*. pp 83–106
- Allard MW, Miyamoto MM, Bjørndal KA, et al (1994) Support for natal homing in green turtles from mitochondrial DNA sequences. *Copeia* 1994:34–41. <https://doi.org/10.2307/1446668>
- Angnuureng DB, Jayson-Quashigah PN, Almar R, et al (2020) Application of Shore-Based Video and Unmanned Aerial Vehicles (Drones): Complementary Tools for Beach Studies. *Remote Sens* 2020 Vol 12 Page 394 12:394. <https://doi.org/10.3390/RS12030394>
- Anthony EJ, Dolique F (2004) The influence of Amazon-derived mud banks on the morphology of sandy headland-bound beaches in Cayenne, French Guiana: a short- to long-term perspective. *Mar Geol* 208:249–264. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.04.011>
- Barbieri E, Paes ET (2008) The birds at Ilha Comprida beach (São Paulo State, Brazil): a multivariate approach. *Biota Neotropica* 8:41–50. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000300003>
- Beltran RS, Yuen AL, Condit R, et al (2022) Elephant seals time their long-distance migrations using a map sense. *Curr Biol* 32:R156–R157. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.01.031>
- Bheeroo RA, Chandrasekar N, Kaliraj S, Magesh NS (2016) Shoreline change rate and erosion risk assessment along the Trou Aux Biches–Mont Choisy beach on the northwest coast of Mauritius using GIS-DSAS technique. *Environ Earth Sci* 75:. <https://doi.org/10.1007/s12665-016-5311-4>
- Bourjea J, Dalleau M, Derville S, et al (2015) Seasonality, abundance, and fifteen-year trend in green turtle nesting activity at Itsamia, Moheli, Comoros. *Endanger Species Res* 27:265–276. <https://doi.org/10.3354/esr00672>
- Bowman D, Guillén J, López L, Pellegrino V (2009) Planview Geometry and morphological characteristics of pocket beaches on the Catalan coast (Spain). *Geomorphology* 108:191–199. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2009.01.005>
- Bowman D, Rosas V, Pranzini E (2014) Pocket beaches of Elba Island (Italy) - Planview geometry, depth of closure and sediment dispersal. *Estuar Coast Shelf Sci* 138:37–46. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.005>
- Brander RW, Kench PS, Hart D (2004) Spatial and temporal variations in wave characteristics across a reef platform, Warraber Island, Torres Strait, Australia. *Mar Geol* 207:169–184. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.03.014>
- Brock KA, Reece JS, Ehrhart LM (2009) The effects of artificial beach nourishment on marine turtles: Differences between loggerhead and green turtles. *Restor Ecol* 17:297–307. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00337.x>

- Bryan KR, Foster R, MacDonald I (2013) Beach rotation at two adjacent headland-enclosed beaches. *J Coast Res* 165:2095–2100. <https://doi.org/10.2112/si65-354.1>
- Burger J, Safina C, Gochfeld M (1996) Temporal patterns in reproductive success in the endangered roseate tern (*Sterna dougallii*) nesting on Long Island, New York, and Bird Island, Massachusetts. *The Auk* 113:131–142. <https://doi.org/10.2307/4088941>
- Carr A (1975) The Ascension Island green turtle colony. *Copeia* 1975:547–555. <https://doi.org/10.2307/1443656>
- Carr A, Ogren L (1959) The ecology and migrations of sea turtles. 3, *Dermochelys* in Costa Rica. *Am Mus Novit*
- Carr AF, Ogren LH (1960) The ecology and migrations of sea turtles. 4, The green turtle in the Caribbean Sea. *Bulletin of the AMNH* ; v. 121, article 1. Green turtle in the Caribbean Sea
- Carter RWG, Woodroffe CD (1994) Coastal Evolution: Late Quaternary Shoreline Morphodynamics. Cambridge University Press
- Casella E, Rovere A, Pedroncini A, et al (2016) Drones as tools for monitoring beach topography changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Geo-Mar Lett* 36:151–163. <https://doi.org/10.1007/s00367-016-0435-9>
- Caut S, Guirlet E, Girondot M (2010) Effect of tidal overwash on the embryonic development of leatherback turtles in French Guiana. *Mar Environ Res* 69:254–261. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.11.004>
- Cesca S, Letort J, Razafindrakoto HNT, et al (2020) Drainage of a deep magma reservoir near Mayotte inferred from seismicity and deformation. *Nat Geosci* 2020 131 13:87–93. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0505-5>
- Chacón D, McLarney W, Ampie C, Venegas B (1996) Reproduction and conservation of the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) in Gandoca, Costa Rica. *Rev Biol Trop* 44:853–860
- Chambault P, Thoisy BD, Kelle L, et al (2016) Inter-nesting behavioural adjustments of green turtles to an estuarine habitat in French Guiana. *Mar Ecol Prog Ser* 555:235–248. <https://doi.org/10.3354/MEPS11813>
- Charroux S, Jeanson M, Morisseau S, Pennober G (2024) Seasonal morphodynamics of fringing reef pocket beaches and responses to rapid vertical tectonic movements. *Journal of Coastal Research* 40:31–50. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-23-00021.1>
- Chevallier D, Girondot M, Berzins R, et al (2020) Survival and breeding interval of an endangered marine vertebrate, the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, in French Guiana. *Endanger Species Res* 41:153–165. <https://doi.org/10.3354/ESR01013>
- Chevallier D, Girondot M, Péron C, et al (2023) Beach erosion aggravates the drastic decline in marine turtle populations in French Guiana. *Reg Environ Change* 23:116. <https://doi.org/10.1007/s10113-023-02105-3>

- Coombes MA (2016) Biogeomorphology. In: International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment and Technology. pp 1–8
- Costa MBSF, Araújo M, Araújo TCM, Siegle E (2016) Influence of reef geometry on wave attenuation on a Brazilian coral reef. *Geomorphology* 253:318–327. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.11.001>
- Daly CJ, Bryan KR, Roelvink JA, et al (2011) Morphodynamics of embayed beaches: The effect of wave conditions. *J Coast Res* 1003–1007
- Darsan J, Jehu A, Asmath H, et al (2016) The influence of fluvial dynamics and North Atlantic swells on the beach habitat of leatherback turtles at Grande Riviere Trinidad. *J Environ Manage* 180:111–122. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.05.014>
- Defeo O, McLachlan A (2013) Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. *Geomorphology* 199:106–114. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.04.013>
- Dehouck A, Dupuis H, Sénéchal N (2009) Pocket beach hydrodynamics: The example of four macrotidal beaches, Brittany, France. *Mar Geol* 266:1–17. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2009.07.008>
- Duck CD (1990) Annual variation in the timing of reproduction in Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at Bird Island, South Georgia. *J Zool* 222:103–116. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04032.x>
- Eckert KL, Eckert SA (1990) Embryo mortality and hatch success in *In situ* and translocated leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* eggs. *Biol Conserv* 53:37–46. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90061-S](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90061-S)
- Eelsalu M, Parnell KE, Soomere T (2022) Sandy beach evolution in the low-energy microtidal Baltic Sea: Attribution of changes to hydrometeorological forcing. *Geomorphology* 414:108383. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2022.108383>
- Fellowes TE, Vila-Concejo A, Gallop SL (2019) Morphometric classification of swell-dominated embayed beaches. *Mar Geol* 411:78–87. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.02.004>
- Feuillet N, Jorriy S, Crawford WC, et al (2021) Birth of a large volcanic edifice offshore Mayotte via lithosphere-scale dyke intrusion. *Nat Geosci* 2021 1410 14:787–795. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00809-x>
- Fish MR, Côté IM, Gill JA, et al (2005) Predicting the impact of sea-level rise on Caribbean sea turtle nesting habitat. *Conserv Biol* 19:482–491. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00146.x>
- Formia A, Tiwari M, Fretey J, Billes A (2003) Sea turtle conservation along the Atlantic coast of Africa. *Mar Turt Newsl* 100:33–37
- Frihy OE, Ganaini MAE, Sayed WRE, Iskander MM (2004) The role of fringing coral reef in beach protection of Hurghada, Gulf of Suez, Red Sea of Egypt. *Ecol Eng* 22:17–25. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2003.11.004>

- Fuentes MMPB, Limpus CJ, Hamann M, Dawson J (2010) Potential impacts of projected sea-level rise on sea turtle rookeries. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 20:132–139. <https://doi.org/10.1002/aqc.1088>
- Fujisaki I, Lamont M, Carthy R (2018) Temporal shift of sea turtle nest sites in an eroding barrier island beach. *Ocean Coast Manag* 155:24–29. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.12.032>
- Gallop SL, Kennedy DM, Loureiro C, et al (2020) Geologically controlled sandy beaches: Their geomorphology, morphodynamics and classification. *Sci Total Environ* 731:139123. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2020.139123>
- Godley BJ, Broderick AC, Frauenstein R, et al (2002) Reproductive seasonality and sexual dimorphism in green turtles. *Mar Ecol Prog Ser* 226:125–133. <https://doi.org/10.3354/meps226125>
- Gourlay MR (1994) Wave transformation on a coral reef. *Coast Eng* 23:17–42. [https://doi.org/10.1016/0378-3839\(94\)90013-2](https://doi.org/10.1016/0378-3839(94)90013-2)
- Grain DA, Bolten AB, Bjorndal KA (1995) Effects of beach nourishment on sea Turtles: Review and research initiatives. *Restor Ecol* 3:95–104. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1995.tb00082.x>
- Grandin R, Beauducel F, Peltier A, et al (2019) Surface deformation during the 2018-19 mayotte seismo-volcanic crisis from GNSS, synthetic aperture radar and seafloor geodesy. *Am Geophys Union* 2019:V52D-03
- Griggs G (2005) The impacts of coastal armoring. *Shore Beach* 73:13–22
- Hapke C, Himmelstoss E, Kratzmann M, Thieler E (2011) National assessment of shoreline change: historical shoreline change along the New England and Mid-Atlantic Coasts. *US Geol Surv*
- Himmelstoss EA, Henderson RE, Kratzmann MG, Farris AS (2018) Digital Shoreline Analysis System (DSAS) Version 5.0 User Guide. *US Geol Surv Open-File Rep* 2021–1091 1–104
- Hirsch SE, Toonder M, Reilly JD, et al (2022) Responses of three nesting sea turtle species to hard-armoring structures. *Front Mar Sci* 9:
- Horta J, Oliveira S, Moura D, Ferreira Ó (2018) Nearshore hydrodynamics at pocket beaches with contrasting wave exposure in southern Portugal. *Estuar Coast Shelf Sci* 204:40–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.018>
- Hsu JRC, Evans C (1989) Parabolic bay shapes and applications. *Proc Inst Civ Eng* 87:557–570. <https://doi.org/10.1680/iicep.1989.3778>
- Jeanson M, Anthony EJ, Charroux S, et al (2021) Detecting the effects of rapid tectonically induced subsidence on Mayotte Island since 2018 on beach and reef morphology, and implications for coastal vulnerability to marine flooding. *Geo-Mar Lett* 41:1–10. <https://doi.org/10.1007/s00367-021-00725-4>

- Jeanson M, Anthony EJ, Dolique F, Aubry A (2013) Wave characteristics and morphological variations of pocket beaches in a coral reef-lagoon setting, Mayotte Island, Indian Ocean. *Geomorphology* 182:190–209. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.013>
- Jeanson M, Dolique F, Anthony EJ, Aubry A (2019) Decadal-scale dynamics and morphological evolution of mangroves and beaches in a reef-lagoon complex, Mayotte Island. *J Coast Res* 88:195–208. <https://doi.org/10.2112/SI88-015.1>
- Joseph A, Shaw P, Wilson M (2012) Seasonal beach changes and their impact on the nesting of the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*): A case study from Grande Riviere, Trinidad. *Caribb Geogr* 17:109–124
- Kaliraj S, Chandrasekar N, Ramachandran KK (2017) Mapping of coastal landforms and volumetric change analysis in the southwest coast of Kanyakumari, South India using remote sensing and GIS techniques. *Egypt J Remote Sens Space Sci* 20:265–282. <https://doi.org/10.1016/J.EJRS.2016.12.006>
- Kamel SJ (2013) Vegetation cover predicts temperature in nests of the hawksbill sea turtle: Implications for beach management and offspring sex ratios. *Endanger Species Res* 20:41–48. <https://doi.org/10.3354/esr00489>
- Kench PS, Brander RW (2006) Wave processes on coral reef flats: Implications for reef geomorphology using Australian case studies. *J Coast Res* 22:209–223. <https://doi.org/10.2112/05A-0016.1>
- Kench PS, Brander RW, Parnell KE, McLean RF (2006) Wave energy gradients across a Maldivian atoll: Implications for island geomorphology. *Geomorphology* 81:1–17. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2006.03.003>
- Kornaraki E, Matossian DA, Mazaris AD, et al (2006) Effectiveness of different conservation measures for loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nests at Zakynthos Island, Greece. *Biol Conserv* 130:324–330. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.027>
- Kuhn CE, Chumbley K, Johnson D, Fritz L (2017) A re-examination of the timing of pupping for Steller sea lions *Eumetopias jubatus* breeding on two islands in Alaska. *Endanger Species Res* 32:213–222. <https://doi.org/10.3354/esr00796>
- Lamont MM, Carthy RR (2007) Response of nesting sea turtles to barrier island dynamics. *Chelonian Conserv Biol* 6:206–212. [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2007\)6\[206:RONSTT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2007)6[206:RONSTT]2.0.CO;2)
- Larsen A, Nardin W, van de Lageweg WI, Bätz N (2021) Biogeomorphology, quo vadis? On processes, time, and space in biogeomorphology. *Earth Surf Process Landf* 46:12–23. <https://doi.org/10.1002/esp.5016>
- Lemoine A, Briole P, Bertil D, et al (2020) The 2018-2019 seismo-volcanic crisis east of Mayotte, Comoros islands: Seismicity and ground deformation markers of an exceptional submarine eruption. *Geophys J Int* 223:22–44. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa273>
- Limpus CJ, Miller JD, Pfaller JB (2020) Flooding-induced mortality of loggerhead sea turtle eggs. *Wildl Res.* <https://doi.org/10.1071/WR20080>

- Lohmann KJ, Putman NF, Lohmann CMF (2008) Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:19096–19101. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801859105>
- Lowe RJ, Falter JL, Bandet MD, et al (2005) Spectral wave dissipation over a barrier reef. *J Geophys Res C Oceans* 110:1–16. <https://doi.org/10.1029/2004JC002711>
- Lucrezi S, Schlacher T (2014) The ecology of ghost crabs - a review. *Oceanogr Mar Biol* 52:201–256
- Maison K, King R, Lloyd C, Eckert C (2010) Leatherback nest distribution and beach erosion pattern at Levera Beach, Grenada, West Indies. *Mar Turt Newsl* 127:9–12
- Maneja RH, Miller JD, Li W, et al (2021) Multidecadal analysis of beach loss at the major offshore sea turtle nesting islands in the northern Arabian Gulf. *Ecol Indic* 121:107146. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107146>
- Mathenge S M, Mwasi B N, Mwasi S M (2012) Effects of anthropogenic activities on sea Turtle nesting beaches along the Mombasa-Kilifi shoreline, Kenya. *Mar Turt Newsl* 14–18
- Mazaris AD, Matsinos G, Pantis JD (2009) Evaluating the impacts of coastal squeeze on sea turtle nesting. *Ocean Coast Manag* 52:139–145. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2008.10.005>
- McGehee MA (1979) Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (*Caretta caretta caretta*), *Retrospective Theses and Dissertations*. 437.
- Miller J (1997) Reproduction in Sea Turtle. In: *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press
- Miller, J.D, Limpus CJ, Godfrey M (2003) Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching, and emergence of loggerhead turtles
- Mishra M, Acharyya T, Kar D, et al (2021) Geo-ecological cues for mass nesting synchronization of Olive Ridley turtles along Rushikulya estuary in Odisha, east coast of India. *Mar Pollut Bull* 172:112881. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112881>
- Monismith SG, Herdman LMM, Ahmerkamp S, Hench JL (2013) Wave transformation and wave-driven flow across a steep coral reef. *J Phys Oceanogr* 43:1356–1379. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-0164.1>
- Mortimer JA (1985) Recovery of green turtles on Aldabra. *Oryx* 19:146–150. <https://doi.org/10.1017/S0030605300025308>
- Norcross ZM, Fletcher CH, Merrifield M (2002) Annual and interannual changes on a reef-fringed pocket beach: Kailua Bay, Hawaii. *Mar Geol* 190:553–580. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(02\)00481-4](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(02)00481-4)
- Parc Naturel Marin de Mayotte. 2022. *Suivi ULM des traces de tortues marines du PNMM*
- [dataset] Paute, F.E, Suivi de la nidification des tortues marines sur la plage de Papani (82) - MAYOTTE [2020-2023] [<https://doi.org/10.12770/a02d8efe-0728-4031-bdc1-b4dc1062f773>]

- Paredes R, Zavalaga C (2001) Nesting sites and nest types as important factors for the conservation of Humboldt penguins (*Sphensicus humboldti*). Biol Conserv - Biol Conserv 100:199–205. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00023-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00023-4)
- Patino-Martinez J, Marco A, Quiñones L, Godley B (2008) Globally significant nesting of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) on the Caribbean coast of Colombia and Panama. Biol Conserv 141:1982–1988. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.012>
- Pérez-Domingo S, Castellanos C, Junoy J (2008) The sandy beach macrofauna of Gulf of Gabès (Tunisia). Mar Ecol 29:51–59. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00201.x>
- Péron C, Chevallier D, Galpin M, et al (2013) Beach morphological changes in response to marine turtles nesting: a preliminary study of Awala-Yalimapo beach, French Guiana (South America). J Coast Res 65:99–104. <https://doi.org/10.2112/SI65-018.1>
- Pike DA, Roznik EA, Bell I (2015) Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability. R Soc Open Sci 2:4–6. <https://doi.org/10.1098/rsos.150127>
- Pradhan UK, Mohanty PK, Mishra P (2022) Coastal erosion: a threat to sea turtle nesting habitat, east coast of India. Rend Fis Acc Lincei 33:153–167. <https://doi.org/10.1007/s12210-022-01046-z>
- REVOSIMA (2021) Bulletin de l'activité sismo - volcanique à Mayotte Evolution au cours du dernier mois. 1–26
- Risandi J, Hansen JE, Lowe RJ, Rijnsdorp DP (2020) Shoreline variability at a reef-fringed pocket beach. Front Mar Sci 7:1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00445>
- Ruiz de Alegria-Arzaburu A, Mariño-Tapia I, Enriquez C, et al (2013) The role of fringing coral reefs on beach morphodynamics. Geomorphology 198:69–83. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.05.013>
- Schroeder B, Murphy S (1999) Population Surveys (ground and aerial) on nesting beaches. In: Research and management techniques for the conservation of sea turtles. pp 56–61
- Seminoff JA (Southwest FSC (2004) IUCN Red List of Threatened Species: *Chelonia mydas*. IUCN Red List Threat Species
- Shamblott KM, Reneker JL, Kamel SJ (2021) The thermal impacts of beach nourishment across a regionally important loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) rookery. Ecosphere 12:e03396. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3396>
- Shimada T, Duarte CM, Al-Suwailem AM, et al (2021) Satellite tracking reveals nesting patterns, site fidelity, and potential impacts of warming on major green turtle rookeries in the Red Sea. Front Mar Sci 8:608. <https://doi.org/10.3389/FMARS.2021.633814/BIBTEX>
- Short AD, Bracs MA, Turner IL (2014) Beach oscillation and rotation: Local and regional response at three beaches in southeast Australia. J Coast Res 70:712–717. <https://doi.org/10.2112/SI-120.1/28732/BEACH-OSCILLATION-AND-ROTATION-LOCAL-AND-REGIONAL>

- Spanier MJ (2010) Beach erosion and nest site selection by the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) and implications for management practices at Playa Gandoca, Costa Rica. *Rev Biol Trop* 58:1237–1246
- Stewart TA, Booth DT, Rusli MU (2019) Influence of sand grain size and nest microenvironment on incubation success, hatchling morphology and locomotion performance of green turtles (*Chelonia mydas*) at the Chagar Hutang Turtle Sanctuary, Redang Island, Malaysia. *Aust J Zool* 66:356–368. <https://doi.org/10.1071/ZO19025>
- Storlazzi CD, Field ME (2000) Sediment distribution and transport along a rocky, embayed coast: Monterey Peninsula and Carmel Bay, California. *Mar Geol* 170:289–316. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(00\)00100-6](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(00)00100-6)
- Swanson F J (1980) Geomorphology and ecosystems. In: *Forests: Fresh Perspectives from Ecosystem Analysis*
- Tucker AD (2010) Nest site fidelity and clutch frequency of loggerhead turtles are better elucidated by satellite telemetry than by nocturnal tagging efforts: Implications for stock estimation. *J Exp Mar Biol Ecol* 383:48–55. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.11.009>
- Varela MR, Patrício AR, Anderson K, et al (2019) Assessing climate change associated sea-level rise impacts on sea turtle nesting beaches using drones, photogrammetry and a novel GPS system. *Glob Change Biol* 25:753–762. <https://doi.org/10.1111/gcb.14526>
- Veelenturf CA, Sinclair EM, Paladino FV, Honarvar S (2020) Predicting the impacts of sea level rise in sea turtle nesting habitat on Bioko Island, Equatorial Guinea. *PLoS ONE* 15:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222251>
- Vitt LJ, Zani PA, Caldwell JP, Durtsche RD (1993) Ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus deppii* on a tropical beach. *Can J Zool* 71:2391–2400. <https://doi.org/10.1139/z93-334>
- Witherington B (1986) Human and natural causes of marine turtle clutch and hatchling mortality and their relationship to hatchling production on an important Florida nesting beach. *Retrospect Theses Diss*
- Wood DW, Bjorndal KA (2000) Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia* 2000:119. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)2000\[0119:ROTMSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)2000[0119:ROTMSA]2.0.CO;2)
- Young IR (1989) Wave transformation over coral reefs. *J Geophys Res* 94:9779. <https://doi.org/10.1029/jc094ic07p09779>

Les principaux résultats

- ❖ Sur le long terme, les plages de nidification des tortues marines sur l'île de Mayotte connaissent soit une stabilité, soit un recul. Les plages en recul présentent des évolutions à diverses échelles spatio-temporelles, qui pourraient être expliquées par (1) des phénomènes énergétiques ponctuels déstabilisant la végétation, 2) l'évolution surfacique des zones de palétuviers en arrière-plage. Toutefois, les résultats ne révèlent pas de taux alarmants de perte d'habitat de ponte des tortues marines.
- ❖ Sur le court terme, les plages ont connu une rotation saisonnière principalement en raison des changements de directions des vents entre la saison sèche et la saison des pluies. Des disparités entre les plages étudiées sont observées et expliquées par plusieurs facteurs, tels que l'orientation et l'indentation des plages puis la morphologie des récifs coralliens. Les variations interannuelles relevées sont expliquées par l'établissement des vents de moussons ou alizés plus ou moins tôt dans leurs saisons respectives.
- ❖ Une variation longitudinale saisonnière de la distribution des nids est observée sur le site de Papani en raison de mouvements longitudinaux importants, décapant le sable et découvrant le *beachrock* certains mois de l'année. Périodiquement, les femelles ont une accessibilité restreinte sur la plage où certaines portions sont, par intermittences, non propices au creusement des nids. Sur le site de Saziley, la répartition des nids n'évolue pas au cours des saisons, les femelles nichant majoritairement en haut de plage.
- ❖ L'érosion des nids s'élève à 46% sur le site de Papani entre 2021 et 2022 et à 3% sur le site de Grande Saziley. Les mouvements longitudinaux de Papani sont destructeurs en raison de variations altitudinales saisonnières élevées, aggravées par le fait que les mouvements sédimentaires se produisent sur le haut de plage, espace où les femelles nichent. Sur le site de Grande Saziley, les femelles pondent majoritairement en dehors de l'espace où se produisent les dynamiques morphologiques saisonnières, expliquant ainsi les faibles pertes de nids par l'érosion. Toutefois, des mouvements sédimentaires transversaux peuvent emporter les nids, en saison sèche lors d'événements énergétiques, ou par les torrents formés lors des pluies intenses de la saison humide. Ainsi, l'érosion des nids est chronique sur Papani et ponctuelle sur Grande Saziley.

CHAPITRE 4

Environmental preferences of green sea turtle (*Chelonia mydas*) for egg-laying on a fringing reef pocket beach, Mayotte island

Synthèse des objectifs & méthodologies

Le chapitre précédent a révélé que la majorité des femelles nichent principalement en haut de plage mais qu'une proportion notable de nids peut être perdue en raison de l'érosion. Toutefois, d'autres facteurs peuvent être à l'origine de la perte de nids ou de taux de mortalité élevés qu'il est nécessaire d'étudier pour évaluer la capacité d'une plage de nidification à offrir des conditions environnementales propices au développement embryonnaire. Toutefois, les conditions d'incubation des nids sont largement influencées par l'emplacement du nid déterminé par la femelle. Ce choix se base sur des préférences environnementales, singulières à chaque espèce de tortues marines. Préalablement à l'étude des autres facteurs potentiellement vecteurs de mortalité embryonnaire, il est nécessaire d'identifier les préférences environnementales des femelles pour la ponte et comprendre ainsi la répartition des nids sur la plage. De plus, nous avons mis en évidence dans le chapitre 1 que la profondeur des nids peut être un paramètre influençant les conditions d'incubation. Ainsi, dans ce chapitre, nous étudierons les préférences environnementales de nidification des tortues vertes sur le site de Grande Saziley, mais également comment le choix du site de ponte et le micro-environnement associé, peuvent influencer la profondeur des nids. À travers l'étude menée dans ce chapitre, nous répondrons au troisième axe de recherche de la thèse :

❖ **Quelles sont les préférences environnementales qui guident les femelles dans leur choix d'emplacement de ponte et comment ce dernier influence-t-il la profondeur des nids ?**

À partir de deux missions de suivis réalisées en 2021 et 2022 sur la fréquentation des tortues vertes en nidification, nous avons localisé l'espace utilisé par les femelles pour la ponte. Au cours de la mission 2021, nous avons mesuré la profondeur d'une soixantaine de nids. À partir de l'ensemble des données collectées, une diversité de paramètres environnementaux ont été mesurés, collectés ou extraits en utilisant des techniques des SIG. Des analyses statistiques ont ensuite été menées pour identifier les paramètres préférentiels des femelles pour la ponte et connaître l'influence de ces paramètres sur le creusement des nids, et plus précisément sur leur profondeur.

Environmental preferences of green sea turtle (*Chelonia mydas*) for egg-laying on a fringing reef pocket beach, Mayotte island

Sophie Morisseau^{1,24*}, Matthieu Jeanson^{1,3}, Sarah Charroux^{1,3}, Yann Mercky¹, Charles Le Bozec¹, Michel Charpentier⁴, Lucas Le Gall¹, Cyrielle Delvenne¹, Marc Girondot⁵, Elliott Sucre^{1,2}, Damien Chevallier⁶

¹ Université de Mayotte, 97660 Dembeni Mayotte, France

² MARBEC (MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation), Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34000 Montpellier, France

³ Espace-Dev, IRD, Université de Montpellier, Université de Guyane, Université de La Réunion, Université d'Antilles, Université de Nouvelle Calédonie, Montpellier, France

⁴ Association Les Naturalistes, environnement et patrimoine de Mayotte, Mayotte, France

⁵ Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique et Evolution, 91190, Gif-sur-Yvette, 5 France

⁶ BOREA Research Unit, MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA, Station de Recherche Marine de Martinique, Quartier Degras, Petite Anse, 97217 Les Anses d'Arlet, Martinique – FWI, France

* Corresponding author: sophie.morisseau@univ-mayotte.fr

Abstract

Understanding the spatial ecology of sea turtles is essential to ensure their long-term conservation by the preservation of their environment. Females choose their egg-laying site should aims to ensure their survival and hatchling fitness. The used distribution and environmental preferences for egg-laying by the green turtle (*Chelonia mydas*) on Grande Saziley beach in Mayotte (north of the Mozambique Channel) was examined here using numerous environmental parameters. Two data collection campaigns were carried out in 2021 and 2022. Grande Saziley beach is a heterogeneous site with the distribution of egg-laying being concentrated in two hotspots. Gravid females preferentially lay at a higher elevation and predominantly with surface sand with a low calcium carbonate content and a low proportion of coarse sand at the bottom of the nest. No significant egg-laying site-related variables were found to explain the variations in nest depth. This multiparametric approach along with an in-depth knowledge of the site allowed us to assess the relevance of the significant variables. Our study was based on a new approach combining GIS techniques and drone surveys, which made it possible to collect a large number of environmental parameters, a methodology that can easily be reproduced on other nesting beaches, thus reducing the workload in the field. However, this work should be continued to assess the viability of sites for clutch survival while considering the spatial and temporal heterogeneity of the environment.

Keywords : Volcanic sand, Used distribution, Hotspot, GIS, Nest depth.

1. Introduction

Habitat selection is a process by which individuals preferentially use or occupy a non-random set of available habitats (Morris 2003). This concept is based on the ideal free distribution theory (Fretwell & Lucas 1969) according to which animals select discrete habitats in order to maximize their fitness. However, the heterogeneity of the environment creates a multitude of habitats of varying qualities, which influence reproduction and survival rates at different spatial or temporal scales (Bloom et al. 2013, Beerens et al. 2015, Catlin et al. 2019, Maresh Nelson et al. 2020). In this respect, a distinction should be made between the available distribution (often assumed), which represents the space or environmental variables accessible to the individuals under investigation, and the used distribution, which corresponds to the same components actually used by the animal (Northrup et al. 2022). Investigating habitat selection is a fundamental aspect of species ecology and provides a way of assessing the importance of a given habitat for a species (Mayor et al. 2009). However, assessing habitat selection by individuals is a complex process. Habitat selection by animals occurs at multiple scales, both temporal and spatial (Mayor et al. 2009), and results from multiple factors that are not always easy to identify. For example, habitat selection may primarily be determined by the search for individual survival rather than for reproductive success (Arlt & Pärt 2007, Uboni et al. 2017). This complexity is further compounded by the existence of various potential sources of statistical dependence such as the correlation between explanatory variables as well as spatial and temporal autocorrelation (Fieberg et al. 2010). Additionally, it is worth noting that any analysis that includes a limited number of explanatory factors may reveal significant indirect effects (Northrup et al. 2022). The analysis of habitat identification and selection is often arbitrary due to conceptual barriers or practical sampling limitations, although current research is increasingly moving towards a multiscale approach (Aarts et al. 2008, Mayor et al. 2009).

Different behaviors may be at the origin of specific habitat selection such as feeding, resting, or breeding habitat (Northrup et al. 2022). Among them, nest site selection, which is the focus of our study, is a process common to many species such as birds (Skeel 1983, Bentzen et al. 2009), fish (Dauwalter & Fisher 2007, Benjankar et al. 2016), mammals (Fernández-Llario 2004, Bertolino & Cordero di Montezemolo 2007), and reptiles (Kolbe & Janzen 2002, Blouin-Demers et al. 2004, López-Luna et al. 2020), whose aim is to ensure the survival of both the clutch and newborns. More specifically, this selection is often undertaken to protect the nest from predation (Skeel 1983, Fernández-Llario 2004, Bentzen et al. 2009) and to guarantee adequate incubation conditions to ensure the proper embryonic development of the clutch

(Shine & Harlow 1996, Warner & Andrews 2002, Blouin-Demers et al. 2004, López-Luna et al. 2020). This selection is also based on the adults' survival, for example for minimizing the effort required to build the nest (Gauthier & Thomas, 1993; Bertolino & Cordero di Montezemolo, 2007). However, the optimal selection of this habitat may be limited by the physical constraints of the environment, which may restrict access to the entire habitat (Matthiopoulos 2003).

Nest building itself also influences the incubation conditions through the use of different types of material, for example, among reptiles and birds, nest characteristics such as depth or width can depend directly on the female's choice of nest location and the characteristics of the environment at the time of selection (Mayer et al. 2009, Doody et al. 2014, Biddle et al. 2019, López-Luna et al. 2020). By building their nests, these species also act as ecosystem engineers through bioturbation (Butler 1995, Casas-Crivillé & Valera 2005).

Sea turtles are one of the many species that select their nest site. In particular, the choice of egg-laying site will determine the microhabitat and directly influence the incubation conditions, notably temperature, humidity, salinity, and gas exchange, which are decisive to ensure the embryonic development of the brood (Ackerman 1977, 1997, McGehee 1979, 1990, Wood & Bjorndal, 2000, Miller et al. 2003). Beyond the survival of hatchlings, the egg-laying environment determined by the female represents a key issue, as it will also influence the sex ratio by temperature-dependent sex determination as well as the physical condition of the newborns (Horrocks & Scott, 1991; Miller et al. 2003; Heredero Saura et al. 2022). Sand characteristics, vegetation, and elevation linked to the distance from the tide are thought to be the main environmental parameters affecting abiotic factors within nest, while their characteristics will differ between nesting beaches (Mortimer 1990, Horrocks & Scott 1991, Zare et al. 2012, Kamel 2013, Stewart et al. 2019).

Females choose their egg-laying site, as far enough from the tide line to avoid the loss of the nest through erosion and tidal flooding, while being close enough to limit the risk of desiccation and predation of eggs, hatchlings, and females (Wood & Bjorndal 2000). In addition, environmental preferences for egg-laying may rely on beach morphology, and more specifically, elevation (Horrocks & Scott 1991, Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil 2013), slope (Zare et al. 2012, Maurer & Johnson 2017, Silva et al. 2020), and beach width (Garmestani et al. 2000). Females also have preferences in terms of sedimentological characteristics for nest building (Mortimer 1990, Karavas et al. 2005, Chen et al. 2007), as well

as vegetation in some species (Ahmad et al. 2005, Chen et al. 2007, Turkozan et al. 2011, Péron et al. 2013), which provides camouflage from predators (Horrocks & Scott 1991, Turkozan et al. 2011). However, studies generally focus on just a few characteristics to identify the environmental preferences of sea turtles, thus identifying significant effects that may in fact be indirect.

Nest characteristics, particularly depth, also play a predominant role. For instance, deeper nests were shown to have lower temperatures and higher humidity in some locations (Ackerman 1997, Van De Merwe et al. 2006, Marco et al. 2018, Visconti et al. 2022) leading to better hatching and emergence success and change the sex of hatchlings (Marco et al. 2018). Female size may explain variations in nest depth, although authors do not agree about the influence of this parameter (Booth & Astill 2001, Marco et al. 2018, Miller 1997). However, no study has focused on the possible influence of environmental characteristics determined by the egg-laying location chosen by the female on nest depth.

Sea turtle nesting sites have the particularity of being beaches, which are subject to numerous modifications. These modifications may be natural due to the morphological movements taking place at various spatial and temporal scales, although they may also be caused by coastal urbanization (Cowell & Thom 1994). Coastal anthropization combined with sea-level rises linked to global change will lead to a “coastal squeeze” (Pontee 2013). This phenomenon can lead to an alteration or even loss of nesting beaches (Varela et al. 2019, Veelenturf et al. 2020, Sönmez et al. 2021), with repercussions on the density of gravid sea turtles at the remaining sites (Mazaris et al. 2009). Thus, locating the used distribution, i.e. where females nesting (failure and egg-laying) and identifying the environmental parameters preferred by sea turtles for lay their egg, represents a major conservation challenge (Hamann et al. 2010), since it allows the targeting of nesting sites conducive to nesting success for each species depending on their ecology (Whitmore & Dutton 1985, Serafini et al. 2009).

Our study focuses on the Grande Saziley beach on Mayotte Island in the Southwest Indian Ocean (SWIO), which corresponds to RMU 15 (Wallace et al. 2010, 2023), and on the green sea turtle (*Chelonia mydas*), which was recently classified as a species of least concern in SWIO by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) (Bourjea & Dalleau, 2023). Grande Saziley is an important nesting site on the island, with around 500 females nesting each year (Bourjea et al. 2007).

The first aim of this study is to locate the used distribution by females, corresponding to nesting site (all turtle activities : egg-laying and failure, i.e. the female came to the beach but did not lay eggs) and to identify the preferred environmental parameters for egg-laying in this areas using multiparametric analysis. Second, the effects of the choice of egg-laying site on nest depth variations, is assessed. This work should be seen as a first step, whose ultimate aim is to assess whether the choice of egg-laying site by females is suitable for incubation success.

2. Methodology

2.1. Study site

The study was conducted at Grande Saziley beach, southeastern Mayotte Island, located in the north of the Mozambique Channel in the southwestern Indian Ocean (Fig. 1). Mayotte is a volcanic island surrounded by an almost uninterrupted barrier reef that encloses a lagoon. The island has a humid maritime tropical climate, characterized by an alternating monsoon rainy season (December to March) and dry season marked by trade winds (May to September).

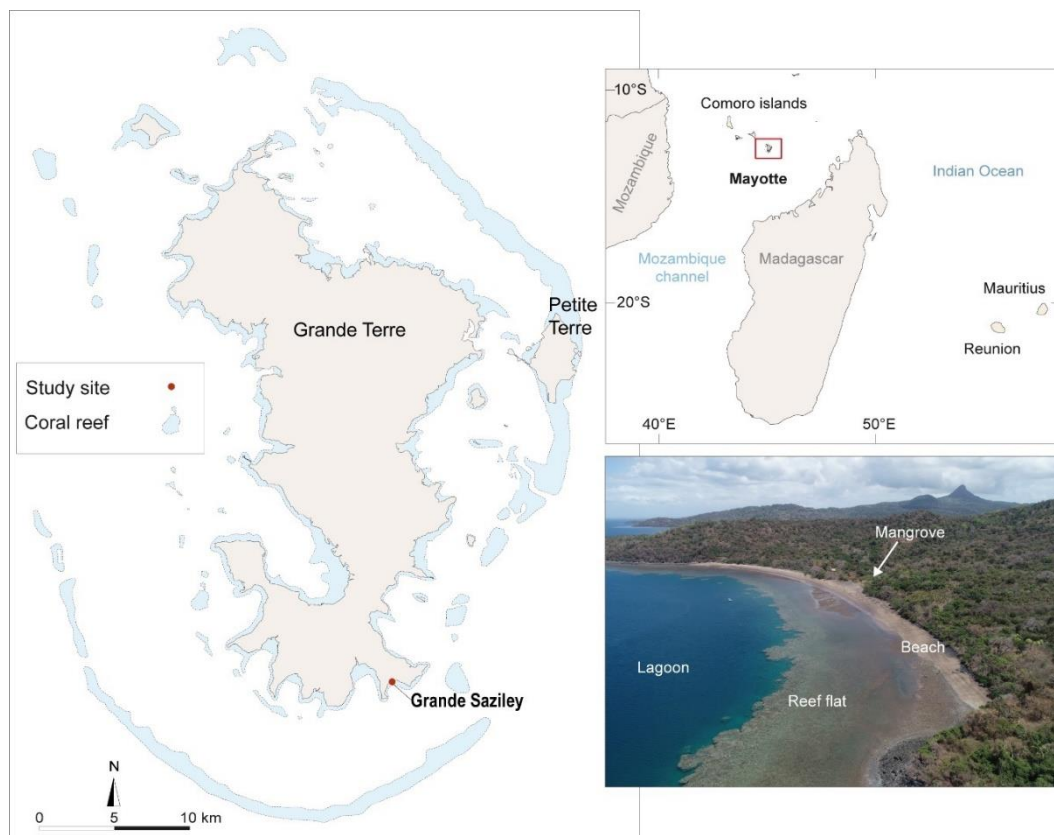


Figure 1. Location of Grande Saziley beach in Mayotte, Mayotte in the southwestern Indian Ocean, and drone image of Grande Saziley beach (shot by Yann Mercky on September 26, 2022).

Grande Saziley beach is an isolated site, and the nearest village of Moutsamoudou is located 7 km away. Grande Saziley beach is 850 m long and 40 to 60 m wide and is bordered by a fringing reef averaging 100 m in width. Without any human development, it is surrounded by volcanic rocky promontories, and a backshore is characterized by a dry forest and partly comprised of mangroves. Finally, the beach features poorly sorted fine sand ($D_{50} = 0.17$ mm) that is of both volcanic and bioclastic origin (about 24 %), heterogeneously distributed throughout the beach.

2.2. Data collection

Green turtle monitoring took place during two missions, between July 7 and August 27, 2021, and between March 24 and May 29, 2022, with a total of 25 and 24 monitoring days, respectively. These missions occurred in the dry season during the nesting peak (according to Bourjea *et al.* 2007). Each night, from 7:00 pm to 7:00 am, a patrol located nests and failures, using a GARMIN Montana 650 handheld GPS device, accurate to 3 meters. We use the term "nest" to refer to a nest in which eggs have been laid. Thus, 69 failures and 185 nests were recorded in 2021 and 391 failures and 198 nests in 2022. Not all failures were recorded in 2021 due to technical problems. During these missions, a GARMIN Montana 650 handheld GPS was used to measure the tide line, i.e. foreshore, each morning. The depth of 71 nests (i.e., the depth of the egg chamber) was measured before the first eggs were laid, using a weighted rope and then a tape measure (precision ± 0.1 mm) exclusively in 2021. Our study was authorized by the authorities (Arrêté n°2021/DEAL/SEPR/221), following the examination of our application for a derogation for specimens of protected animal species (DEP) by the Mayotte DEALM (Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte) and the CNPN (Conseil National de la Protection de la Nature), as required by procedure. Although authorized, we took particular care to ensure that our practices respected the nesting of the females, by limiting the disturbance caused by our presence as much as possible. Any action can deemed to be detrimental to the egg-laying process was stopped.

Two sediment samples, weighing approximately 100 g, were collected from a random subset of nests (8 nests in 2021 and 30 nests in 2022), one at the bottom and the other at the upper limit of the egg chamber. For logistical reasons, additional measurements were made outside of the missions such as collecting surface sediment samples in April 2021 and April 2022 along four transects perpendicular to the beach and distributed from west to east along the beach (four to five samples per transect). All sand samples collected from the nests and the

surface were washed with distilled water and then placed in an oven at 60 °C for 24 hours before being passed through a sieve shaker with seven sieves (2000 µm, 1000 µm, 500 µm, 250 µm, 125 µm, 63 µm, 40 µm) to obtain sediment classes according to Wentworth (1922). For each sample, the calcium carbonate (CaCO₃) content was analyzed using a Bernard calcimeter, exposing three replicates of 0.5 g per sample subjected to the action of 5 ml of hydrochloric acid. As the beach is composed of volcanic and biogenic sand, this analysis provides an indication of sand's color. Finally, the water mass was calculated only for the nest samples by weighing the samples before and after drying in the oven at 60 °C for 24 hours, using the formula of Gardner (1986). This laboratory work provided us with the proportion of CaCO₃, gravel, coarse, medium and fine sand, and silt, along with the average grain size, symmetry and sorting index using the equations developed by Folk and Ward 1957 for each sample, and the additional water mass in the samples taken from the nests.

Subsequently, in June 2021 and June 2022, two digital elevation models (DEMs) and orthophotographs were produced by photogrammetric reconstruction using a DJI Phantom 4Pro drone equipped with an onboard camera with a 1-inch 20-megapixel sensor. Initially, 20 to 30 targets were marked on the ground at different elevations (upper, middle, and lower of the beach) and were precisely measured with a Trimble R8s GNSS-RTK (accuracy ±5 cm), thus constituting the ground control points. The drone flights were carried out at an angle of 45° and at a height of 65 m. Images were processed with Agisoft Metashape software following the method of Casella et al. (2016) at a resolution of less than 2 cm. After this initial processing, the elevation under vegetation was then extrapolated based on a classification of pixels by category (vegetation, field, urbanization), which enabled the work to be performed exclusively in the field. Root-mean-square error uncertainties (x,y,z) were calculated based on the ground control points for each DEM using Agisoft Metashape software, while taking into account the GNSS-RTK device margin of error.

2.3. Density mapping

To map the distribution of green turtle activities at Grande Saziley, we used Qgis 3.10.11 software and created a grid of 5x5 m grid cells covering the entire available beach area. The boundary of this area was defined as extending from the sandy limit at the lower beach to the furthest point where the last turtle activity nests were located at the upper beach. We then systematically recorded turtle activities of green turtles for each cell, including both egg-laying

and failures. These turtle activities represented the presence of gravid females on the beach and resulted in a total of 843 turtle activities (460 failures, 383 nests). The data analysis encompassed all the data collected during the two missions conducted in 2021 and 2022 and subsequently for each mission.

Then, we retained only grid cells with at least one turtle activity, i.e. the used distribution by females for nesting. For each of these grid cells, we counted the number of nests to produce maps of the areas with the highest egg-laying density. In addition, we applied the same methodology to map the areas with a high density of failures. We tested various grid cells sizes (10x10 m, 5x5 m, and 3x3 m) with similar results, thus indicating that the spatial aggregations observed later are independent of grid cells size.

2.4. Environmental data extraction using GIS

Environmental data were then collected from the DEMs and orthophotographs using Qgis 3.10.11 and Arcgis 10.8 with the ET GeoWizards 12 extension, from localized turtle activity GPS points. The elevation of each turtle activity was collected from the DEMs (precision ± 3 cm for 2021 and ± 4 cm for 2022) and transects were generated from the location of the features to the beach boundary (sand/reef flat boundary), thus making it possible to obtain the average slope and maximum elevation recorded along the transects. Following this initial work, the distance and slope from the turtle activity to the maximum elevation of the transect and then the slope between the maximum elevation of the transect and the beach boundary were calculated. Next, we wanted to know whether or not turtle activity were behind a berm. To find out, we assumed that if the maximum elevation on the transect was higher than the elevation of the turtle activity, then a berm was present. We created a binary variable in this sense, 1 if the maximum elevation is higher than that of the turtle activity, and 0 if this is not the case. Based on the turtle activities, multiple transects were then generated to obtain the distance to the tide line (foreshore) surveyed during the missions, which changed every day, and then to the limit of the mean high water spring tide level (MHWS) derived from SHOM data (SHOM 2020). The line of continuous and permanent vegetation was then digitized from the orthophotographs, and the distances to the vegetation were calculated by generating transects. From the vegetation line, turtle activities could be classified into two categories – under the canopy or in open space – and then redidivided into three classes: (1) open space, devoid of vegetation, (2) under the canopy, ground devoid of vegetation, and (3) under shrubs or on ground with forest litter.

Finally, using IGN (Institut national de l'information géographique et forestière) orthophotography from 2020, the reef front line was digitized, and the distances of each turtle activity were calculated from the newly generated transects.

A total of 42 environmental variables were collected to analyze the environmental preferences of females for egg-laying and the potential effects of these preferences (i.e., surface, nest sand quality, beach morphology, and vegetation; see Appendix 1) on nest depth, representing a total of 515 complete nesting turtle activities (300 failures and 215 nests over the two missions) and 56 depth data. Not all the data could be used for these aspects of the study due to the constraints associated with the use of DEMs, as some of the environmental data collected were aberrant, particularly in terms of elevation and slope, due to overabundant vegetation above certain turtle activities or obstacles on the beach. However, all the selected turtle activities are well distributed across the beach.

2.5. Statistical analysis

Moran I tests were carried out using R 4.1.1 software first to assess the spatial aggregation of the nest and failure data and second to assess the spatial autocorrelation phenomenon that constrains subsequent statistical analyses. Moran I tests were carried out on all turtle activities, both for the totality of data collected between 2021 and 2022 and for each mission in order to determine whether the used distribution by females for nesting is aggregated, then exclusively on nest and then on failures. Subsequently, hotspot analysis was carried out using Arcgis 10.8 software, based on the optimized Getis-Ord Gi algorithm, to identify statistically significant spatial groups of high values (hot spots) and low values (cold spots). This analysis was conducted on grid maps representing the used distribution by females to identify the areas significantly more frequented on the beach and then the areas where females laid and failed to lay significantly more.

Next, to identify the preferred environmental parameters for egg-laying in used distribution, the proportions in sedimentological data were previously normalized by arcsin transformation. Due to the large number of variables, some of which had a high correlation between them, and the problem of spatial autocorrelation present in this dataset, principal component analyses (PCA) were carried out to reduce the number of variables and minimize these issues. A general linear binomial mixed-effect model (GLMM) was run, with the mission

variable as the random effect and the binary variable of nesting success, i.e. the female came onto the beach and laid her eggs (1 for nest and 0 for failure) as the response variable with a logit link. It was not possible to compare the two missions due to a data imbalance, and as the results on the hotspots show similar results, it was decided to use the whole dataset. The choice of the model was based on the Akaike information criterion (AIC) and the Akaike weight. The Akaike weight is the probability that the corresponding model is the best among the tested models. A multiple linear model was run to assess the effect of environmental variables on nest depth. The same environmental variables were applied for this part of the study in order to establish the link between the environment chosen by the female and nest depth. Finally, Student's t-tests were used when variances were similar, otherwise Welch's tests were performed on significant variables emerging from the models to confirm this.

3. Results

3.1. Egg-laying and failure localization

Based on all turtle activities, it appears that female attendance is significantly spatially aggregated over the total frequentation in both years ($I = 0.36$, $z\text{-score} = 30.33$, $p < 0.001$), but also during the 2021 mission ($I = 0.27$, $z\text{-score} = 23.04$, $p < 0.001$) and 2022 mission ($I = 0.37$, $z\text{-score} = 30.14$, $p < 0.001$). Egg-laying distribution is also significantly spatially aggregated for all egg-laying surveyed on both missions ($I = 0.33$, $z\text{-score} = 9.43$, $p < 0.001$), as it is for the failures ($I = 0.114$, $z\text{-score} = 3.27$, $p < 0.001$). As for the 2021 nests, their distribution is significantly aggregated ($I = 0.20$, $z\text{-score} = 5.75$, $p < 0.001$); however, in the case of failures, the Moran test did not yield a significant result ($I = 0.008$, $z\text{-score} = 0.32$, $p = 0.376$). For egg-laying surveyed in 2022 and failures, a significant spatial aggregation was also observed ($I = 0.29$, $z\text{-score} = 8.29$, $p < 0.001$, and $I = 0.14$, $z\text{-score} = 4.11$, $p < 0.001$, respectively).

During the two missions, nesting activity green turtles were observed on 22 % of the available beach surface, equivalent to 10,950 m² out of the total 48,545 m². They laid eggs on 11.7 % of the area and experienced failures on 16.5 %. It is worth noting that some cells counted both failures and egg-laying. We also observe that 4.8 % of the space frequented by females was exclusively subject to failures. In 2021, females used 9.47 % of the available space, nested on 7.30 %, and failed on 3.19 %. In 2022, they used 18.1 % of the available space, 6.84 % successfully and 14.35 % unsuccessfully.

Among the cells recording at least one turtle activity of female frequentation, i.e. the used distribution, egg-laying represented 52 % and failures around 72 % for the data combining the two missions. In terms of egg-laying density, 96 % of cells frequented by female sea turtles in 2021 had one or two turtle activities, while 4 % showed between three and six. In 2022, 89 % of frequented cells had one or two egg-laying turtle activities, and 11 % had three or four.

The hotspots for the overall beach use based on data from the two missions represent 24 % of the available space (Fig. 2a): 22.9 % for the 2021 mission (Fig. 2b) and 20.5 % for the 2022 mission (Fig. 2c). Two distinct hotspots of egg-laying can be identified on the southwestern and northwestern parts of the beach on the dataset (Fig. 2d), representing a total of 7.3 % of the distribution used. These two areas are also visible for each of the two missions: 4.2 % in 2021 (Fig. 2e) and 8.35 % in 2022 (Fig. 2f). This results from nest density being higher, with a recorded maximum of nine nests laid in 15 days in a 50 m² space in 2021. The northeastern hotspot extends over a linear distance of around 200 m. In terms of failure hotspots across the two missions, two areas also stand out, representing 2.31 % of the available space. In 2021, a specific failure zone stands out in the southwest (0.83 %), and in 2022, two zones appear in the southwest and northeast (3.97 %). By contrast, some areas did not record any nest turtle activities or failures, namely the center and the extremities of the beach.

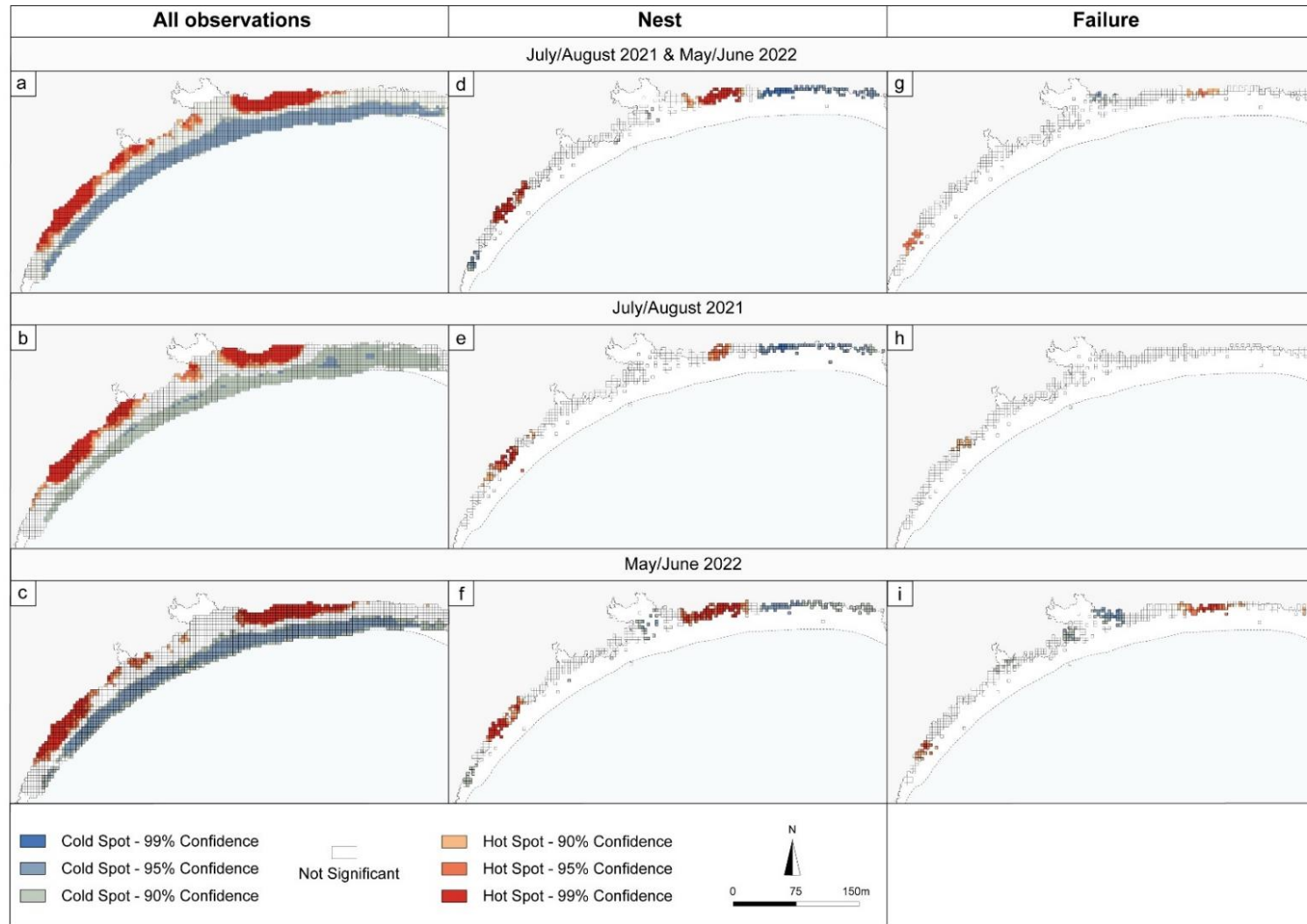


Figure 2. Map of hotspots based on a) turtle activities based on data 2021 and 2022 b) turtle activities collected during the 2021 mission, c) turtle activities collected during the 2022 mission, d) egg-laying based on data 2021 and 2022 where only cells with at least one green turtle activity were retained for analysis, e) only egg-laying from the 2021 mission, f) only egg-laying from the 2022 mission, g) exclusively failures based on data 2021 and 2022 where only cells with at least one green turtle activity were retained for analysis, h) only failures recorded in 2021, i) only failures recorded in 2022.

3.2. Environmental preference for egg-laying

In the PCA performed on all the variables, we retained four principal components, which collectively represented 54.9 % of the total variance (Table 1). The selection of these four components was based on the scree plot of eigenvalues, where we chose to retain only the components located before the elbow point in the graph. The first principal component (PC1) represents mainly surface sand quality variables, notably CaCO_3 content. PC2 is mostly represented by maximum elevation and PC3 by nest sand quality variables, primarily the proportion of coarse sand at the bottom of the egg chamber. PC4 mainly represents the grain-sorting index.

Table 1. Principal component analysis on the set of environmental variables derived from both nest failure and nest success data, with only the top 10 variables being represented for each component. A description of the variables is available in Appendix 1.

	PC1		PC2		PC3		PC4	
Eigenvalue	8.03		6.21		4.76		3.8	
% variance	19.1		14.8		11.3		9	
	Transect_ CaCO_3	0.83	Z_max	0.82	BIC_CS	0.88	BIC_sorting	-0.65
	Transect_MS	-0.80	Dist_MHWS	0.77	TIC_sorting	0.74	Transect_silt	0.62
	Transect_CS	0.79	Z	0.74	TIC_G	0.68	BIC_sym	-0.56
	Transect_sym	0.75	Dist_tide	0.64	BIC_FS	-0.64	Transect_sorting	-0.54
	BIC_MS	0.72	Berm	0.59	TIC_silt	0.61	Transect_average	-0.52
	TIC_ CaCO_3	0.71	Slope_berm	0.52	BIC_silt	0.57	Transect_sym	0.50
	TIC_FS	-0.68	Loc_veget	0.52	TIC_sym	-0.56	TIC_CS	-0.45
	BIC_ CaCO_3	0.64	Dist_RF	0.51	BIC_W	0.48	Dist_berm	0.42
	BIC_MS	0.63	TIC_moy_sand	0.49	BIC_average	0.47	TIC_FS	0.37
	TIC_average	0.60	Dist_veget	-0.48	BIC_MS	0.43	TIC_sorting	-0.35

Several GLMMs were run, and the model with PC1, PC2, and PC3 as fixed effects was selected based on AIC (Appendix 2). These three principal components have a significant effect on nesting success, i.e. egg-laying success (Table 2). Females laid their eggs more in areas where the surface sand has a lower CaCO_3 content. Average CaCO_3 content is significantly lower for egg-laying (Welch test, $t = -6.84$, $p < 0.001$) than for failures, with an average of 8.77 % (sd = 5.53 %) and 13.81 % (sd = 12.39 %), respectively. Similarly, egg-laying success is lower in nests with a higher proportion of coarse sand; the average is significantly lower (Student test = -4.31, $p < 0.001$), being 1.66 % (sd = 1.32 %) for egg-laying success and 1.99 % (sd = 1.41 %) for failure. Finally, the probability of successful egg-laying increases with the maximum elevation of the beach. The average is significantly higher for this parameter (Welch

test, $t = 12.41$, $p < 0.001$), amounting to 3.17 m for egg-laying success (range: -0.22 m – 4.58 m) versus 2.58 m (range: 1.35 m – 3.79 m) for failure. Furthermore, the distance to the MHWS is highly correlated with maximum elevation (Table 1), where the average is significantly higher for egg-laying success (Student test, $t = 10.24$, $p < 0.001$), with a distance of 12.41 m (range: 22.28 m – 40.7 m) compared to 6.83 m (range: -34.28 m – 43.87 m) for failure.

Table 2. Binomial GLMM model with mission as the random effect and nesting success as the response variable.

	Estimate	S.E	z	p
(Intercept)	-0.26120	0.36082	-0.724	0.46912
PC1	-0.12271	0.03985	-3.080	0.00207
PC2	0.35994	0.05524	6.516	7.21.10⁻¹¹
PC3	-0.16060	0.05336	-3.010	0.00261

To make the link between the main significant variables and the subsequent distribution of egg-laying, it is necessary to map and spatialize some of the variables. The DEMs recorded in June 2021 and 2022 and associated with the MWHS, the vegetation limit, and the available distribution space were thus mapped (Fig. 3). The elevation is not linear at the upper beach, and some areas have a lower elevation, without a berm, notably in the northeast part, which does not exceed 2.3 m, and part of the center of the beach, which reaches a maximum of 3 m. The rest of the beach has a berm, rising to an average of 3 m. Finally, there are two central areas where the backshore is less constrained by the relief than the rest of the beach, and where the vegetation no longer follows the overall line. A marked altitudinal difference in the center of this zone indicates the presence of a channel, linked to the mangrove zone described above.

Next, we found evidence for the presence of both a longitudinal and a vertical gradient (Fig. 4). First, on each transect, the samples taken at the upper beach have a lower proportion of CaCO_3 than those taken at the bottom. For example, transect 1 shows a low proportion of 0-10 % CaCO_3 in the first two samples taken at the upper beach, followed by a concentration of 20-30 % in the middle. At the other end of the range (i.e., transect 4), the upper range contains 20-30 % CaCO_3 and the middle and lower range 40-55 % CaCO_3 . In addition, the western part of the beach (i.e., transects 1 and 2) has a lower overall CaCO_3 content along the transects than the eastern part (i.e., transects 3 and 4). The samples taken from the upper beach at transects 1

and 2 contain between 0 and 10 % CaCO_3 , while this proportion is between 10 and 30 % for transects 3 and 4.

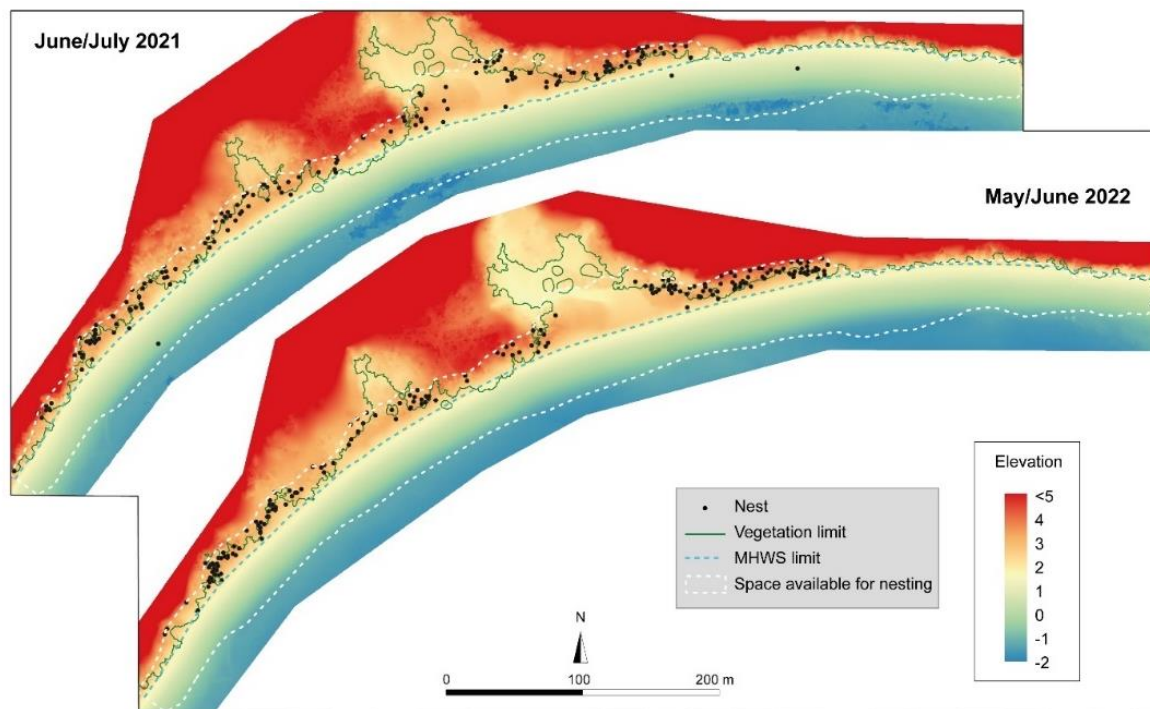


Figure 3. Digital elevation models carried out in June 2021 and 2022 on Grande Saziley. Nest turtle activities are localized, as are the vegetation limit, which is similar across the two years of the missions, and the mean high water spring tide (MHWS) limit.



Figure 4. Mapping of transects on Grande Saziley and the location of the surface sand samples associated with calcium carbonate content. Orthophoto by drone.

3.3. Nest depth and environmental parameters

The depths of nests (i.e., egg chamber depths) averaged 35.5 cm (sd = 4.81 cm, range: 24 cm – 50 cm). A new PCA was performed on the 42 environmental variables associated with the nest depth data. Three principal components were retained, representing 64.1 % of the variance (Table 3). PC1 is represented by the sand quality data taken from the top of the egg chamber, notably the proportion of CaCO₃. PC2 is represented by the proportion of silt in samples taken mainly from the bottom of the nest egg chamber. Lastly, maximum elevation is the variable that most closely represents PC3 in conjunction with beach top vegetation variables.

Table 3. Principal component analysis of the set of environmental variables derived from the nest depth data, with only the top 10 variables being represented for each component. A description of the variables is available in Appendix 1.

	PC1		PC2		PC3	
Eigenvalue	1.56		6.65		4.61	
% variance	37.3		15.8		11	
	TIC_FS	-0.97	TIC_CaCO ₃	0.78	Z_max	0.78
	TIC_sym	0.97	BIC_CaCO ₃	0.75	Canopee	0.70
	BIC_MS	0.96	Transect_FS	-0.71	Dist_veget	-0.65
	BIC_FS	-0.96	Transect_MS	0.70	Loc_veget	0.57
	TIC_CS	0.96	Transect_sorting	-0.70	Transect_CS	0.57
	TIC_sorting	-0.96	TIC_average	0.69	z	0.55
	TIC_MS	0.93	Transect_sym	0.67	Transect_silt	0.53
	BIC_CS	0.93	Transect_CaCO ₃	0.63	Berm	0.52
	BIC_W	-0.90	Transect_G	0.58	Slope_average	0.48
	TIC_G	0.89	Transect_average	0.48	Slope_zmax_flat	0.45

A linear model was run to measure the effect of environmental parameters on nest depth with an identical link. The model revealed that none of the principal components were significant in explaining the depth variations (Table 4).

Table 4. Multiple linear model based on the principal component analysis results, with nest depth as the response variable.

	Estimate	S.E	t	p
(Intercept)	35.561	0.674	52.761	<2e-16
PC1	-0.012	0.170	-0.069	0.945
PC2	-0.036	0.261	-0.138	0.891
PC3	0.201	0.314	0.642	0.524
X ²	-0.04			
p	0.93			

4. Discussion

This study is one of the few to use such a large number of environmental parameters to assess environmental preferences by green turtles for lay and the effect of the choice of egg-laying site on nest depth. This work improves our knowledge of the environmental preferences of females for egg-laying and proposes a new data extraction methodology based on GIS and photogrammetric production from a drone. In addition, it provides a solid basis for identifying the sites used by green turtles and identify the parameters favorable to egg-laying thus improving their conservation, at the Grande Saziley site.

4.1. Elevation as a major parameter for green turtle egg-laying

Green turtles mainly frequented the upper beach and the used distribution area was smaller than the available distribution. In addition, within the used distribution, the egg-laying space is smaller. This was true throughout the 2 years of monitoring during which time the hotspots of egg-laying were similar. Different individuals probably laid in 2021 and 2022. According to the literature, green turtles egg-laying one to seven times (Hendrickson 1958, Spotila 2004, Ekanayake et al. 2011) during a breeding season and between 2 and 6 years apart (Carr & Carr 1972, Spotila 2004, Ekanayake et al. 2011).

A large part of the used distribution and available distribution is not used by females for lay their eggs. The choice of egg-laying site appears to be governed by beach elevation, particularly the maximum elevation. Either the females preferred to lay at the maximum elevation at the upper beach or they sought to exceed a certain elevation and lay behind a berm, which partly explains the rather localized distribution of egg-laying on the beach. In particular, the northeastern part of the beach did not record any egg-laying, as the maximum elevation on the upper part of the beach was much below the average altitude preferred by females; the same was true for the southwestern extremity of the beach. This preference was in agreement with the literature (Horrocks & Scott 1991, Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil 2013, Santos et al. 2017, Patrício et al. 2018) and was consistent with the search for a location far enough from the tide for nesting (Wood & Bjorndal 2000), which is also supported by the strong correlation with the average high tide variable obtained in our study. Indeed, the outer sides of the beach were regularly submerged by the tide due to their low slope, as was a central part of the beach. The fact that some areas of the beach remained unused despite the presence of supposedly favorable

conditions could be related to frequent elevation changes due to the presence of backshore mangroves. In the rainy season, the wetland fills with water and the sand barrier can break, with a channel being visible in the center of the beach. Although June is a dry season month, the return of the sand to its initial state is not stable from one year to another depending on the marine weather conditions (pers.Comm).

Females also preferred laying in sand with a lower CaCO₃ content, which may probably be explained by the presence of longitudinal and vertical gradients related to the hydrodynamic conditions of the site. The upper part of the beach had a low proportion of CaCO₃, particularly for transects 1, 2 and 3. Green turtles preferentially lay their eggs at the upper beach, as elevations increases. Consequently, they lay their eggs where CaCO₃ concentrations are lowest on the beach, and failures occur in areas where the concentration of coral sand is higher, at lower elevation. Intentional laying in sand with a low CaCO₃ content seems unlikely, but rather linked to their preference for laying at higher beach elevation. Finally, more nest were dug in areas where the proportion of coarse sand at the bottom of the nest decreased. This result is consistent with the literature (Mortimer 1990).

The Grande Saziley site thus represents a heterogeneous site for gravid females. As it does not offer preferential environmental conditions over its entire length, this leads to a concentrated distribution of nesting and egg-laying. This fact explains the finding that the egg-laying space is smaller than the used distribution and probably the reason that used distribution is smaller than available distribution too. However, a further study comparing the environmental characteristics of the presence and absence of the females would enable this hypothesis to be verified. Besides, other parameters, were not considered due to logistical limitation, may also explain this distribution of hotspots. The choice of egg-laying site by sea turtles may be linked to the size of the female (Martins et al. 2022) and to intra-individual preferences (Kamel & Mrosovsky 2004, Patrício et al. 2018). The arrival of the female on the beach site can also be influenced by physical constraints such as hydrodynamics and coastal currents (Fretey & Girondot 1989, Barik et al. 2014, Lamont & Houser 2014) as well as the topobathymetry, which may restrict access to certain beach areas (Spanier 2010). Some females may opt to increase their chances of survival by nesting closer to the sea, thus reducing their vulnerability to predation and desiccation. The width of the beach is greater in the center, which could serve as one explanation.

Furthermore, the temporal scales investigations are limited. Nesting site can change according to the seasons such as differences in vegetation (personal observation). In addition, sedimentary movements of Mayotte beaches can occur at various scales (Jeanson *et al.* 2013, 2019), thus modifying the morphology of the beach in terms of elevation or slope. For these reasons, hotspot zones can spatially change.

Two important points highlighted by this study allow us to better evaluate the choice of egg-laying site : 1) the detailed description of the beach and its configuration makes it possible to evaluate the relevance of the significant variables that emerged; and 2) the multiparametric approach of this analysis, made possible by the use of GIS, means that there is no *a priori* about the environmental characteristics conditioning the selection, which in turn reveals the most significant ones. It is interesting to note also that although we used a large number of parameters, our results are similar to the literature (Horrocks & Scott 1991, Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil 2013, Santos *et al.* 2017, Patrício *et al.* 2018). Besides, although GIS can be used to collect a significant amount of data from drone photogrammetry (DEM and orthophotography), thereby reducing field time, it does have its limitations. Due to dense vegetation at the upper beach, where most females lay their eggs, not all turtle activities locations could be used to study environmental preference. Artefacts resulting from vegetation removal distorted elevation and slope measurements.

4.2. The Choice of egg-laying site and emergence success: First hypotheses

Habitat selection is not always ideal, as animals cannot always distinguish the best available habitat (Kolbe & Janzen 2002, Arlt & Pärt 2007, Frei *et al.* 2013). Therefore, to improve the effectiveness of conservation measures, it is important to distinguish and study animals' use of unsuitable habitats, that is, their behavior in habitats that do not offer favorable conditions for reproductive survival, and suitable habitats, which are conducive to survival.

In this study, females choose their egg-laying site, but did they do it in an adaptive or maladaptive way? Although this work cannot currently answer this question, our multiparametric analysis makes it possible to identify variables that could be important to explore. For example, beaches have sedimentological characteristics that can strongly influence hatching and emergence success, not to mention sex ratios and hatchling fitness. Notably, laying eggs in black sand would result in a higher temperature than in light-colored sand due to the

greater absorption of incident solar radiation (Hays et al. 1995, 2001), leading to reduced hatching success (Patino-Martinez et al. 2022). Some egg-laying located below the MHWS line may have been at risk of flooding, with this factor possibly resulting in embryonic mortality (Pike et al. 2015).

Variations in nest depth should also be taken into consideration given the non-negligible amplitude of this parameter measured in this study. The nest depth parameter strongly contributes to the variations of biotic factors such as temperature and humidity (Ackerman 1997, Van De Merwe et al. 2006, Marco et al. 2018, Visconti et al. 2022). Thus, our study investigated whether the choice of microhabitat by females to lay their eggs could be linked to depth variations. However, no variable emerged as significant in this study. In 2018, Marco et al. identified this parameter as the key for future nest reburial conservation programs, because females could reduce the impact of global warming by digging deeper nests. Studies should therefore endeavor to better understand variations in nest depth.

Beyond the environmental parameters that may affect incubation conditions, density-dependent mortality may become a detrimental factor for egg-laying concentrated in specific areas. At the scale of an incubation period, as more sea turtles come to lay at the hotspots, they risk digging up other egg-laying (confirmed by field observations). Although such cases remain rare, it seems relevant to measure this phenomenon in the future, because density-dependent mortality can have an effect on long-term population dynamics (Girondot et al. 2002, Honarvar et al. 2008).

4.3. Beach change and sea turtle nesting

Current and future changes linked to global warming will affect marine ecosystems on several spatial and temporal scales, although it is still difficult to assess them precisely (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). With regard to nesting beaches, authors point to a risk of nesting site loss, reduction, or alteration (Varela et al. 2019, Veelenturf et al. 2020, Sönmez et al. 2021). Global warming will also have significant consequences on reproductive success. In particular, rising temperatures will skew the sex ratio of hatchlings (Chatting et al. 2021), decrease hatchling success (Turkozan et al. 2021) and egg-laying will become more exposed to the risk of flooding, which will increase hatchling mortality (Fuentes et al. 2010).

Added to this is an exceptional phenomenon faced by Mayotte since May 2018. A new submarine volcano has formed 40-60 km east of the island at a depth of 3,000 m and reaching 820 m in height and 5 km in width due to the deflation of a magma reservoir (Cesca et al. 2020, Lemoine et al. 2020, REVOSIMA 2021). This phenomenon has caused surface deformation, resulting in an eastward displacement of the island of between 21 and 25 cm and a vertical subsidence of between 10 and 19 cm depending on the island's coastline (Grandin et al. 2019), leading to a relative rise in sea levels. A slowdown in this displacement was observed in April-May 2019, and since late 2020, seismic signals show that no further displacement has occurred (REVOSIMA 2021). According to Jeanson et al. (2021) and Charroux et al. (2024), beaches have not undergone any changes that could be explained exclusively by this subsidence. It would therefore appear that this space has already been reduced. Field observations have shown a large number of females attempting to nest in the earth higher up the beach but often failing to do so because the soil does not allow for digging. In addition, this part of the beach has an increased risk of nest flooding. This factor should be taken into account in any future study on environment quality for green turtles and their breeding survival in Mayotte, as it could seriously reduce hatching and emergence success. Therefore, it is crucial to maintain the ongoing monitoring of females and beaches in order to observe their morphological response to these changes and assess the nesting space available in the medium and long term.

Conclusion

Our study illustrates that green turtles exhibit a distinct preference for choosing their egg-laying sites along Grande Saziley beach. Among the factors considered here, the elevation of the beach emerges as the most pivotal element. Females show a tendency to favor higher elevations for laying their eggs. This preference is also linked to the inherent sedimentological traits of the beach, meaning that they primarily lay in black sand with a notably low CaCO_3 content. Furthermore, it was observed that females more frequently lay in places with a lower proportion of coarse sand. The Grande Saziley site provides a diverse environment for females, featuring a notable concentration of egg-laying in two specific hotspots, both characterized by similar patterns. Intriguingly, fluctuations in nest depth recorded across the beach cannot be explained solely by the microhabitat selected by gravid females. This study marks a pioneering effort by its extensive examination of multiple environmental parameters to gain a deeper understanding of choice of egg-laying site by green turtles and the resulting implications on

nest depth. The comprehensive nature of this multiparametric study also brings into focus certain environmental variables that have the potential to influence hatching success and hatchling emergence, a consideration that should be factored into forthcoming investigations that seek to evaluate environment quality in terms of reproductive viability. The use of GIS with the high resolution of photogrammetric outputs allows for a considerable amount of data extraction, though not without limitations; nevertheless, it still proves to be a satisfactory method. Lastly, this study underscores the necessity of adopting a geographical perspective to fully interpret the results and to accurately gauge the significance of variables identified as noteworthy.

Acknowledgements

The authors would like to thank the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte (DEALM) and the Parc Naturel Marin de Mayotte (Office Français de la Biodiversité) for funding this project. The authors also express their gratitude to the University of Mayotte for the substantial resources made available to us and the association Les Naturalistes de Mayotte for their help in the field.

	Variables	Description
Beach morphology	z	Nest elevation
	Z_max	Maximum elevation in nest transect
	Berm	Binary variable regarding presence (1) or absence (0) of a berm
	Dist_berm	Distance in meters from turtle activity to maximum beach elevation
	Slope_berm	Slope in degrees from turtle activity to maximum beach elevation
	Slope_zmax_flat	Slope in degrees from maximum beach elevation to edge of reef flat
	Slope_average	Average slope in degrees from turtle activity to reef edge
	Dist_RF	Distance in meters from turtle activity to reef front line
	Dist_tide	Distance in meters between turtle activity and tide line measured daily during missions
	Dist_MHWS	Distance in meters between turtle activity and average high-water springer
Vegetation	Loc_veget	Categorical variable in three classes: 1) open space, devoid of vegetation, 2) under canopy, ground devoid of vegetation, 3) under shrubs or on ground composed of forest litter
	Dist_veget	Distance in meters between turtle activity and vegetation line
	Canopee	Binary variable for presence of turtle activities under the canopy (1) or not (0)
Transect sand	Transect_CaCO3	Proportion of calcium carbonate as a percentage of samples collected on transects
	Transect_average	Average grain size of transect samples
	Transect_G	Proportion of gravel as a percentage of transect samples
	Transect_CS	Proportion of coarse sand as a percentage of transect samples
	Transect_MS	Proportion of medium sand as a percentage of transect samples
	Transect_FS	Proportion of fine sand as a percentage of transect samples
	Transect_silt	Proportion of silt sand as a percentage of transect samples
	Transect_sym	Symmetry index of transect samples
	Transect_sorting	Sorting index of transect samples
Sand bottom egg chamber	BIC_CaCO3	Proportion of calcium carbonate as a percentage of nest egg chamber bottom samples
	BIC_average	Average grain size of nest egg chamber bottom samples
	BIC_G	Proportion of gravel as a percentage of nest egg chamber bottom samples
	BIC_CS	Proportion of coarse sand as a percentage of nest egg chamber bottom samples
	BIC_MS	Proportion of medium sand as a percentage of nest egg chamber bottom samples
	BIC_FS	Proportion of fine sand as a percentage of nest egg chamber bottom samples
	BIC_silt	Proportion of silt sand as a percentage of nest egg chamber bottom samples
	BIC_sym	Symmetry index of nest egg chamber bottom samples
	BIC_sorting	Sorting index of nest egg chamber bottom samples
	BIC_W	Water mass as a percentage of nest egg chamber bottom samples
Sand top egg chamber	TIC_CaCO3	Proportion of calcium carbonate as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber samples
	TIC_average	Average grain size of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_G	Proportion of gravel as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_CS	Proportion of coarse sand as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_MS	Proportion of medium sand as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_FS	Proportion of fine sand as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_silt	Proportion of silt sand as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_sym	Symmetry index of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_sorting	Sorting index of samples from the top of the nest egg chamber
	TIC_W	Water mass as a percentage of samples from the top of the nest egg chamber

Appendix 1. Description of environmental variables collected for each green turtle nest or failure observation.

Models	df	df resid	AIC	DELTA AIC	AICc wt
PC1 + PC2 + PC3	1	510	566.93	0	0.54
PC1 + PC2 + PC3 + PC4	1	509	567.54	0.61	0.4
PC1 + PC2 + PC4	1	510	573.06	6.13	0.03
PC2 + PC1	1	511	574.29	7.36	0.01
PC2 + PC3	1	511	574.65	7.72	0.01
PC2 + PC3 + PC4	1	510	574.98	8.06	0.01
PC2 + PC4	1	511	579.74	12.81	0
PC2	1	512	581.43	14.5	0
PC1 + PC4	1	511	607.02	40.09	0
PC1 + PC3 + PC4	1	510	607.93	41	0
PC4	1	512	610.51	43.58	0
PC3 + PC4	1	511	611.66	44.73	0
PC1 + PC3	1	511	615.75	48.83	0
PC1	1	512	616.19	49.26	0
PC3	1	512	619.97	53.04	0

Appendix 2. Comparison of binomial GLMM models with nesting success as response variable.

References

- Aarts G, MacKenzie M, McConnell B, Fedak M, Matthiopoulos J (2008) Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* 31:140–160.
- Ackerman R (1997) The nest environment and the embryonic development of sea turtles. In: *The Biology of Sea Turtles*. p 83–106
- Ackerman RA (1977) The respiratory gas exchange of sea turtle nests (*Chelonia*, *Caretta*). *Respir Physiol* 31:19–38.
- Ahmad A, Ku Y, Ku K, Solahuddin R, Zulkifli T (2005) Individual nest site preference of green turtle, *Chelonia mydas*, on Mak Kepit beach and its relation with hatching emergence success. Proc 2nd Int Symp SEASTAR2000 Asian Bio-Logging Sci 6th SEASTAR2000 Workshop 2005 45-49:45–49.
- Arlt D, Pärt T (2007) Nonideal breeding habitat selection: a mismatch between preference and fitness. *Ecology* 88:792–801.
- Barik SK, Mohanty PK, Kar PK, Behera B, Patra SK (2014) Environmental cues for mass nesting of sea turtles. *Ocean Coast Manag* 95:233–240.
- Beerens JM, Frederick PC, Noonburg EG, Gawlik DE (2015) Determining habitat quality for species that demonstrate dynamic habitat selection. *Ecol Evol* 5:5685–5697.
- Benjankar R, Tonina D, Marzadri A, McKean J, Isaak DJ (2016) Effects of habitat quality and ambient hyporheic flows on salmon spawning site selection. *J Geophys Res Biogeosciences* 121:1222–1235.
- Bentzen RL, Powell AN, Suydam RS (2009) Strategies for nest-site selection by King Eiders. *J Wildl Manag* 73:932–938.
- Bertolino S, Cordero di Montezemolo N (2007) Garden dormouse (*Eliomys quercinus*) nest site selection in an alpine habitat. *Ethol Ecol Evol* 19:51–60.
- Biddle LE, Dickinson AM, Broughton RE, Gray LA, Bennett SL, Goodman AM, Deeming DC (2019) Construction materials affect the hydrological properties of bird nests. *J Zool* 309:161–171.
- Bloom PM, Clark RG, Howerter DW, Armstrong LM (2013) Multi-scale habitat selection affects offspring survival in a precocial species. *Oecologia* 173:1249–1259.
- Blouin-Demers G, Weatherhead PJ, Row JR (2004) Phenotypic consequences of nest-site selection in black rat snakes (*Elaphe obsoleta*). *Can J Zool* 82:449–456.
- Booth DT, Astill K (2001) Incubation temperature, energy expenditure and hatchling size in the green turtle (*Chelonia mydas*), a species with temperature-sensitive sex determination. *Aust J Zool* 49:389–396.
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, Ciccione S, Roos D, Hughes G, Grizel H (2007) Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endanger Species Res* 3:273–282.

- Bourjea J, Dalleau M (2023) *Chelonia mydas* (Southwest Indian Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2023. e.T220970396A220970430. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T220970396A220970430.en>.
- Butler DR (1995) Zoogeomorphology: Animals as geomorphic agents. Cambridge University Press.
- Carr A, Carr MH (1972) Site fixity in the caribbean green turtle. Ecology 53:425–429.
- Casas-Crivillé A, Valera F (2005) The European bee-eater (*Merops apiaster*) as an ecosystem engineer in arid environments. J Arid Environ 60:227–238.
- Casella E, Rovere A, Pedroncini A, Stark CP, Casella M, Ferrari M, Firpo M (2016) Drones as tools for monitoring beach topography changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). Geo-Mar Lett 36:151–163.
- Catlin D, Gibson D, Friedrich MJ, Hunt KL, Karpanty SM, Fraser JD (2019) Habitat selection and potential fitness consequences of two early-successional species with differing life-history strategies. Ecol Evol 9:13966–13978.
- Cesca S, Letort J, Razafindrakoto HNT, Heimann S, Rivalta E, Isken MP, Nikkhoo M, Passarelli L, Petersen GM, Cotton F, Dahm T (2020) Drainage of a deep magma reservoir near Mayotte inferred from seismicity and deformation. Nat Geosci 2020 13:87–93.
- Charroux S, Jeanson M, Morisseau S, Pennober G (2024) Seasonal Morphodynamics of Fringing Reef Pocket Beaches and Responses to Rapid Vertical Tectonic Movements. J Coast Res 40:31–50.
- Chatting M, Hamza S, Al-Khayat J, Smyth D, Husrevoglu S, Marshall CD (2021) Feminization of hawksbill turtle hatchlings in the twenty-first century at an important regional nesting aggregation. Endanger Species Res 44:149–158.
- Chen HC, Cheng IJ, Hong E (2007) The influence of the beach environment on the digging success and nest site distribution of the green turtle, *Chelonia mydas*, on Wan-an Island, Penghu Archipelago, Taiwan. J Coast Res 23:1277–1286.
- Cowell PJ, Thom BG (1994) Morphodynamics of coastal evolution. In: *Coastal evolution: Late Quaternary shoreline morphodynamics*,. p 33–86
- Dauwalter D, Fisher W (2007) Spawning chronology, nest site selection and nest success of smallmouth bass during benign streamflow conditions. Am Midl Nat 158:60–78.
- Doody JS, James H, Ellis R, Gibson N, Raven M, Mahony S, Hamilton DG, Rhind D, Clulow S, McHenry CR (2014) Cryptic and complex nesting in the yellow-spotted monitor, *Varanus panoptes*. J Herpetol 48:363–370.
- Ekanayake E, Rajakaruna R, Kapurusinghe T, Saman M, Rathnakumara D, Samaraweera P, Ranawana K (2011) Nesting behaviour of the green turtle at Kosgoda rookery, Sri Lanka. Ceylon J Sci Biol Sci 39:109.
- Fernández-Llario P (2004) Environmental correlates of nest site selection by wild boar *Sus scrofa*. Acta Theriol (Warsz) 49:383–392.

- Fieberg J, Matthiopoulos J, Hebblewhite M, Boyce MS, Frair JL (2010) Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:2233–2244.
- Folk RL, Ward WC (1957) Brazos River bar [Texas]; a study in the significance of grain size parameters. *J Sediment Res* 27:3–26.
- Frei B, Fyles JW, Nocera JJ (2013) Maladaptive habitat use of a North American woodpecker in population decline. *Ethology* 119:377–388.
- Fretey J, Girondot M (1989) Hydrodynamic factors involved in choice of nesting site and time of arrivals of leatherback in French Guiana. Jekyll Island, Georgia, p 227–229
- Fretwell SD, Lucas HL (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor*:16–36.
- Fuentes MMPB, Limpus CJ, Hamann M, Dawson J (2010) Potential impacts of projected sea-level rise on sea turtle rookeries. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 20:132–139.
- Gardner WH (1986) Water Content. In: *Methods of Soil Analysis*. John Wiley & Sons, Ltd, p 493–544
- Garmestani AS, Percival HF, Portier KM, Rice KG (2000) Nest-Site Selection by the Loggerhead Sea Turtle in Florida's Ten Thousand Islands. *J Herpetol* 34:504–510.
- Gauthier M, Thomas D (1993) Nest site selection and cost of nest building by Cliff Swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Can J Zool-Rev Can Zool - CAN J ZOOL* 71:1120–1123.
- Girondot M, Tucker AD, Rivalan P, Godfrey MH, Chevalier J (2002) Density-dependent nest destruction and population fluctuations of Guianan leatherback turtles. *Anim Conserv Forum* 5:75–84.
- Grandin R, Beauducel F, Peltier A, Ballu V, Chanard K, Valtý P, Bonnefond P, de Chabalier JB, Shreve T, Koudogbo FN, Anne U, Filatov A, Novali F, Durand P, Komorowski JC (2019) Surface deformation during the 2018-19 Mayotte seismo-volcanic crisis from GNSS, synthetic aperture radar and seafloor geodesy. *Am Geophys Union* 2019:V52D-03.
- Hamann M, Godfrey M, Seminoff J, Arthur K, Barata P, Bjørndal K, Bolten A, Broderick A, Campbell L, Carreras C, Casale P, Chaloupka M, Chan S, Coyne M, Crowder L, Diez C, Dutton P, Epperly S, FitzSimmons N, Formia A, Girondot M, Hays G, Cheng I, Kaska Y, Lewison R, Mortimer J, Nichols W, Reina R, Shanker K, Spotila J, Tomás J, Wallace B, Work T, Zbinden J, Godley B (2010) Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endanger Species Res* 11:245–269.
- Hays GC, Adams CR, Mortimer JA, Speakman JR (1995) Inter- and intra-Beach thermal variation for green turtle nests on Ascension Island, South Atlantic. *J Mar Biol Assoc U K* 75:405–411.

- Hays GC, Jones EL, Ashworth JS, Barnsley MJ, Broderick AC, Emery DR, Godley BJ, Henwood A (2001) The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos* 93:87–94.
- Hendrickson JR (1958) The green sea turtle, *Chelonia Mydas* (linn.) in Malaya and Sarawak. *Proc Zool Soc Lond* 130:455–535.
- Heredero Saura L, Jáñez-Escalada L, López Navas J, Cordero K, Santidrián Tomillo P (2022) Nest-site selection influences offspring sex ratio in green turtles, a species with temperature-dependent sex determination. *Clim Change* 170:39.
- Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010) The Impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328:1523–1528.
- Honarvar S, O'Connor MP, Spotila JR (2008) Density-dependent effects on hatching success of the olive ridley turtle, *Lepidochelys olivacea*. *Oecologia* 157:221–230.
- Horrocks JA, Scott NM (1991) Nest site location and nest success in the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in Barbados, West Indies. *Mar Ecol Prog Ser* 69:1–8.
- Jeanson M, Anthony EJ, Dolique F, Aubry A (2013) Wave characteristics and morphological variations of pocket beaches in a coral reef-lagoon setting, Mayotte Island, Indian Ocean. *Geomorphology* 182:190–209.
- Jeanson M, Dolique F, Anthony EJ, Aubry A (2019) Decadal-scale dynamics and morphological evolution of mangroves and beaches in a reef-lagoon complex, Mayotte Island. *J Coast Res* 88:195–208.
- Jeanson M, Anthony EJ, Charroux S, Aubry A, Dolique F (2021) Detecting the effects of rapid tectonically induced subsidence on Mayotte Island since 2018 on beach and reef morphology, and implications for coastal vulnerability to marine flooding. *Geo-Mar Lett* 41:1–10.
- Kamel SJ (2013) Vegetation cover predicts temperature in nests of the hawksbill sea turtle: Implications for beach management and offspring sex ratios. *Endanger Species Res* 20:41–48.
- Kamel SJ, Mrosovsky N (2004) Nest site selection in leatherbacks, *Dermochelys coriacea*: Individual patterns and their consequences. *Anim Behav* 68:357–366.
- Karavas N, Georghiou K, Arianoutsou M, Dimopoulos D (2005) Vegetation and sand characteristics influencing nesting activity of *Caretta caretta* on Sekania beach. *Biol Conserv* 121:177–188.
- Kolbe JJ, Janzen FJ (2002) Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology* 83:269–281.
- Lamont MM, Houser C (2014) Spatial distribution of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) emergences along a highly dynamic beach in the northern Gulf of Mexico. *J Exp Mar Biol Ecol* 453:98–107.

- Lemoine A, Briole P, Bertil D, Roullé A, Foumelis M, Thinon I, Raucoules D, de Michele M, Valtý P, Colomer RH (2020) The 2018-2019 seismo-volcanic crisis east of Mayotte, Comoros islands: Seismicity and ground deformation markers of an exceptional submarine eruption. *Geophys J Int* 223:22–44.
- López-Luna MA, González-Soberano J, González-Jáuregui M, Escobedo-Galván AH, Suárez-Domínguez EA, Rangel-Mendoza JA, Morales-Mávil JE (2020) Nest-site selection and nest size influence the incubation temperature of Morelet's crocodiles. *J Therm Biol* 91:102624.
- Marco A, Abella E, Martins S, López O, Patino-Martinez J (2018) Female nesting behaviour affects hatchling survival and sex ratio in the loggerhead sea turtle: implications for conservation programmes. *Ethol Ecol Evol* 30:141–155.
- Maresh Nelson SB, Coon JJ, Miller JR (2020) Do habitat preferences improve fitness? Context-specific adaptive habitat selection by a grassland songbird. *Oecologia* 193:15–26.
- Martins S, Patrício R, Clarke LJ, De Santos Loureiro N, Marco A (2022) High variability in nest site selection in a loggerhead turtle rookery, in Boa Vista Island, Cabo Verde. *J Exp Mar Biol Ecol* 556:151798.
- Matthiopoulos J (2003) The use of space by animals as a function of accessibility and preference. *Ecol Model* 159:239–268.
- Maurer AS, Johnson MW (2017) Loggerhead nesting in the Northern Gulf of Mexico: importance of beach slope to nest site selection in the Mississippi barrier islands. *Chelonian Conserv Biol* 16:250–254.
- Mayer PM, Smith LM, Ford RG, Watterson DC, McCutchen MD, Ryan MR (2009) Nest construction by a ground-nesting bird represents a potential trade-off between egg crypticity and thermoregulation. *Oecologia* 159:893–901.
- Mayor SJ, Schneider DC, Schaefer JA, Mahoney SP (2009) Habitat selection at multiple scales. *Écoscience* 16:238–247.
- Mazaris AD, Matsinos G, Pantis JD (2009) Evaluating the impacts of coastal squeeze on sea turtle nesting. *Ocean Coast Manag* 52:139–145.
- McGehee MA (1990) Effects of moisture on eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 46:251–258.
- McGehee MA (1979) Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (*Caretta caretta caretta*). *Retrospective Theses and Dissertations*. 437.
- Miller J (1997) Reproduction in Sea Turtle. In: *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press
- Miller, J.D, Limpus CJ, Godfrey M (2003) Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching, and emergence of loggerhead Turtles.
- Morris DW (2003) How can we apply theories of habitat selection to wildlife conservation and management? *Wildl Res* 30:303–319.

- Mortimer JA (1990) The Influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990:802.
- Northrup JM, Vander Wal E, Bonar M, Fieberg J, Laforge MP, Leclerc M, Prokopenko CM, Gerber BD (2022) Conceptual and methodological advances in habitat-selection modeling: guidelines for ecology and evolution. *Ecol Appl* 32:e02470.
- Patino-Martinez J, Veiga J, Afonso I, Yeoman K, mangas viñuela J, Charles G (2022) Light sandy beaches favour hatching success and best hatchling phenotype of loggerhead turtles. *Front Ecol Evol* 10.
- Patrício AR, Varela MR, Barbosa C, Broderick AC, Ferreira Airaud MB, Godley BJ, Regalla A, Tilley D, Catry P (2018) Nest site selection repeatability of green turtles, *Chelonia mydas*, and consequences for offspring. *Anim Behav* 139:91–102.
- Péron C, Chevallier D, Galpin M, Chatelet A, Anthony EJ, Maho YL, Gardel A (2013) Beach morphological changes in response to marine turtles nesting: a preliminary study of Awala-Yalimapo beach, French Guiana (South America). *J Coast Res* 65:99–104.
- Pike DA, Roznik EA, Bell I (2015) Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability. *R Soc Open Sci* 2:4–6.
- Pontee N (2013) Defining coastal squeeze: A discussion. *Ocean Coast Manag* 84:204–207.
- REVOSIMA (2021) Bulletin de l'activité sismo - volcanique à Mayotte Evolution au cours du dernier mois. 1–26.
- Santos KC, Livesey M, Fish M, Lorences AC (2017) Climate change implications for the nest site selection process and subsequent hatching success of a green turtle population. *Mitig Adapt Strateg Glob Change* 22:121–135.
- Serafini TZ, Lopez GG, Luís P, Rocha BD (2009) Nest site selection and hatching success of hawksbill and loggerhead sea turtles (*Testudines, Cheloniidae*) at Arembépe Beach, northeastern Brazil. *Phyllomedusa J Herpetol* 8:3–17.
- Shine R, Harlow PS (1996) Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology* 77:1808–1817.
- SHOM (2020) Références Altimétriques Maritimes. Ports de France métropolitaine et d'outre-mer. Cotes du zéro hydrographique et niveaux caractéristiques de la marée.
- Silva ISS, Arantes MO, Hackradt CW, Schiavetti A (2020) Environmental and anthropogenic factors affecting nesting site selection by sea turtles. *Mar Environ Res* 162:105090.
- Skeel MA (1983) Nesting success, density, philopatry, and nest-site selection of the Whimbrel (*Numenius phaeopus*) in different habitats. *Can J Zool* 61:218–225.
- Sönmez B, Karaman S, Turkozan O (2021) Effect of predicted sea level rise scenarios on green turtle (*Chelonia mydas*) nesting. *J Exp Mar Biol Ecol* 541:151572.

- Spanier MJ (2010) Beach erosion and nest site selection by the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* (*Testudines: Dermochelyidae*) and implications for management practices at Playa Gandoca, Costa Rica. *Rev Biol Trop* 58:1237–1246.
- Spotila JR (2004) *Sea Turtles: A complete guide to their biology, behavior, and conservation*. JHU Press.
- Stewart TA, Booth DT, Rusli MU (2019) Influence of sand grain size and nest microenvironment on incubation success, hatchling morphology and locomotion performance of green turtles (*Chelonia mydas*) at the Chagar Hutang Turtle Sanctuary, Redang Island, Malaysia. *Aust J Zool* 66:356–368.
- Turkozan O, Yamamoto K, Yilmaz C (2011) Nest site preference and hatching success of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles at Akyatan Beach, Turkey. *Chelonian Conserv Biol* 10:270–275.
- Uboni A, Smith DW, Stahler DR, Vucetich JA (2017) Selecting habitat to what purpose? The advantage of exploring the habitat–fitness relationship. *Ecosphere* 8:e01705.
- Van De Merwe J, Ibrahim K, Whittier J (2006) Effects of nest depth, shading, and metabolic heating on nest temperatures in sea turtle hatcheries. *Chelonian Conserv Biol* 5:210–215.
- Varela MR, Patrício AR, Anderson K, Broderick AC, DeBell L, Hawkes LA, Tilley D, Snape RTE, Westoby MJ, Godley BJ (2019) Assessing climate change associated sea-level rise impacts on sea turtle nesting beaches using drones, photogrammetry and a novel GPS system. *Glob Change Biol* 25:753–762.
- Veelenturf CA, Sinclair EM, Paladino FV, Honarvar S (2020) Predicting the impacts of sea level rise in sea turtle nesting habitat on Bioko Island, Equatorial Guinea. *PLoS ONE* 15.
- Visconti G, Scopelliti G, Caldareri F, Agate M, Cambera I, Sulli A, Arculeo M (2022) Hatching success of *Caretta caretta* on a Mediterranean volcanic beach: Impacts from environmental parameters and substrate composition. *J Coast Res* 38.
- Wallace B, Posnik Z, Hurley B, DiMatteo A, Bandimere A, Rodriguez I, Maxwell S, Meyer L, Brenner H, Jensen M, LaCasella E, Shamblin B, Abreu Abreu-Grobois F, Stewart K, Dutton P, Barrios-Garrido H, Dalleau M, Dell’amico F, Eckert K, FitzSimmons N, Garcia-Cruz M, Hays G, Kelez S, Lagueux C, Madden Hof C, Marco A, Martins S, Mobaraki A, Mortimer J, Nel R, Phillott A, Pilcher N, Putman N, Rees A, Rguez-Baron J, Seminoff J, Swaminathan A, Turkozan O, Vargas S, Vernet P, Vilaça S, Whiting S, Hutchinson B, Casale P, Mast R (2023) Marine turtle regional management units 2.0: an updated framework for conservation and research of wide-ranging megafauna species. *Endanger Species Res* 52:209–223.
- Wallace BP, DiMatteo AD, Hurley BJ, Finkbeiner EM, Bolten AB, Chaloupka MY, Hutchinson BJ, Abreu-Grobois FA, Amorcho D, Bjorndal KA, Bourjea J, Bowen BW, Dueñas RB, Casale P, Choudhury BC, Costa A, Dutton PH, Fallabrino A, Girard A, Girondot M, Godfrey MH, Hamann M, López-Mendilaharsu M, Marcovaldi MA, Mortimer JA, Musick JA, Nel R, Pilcher NJ, Seminoff JA, Troëng S, Witherington B, Mast RB (2010) Regional Management Units for Marine Turtles: A Novel Framework for Prioritizing Conservation and Research across Multiple Scales. *PLOS ONE* 5:e15465. Warner D,

- Andrews R (2002) Nest-site selection in relation to temperature and moisture in *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 58:399–407.
- Wentworth CK (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J Geol* 30:377–392.
- Whitmore CP, Dutton PH (1985) Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biol Conserv* 34:251–272.
- Wood DW, Bjorndal KA (2000) Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia* 2000:119.
- Zare R, Vaghefi ME, Kamel SJ (2012) Nest location and clutch success of the Hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) at Shidvar Island, Iran. *Chelonian Conserv Biol* 11:229–234.
- Zavaleta-Lizárraga L, Morales-Mávil JE (2013) Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Rev Mex Biodivers* 84:927–937.

Les principaux résultats

- ❖ Les femelles nichent majoritairement en haut de plage, sur deux *hot spots* situés au sud-ouest et au centre-est de la plage. La partie centrale et l'extrémité est enregistrent peu de ponte.
- ❖ Les femelles gravides pondent de préférence à une altitude élevée et principalement dans du sable de surface à faible teneur en carbonate de calcium et composé d'une faible proportion de sable grossier au fond du nid. La ponte des femelles dans du sable noir se réalise probablement pour des raisons intrinsèques à la plage.
- ❖ Nous observons un gradient transversal et longitudinal de la teneur en CaCO_3 en lien avec les conditions hydrodynamiques du site. Les faibles proportions se trouvent en haut de plage, espace où les femelles nichent préférentiellement en raison de l'altitude élevée.
- ❖ Grande Saziley est une plage qui présente des caractéristiques morphologiques hétérogènes. Les préférences altitudinales des femelles ne sont pas réparties sur l'ensemble du linéaire de la plage, ce qui explique les *hot spots* des nids.
- ❖ Aucune variable significative liée au micro-environnement de ponte n'a été relevée pour expliquer les variations de la profondeur des nids

CHAPITRE 5

Impact of marine flooding on green
turtle's (*Chelonia mydas*) embryonic
development: a geomorphological and
hydrodynamical study on the field

Synthèse des objectifs & méthodologies

Nous avons désormais une meilleure compréhension de la répartition des pontes sur la plage de Grande Saziley. Cependant, il reste à déterminer si les emplacements des nids choisis par les femelles conduisent à des taux d'émergence optimaux, mais également si la plage offre un espace propice au développement embryonnaire. Nous avons précédemment identifié l'érosion comme un facteur de mortalité. Toutefois, sur le site de Grande Saziley, nos résultats indiquent que peu de nids sont exposés à ce risque. Les femelles nichent en haut de plage, au-delà des mouvements sédimentaires. Comme décrit en introduction et dans le chapitre 1, une multitude d'autres facteurs peuvent mener à la perte des nids. Aussi, pour les étudier, avons-nous mené une expérience sur le terrain en suivant des nids de tortues vertes tout en mesurant les conditions d'incubation, associées à des paramètres environnementaux collectés en amont. L'objectif est d'identifier et de comprendre les facteurs potentiels de mortalité et d'évaluer le succès à l'émergence sur le site. Néanmoins, en raison de l'élévation relative du niveau marin enregistrée sur l'île de Mayotte, nous avons mené une étude particulièrement focalisée sur l'inondation des nids et ses conséquences sur les embryons, présentée dans ce chapitre. Outre le fait que ce facteur puisse être une cause de mortalité embryonnaire à Grande Saziley, peu d'études se concentrent sur cette problématique, bien que les risques d'inondations puissent augmenter avec le changement climatique. Ainsi, ce chapitre présente notre étude menée sur l'impact de l'inondation sur le développement embryonnaire, le succès à l'éclosion et à l'émergence. De plus, nous avons porté également notre attention sur la compréhension de l'apparition de ces inondations afin de répondre à plusieurs questions : S'agit-il de phénomènes d'origine marine ou terrestre ? Dans quelles conditions météo-marines ces inondations se produisent-elles ? S'agit-il de phénomènes météorologiques exceptionnels ou de conditions normales ? Quelles sont les caractéristiques de ces inondations et comment expliquer les variations d'inondation entre les nids ? Autant d'informations importantes à prendre en considération dans le cadre d'une réflexion sur les stratégies de conservation.

Ce chapitre permettra ainsi de répondre au troisième axe de recherche de notre étude :

- ❖ **Les nids sont-ils exposés aux inondations et dans quelles mesures celles-ci impactent-elles le développement embryonnaire, le succès à l'éclosion et à l'émergence ?**

Nous avons suivi 30 nids de tortues vertes sur le site de Grande Saziley, de la ponte à l'émergence, et mesuré la pression et la température dans les nids. La pression nous permet d'enregistrer les phénomènes d'inondation dans les nids et de les caractériser (durées, amplitudes). Pour chacun d'eux, nous avons quantifié le succès à l'éclosion et à l'émergence, puis nous avons identifié les stades d'arrêt développementaux après la dissection des œufs retrouvés non éclos dans les nids. Les conditions météo-marines au cours des deux mois d'incubation ont été relevées, nous permettant de vérifier l'origine des inondations. Nous avons également extrait des paramètres environnementaux de morphologie de plage pour chaque nid à l'aide de MNE afin de comprendre dans quelles mesures les nids sont exposés à l'inondation. À travers l'utilisation d'un modèle de croissance, nous avons pu croiser les jours d'arrêt développementaux des embryons avec les phénomènes d'inondation. Des analyses statistiques ont ensuite été menées pour analyser les différents résultats de l'étude.

Cet article vise la revue **Royal Society Open Science**

Impact of marine flooding on green turtle's (*Chelonia mydas*) embryonic development: a geomorphological and hydrodynamical study on the field

Sophie Morisseau^{1,2}, Matthieu Jeanson^{1,3}, Lucas le Gall¹, Cyrielle Delvenne¹, Sarah Charroux^{1,3}, Yann Mercky¹, Charles Le Bozec¹, Marc Girondot⁵, Damien Chevallier⁴, Elliott Sucre^{1,2}.

¹ University of Mayotte, 97660 Dembeni Mayotte, France

² MARBEC (MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation), Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34000 Montpellier, France

³ Espace-Dev, IRD, Univ Montpellier, Univ Guyane, Univ La Réunion, Univ Antilles, Univ Nouvelle Calédonie, Montpellier France

⁴ BOREA Research Unit, MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA, Campus Martinique, BP-7207, 97275 Schoelcher Cedex, Martinique – FWI.

⁵ Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique et Evolution, 91190, Gif-sur-Yvette, 5 France; B.A.M.M.

Corresponding author at: University of Mayotte, Mayotte, France.

E-mail address: sophie.morisseau@univ-mayotte.fr

Abstract

The general rise in sea level due to climate change may increase the risk of flooding for sea turtle nests, which represents a potentially significant mortality rate for the embryos. The objectives of our study are to improve our understanding of the impact of flooding on embryonic development and the success of hatching and emergence, as well as to understand to what extent these floods occur. Our research takes place on the island of Mayotte, which experienced exceptional subsidence following the deflation of a magma reservoir leading to the formation of a new submarine volcano. A rapid rise in sea level of approximately 19 cm was recorded. Green turtle nests were monitored from nesting to emergence and equipped with pressure sensors to measure nest flooding and temperature. Approximately 30% of the nests were flooded, with only one of them recording an emergence. The exposure of nests to flooding can be explained by their relatively low position on the beach and likely by fluctuations in the water level related to the tidal cycle. The first days of incubation and the final third of the period were particularly sensitive to flooding. The success of hatching and emergence was significantly lower for flooded nests compared to those that were not flooded. This study provides new insights and reveals that, under natural conditions, nests are more sensitive to flooding than under controlled laboratory conditions.

Keywords : Nest flooding, Overwash, Emergence success, Sea level rise, Water table

1. Introduction

The rise in sea level caused by global warming will pose a serious threat for many species that use coastal habitats vulnerable (Von Holle et al. 2019). The IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) predicts a sea level rise of 0.43 m to 1.10m by the end of the century (Oppenheimer et al. 2019). In 2050, they specify that a sea-level rise between 0.23 m and 0.32 m, and add that extreme sea levels, which are historically rare, i.e. of centennial occurrence, may be annual, particularly for small islands. Lower, narrower beaches, where multitude of bird, reptile and mammal species use these habitats for breeding, nesting and feeding, could thus experience more frequent flooding (Ferns, 2009; Lunney & Barker, 2014). Rising sea levels would lead to a reduction, fragmentation and even disappearance of these coastal habitats (Daniels et al. 1993; Galbraith et al. 2002; FitzGerald et al. 2008; Bellard et al. 2014; Hunter et al. 2015; Warnell et al. 2022) thus increasing the risk of extinction of these species would increase, particularly those already at vulnerable (Daniels et al. 1993; Gerlach 2010; Menon et al. 2010).

For ground-nesting species, flooding can result in embryonic mortality (Greenberg et al. 2006; Bayard and Elphick 2011; Seavey et al. 2011; Cedillo-Leal et al. 2017). Among these species, sea turtles nest on beaches where the impact of flooding on embryonic development has been studied only rarely in laboratory settings, but never combined in the field with environmental conditions, making our study *original*. Embryonic development occurs within a narrow range of incubation conditions, including temperature, humidity and salinity, which are critical for successful of embryonic development of the brood (Ackerman 1977; McGehee, 1979, 1990; Ackerman, 1997; Wood & Bjørndal, 2000; Miller et al, 2003; Lolavar & Wyneken, 2020). Gas exchange (O_2 and CO_2) is also essential for embryo respiration during growth (Ackerman & Prange, 1972; Ackerman, 1977). Regular flooding can lead to embryo asphyxiation (Foley et al., 2006; Limpus et al., 2020), temperature cooling (McGehee 1979) and alter salinity levels within the nest (McGehee 1979; Foley et al. 2006). Consequently, inundation of nests by waves and tides restricts gas exchange, and prolonged immersion increases egg mortality (Foley et al. 2006; Shaw 2013; Pike et al. 2015; Limpus et al. 2020; Ware et al. 2021; Martins et al. 2022). The exposure of nests to flooding depends on the hydrodynamic context and the morphology of the beach, which are important factors to consider in conservation efforts (Ware et al. 2019, 2021; Sella et al. 2023).

According to the laboratory study by Pike *et al.* (2015), a 6-hour seawater inundation of a green turtle (*Chelonia mydas*) nest, reduces egg viability by 30%, affecting all stages of embryonic development. The study by Limpus *et al.* (2020) completes this information based on experiments carried out on loggerhead turtle (*Caretta Carreta*) eggs. Early and late incubation stages were more sensitive to flooding, where no hatchings were reported for any simulated flooding time. Beyond laboratory studies, Foley *et al.* 2006 measured flooding using piezometers and demonstrated that loggerhead turtle emergence success decreased when the nest was flooded. Caut *et al.* 2010, collected daily data on overwash events on leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) nests and found that emergence success also decreased. Although these studies shed important light on the impact of nest flooding on emergence success, no studies to date have attempted to measure and characterize flooding and assess its impact on embryonic development under natural conditions.

This is the background to our study, which focuses on the *in situ* assessment of the effects of flooding on the embryonic development of green turtles, a species in danger of extinction according to the IUCN (Seminoff 2023). This species of sea turtle nests on the island of Mayotte, which is an important breeding site for the islands of the western Indian Ocean (Bourjea *et al.* 2007). Mayotte is a volcanic island that experienced an exceptional phenomenon between May 2018 and July 2020, when due to the deflation of a magmatic reservoir, a submarine volcano formed 40-60km east of the island at a depth of 3,000 meters, reaching 820 meters high and 5km wide (Cesca *et al.* 2020; Lemoine *et al.* 2020; REVOSIMA 2024). The birth of this submarine volcano caused deformation of the surface, resulting in an eastward displacement of the island of between 21 and 25 cm and vertical subsidence of between 10 and 19 centimeters depending on the island's shoreline (Grandin *et al.* 2019), thus causing a relative rise in sea-level comprise between 10 and 20 cm. However, the latest GPS signals showed that there has been no further displacement since the end of 2020 (REVOSIMA 2024). The evolution of beaches following the rise in water levels has not been exclusively explained by this phenomenon (Jeanson *et al.* 2021; Charroux *et al.* 2024). However, overwash phenomena have been observed more frequently and lower coasts are now regularly flooded during spring tides. Combined with the ongoing rise in sea level (3 mm per year) associated with the island's natural subsidence, which is set to increase with climate forecasts, the flooding of nests by waves and tides is likely and constitutes an important embryonic mortality factor to be considered. This makes Mayotte a unique investigation field site for studying the future effects of rising sea levels.

The aims of our study are twofold: Firstly, to determine the main factors causing nest flooding and how they affect the extent of nest flooding. This may help to improve flood prevention and risk assessment at nesting sites; secondly, to improve our knowledge of the impact of flooding on embryonic development, emergence and hatching success. Our original work is based exclusively on an experiment carried out in the field, under natural conditions and using a geomorphological approach.

2. Methodology

2.1. Study site

The study was conducted on the beach of Grande Saziley (12°59'3.78 "S, 45°10'56.67 "E), in the southeast of the island of Mayotte (Fig. 1a). The beach face south-east is 850 m long, 60 m wide and is bordered by a fringing reef that is 100 m wide on average. The beach is enclosed in a bay surrounded by two rocky promontories. The beach is composed of fine, poorly sorted sand ($D_{50} = 0.17$ mm) of volcanic origin and 24% bioclastic sand, distributed along a longitudinal and transverse gradient, with more volcanic sand at the top of the beach and to the southwest. The island of Mayotte has a humid tropical maritime climate, with alternating dry seasons from April to September, when the trade winds blow from the south-southeast, and humid seasons from October to March, when the monsoon winds are less strong and come from the northwester. The hydrodynamics are influenced by the semi-diurnal tides and a mesotidal tidal range. The island's reef-lagoon context attenuates some of the wave energy affecting the shores, protecting them from major morphogenic events (Jeanson *et al.* 2013).

2.2. Flood measurements

The quantification and characterization of the flooding occurring in the nests was carried out using HOBO U20L-01 sensors, which measure both ambient pressure (± 0.62 kPa) and temperature ($\pm 0.44^{\circ}\text{C}$). Their use was recommended by Ware & Fuentes, 2018, whose present study was based on their methodology. Pressure allows the potential flooding of nests to be measured accurately by converting them into depth measurements in the post-processing software at a resolution of 1.4mm. Atmospheric pressure variations were eliminated beforehand using data from the Dzaoudzi weather station, and seawater density was set to 1025.0 kg/m^3 by

default. For each nest, the duration in hours, the water depth level in meters and the number of inundations were calculated.

2.3. Nest monitoring

A first phase of fieldwork was therefore carried out from March 24 to 30, 2022, to equip 30 nests with these sensors, set at a frequency of 1 measurement every 5 minutes (Fig.1). The sensors were placed at the bottom of the egg chamber, before the first eggs were laid, and then counted until the last one. In the morning, each equipped nest was precisely geolocated (longitude, latitude and altitude) using a Nikon XF tacheometer or a Trimble R8S RTK GNSS (depending on tree cover). A second phase of the campaign took place from May 9 to June 7, 2022, corresponding to the 47th day of the first sensor-equipped nest, with the aim of tracking emergences and excavating nests once we were sure all the emergences were out of the nest. In order to monitor emergences, 1 m² enclosures were designed and placed above each equipped nest. Every hour, the enclosures were monitored and the emergences counted. The curvilinear length of the carapace (SCL) of 1642 emergences was measured with a caliper (± 1 mm). For each equipped nest, an excavation was carried out on the 70th day following the oviposition date of the associated nest, considering that the entire emergence was supposed to have taken place (Caut *et al.* 2010; Bladow and Milton 2019). The HOBO U20L-01 sensor was removed from the nest at the end of each excavation, and unhatched eggs and neonates trapped in the sand column, dead or alive, were counted. For embryological analysis, unhatched eggs were stored and preserved for subsequent dissection in the laboratory. Our study was authorized by the authorities (Arrêté n°2021/DEAL/SEPR/221), following the examination of our application for a derogation for specimens of protected animal species (DEP) by the Mayotte DEALM (Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte) and the CNPN (Conseil National de la Protection de la Nature), as required by procedure. We were careful to ensure that our practices limited the disturbance of egg-laying females, and any action that could endanger egg-laying was stopped.

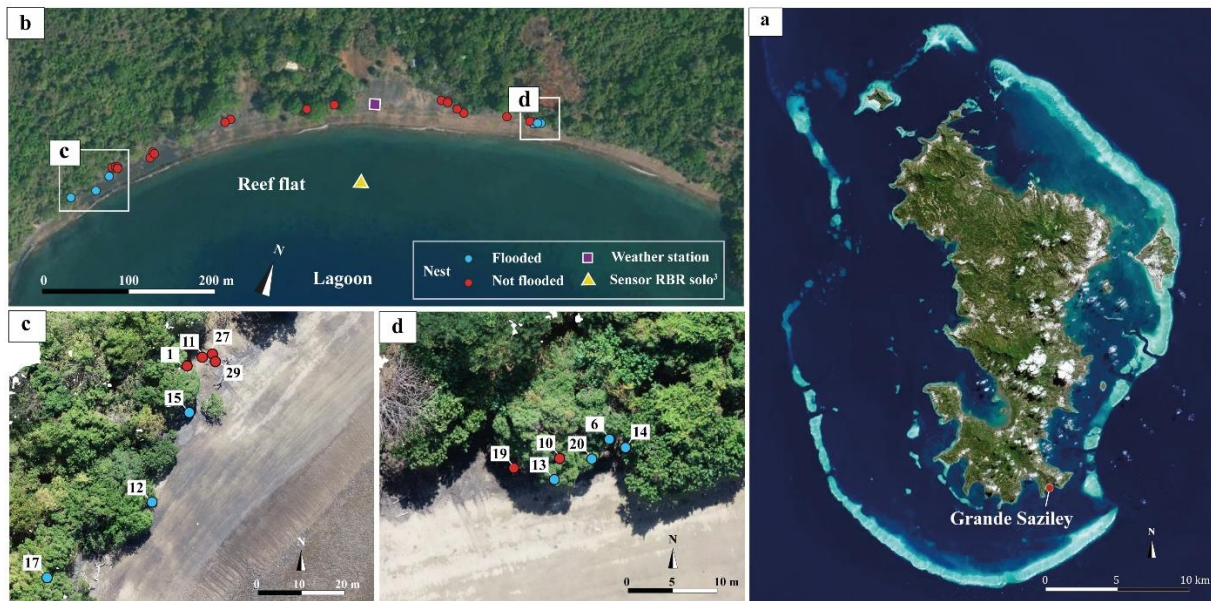


Figure.1. a) Location of the study site (image Landsat), b) location of sensor-equipped nests, weather station and RBR sensor positioned on the reef flat on Grande Saziley beach. Nests that have been flooded at least once have been colored blue, while other nests that have not been flooded have been colored red (IGN 2020), c) Focus on flooded nests in the southwest (orthophotography drone by Yann Mercky), d) Focus on flooded nests in the northeast (orthophotography drone by Yann Mercky).

2.4. Measuring marine weather conditions

A HOBO H21-USB weather station was installed at the center of the beach (Fig. 1b), with sensors measuring rainfall (HOBO S-RGB-M002 rain gauge, 0.2 mm rain gauge), wind speed and direction (HOBO S-WSET-B, resolution 0.5 m/sec, accuracy $\pm 5^\circ$). All recorders were programmed to take measurements every 5 minutes. An RBR solo³ pressure logger was deployed at the center of the reef flat (Fig. 1b) with a measurement frequency of 2Hz, as recommended by several studies (Brander *et al.* 2004; Lowe *et al.* 2005; Kench *et al.* 2006; Monismith *et al.* 2013), in order to obtain the swell spectrum of the order of a second. A Fast Fourier Transform (FFT) algorithm was used to obtain the wave spectrum. A frequency range was chosen from 0.02 Hz to 0.3 Hz, representative of the main spectral components of waves in the intertropical zone (Brander *et al.* 2004; Kench *et al.* 2006) and the values were averaged every 15 minutes, justified by the mesotidal environment of the beach. Processing these pressure data then enables us to obtain the mean water height, the significant swell height (H_s), and the peak period (T_p), giving an indication of the origin of the waves.

2.5. Beach morphology data

A digital elevation model (DEM) of the beach was produced by photogrammetric reconstruction using a DJI Phantom 4Pro drone equipped with an onboard camera with a 1-inch, 20-megapixel sensor on March 21, 2022, prior to the start of the mission. Image processing was carried out on Agisoft's Metashape software, following the methodology used by Casella et al., 2016, in order to construct the DEM with a resolution of less than 2cm. Using the resulting DEM, morphological measurements of the beach were collected using ArcMap 10.8 and its extension ET Geowizards 12 to obtain average and maximum slope, maximum altitude, distance to berm, through transect generation from each nest.

2.6. Determining the day of embryonic death

2.6.1. Embryonic development stages

Unhatched eggs from 12 nests were dissected in the laboratory to determine as precisely as possible at which embryonic stage development had stopped, according to the developmental series established for sea turtles by Miller et al. (2017), which is a revision of Miller (1985), classifying embryos at different embryonic stage. The study of eggs' in an advanced state of decomposition, did not lead to the identification of a stage of developmental arrest, and the embryos considered were classified as NA. Other eggs' analysis could only result in the identification of an embryonic stage interval. In addition, stages of development prior to the 19th were not identified (< 1 mm) and were classified between stages 1 and 19. Following this laboratory work, the stages were then converted to embryo size (SCL) according to Miller 2017's green turtle SCL size table, noting the mean size and standard deviation.

2.6.2. Growth model

Having identified the embryonic stages of developmental arrest and determined the peaks of flooding in the nests, the aim is to know the precise days when the eggs stopped developing to see if this is a period when flooding was recorded. To this end, embryo growth was modeled for each nest to determine embryo size as a function of incubation days.

The model of embryo growth integrates into a single framework using both the growth rate, which is dependent on temperature, and embryo growth, which is based on the growth rate (Girondot and Kaska 2014). The temperature-dependent growth rate and the embryo growth model were fitted using maximum likelihood, and the distribution of parameters was evaluated using the Bayesian Markov chain Monte Carlo method (MCMC). This method is summarized below, with a few changes to the original method.

Biological temperature-dependent rate models, based on Arrhenius' and Eyring's equations, were formulated by Sharpe and DeMichele (1977). The original formulation created by Sharpe and DeMichele was modified by Schoolfield et al., (1981) to remove the very high correlations of parameter estimators (Equation (1)):

$$r(T) = \frac{\rho_{(298\text{ K})} \frac{T}{298} \exp \left[\frac{\Delta H_A^\ddagger}{R} \left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_{1/2_L}} - \frac{1}{T} \right) \right] + \exp \left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_{1/2_H}} - \frac{1}{T} \right) \right]} \quad (1)$$

where $r(T)$ is the mean development rate at temperature T (time^{-1}), T is the temperature in K ($298\text{ K} = 24.85\text{ }^\circ\text{C}$), and R is the universal gas constant ($\text{J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$). The original model defined R in $\text{cal K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$, although this has been converted to SI units. $\rho_{(298\text{ K})}$ is the development rate at $24.85\text{ }^\circ\text{C}$, assuming no enzyme inactivation (time^{-1}), $\Delta H_A^\ddagger$ is the enthalpy of activation of the reaction catalyzed by the enzymes (J mol^{-1}), $T_{1/2_L}$ is the temperature in K at which the enzymes are $\frac{1}{2}$ active and $\frac{1}{2}$ low-temperature inactive, ΔH_L is the change in enthalpy associated with the low-temperature inactivation of the enzymes (J mol^{-1}), $T_{1/2_H}$ is the temperature in K at which the enzymes are $\frac{1}{2}$ active and $\frac{1}{2}$ high-temperature inactive, and ΔH_H is the change in enthalpy associated with the high-temperature inactivation of the enzymes (J mol^{-1}). To ensure that $T_{1/2_H} \geq T_{1/2_L}$, a new variable ΔT was set up, with $T_{1/2_H} = T_{1/2_L} + |\Delta T|$. Thus, the fitted variables were $T_{1/2_L}$, ΔT , ΔH_H , ΔH_L , $\Delta H_A^\ddagger$, and $\rho_{(298\text{ K})}$.

This model can be simplified by taking into account only four parameters (Schoolfield et al. 1981):

$$r(T) = \frac{\rho_{(298\text{ K})} \frac{T}{298} \exp \left[\frac{\Delta H_A^\ddagger}{R} \left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_{1/2H}} - \frac{1}{T} \right) \right]} \quad (2)$$

For Equation (2), the fitted variables were $T_{1/2H}$, ΔH_H , $\Delta H_A^\ddagger$, and $\rho_{(298\text{ K})}$.

The growth of embryos was modeled using Laird's proposed modification of the Gompertz model (Laird 1964):

$$X(t) = K \exp \left(\ln \left(\frac{X(0)}{K} \right) \exp(-r(T) t) \right) \quad (3)$$

where $X(0)$ is the size or mass at nesting time (time = 0), $r(T)$ is the growth rate at the beginning of the curve, and K is the carrying capacity, with $\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = K$. Note that hatching generally occurs before the embryo reaches a size or mass represented by K . The K parameter can be viewed here simply as a way to slow down growth at the end of incubation (Girondot and Kaska 2014). $r(T)$ can be calculated with the four or six parameters of the model developed by Schoolfield et al., 1981 and an incubation temperature of T . Knowing $X(0)$, K , and a time-series of $r(T)$, the pattern for the change in the size of this nest was evaluated using Equation (3). The mean SCL at hatching for the green turtles in Mayotte nests is 47.81 mm (SD 1.55 mm, $n = 1642$).

Parameters were initially estimated using the maximum likelihood, with a Gaussian distribution of SCL and an identity link. Then, Bayesian MCMC using the Metropolis–Hasting algorithm (Metropolis et al. 1953; Hastings 1970) was used to estimate the distribution of parameters. Priors were all chosen from the uniform distribution, which was large enough so as not to constrain the posteriors. The number of iterations, burn-ins, and thinning were chosen using the diagnostic methods of Raftery and Lewis (1995), after an initial run of 20,000 iterations and 1000 burn-in iterations. The standard deviations used for the new proposals at

each timestep were chosen using adaptive MCMC, in order to maintain an acceptance rate that was close to 0.234 (Rosenthal 2011).

2.7. Statistics

Emergence success was calculated by dividing the number of hatchlings emerging from the nest by the number of eggs initially laid, multiplied by 100, and hatchling success by adding the number of hatchlings emerging from the nest and those trapped, dead or alive, in the column, divided by the number of eggs laid, multiplied by 100. Wilcoxon's test, were performed on the morphological parameters of the beach between flooded and non-flooded nests, then between hatching and emergence successes for two nest categories. A "flooded" nest is one that received at least one inundation during the incubation period up to emergence, and the inundation was explained by meteorological phenomena. Welch test was performed also for to compare temperature between these two categories. Spearman correlations were also performed on inundation parameters, in particular their correlation with each other and then with beach morphological parameters and hatching and emergence success. Thanks to the precision provided by the embryonic mortality study, only floods leading to 100 % embryonic mortality or to hatching were taken into account. For emergence success, floods occurring between hatching and emergence have been added.

3. Results

3.1. Marine weather condition

During the measurement campaign, corresponding to the incubation period of the nests studied, the average wind speed was $4,19 \text{ m.s}^{-1}$ (Figure 2a). A period of wind strengthening ($10,9 \text{ m.s}^{-1}$) was observed on April 22. Wind direction varied from east to south-east of march to may, then north-west at the beginning of June. With regard to water levels, five spring tides occurred during the campaign, with the highest water level of 4.18 m being reached on April 18, 2022 (figure 2b). The various significant wave heights measured here are closely related to tidal amplitude (Figure 2c). Wave heights were regularly less than 0.50 m. However, there were three more energetic periods, including April 21, 2022, when a swell of 0.80 m was measured, which is the maximum for this period, followed by May 30 with 0.71 m, May 18 with 0.71 m,

and June 4 with 0.65 m. Wave periods ranged from 3 s to 20 s, corresponding to wave periods generated by wind and swell (Figure 2d). Finally, six periods of rainfall exceeding 3 mm of water in 5 min were recorded, including the heaviest on April 21, 2022 (Figure 2e).

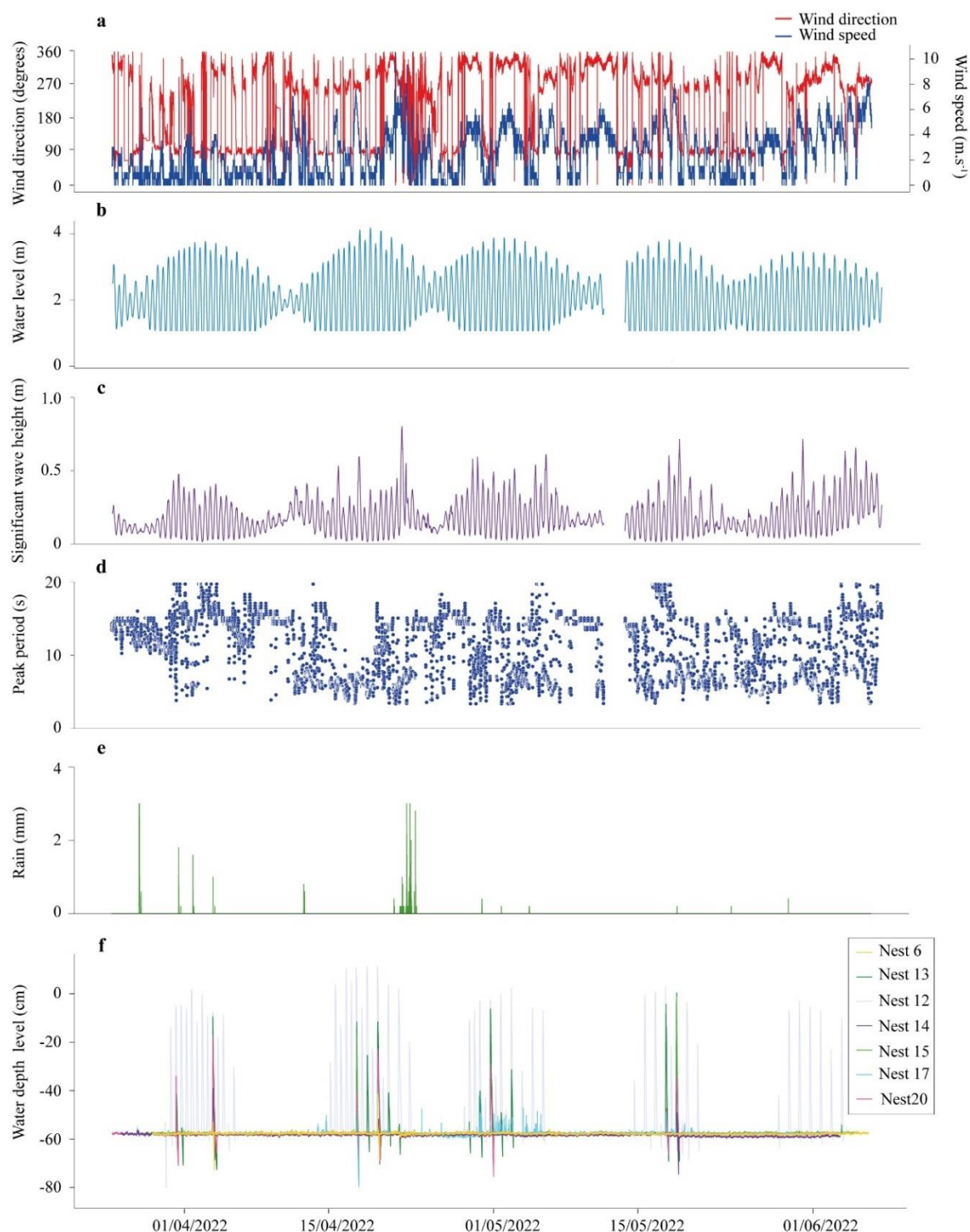


Figure. 2. Measurements carried out on Grande Saziley between March 24, 2022 and June 7, 2022. a) Wind speed (in m.s⁻¹) and direction (in degrees), b) Water levels, c) Significant wave height H_s , d) Peak wave period T_p , e) Rainfall (mm), f) Water depth level (m) recorded in nests, below the sand surface around 60 cm according to Ware and Fuentes (2018).

3.2. Characteristic of nest flooding

Of the 30 nests fitted with sensors, only 23 could be used for further analysis (Fig. 1b, 1c, 1d). It turns out that two nests were either dug up by dogs or by other females during the period between sensor installation and our return to the site to install the enclosures. Two nests were also very close to each other and it was too difficult to distinguish emergences, making the data unreliable enough to be used. Finally, sensor readings from 3 nests were deemed dysfunctional, the pressure data recorded not being consistent with the data obtained in the other nests.

Table 1 : Flooding characteristics of the seven nests that experienced at least one flood.

Nest ID	Nb. of flood	Flooding duration (h)		Flooding water depth level (cm)	
		Cumul.	Average	Cumul.	Average
6	2	3.12	1.36 ± 0.19 (range 1.17 – 1.55)	21.1	10.55 ± 5.65 (range 4.9 – 16.2)
12	58	279.3	4.49 ± 1.46 (range 0.10 – 7.50)	2549.3	43.95 ± 18.14 (range 4.1 – 69.5)
13	15	57.48	3.52 ± 1.52 (range 0.13 – 7.13)	437.9	29.19 ± 19.44 (range 2.7-58.0)
14	3	7.24	2.29 ± 0.31 (range 1.50 – 3.60)	34.5	11.5 ± 5.5 (range 6.3 – 19.1)
15	4	9.0	2.14 ± 1.16 (range 0.48 – 3.45)	101.9	25.47±20.71 (range 2.3 – 56.0)
17	28	41.24	1.19 ± 0.45 (range 0.13 – 3.13)	198.0	6.74 ± 3.44 (range 2.3 – 15.8)
20	7	28.06	4.01 ± 1.26 (range 2.08 – 6.15)	178.9	25.56 ± 9.5 (range 10.1 – 40.5)

Of 23 nests selected for the study, seven experienced at least one flood (Fig. 1b, 1c, 1d), representing around 30% of all nests. The number of floods ranged from 2 (nest 6) to 58 events (nest 12), with flood duration varying from 0h10 to 7h50, and water depth level fluctuating between 2.30 cm and 69.00 cm (Table 1). Cumulative flood durations ranged from a minimum of 3h12 (nest 6) to a maximum of 279h30 (nest 12). Cumulative flood water depth level were lowest in nest 6 (21.10 cm) and highest in nest 12 (2549.30 cm). 45 % of floods exceeded 35 cm, assumed to fill the entire incubation chamber, 22 % between 10.00 cm and 35.00 cm, and 33 % below 10.00 cm. 25 % of floods lasted more than 6h, 33 % between 3h and 6h, and 42% less than 3h. Note that flood water depth level is strongly correlated with flood duration ($\rho=0.90$, $p>0.001$).

3.3. Marine weather condition during nest flooding

To understand the origin of the flooding that the nests may have experienced, we need to look at the marine weather conditions at the time of the pressure peaks measured in the nests (Fig.2). Flooding occurred when tide levels averaged 3.18 ± 0.80 m, with average H_s of 0.36 ± 0.15 m. In the case of nest 6, the two flooding peaks occurred during westerly winds, with speeds of between 2 m.s^{-1} and 4 m.s^{-1} . The first flood was recorded on April 3, 2022, with a water depth level of 5.00 cm, corresponding to a water level of 3.70 m, and a H_s of 0.41 m. The second flood was recorded on April 18, 2022, with a water depth level of 16.20 cm, at a water level of 4.05 m and an H_s of 0.34 m.

Nest 12 experienced 58 floods with water depth level ranging from 4.10 cm to 69.00 cm, between 0h10 and 7h50, during westerly or southeasterly winds, and then mainly during spring tides, when H_s ranged from 0.23 m to 0.58 m. Some floods averaging a water depth level of 50.00 cm occurred with water levels below 3.00 m (e.g. May 30, 2022 and June 3, 2022). Floods of lesser water depth level were also recorded, but with higher water levels.

Nest 13 experienced 15 floods lasting between 1h52 and 3h52, when the water level was measured between 3.25 m and 4.15 m, with H_s between 0.32 m and 0.70 m, and when the wind direction varied from east to northwest. 7 floods exceeded a water depth level of 40.00 cm at water levels between 3.64 m and 4.15 m, with one flood reaching a maximum water depth level of 58.00 cm on May 18, 2022, at a H_s of 0.70 m and a water level of 3.64 m.

Nest 14 recorded 3 floods with water depth level ranging from 6.30 cm to 19.00 cm of variable duration, between 1h53 and 3h10, when water levels were between 3.64 m and 3.74 m. The largest flood occurred on April 19, 2022, with a water depth level of 19.00 cm, when the water level was 3.73 m, and a H_s of 0.32 m. A flood with a similar water level of 3.73 m occurred on May 18, 2022, with a water depth level of 9.00 cm in the nest and a H_s of 0.58 m.

Nest 15 has experienced two major floods and two of very low water depth level. The first major flood occurred on April 17, 2022 with a water depth level of 42.00 cm for a duration of 3h13, when the sea level was at 4.11 m and the H_s reached 0.55 m. The wind blew from the west at a speed of 4.03 m.s^{-1} . The second major flood occurred on May 18, 2022, when the water level was 3.74 m, with a H_s of 0.60 m. The wind was also from the west, blowing at 4.03 m.s^{-1} . The other two low- water depth level floods (3.00 cm) occurred when water levels were below 3.70 m and H_s between 0.43 m and 0.79 m.

Nest 17 experienced a significant number of floods (28), but flood durations and water depth levels remained below 15.00 cm and durations below 3h. Water levels recorded at the time of flooding ranged from 0.41 m to 4.11 m, and Hs were between 0.04 m and 0.54 m. The longest flooding occurred at 3h13 with a water depth level of 8.00 cm, when the water level was 2.69 m, followed by an Hs of 0.25 m. The largest flood in terms of water depth level was 0.10 m for a duration of 0h25, and occurred when the water level was 2.59 m, with a Hs of 0.25 m.

Nest 20 recorded 7 floods with water depth levels ranging from 17.00 cm to 40.00 cm, lasting between 2h08 and 6h15, when water levels were between 3.11 m and 4.11 m and Hs between 30.00 cm and 58.00 cm. The most significant flooding in terms of water depth level occurred on April 17, 2022, when the water level was 4.11 m, Hs 0.54 m and the wind was from the west, blowing at a speed of 4.53 m.s⁻¹.

During these floods, no rain was recorded, except for two floods at Nest 15 where 0.2 mm fell.

3.4. Environmental features

Nests that experienced at least one flood during their incubation period were significantly lower in elevation and maximum elevation than nests that were not flooded (Table 2). The average elevation of flooded nests was 2.72 m, compared with 3.08 m for non-flooded nests. Nest 12 is located at the lowest elevation of all nests (2.08 m). For non-flooded nests, the lowest altitude recorded was 2.81 m. The maximum elevation is similar for non-flooded nests, and the distance from the berm was 0 m. Maximum elevation for non-flooded nests ranged from 2.89 m to 3.74 m. The average and maximum slopes are 10.76° for flooded nests and were not significantly lower from those of non-flooded nests. Overall, 65 % of nests studied were placed by females at an altitude of less than 3.00 m.

Cumulative duration and water depth level are negatively correlated with elevation ($\rho=-0.65$, $p<0.001$ and $\rho=-0.65$, $p<0.001$ respectively), maximum elevation ($\rho=-0.77$, $p<0.001$ and $\rho=-0.77$, $p<0.001$ respectively) and distance from the berm ($\rho=-0.54$, $p=0.008$ and $\rho=-0.54$, $p=0.008$ respectively). Finally, there was no significant correlation between duration and cumulative flood water depth level with mean slope ($\rho=-0.25$, $p=0.26$ and $\rho=-0.25$, $p=0.26$ respectively) and maximum slope ($\rho=-0.31$, $p=0.14$ and $\rho=-0.31$, $p=0.14$ respectively).

Table 2 : Nests that had experienced at least one flood were classified as "flooded" and the other nests as "non-flooded". The table describes the differences in beach morphological characteristics between the two categories, followed by the results of the Wilcoxon tests between the two categories.

	Flooded	Not flooded	Mean comparison
Elevation (m)	2.72 ± 0.30 (range = 2.08 – 3.03)	3.08 ± 0.26 (range = 2.81 – 3.74)	W= 15, $p=0.002$
Elevation maximum (m)	2.72 ± 0.30 (range = 2.08 – 3.03)	3.26 ± 0.24 (range = 2.89 – 3.74)	W= 4, $p>0.001$
Slope mean (°)	10.76 ± 0.89 (range = 10.08 – 12.70)	12.46 ± 3.32 (range = 9.12 – 19.55)	W= 36, $p=0.09$
Slope maximum (°)	10.76 ± 0.89 (range = 10.08 – 12.70)	12.89 ± 3.35 (range = 9.49 – 19.55)	W= 32, $p=0.06$
Distance to berm (m)	0	2.44 ± 3.03 (range = 0 – 9.00)	W= 21 $p=0.005$

3.5. Embryonic mortality during nest inundation

Figure 3 shows the graphs of embryonic mortality, and in particular the survival fraction for each nest that underwent at least one inundation, with the water depth level of the inundations as a function of incubation days. Only nest 6 recorded an emergence where 17% of the eggs left the nest, and 3 nests had a few hatchlings (nests 6,14,17) but none emerged. For nest 6, 24 % of embryos died between days 1 and 6, when a flood of 1h17 and 0.05 m was recorded, followed by a loss amounting to 13 % of eggs between days 10 and 16, with no measured flooding. Between days 16 and 30, a loss of 4 % of eggs was recorded, although a flood occurred on day 22 of incubation. From day 30 onwards, mortality fell, with a loss of 40 % of eggs up to day 62, corresponding to emergence. Four emergences were found dead in the sand column.

100 % of embryos in nests 12 and 13 stopped developing at the start of the incubation period, i.e. between the first and 6th day of incubation. During these first days, nest 12 received 7 floods ranging from 0.05 m to 0.57 m, with durations varying between 0h58 and 6h47, while nest 13 underwent 2 floods of 16.00 cm and 3.00 cm water depth level, lasting 3h16 and 1h24 respectively.

Nest 14 recorded a loss of 25 % of eggs between the first and 7th day of incubation, with no flooding noted. A flood occurred on incubation day 8, followed by a progressive loss of 20 % of eggs up to incubation day 20. A second flood occurred on incubation day 26, and between incubation days 23 and 26, 7 % of eggs died. This was followed by a sharp drop between days 39 and 50, when 28 % of eggs stopped developing. No emergences were recorded in this nest. A flood was recorded on the 54th day of incubation, with a water depth level of 9.00 cm and a duration of 1h30, assumed between hatching and emergence. Seven hatchlings were found dead during excavation.

Nest 15 suffered a loss of 22 % from day 1 to day 6 of incubation, then another major loss between days 11 and 16 with a loss of 14 %, with no measured flooding. Flooding occurred on day 21 of incubation, but no egg loss was observed. However, a rise in mortality was noted from the 36th day of incubation, when 30 % of eggs died, to reach 0 % hatching at the end of incubation.

Nest 17 loses 20 % of its eggs between day 1 and day 7. Little mortality is measured between day 7 and day 40 (5 %). From the 40th day of incubation, 23 % of eggs stop developing. 50 eggs hatch in this nest, but none emerge before the 70th day. Flooding is concentrated between the 19th and 40th day of incubation, then between the 52nd and 56th day of incubation, never exceeding 10.00 cm in water depth level.

Nest 20 lost 53 % of its eggs between days 1 and 5, but no flooding was recorded during this period. Subsequently, a progressive mortality gradient 31 % of eggs died between days 6 and 16. Two floods were recorded on days 7 and 10 of incubation, at a water depth level of 24.00 cm and 40.00 cm, and lasting 2h31 and 6h15 respectively. Then, between days 16 and 23 of incubation, 8 % of eggs died, and 5 % between days 23 and 28. During this period, 2 floods were recorded with water depth levels of 17.00 cm and 35.00 cm, lasting 2h08 and 5h19 respectively. Then, 9 % of eggs died between the 40th and 50th day of incubation. A flood of 28.00 cm lasting 4h25 was recorded.

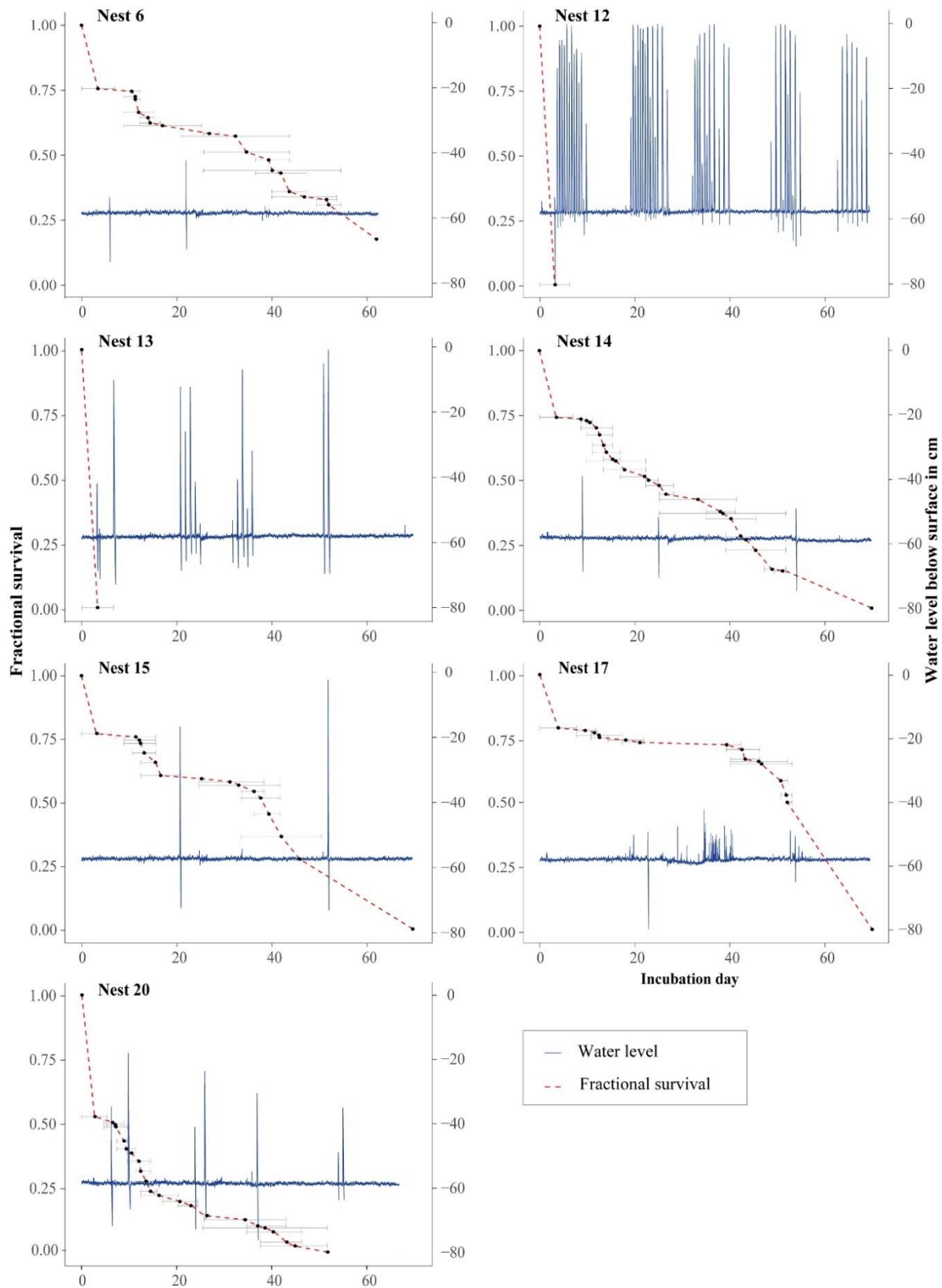


Figure. 3. Graphs represent embryo survival fraction and flooding water depth level as a function of incubation days. The seven nests that received at least one flood are shown. The last point on the graphs represents emergence success. The survival fraction plotted in the foreground and background combine NA data and emergences that died in the sand column, where this is the case.

To refine the analysis of embryo survival curves for flooded nests, Figure 4 shows the average survival fraction as a function of incubation days for both flooded and non-flooded nests. Flooded nests all experience high mortality in the first few days (20 % to 100 %), a pattern not found in non-flooded nests except for nest 9, where 15 % of embryos died in the first few days of incubation. A second slope of mortality can be seen between the 7th and 18th day for all flooded nests, with a loss of between 12 % and 29 %, and for the 17th nest in particular, 3 %. This was followed by a period of low mortality (between 2 % and 13 %) between the 18th and 37th day of incubation, corresponding to the second third of development. This was followed by a new slope of mortality, with 10 % to 28 % of embryos dying from the 37th day of mortality until the supposed hatching.

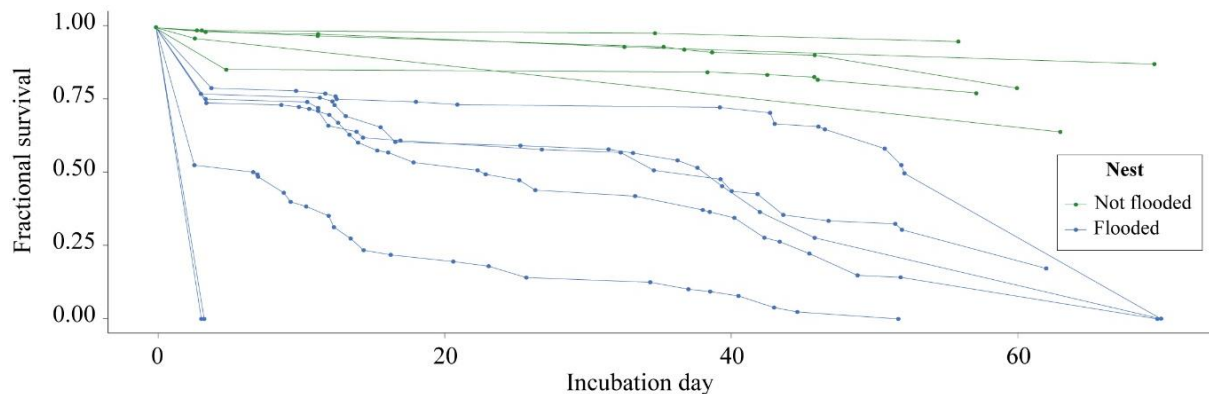


Figure. 4. Embryonic survival fraction of nests, divided into two categories: flooded and non-flooded nests.

3.6. Emergence and hatching success

The average hatching success for flooded nests is 10% (range 0-47 %), significantly lower than the hatching success of non-flooded nests ($W=0$, $p<0.001$), averaging 88 % (range 63-100 %). With regard to emergence success, the average percentage for flooded nests was less than 1% (range 0-17 %), significantly lower than for non-flooded nests ($W=0$, $p<0.001$), which averaged 85% (range 65-100 %). Finally, only one of the flooded nests emerged, and only 3 nests had a few hatchlings between 8 and 50 newborns.

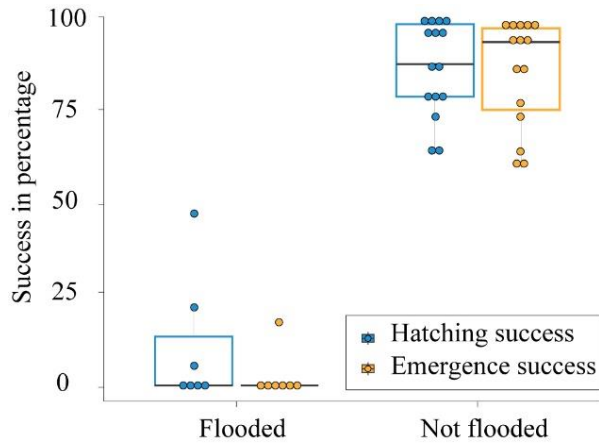


Figure. 5. Boxplot of hatching and emergence success of flooded (n= 7) and non-flooded nests (n=15).

Cumulative water depth level, cumulative duration and number of floods are negatively correlated with emergence success ($\rho = -0.80$, $p < 0.001$, $\rho = -0.80$, $p < 0.001$, $\rho = -0.80$, $p > 0.001$, respectively), and with hatching success ($\rho = -0.80$, $p < 0.001$, $\rho = -0.80$, $p < 0.001$, $\rho = -0.80$, $p < 0.001$, respectively) (Fig.6a, 6b, 6c). According to the graph, beyond 20.00 cm of cumulative inundation, 5h of cumulative inundation and a number of inundations equal to or greater than 2, emergence success is zero. Note that one nest (nest 17) had a hatching success rate of almost 50 % despite 23 floods, and a cumulative flood duration of over 30h, then a cumulative water depth level of over 160cm.

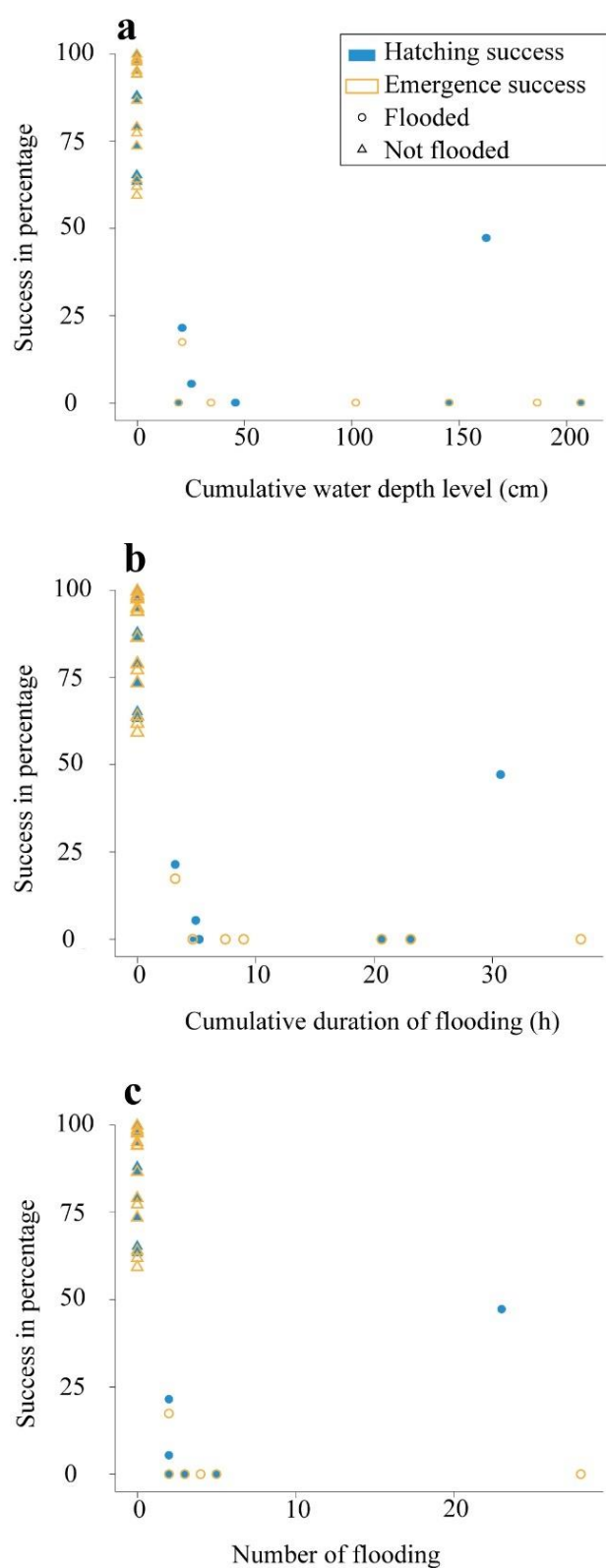


Figure. 6. Graphs of emergence and hatching success of flooded and non-flooded nests, a) as a function of cumulative water depth level of flooding in centimeter b) as a function of cumulative flood duration in hours (decimal hours), c) and as a function of number of flooding.

3.7. Temperature in nest

The mean temperature of the flooded nests was 28.97°C (sd=0.89, range = 24.45 - 31.78) and significantly lower (Welch=-336, $p<0.001$) than the mean temperature of the inundated nests of 29.96°C (sd=1.63, range = 25.32 - 34.27). The temperature values recorded in the flooded nests remained within the optimum range for embryonic development (Fig. 7).

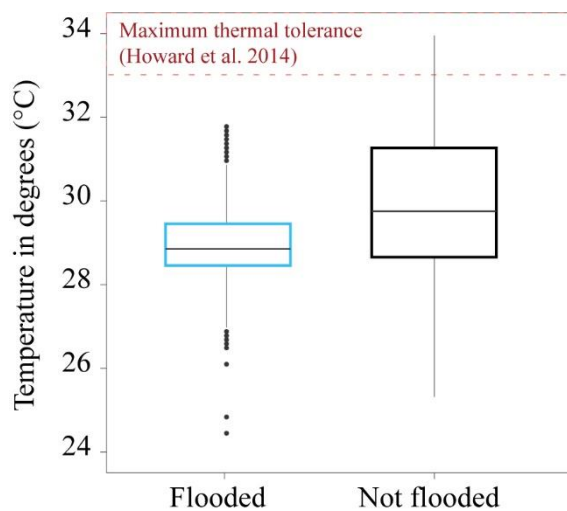


Figure. 7. Boxplot of temperatures recorded in flooded and non-flooded nests. Temperatures were averaged by taking the temperature between egg deposition and excavation for nests that did not hatch, and then between egg deposition and emergence for nests that did hatch.

4. Discussion

The results suggest that nests found to be flooded appear to have suffered embryonic mortality. To better understand our results, we will first discuss and analyze the origin of flooding and variability among nests, and then try to understand the effects of flooding on hatchling and emergence success.

4.1. Origins of flooding

On the Grande Saziley beach, 30 % of the nests included in the study had experienced at least one flood, where the water level depth and duration varied greatly both between and within nests. During the incubation period of the nests studied, marine weather conditions

proved to be consistent with seasonal norms (Jeanson 2009; Jeanson *et al.* 2013) and no particularly energetic phenomena were noted. The results showed that flooding was mainly caused by high tides at spring tide, and secondarily by waves. Finally, during intense rainfall events such as those recorded in April 2022, no pressure peaks were recorded on any of the nests in the study, a factor therefore not responsible for the flooding of nests in this case study. However, this is a non-negligible factor that can cause embryonic mortality, particularly during extreme rainfall (Kraemer and Bell 1980).

Flooding of a nest does not always occur once the wave run-up has reached the nest. Five nests were reached by wave run-up on May 16, 2022 (for example nest 10; Fig.8a), but no pressure peaks were recorded, and the nests had emergence successes of between 62 % and 98 %. This finding highlights the fact that a nest submerged by swash uprush does not necessarily undergo subterranean flooding. Caut *et al.* (2010) also noted that some nests were washed by overwash but had high rates of successful emergence. Subterranean flooding of the nest is likely to occur when the water table reaches the bottom of the nest. The water table rises progressively as the tide rises and the swash and wave run-up water gradually infiltrates the sand until it reaches saturation point (Nielsen 1990; Gourlay 1992; Raubenheimer *et al.* 1999; Masselink *et al.* 2011). Infiltration of the water table depends on the slope of the beach and the properties of the sediments, which determine porosity and permeability of the beach sand and so horizontal flow velocity (Nielsen 1990; Gourlay 1992; Kasenow 2002; Hsieh *et al.* 2015; Ravindran *et al.* 2023). However, Ravindran *et al.* (2023) revealed that tidal parameters have a dominant influence on the dynamics of the water table on the beach. In our case, rainfall was not sufficient to raise the water table during the measurement period.

4.2. Variability of flooding characteristics between nests

Elevation appears to be a significant factor, as flooded nests tend to be located at substantially lower elevations. Furthermore, nearly all non-flooded nests were positioned behind the berm, which serves as a barrier against run-up, thus protecting the nests. While certain nests exhibited lower elevations than flooded nests, they also demonstrated higher maximum elevations, supporting the notion of the berm's protective role, as described in the literature (Baldock *et al.* 2005). However, the berm is a morphological product of the wave-constructed swash zone, a space whose boundaries are therefore evolving in relation to hydrodynamic conditions.

Although during this period it played a barrier role, this may not be the case permanently (Masselink and Puleo 2006).

Flooding in the nests does not always occur at the same time for all nests. Beach morphology does not appear to be solely responsible for the variations in flooding between nests. It is possible that, due to the variation in wind direction, a particular hydrodynamism occurs on the flat, where certain areas experience greater water and wave heights and, in this sense, a shore jet that rises further up the beach. According to our results, there are no particularly salient elements such as wind direction or speed, H_s or T_p that could explain why, during certain periods, some nests will be more exposed to flooding than others. Further studies should be carried out to better understand these differences in nest occurrence. The presence of headlands can play a protective role for leeward shores and create a gradation of residual energy along the beach through wave refraction (Klein et al. 2002; Daly et al. 2014; Fellowes et al. 2019, 2022).

The duration and water depth level of the flooding varied greatly from one nest to another, as well as within individual nests. Indeed, depending on the nest's position on the beach and hydrodynamic conditions, the nest will be in the swash zone for varying lengths of time, and thus saturated with water. For example, nest 12 was positioned lowest on the beach and often found itself in the wave breaking zone during high tides (Fig. 8b), and as such, experienced the highest number of floods. However, some durations are questionable. Flooding lasting over 7 hours was recorded in some nests (nests 12 and 13), whereas the run-up and tide did not reach the nests for 7 hours. As previously explained, the water table follows the oscillations of the tidal cycle, but the water table rises faster than it falls (Duncan 1964; Nielsen 1990; Masselink et al. 2011). On a rising tide, the water table follows the rise in tide level. When the tide recedes, the water table follows the sea level at the same speed initially, gradually slowing down, resulting in the formation of a seepage face. During low tide, the water table continues to fall (Duncan 1964; Nielsen 1990; Masselink et al. 2011).

So, even if the tide goes out, the nests remain flooded. The greater the water depth level of flooding, the longer it takes for the water to drain away from the flow zone, as shown by the strong correlation between the two. However, one nest stands out from the others: nest 17 showed a significant number of floods, but of low water depth level and duration, and out of step with the tides. Water regularly stagnated above the nest (Fig. 8c). During excavation of the nest, digging out the chamber to recover the eggs was extremely difficult because the substrate,

a mixture of clay and sand, was very compacted. Around fifty hatchlings were found trapped in the chamber, unable to get out due to the very hard sand on a layer of around 20 cm. As a result, the flooding was probably of lesser magnitude, due to the difficulty of water infiltration in this sub-layer.



Figure. 8. The photos were taken on May 16, 2022 on Grande Saziley. a) Nests 6,14,10,20,13, located to the north-east of the beach, b) nest 12, c) nest 17 where you can see the layer of fine material on top of the sand, in the flooded area.

4.3. Impact of sea water flooding on hatching success and emergence

Our results show that hatching success and emergence of the flooded nests averaged 10% and 1% respectively and was therefore significantly lower than that of the non-flooded nests. This suggests that nest flooding is an important mortality factor for green turtle during incubation. Thus, although there is great variability in the number, water depth level and duration of floods, it would appear that after 2 floods of significant water depth level (+35.00 cm), or a cumulative duration of 5 hours of flooding, we systematically observed no embryonic survival. What's more, the entire nest would be lost following a 15.00 cm flood in the first few days of incubation. Compared with laboratory studies, mortality is higher under natural conditions. Pike et al. 2015 reported a 30% loss of green turtle eggs following a 6-hour saltwater flood.

Our results also showed that in the early stages (days 0 to 5) and the third stage of incubation (days 18 to 37), a high percentage of mortality was recorded in nests (20% to 100% and 10% to 28% respectively), although the characteristics of occurrence, water level depth and duration of flooding are different. When the nest is flooded, excessive water content may lead mortality via two factors.

Firstly, it can prevent or reduce gas exchange (O_2 and CO_2), which is necessary for embryo development (Ackerman and Prange 1972; Ackerman 1977). Under normal conditions, oxygen consumption increases progressively during embryo development and stabilizes at the end of incubation (Prange and Ackerman 1974; Ackerman 1977). Embryos have a limited metabolism in the first third of development (Miller 1985) and oxygen demand is low (Ackerman 1980; Chen et al. 2010; Booth et al. 2020). During the second half of development, growth is more rapid (Miller 1985) and oxygen demand increases progressively until it reaches maximum levels at the end of incubation (Ackerman 1980; Clusella Trullas and Paladino 2007; Booth et al. 2020), also depending on the size of the clutch (Chen et al. 2010). O_2 and CO_2 move through the sand by diffusion, depending on grain size and water content (Mortimer 1990). Excessive water content can therefore asphyxiate embryos and eventually lead to their death (Foley et al. 2006; Limpus et al. 2020), depending on the duration and frequency of these floods (Pike et al. 2015; Limpus et al. 2020). Thus, depending on the stage of development of the sea turtle embryo, the sensitivity of the embryos to flooding would not be the same (Whitmore and Dutton 1985; ÖZDEMİR et al. 2008; Caut et al. 2010; Limpus et al. 2020), which is corroborated by our results.

The other factor is increased salinity in the flooded nest. Embryos would not be tolerant to excessive salinity during their development. This would slow their growth or cause their death (McGehee 1979). Eggs would be less able to absorb water and cell metabolism would be disrupted (Bustard and Greenham 1968). This tolerance to salinity would also depend on the stage of development. According to Booth *et al.* (2020) and Limpus *et al.* (2020), the mortality recorded in the first few days of incubation is not due to low partial oxygen pressures, but rather to the disruption of osmotic gradients caused by flooding.

However, some nests did not experience any flooding, and yet an eggs loss of 20% to 25% was recorded. Next, we can note that there is no instantaneous mortality of embryos following flooding. This raises the question of whether nest flooding is ultimately solely responsible for embryonic mortality. Goforth & Carthy (2022) studied gases fluxes (CO₂) in sand as a function of tidal amplitude fluctuations. They demonstrate that tidal fluctuations distribute CO₂ and O₂ to the sand and thus to the nests. At high tide, nests located close to the water table would experience a significant CO₂ surge, and at low tide, a significant amount of O₂ is brought into the nests. We can suggest from their results that nests closer to the tide line, as in the case of "flooded" nests, have limited O₂ availability on rising tides. During the third stage of development, a period of high water is recorded, so the embryos may have lacked oxygen during this period, when they are more sensitive to the reduced availability of oxygen for respiration.

Besides, temperature is a determining factor in embryonic development, where development takes place within a restricted range of values (McGehee 1979; Ackerman 1997; Miller 1997; Howard *et al.* 2014) and could have been the cause of mortality in our case study. We found that the temperature was significantly lower than in the non-flooded nest. This finding is corroborated by McGehee (1979). However, the temperature ranges recorded in the flooded nests did not reach the optimum limits for egg development (33°C to 35°C for green turtle according to Howard *et al.*, (2014))(Fig. 7).

Nevertheless, in addition to incubation conditions, it is important not to overlook the influence of the parental origin of the clutch, particularly the mother's, on hatching success and on newborns' morphology (Booth *et al.* 2013; Tezak *et al.* 2020). Indeed, apart from the genes she passes on to her offspring and the genetic structure of the population to which she belongs (Bowen and Karl 2007), the mother's environment and phenotype (e.g., nutrient availability,

general state of health, exposure to environmental pollutants) also have an impact on the egg-laying phenotype (Wallace *et al.* 2007; Merwe *et al.* 2010).

Conclusion & perspectives

In the context of widespread sea-level rise, measuring the impact of flooding on embryonic development and quantifying nest loss through flooding at important sea turtle nesting sites appears to be a major issue, according to our results and those of Pike *et al.* (2015) and Limpus *et al.* (2020).

Our research has contributed to improve knowledges about the impact of flooding on embryonic development, as well as on hatching and emergence success. We have observed that flooding has a significantly impact on hatching and emergence success, as well as embryonic mortality, particularly during the first few days of incubation and during the third of development. However, not all fluctuations in embryonic mortality during the incubation period can be entirely attributed to flooding, indicating the need for further research on other factors involved. Our field observations revealed an increased sensitivity of embryos to flooding compared with laboratory studies. At our research site, Grande Saziley, one-third of the nests experienced flooding, leading to heightened mortality rates. To effectively evaluate this risk, it is crucial to understand the causes of flooding, enabling the development of targeted conservation strategies.

Firstly, the flooding of nests is underground and is probably due to fluctuations in the water table, associated with tidal oscillations. In this sense, a nest impacted by overwash may not be directly flooded. Therefore, for precise assessment of nest flooding at a nesting site, we recommend employing pressure sensors, which have proven effective, as supported also by the findings of Ware and Fuentes (2018). In the context of studies to predict areas exposed to flooding, it would be interesting to move on to models that are not based solely on run up but also take into account fluctuations in the water table in relation to hydrodynamic conditions. In this sense, the study of hydrodynamic conditions associated with the flooding of nests is indeed important. It seems essential to define the occurrence of flooding and to verify whether flooding is due to exceptional energy events or to normal agitation conditions. In our case study, the hydrodynamic conditions corresponded to seasonal norms. Hence, the risk of flooding emerges as a notable mortality factor for nests at the Grande Saziley site. Moreover, it is not uncommon,

especially in the dry season, for conditions of agitation to be more energetic, potentially leading to a greater number of flooded nests. In fact, Leal-Alves et al. (2022) demonstrated the seasonal oscillation of the water table as a function of marine weather conditions. Our study also revealed that the nests' exposure to flooding is explained by their relatively low elevation position on the beach. The water level depth and duration of the flooding is largely explained by their position on the beach, but also probably by the asynchronism between the fluctuation of the tide and the lowering of the water table, which is slower during the ebb tide. However, elevation is not the only factor that prevents us from identifying a limit elevation for protecting nests from flooding. Other unconfirmed factors seem to be at work. For example, predictive models should not be limited to beach morphology, which seems to be more complex than that. However, this factor needs to be monitored, particularly in the context of rising sea levels, where beaches may have to change. In our study, the morphological responses of beaches to subsidence are not yet fully understood, and studies on the topographical monitoring of beaches must continue.

Our results are also similar to Foley et al. (2006) and Caut et al. (2010), who recorded 38.9% and 40% of nests flooded respectively. According to Wood and Bjørndal (2000), females tend to lay their eggs high enough to avoid losing the nest to erosion during high tides, but close enough to limit the risk of desiccation and predation. This raises questions about the nest site selection of females with this type of result. In the case of our study, it is currently difficult to associate these floods with the subsidence of the island, as we have no previous data. Further studies are needed to confirm whether there is a major risk of flooding on the beach before conservation measures are taken (e.g. relocation). Our study may also not be representative of the annual distribution of nests on the beach, and further investigations are needed to confirm this. Our study demonstrates the importance of carrying out experiments in the field, as our results indicate that the embryos are more sensitive to flooding than under controlled conditions. However, these two approaches are complementary and provide a better understanding of the different processes.

Acknowledgement

We would like to thank the Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte (DEALM) and the Parc Naturel Marin de Mayotte (Office Français pour la Biodiversité) for funding this project. We would also like to express our gratitude to the

University of Mayotte for the substantial resources it made available to us. We would like to thank associations Les Naturalistes de Mayotte and Oulanga Na Nyamba for their help in the field. We would also like to thank Matthew Ware for his invaluable advice in analyzing the results.

References

- Ackerman R (1997) The nest environment and the embryonic development of sea turtles. *The Biology of Sea Turtles*
- Ackerman RA (1977) The respiratory gas exchange of sea turtle nests (*Chelonia*, *Caretta*). *Respiration Physiology* 31:19–38. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(77\)90062-7](https://doi.org/10.1016/0034-5687(77)90062-7)
- Ackerman RA (1980) Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *American Zoologist* 20:575–583. <https://doi.org/10.1093/icb/20.3.575>
- Ackerman RA, Prange HD (1972) Oxygen diffusion across a sea turtle (*Chelonia mydas*) egg shell. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Physiology* 43:905–909. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(72\)90162-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90162-4)
- Baldock TE, Hughes MG, Day K, Louys J (2005) Swash overtopping and sediment overwash on a truncated beach. *Coastal Engineering* 52:633–645. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2005.04.002>
- Bayard TS, Elphick CS (2011) Planning for Sea-Level Rise: Quantifying patterns of saltmarsh sparrow (*Ammodramus Caudacutus*) nest flooding under current sea-level conditions. *Auk* 128:393–403. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10178>
- Bellard C, Leclerc C, Courchamp F (2014) Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. *Global Ecology and Biogeography* 23:203–212. <https://doi.org/10.1111/geb.12093>
- Bladow RA, Milton SL (2019) Embryonic mortality in green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtle nests increases with cumulative exposure to elevated temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 518:151180. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151180>
- Booth DT, Archibald-Binge A, Limpus CJ (2020) The effect of respiratory gases and incubation temperature on early stage embryonic development in sea turtles. *PLoS ONE* 15:1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233580>
- Booth DT, Feeney R, Shibata Y (2013) Nest and maternal origin can influence morphology and locomotor performance of hatchling green turtles (*Chelonia mydas*) incubated in field nests. *Mar Biol* 160:127–137. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2070-y>
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, et al (2007) Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endangered Species Research* 3:273–282. <https://doi.org/10.3354/esr00053>
- Bowen BW, Karl SA (2007) Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology* 16:4886–4907. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03542.x>
- Brander RW, Kench PS, Hart D (2004) Spatial and temporal variations in wave characteristics across a reef platform, Warraber Island, Torres Strait, Australia. *Marine Geology* 207:169–184. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.03.014>

- Bustard HR, Greenham P (1968) Physical and chemical factors affecting hatching in the green sea turtle, *Chelonia Mydas* (L.). *Ecology* 49:269–276. <https://doi.org/10.2307/1934455>
- Casella E, Rovere A, Pedroncini A, et al (2016) Drones as tools for monitoring beach topography changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Geo-Marine Letters* 36:151–163. <https://doi.org/10.1007/s00367-016-0435-9>
- Caut S, Guirlet E, Girondot M (2010) Effect of tidal overwash on the embryonic development of leatherback turtles in French Guiana. *Marine Environmental Research* 69:254–261. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.11.004>
- Cedillo-Leal C, Simoncini MS, Leiva PML, et al (2017) Eggshell structure in Caiman *latirostris* eggs improves embryo survival during nest inundation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:20162675. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2675>
- Cesca S, Letort J, Razafindrakoto HNT, et al (2020) Drainage of a deep magma reservoir near Mayotte inferred from seismicity and deformation. *Nature Geoscience* 2020 13:113:87–93. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0505-5>
- Charroux S, Jeanson M, Morisseau S, Pennober G (2024) Seasonal morphodynamics of fringing reef pocket beaches and responses to rapid vertical tectonic movements. *Journal of Coastal Research* 40:31–50. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-23-00021.1>
- Chen CL, Wang CC, Cheng IJ (2010) Effects of biotic and abiotic factors on the oxygen content of green sea turtle nests during embryogenesis. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 180:1045–1055. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0479-5>
- Clusella Trullas S, Paladino FV (2007) Micro-environment of olive ridley turtle nests deposited during an aggregated nesting event. *Journal of Zoology* 272:367–376. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00277.x>
- Daly CJ, Bryan KR, Winter C (2014) Wave energy distribution and morphological development in and around the shadow zone of an embayed beach. *Coastal Engineering* 93:40–54. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2014.08.003>
- Daniels RC, White TW, Chapman KK (1993) Sea-level rise: Destruction of threatened and endangered species habitat in South Carolina. *Environmental Management* 17:373–385. <https://doi.org/10.1007/BF02394680>
- Duncan JR (1964) The effects of water table and tide cycle on swash-backwash sediment distribution and beach profile development. *Marine Geology* 2:186–197. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(64\)90039-8](https://doi.org/10.1016/0025-3227(64)90039-8)
- Fellowes TE, Vila-Concejo A, Gallop SL (2019) Morphometric classification of swell-dominated embayed beaches. *Marine Geology* 411:78–87. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.02.004>
- Fellowes TE, Vila-Concejo A, Gallop SL, et al (2022) Wave shadow zones as a primary control of storm erosion and recovery on embayed beaches. *Geomorphology* 399:108072. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2021.108072>

- Ferns PN (2009) Bird life of coasts and estuaries. Cambridge University Press, Cambridge
- Fish MR, Côté IM, Gill JA, et al (2005) Predicting the impact of sea-level rise on Caribbean sea turtle nesting habitat. *Conservation Biology* 19:482–491. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00146.x>
- FitzGerald DM, Fenster MS, Argow BA, Buynevich IV (2008) Coastal impacts due to sea-level rise. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 36:601–647. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.35.031306.140139>
- Foley AM, Peck SA, Harman GR (2006) Effects of sand characteristics and inundation on the hatching success of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) clutches on low-relief mangrove islands in Southwest Florida. *Chelonian Conservation and Biology* 5:32–41
- Fuentes MMPB, Limpus CJ, Hamann M, Dawson J (2010) Potential impacts of projected sea-level rise on sea turtle rookeries. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20:132–139. <https://doi.org/10.1002/aqc.1088>
- Galbraith H, Jones R, Park R, et al (2002) Global climate change and sea level rise: Potential losses of intertidal habitat for shorebirds. *cowa* 25:173–183. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2002\)025\[0173:GCCASL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2002)025[0173:GCCASL]2.0.CO;2)
- Gerlach J (2010) Climate change, species extinctions and ecosystem collapse. *Phelsuma*
- Girondot M, Kaska Y (2014) A model to predict the thermal reaction norm for the embryo growth rate from field data. *Journal of Thermal Biology* 45:96–102. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.08.005>
- Goforth KM, Carthy RR (2022) Tidally-driven gas exchange in beaches: Implications for sea turtle nest success. *Journal of Coastal Research* 38:523–537. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-21-00082.1>
- Gourlay MR (1992) Wave set-up, wave run-up and beach water table: Interaction between surf zone hydraulics and groundwater hydraulics. *Coastal Engineering* 17:93–144. [https://doi.org/10.1016/0378-3839\(92\)90015-M](https://doi.org/10.1016/0378-3839(92)90015-M)
- Grandin R, Beauducel F, Peltier A, et al (2019) Surface deformation during the 2018-19 Mayotte seismo-volcanic crisis from GNSS, synthetic aperture radar and seafloor geodesy. *American Geophysical Union* 2019:V52D-03
- Greenberg R, Elphick C, Nordby JC, et al (2006) Flooding and predation: trade-offs in the nesting ecology of tidal-marsh sparrows. *Studies in Avian Biology* 96–109
- Hastings WK (1970) Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* 57:97–109. <https://doi.org/10.1093/biomet/57.1.97>
- Howard R, Bell I, Pike DA (2014) Thermal tolerances of sea turtle embryos: Current understanding and future directions. *Endangered Species Research* 26:75–86. <https://doi.org/10.3354/esr00636>

- Hsieh P-C, Hsu H-T, Liao CB, Chiueh P-T (2015) Groundwater response to tidal fluctuation and rainfall in a coastal aquifer. *Journal of Hydrology* 521:132–140. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.11.069>
- Hunter EA, Nibbelink NP, Alexander CR, et al (2015) Coastal vertebrate exposure to predicted habitat changes due to sea level rise. *Environmental Management* 56:1528–1537. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0580-3>
- Jeanson M (2009) Morphodynamique du littoral de Mayotte, des processus au réseau de surveillance. Université du littoral côte d'opale 353
- Jeanson M, Anthony EJ, Charroux S, et al (2021) Detecting the effects of rapid tectonically induced subsidence on Mayotte Island since 2018 on beach and reef morphology, and implications for coastal vulnerability to marine flooding. *Geo-Marine Letters* 41:1–10. <https://doi.org/10.1007/s00367-021-00725-4>
- Jeanson M, Anthony EJ, Dolique F, Aubry A (2013) Wave characteristics and morphological variations of pocket beaches in a coral reef-lagoon setting, Mayotte Island, Indian Ocean. *Geomorphology* 182:190–209. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.013>
- Kasenow M (2002) Determination of hydraulic conductivity from grain size analysis. Water Resources Publication
- Kench PS, Brander RW, Parnell KE, McLean RF (2006) Wave energy gradients across a Maldivian atoll: Implications for island geomorphology. *Geomorphology* 81:1–17. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2006.03.003>
- Klein AH da F, Filho LB, Schumacher DH (2002) Short-term beach rotation processes in distinct headland bay beach systems. *Journal of Coastal Research* 18:442–458
- Kraemer JE, Bell R (1980) Rain-induced mortality of eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) on the Georgia coast. *Herpetologica* 36:72–77
- Laird AK (1964) Dynamics of tumour growth. *Br J Cancer* 18:490–502
- Leal-Alves DC, Weschenfelder J, Gonzaga BA, et al (2022) Seasonal water table dynamics and effects of a rising sea-level in the low-lying sandy coast of Cassino Beach, southern Brazil. *Regional Studies in Marine Science* 50:102157. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102157>
- Lemoine A, Briole P, Bertil D, et al (2020) The 2018-2019 seismo-volcanic crisis east of Mayotte, Comoros islands: Seismicity and ground deformation markers of an exceptional submarine eruption. *Geophysical Journal International* 223:22–44. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa273>
- Limpus CJ, Miller JD, Pfaller JB (2020) Flooding-induced mortality of loggerhead sea turtle eggs. *Wildlife Research*. <https://doi.org/10.1071/WR20080>
- Lolavar A, Wyneken J (2020) The impact of sand moisture on the temperature-sex ratio responses of developing loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles. *Zoology* 138:125739. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2019.125739>

- Lowe RJ, Falter JL, Bandet MD, et al (2005) Spectral wave dissipation over a barrier reef. *Journal of Geophysical Research C: Oceans* 110:1–16. <https://doi.org/10.1029/2004JC002711>
- Lunney D, Barker J (2014) Survey of reptiles and amphibians of the coastal forests near Bega, NSW. *Australian Zoologist* 22:1–9. <https://doi.org/10.7882/AZ.1986.001>
- Martins S, Patino–Martinez J, Abella E, et al (2022) Potential impacts of sea level rise and beach flooding on reproduction of sea turtles. *Climate Change Ecology* 3:100053. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2022.100053>
- Masselink G, Hughes M G, Knight J (2011) Wave-dominated coastal environments - the shoreface, beaches and barriers. In: *Introduction to coastal processes & geomorphology*, Second. pp 211–266
- Masselink G, Puleo J (2006) Swash-zone morphodynamics. *Continental Shelf Research* 26:661–680. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2006.01.015>
- McGehee MA (1979) Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (*Caretta caretta caretta*), *Retrospective Theses and Dissertations*. 437.
- McGehee MA (1990) Effects of moisture on eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 46:251–258
- Menon S, Soberón J, Li X, Peterson AT (2010) Preliminary global assessment of terrestrial biodiversity consequences of sea-level rise mediated by climate change. *Biodivers Conserv* 19:1599–1609. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9790-4>
- Merwe JP van de, Hodge M, Whittier JM, et al (2010) Persistent organic pollutants in the green sea turtle *Chelonia mydas*: nesting population variation, maternal transfer, and effects on development. *Marine Ecology Progress Series* 403:269–278. <https://doi.org/10.3354/meps08462>
- Metropolis N, Rosenbluth AW, Rosenbluth MN, et al (1953) Equation of state calculations by fast computing machines. *The Journal of Chemical Physics* 21:1087–1092. <https://doi.org/10.1063/1.1699114>
- Miller (1985) Embryology of marine turtles. *Biology of the Reptilia* 14:269–328
- Miller J (1997) Reproduction in Sea Turtle. In: *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press
- Miller, J.D, Limpus CJ, Godfrey M (2003) Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching, and emergence of loggerhead turtles
- Miller JD, Mortimer JA, Limpus CJ (2017) A field key to the developmental stages of marine turtles (*Cheloniidae*) with notes on the development of *Dermochelys*. *Chelonian Conservation and Biology* 16:111–122. <https://doi.org/10.2744/CCB-1261.1>
- Monismith SG, Herdman LMM, Ahmerkamp S, Hench JL (2013) Wave transformation and wave-driven flow across a steep coral reef. *Journal of Physical Oceanography* 43:1356–1379. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-0164.1>

- Mortimer JA (1990) The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990:802. <https://doi.org/10.2307/1446446>
- Nielsen P (1990) Tidal dynamics of the water table in beaches. *Water Resources Research* 26:2127–2134. <https://doi.org/10.1029/WR026i009p02127>
- Oppenheimer M, Glavovic B, Hinkel J, et al (2019) Sea level rise and implications for low lying islands, coasts and communities. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate, Cambridge University Press. Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp 321–445
- Özdemir A, Turkozan O, Güçlü Ö (2008) Embryonic mortality in loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nests: A comparative study on Fethiye and Göksu delta beaches. *Turkish Journal of Zoology* 32:287–292. <https://doi.org/>
- Pike DA, Roznik EA, Bell I (2015) Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability. *Royal Society Open Science* 2:4–6. <https://doi.org/10.1098/rsos.150127>
- Prange HD, Ackerman RA (1974) Oxygen consumption and mechanisms of gas exchange of green turtle (*Chelonia mydas*) eggs and hatchlings. *Copeia* 1974:758. <https://doi.org/10.2307/1442689>
- Raftery AdrianE, Lewis StevenM (1995) The number of iterations, convergence diagnostics and generic Metropolis algorithms. In *Practical Markov Chain Monte Carlo*; Gilks, W.R., Spiegelhalter, D.J., Richardson, S., Eds.; Chapman and Hall: London, UK, 1995. In: *Practical Markov Chain Monte Carlo* ; Gilks, W.R., Spiegelhalter, D.J., Richardson, S., Eds.; Chapman and Hall. London, UK
- Raubenheimer B, Guza RT, Elgar S (1999) Tidal water table fluctuations in a sandy ocean beach. *Water Resources Research* 35:2313–2320. <https://doi.org/10.1029/1999WR900105>
- Ravindran AA, Sudarsan R, Kingston JV, Abishek SR (2023) Assessment of monitoring of tide and wave-induced flow in the saturated beach water table in southern coastal Tamil Nadu, Thoothukudi and Kulasekharapatnam. *J Earth Syst Sci* 132:53. <https://doi.org/10.1007/s12040-023-02067-4>
- REVOSIMA (2024) Bulletin de l'activité sismo - volcanique à Mayotte Evolution au cours du dernier mois
- Rosenthal J S (2011) Optimal proposal distributions and adaptive MCMC. In: *MCMC Handbook*, Brooks, S., Gelman, A., Jones, G., Meng, X.-L., Eds.; Chapman and Hall/CRC. Boca Raton, FL, USA, pp 93–112
- Schoolfield RM, Sharpe PJH, Magnuson CE (1981) Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *Journal of Theoretical Biology* 88:719–731. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90246-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90246-0)

- Seavey JR, Gilmer B, McGarigal KM (2011) Effect of sea-level rise on piping plover (*Charadrius melodus*) breeding habitat. *Biological Conservation* 144:393–401. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.017>
- Sella KAN, Ware M, Ceriani SA, et al (2023) Urban pocket beaches as nesting habitat for marine turtles: Their importance and risk from inundation. *Global Ecology and Conservation* 41:e02366. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02366>
- Seminoff JA (Southwest FSC (2023) *Chelonia mydas* (amended version of 2004 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2023. IUCN Red List of Threatened Species
- Sharpe PJH, DeMichele DW (1977) Reaction kinetics of poikilotherm development. *Journal of Theoretical Biology* 64:649–670. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90265-X](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90265-X)
- Shaw KR (2013) Effects of inundation on hatch success of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nests. Master of Science (MS), University of Miami; Thesis
- Tezak B, Bentley B, Arena M, et al (2020) Incubation environment and parental identity affect sea turtle development and hatchling phenotype. *Oecologia* 192:939–951. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04643-7>
- Von Holle B, Irish JL, Spivy A, et al (2019) Effects of future sea level rise on coastal habitat. *Journal of Wildlife Management* 83:694–704. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21633>
- Wallace BP, Sotherland PR, Santidrian Tomillo P, et al (2007) Maternal investment in reproduction and its consequences in leatherback turtles. *Oecologia* 152:37–47. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0641-7>
- Ware M, Ceriani SA, Long JW, Fuentes MMPB (2021) Exposure of loggerhead sea turtle nests to waves in the Florida panhandle. *Remote Sensing* 13:. <https://doi.org/10.3390/rs13142654>
- Ware M, Fuentes MMPB (2018) A comparison of methods used to monitor groundwater inundation of sea turtle nests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 503:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.02.001>
- Ware M, Long JW, Fuentes MMPB (2019) Using wave runup modeling to inform coastal species management: An example application for sea turtle nest relocation. *Ocean & Coastal Management* 173:17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.02.011>
- Warnell K, Olander L, Currin C (2022) Sea level rise drives carbon and habitat loss in the U.S. mid-Atlantic coastal zone. *PLOS Climate* 1:e0000044. <https://doi.org/10.1371/journal.pclm.0000044>
- Whitmore CP, Dutton PH (1985) Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biological Conservation* 34:251–272. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(85\)90095-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(85)90095-3)
- Wood DW, Bjørndal KA (2000) Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia* 2000:119. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)2000\[0119:ROTMSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)2000[0119:ROTMSA]2.0.CO;2)

Les principaux résultats

- ❖ Les phénomènes d'inondation enregistrés dans les nids sont d'origines marines et non en raison de pluies intenses enregistrées durant cette étude. Les inondations se sont produites lors de conditions énergétiques normales pour la saison.
- ❖ L'inondation des nids est souterraine et probablement due aux fluctuations de la nappe phréatique associées au cycle tidal. Ainsi, un nid atteint par le jet de rive ou l'*overwash* n'est pas obligatoirement inondé.
- ❖ L'exposition des nids aux inondations s'explique par leur position relativement basse sur la plage. L'amplitude et la durée des inondations s'expliquent en grande partie par l'altitude des nids, mais aussi probablement par l'asynchronisme entre la fluctuation de la marée et l'abaissement de la nappe phréatique, plus lente pendant la marée descendante.
- ❖ Les inondations ont un impact significatif sur le succès à l'éclosion et à l'émergence, ainsi que sur la mortalité embryonnaire, en particulier pendant les premiers jours d'incubation et au cours du troisième stade de développement. Un tiers des nids ont été inondés et seul un de ces nids a enregistré une émergence de nouveau-nés.
- ❖ La mortalité embryonnaire enregistrée pendant la période d'incubation ne semble pas être entièrement attribuée à l'inondation.
- ❖ Notre étude a révélé une sensibilité accrue des embryons aux inondations dans des conditions naturelles par rapport à celle observée lors d'études en laboratoire en conditions contrôlées.

CHAPITRE 6

Prédiction des zones favorables au succès
à l'émergence des tortues marines à l'aide
des techniques des SIG et du *Machine*
Learning : Développement d'une
méthodologie appliquée à des fins de
conservation

Synthèse des objectifs & méthodologies

Sur le site de Grande Saziley, nous avons identifié le facteur inondation comme étant un vecteur de mortalité important pour les embryons de tortues vertes. Toutefois, comme précisé précédemment, d'autres facteurs peuvent aussi impacter le succès à l'émergence. Ce chapitre présente ainsi une étude combinant un grand nombre de données environnementales visant à expliquer plus largement les principaux facteurs responsables des faibles succès à l'émergence enregistrés sur la plage lors de notre étude. De plus, nous évaluerons si les femelles nichent de préférence dans les secteurs les plus favorables à la réussite de l'incubation. Pour l'évaluer, nous avons mobilisé des outils analytiques tels que le *Machine Learning* et les SIG afin de cartographier le succès à l'émergence théorique sur l'espace disponible des femelles gravides et superposé la distribution des nids issue des données du chapitre 4, supposée représenter l'espace utilisé par les femelles pour la ponte. Grâce à ce travail, nous pourrions mieux évaluer si la perte de nids discutée dans le chapitre précédent est représentative sur une période de suivi plus importante. De plus, cette méthodologie que nous avons développée peut permettre de localiser les zones théoriquement viables pour relocaliser les nids susceptibles d'échouer. Au-delà de l'importance de cette étude pour le site de Grande Saziley et l'aide à la décision que celle-ci peut apporter dans les stratégies de conservation locales, nous avons développé une méthodologie transférable pour toutes plages de nidification, qui devra cependant être confirmée. Ce chapitre présente ainsi une étude qui répondra aux deux derniers axes de recherche :

- ❖ **Quels autres facteurs environnementaux, évalués *in situ*, influencent le succès à l'émergence ?**
- ❖ **Les femelles nichent-elles majoritairement dans les secteurs identifiés comme étant les plus favorables au succès à l'émergence ?**

La démarche entreprise dans ce chapitre repose sur 4 étapes clefs : (1) collecter des données sur le terrain et sous SIG relatifs à des nids de tortues vertes et aux conditions d'incubation associées, (2) identifier les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence à partir de ces données à travers un modèle de régression Random Forest avec comme variable à expliquer, le succès à l'émergence, (3) prédire le succès à l'émergence sur l'espace disponible de la plage à partir du meilleur modèle, (4) superposer la cartographie prédictive du succès à l'émergence à l'espace utilisé par les femelles pour la ponte à partir de données de suivis de fréquentation.

Cet article vise la revue **Journal of Nature Conservation**

Prédiction des zones favorables au succès à l'émergence des tortues marines à l'aide des techniques des SIG et du *Machine Learning* : Développement d'une méthodologie appliquée à des fins de conservation.

Sophie Morisseau^{1,2}, Matthieu Jeanson^{1,3}, Lucas le Gall¹, Cyrielle Delvenne¹, Sarah Charroux^{1,3}, Yann Mercky¹, Charles Le Bozec¹, Damien Chevallier⁴, Elliott Sucré^{1,2}.

¹ Université de Mayotte, 97660 Dembeni Mayotte, France

² MARBEC (MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation), Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34000 Montpellier, France

³ Espace-Dev, IRD, Univ Montpellier, Univ Guyane, Univ La Réunion, Univ Antilles, Univ Nouvelle Calédonie, Montpellier France

⁴ BOREA, MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA, Campus Martinique, BP-7207, 97275 Schoelcher Cedex, Martinique – FWI.

Résumé

L'utilisation de la modélisation écologique, combinant le *Machine Learning* et les Systèmes d'Informations Géographiques (SIG), offre la capacité de prédire les habitats à protéger sur de vastes échelles spatiales et permet de réduire le coût des mesures et le temps passé sur le terrain. Grâce à cette approche, nous avons développé une méthodologie visant à prédire le succès de l'émergence des tortues marines sur les plages à des fins conservatoires. Cette méthodologie a pour objectifs principaux de localiser les espaces théoriquement propices pour relocaliser des nids susceptibles d'être non viables et de vérifier si les femelles nichent majoritairement dans les zones les plus productives. Les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence ont préalablement été identifiés en utilisant des modèles de régression Random Forest, à partir de données collectées sur le terrain et sous SIG. Ensuite, nous avons élaboré des cartographies prédictives du succès à l'émergence à partir de ces modèles en les superposant à l'espace utilisé par les femelles pour la nidification. Cette étude préliminaire a présenté des résultats satisfaisants, reproductibles et peut constituer une aide à la décision dans les stratégies de conservation. Toutefois, cette méthodologie devra être renouvelée sur d'autres plages présentant d'autres contextes géographiques et écologiques pour la valider.

Mots clefs :

Conservation, Random Forest, Tortue verte, Relocalisation, Inondation des nids, Mayotte

1. Introduction

La protection et la conservation de la faune et de la flore sont sources de préoccupation dans un contexte de changement climatique et d'expansion des activités humaines (Mawdsley et *al.* 2009 ; Hagerman et *al.* 2010 ; Ren et *al.* 2023). Leurs actions entraînent de multiples conséquences sur le maintien de la biodiversité à plusieurs échelles spatiales qui ne peuvent qu'évoluer dans le temps (Parmesan 2006 ; Bellard et *al.* 2012 ; Yang et *al.* 2024 ; Li et *al.* 2022). Bien que les organismes aient connu des changements climatiques au cours de leur évolution, leur capacité d'adaptation est propre à chacun d'eux et certains sont plus vulnérables que d'autres (Sinervo et *al.* 2010 ; Hoffmann & Sgrò 2011). Toutefois, la rapidité du changement climatique actuel et attendu au 21^e siècle questionne sur leur adaptation au cours de ce temps exceptionnellement réduit (Shaw & Etterson 2012).

Les stratégies de conservation, dont les fondements reposent sur la connaissance des répartitions spatiales des espèces (Ferrier et *al.* 2002), sont ainsi pensées et repensées (Mawdsley et *al.* 2009 ; Heller & Zavaleta 2009 ; Bellard et *al.* 2012). La modélisation écologique est aujourd'hui une technique utilisée pour les études prédictives (Guisan & Zimmermann 2000 ; Bellard et *al.* 2012 ; Guisan et *al.* 2013). Plus particulièrement, la combinaison du *Machine Learning* et des Systèmes d'Informations Géographiques (SIG) est communément employée pour identifier les habitats utilisés par les espèces et permettre de localiser les espaces à protéger (Baltensperger et *al.* 2013 ; Kandel et *al.* 2015 ; Baltensperger & Huettmann 2015 ; Han et *al.* 2017 ; Zabihi et *al.* 2021). Les méthodologies employées s'appuient sur une collecte de données *in situ* relatives à la répartition des espèces et leurs préférences environnementales. À partir de ces informations, il est possible de prédire la répartition des espèces par l'extraction de données environnementales sous SIG. Cela permet de couvrir un espace pouvant être très important, en s'affranchissant de la collecte systématique de certaines mesures de terrain parfois difficiles ou périlleuses à obtenir. Toutefois, ces techniques ne permettent pas d'évaluer la qualité des habitats utilisés par les espèces car il s'agit d'études reliant exclusivement la présence/absence d'individus et des paramètres environnementaux préférentiels associés. Les espèces n'ont pas toujours la capacité d'identifier et de choisir le meilleur habitat disponible, propice à leur survie et à la reproduction (Kolbe & Janzen 2002 ; Arlt & Pärt 2007 ; Hollander et *al.* 2011 ; Frei et *al.* 2013).

Notre étude s'intéresse aux tortues marines, des espèces classées de « vulnérables » à « en danger critique d'extinction » par l'IUCN (Union International pour la Conservation de la

Nature). Les femelles nichent sur les plages, des milieux évolutifs à de multiples échelles spatiales et temporelles (Cowell & Thom 1994). La plage est un milieu qui peut profondément évoluer en raison de l'anthropisation croissante des littoraux et de l'élévation du niveau marin qui tendent à réduire les espaces pour la nidification, aujourd'hui appelé le phénomène de « *coastal squeeze* » (Fish et al. 2005 ; Mazaris et al. 2009 ; Pontee 2013 ; Reece et al. 2013). Les populations de tortues marines sont particulièrement vulnérables en raison de leur histoire de vie complexe, de leur maturité sexuelle tardive (Miller 1997) et de leur fidélité au site de nidification (Carr & Ogren 1960 ; Tucker 2010 ; Chevallier et al. 2020 ; Shimada et al. 2021). De plus le développement embryonnaire se réalise dans une gamme étroite de conditions d'incubation tels que la température, l'humidité, la salinité et les échanges gazeux (Ackerman 1977, 1997 ; McGehee 1979 ; Wood & Bjorndal 2000). Les caractéristiques de ces paramètres dépendent de l'emplacement du nid déterminé par la femelle, associé à l'environnement qu'offre le milieu en retour. Les femelles sélectionnent des sites loin du jet de rive pour éviter la perte du nid par érosion mais suffisamment proches pour limiter le risque de dessiccation et de prédation (Wood & Bjorndal 2000). La morphologie (Horrocks & Scott 1991 ; Zavaleta-Lizárraga & Morales-Mávil 2013 ; Silva et al. 2020), les caractéristiques sédimentologiques (Mortimer 1990 ; Karavas et al. 2005 ; Chen et al. 2007), ainsi que la végétation de la plage (Chen et al. 2007 ; Turkozan et al. 2011) interviennent également dans la sélection du site de nidification.

Cependant, de nombreuses études ont souligné la perte de nids ou des taux de mortalité embryonnaires élevés, attribuables à divers facteurs tels que l'érosion des plages, (Eckert & Eckert 1990 ; Chacón et al. 1996 ; Caut et al. 2010 ; Darsan et al. 2016 ; Pradhan et al. 2022), l'inondation des nids (Foley et al. 2006 ; Caut et al. 2010 ; Dellert et al. 2014 ; Lyons et al. 2022), ou encore en raison de températures d'incubation élevées (Howard et al. 2014 ; Bladow & Milton 2019). Une des méthodes conservatoires pour réduire les pertes de nids est leur relocalisation. Cette méthode a été envisagée et testée à plusieurs reprises, l'objectif étant de déplacer les nids à un endroit qui semble plus adéquat pour maximiser le succès à l'émergence. Dutton et al. (2005) ont démontré l'efficacité de cette méthode pour accroître la taille des populations, associée à la protection des sites de nidification. Bien souvent, la relocalisation des nids s'opère en raison du risque d'inondation ou d'érosion (Wyneken et al. 1988 ; Pfaller et al. 2009 ; Tuttle & Rostal 2010 ; Dellert et al. 2014 ; Ahles & Milton 2016). Cette pratique est parfois une réussite (Wyneken et al. 1988 ; Tuttle & Rostal 2010) mais dans d'autres cas, les succès à l'émergence furent moindre par rapport aux nids placés naturellement (Pintus et al.

2009 ; Ware & Fuentes 2018a). Les zones de relocalisation ont souvent été choisies arbitrairement en considérant un unique facteur, celui de l'exposition à l'inondation, sans prendre en considération les autres paramètres environnementaux susceptibles d'affecter le développement des embryons (Wyneken *et al.* 1988 ; Tuttle & Rostal 2010 ; Dellert *et al.* 2014). Ce constat met en lumière que le choix du positionnement du nid déplacé reste difficile à appréhender et demande une étude approfondie en raison de la multitude de facteurs possiblement responsables des faibles succès à l'émergence (Ware & Fuentes 2018a ; Lyons *et al.* 2022).

La visée générale de notre étude est de développer une méthodologie mobilisant des outils analytiques tels que le *Machine Learning* et les SIG afin de prédire le succès à l'émergence sur l'espace disponible pour la ponte des femelles gravides à partir de données que nous avons récoltées *in situ*. Ce travail a un double objectif conservatoire : 1) évaluer si les femelles nichent majoritairement dans les espaces les plus propices au succès à l'émergence, 2) si tel n'est pas le cas, localiser les zones théoriquement viables pour relocaliser les nids susceptibles d'échouer. La méthodologie repose sur quatre étapes clefs. La première étape consiste à collecter de données directement sur le terrain et/ou extraites sous SIG relatives au succès à l'émergence de nids de tortues marines et à des paramètres environnementaux. La deuxième étape est d'identifier les variables qui expliquent le succès à l'émergence à partir d'un modèle de régression Random Forest, basé sur les données que nous avons collectées. La troisième étape est de sélectionner le meilleur modèle explicatif du succès à l'émergence, puis à partir de celui-ci, prédire les zones théoriquement favorables au succès à l'émergence sur notre plage "test". Enfin, quatrième étape, nous avons confronté le résultat de ce modèle à la position réelle de nids que nous avons géolocalisés sur deux saisons de nidification, supposée représenter l'espace utilisé par les femelles pour la ponte, afin de quantifier le pourcentage de nids placés dans des zones favorables au succès à l'émergence.

Ce travail a été réalisé à partir des données collectées de tortues vertes (*Chelonia mydas*) sur la plage de Grande Saziley à Mayotte, une île volcanique située dans le canal du Mozambique. Trois sources potentielles de mortalité embryonnaire seront examinées en particulier dans cette étude. La première concerne le risque d'érosion des nids en raison de mouvements sédimentaires saisonniers que connaissent les plages de l'île (Jeanson *et al.* 2013, 2019 ; Charroux *et al.* 2024). La deuxième source, des températures d'incubation potentiellement élevées parce que les plages de l'île sont constituées d'un mélange variable de

sable blanc (origine bioclastique) et noir (origine volcanique), supposé accumuler davantage de chaleur (Patino-Martinez et *al.* 2022). Enfin la troisième source identifiée est le risque d'inondation des nids lié aux submersions marines, risque qui s'est accru depuis 2018 à Mayotte en raison d'un phénomène remarquable de subsidence. La déflation d'un réservoir magmatique, entre mai 2018 et juillet 2020, a engendré une crise sismique et l'édification d'un volcan sous-marin à 40-60 km à l'est de l'île et à une profondeur de 3 000 mètres (Cesca et *al.* 2020 ; Lemoine et *al.* 2020 ; REVOSIMA 2024). Un déplacement de l'île vers l'est compris entre 21 et 25 cm et un affaissement vertical compris entre 10 et 19 centimètres selon les façades de l'île ont été enregistrés (Grandin et *al.* 2019). Ainsi, l'île a connu une élévation relative du niveau de la mer équivalente. Bien que les signaux GNSS ne montrent plus de déplacement depuis la fin de l'année 2020 (REVOSIMA 2024), une augmentation de la fréquence des inondations des zones basses littorales et des phénomènes d'*overwash* ont été observés (Jeanson et *al.* 2021 ; Charroux et *al.* 2024).

2. Méthodologie

2.1. Présentation du site d'étude

La présente étude s'est déroulée sur la plage de Grande Saziley située au sud-est de Mayotte, une île localisée dans le canal du Mozambique dans le sud-ouest de l'océan Indien. Mayotte est une île volcanique entourée d'un récif-barrière presque continu. L'île est soumise à un climat tropical humide maritime, gouverné par l'alternance d'une saison sèche de mai à septembre marquée par les vents alizés et d'une saison humide d'octobre à avril. La plage de Grande Saziley est longue de 850 m, large de 50 m et bordée par un récif frangeant d'une centaine de mètres de largeur. La plage est encaissée dans une baie, entourée par deux promontoires rocheux. L'arrière de la plage est occupé par une forêt sèche et des peuplements de palétuviers sont également présents dans une zone régulièrement immergée par les pluies tropicales ou lors des marées de vives-eaux.

2.2. Collecte de données sur la plage de Grande Saziley

2.2.1. Caractérisation des conditions d'incubation des nids *in situ*

Trente nids de tortues vertes ont été suivis de la ponte à l'émergence entre mars et juin 2022. Entre le 24 et le 30 mars 2022, un instrument de mesure HOBO U20L-01 comprenant un capteur de pression (précision $\pm 0,62$ kPa) et de température (précision $\pm 0,44^{\circ}\text{C}$), a été placé dans chaque nid juste avant l'oviposition et réglé à une fréquence d'une mesure prise toutes les 5 minutes. Les œufs ont ensuite été comptés lors de la ponte par un opérateur.

La pression permet de mesurer l'inondation souterraine potentielle des nids en la convertissant en mesure de profondeur dans le logiciel de post-traitement avec une résolution de 1,4 mm. Les variations de pression atmosphérique ont été éliminées au préalable grâce aux données issues de la station météorologique Météo-France de Pamandzi et la masse volumique de l'eau de mer a été fixée à 1025 kg/m^3 . Ce travail se base sur la méthodologie et les recommandations de Ware & Fuentes (2018b).

Un capteur de pression RBR solo³ a été déployé au centre du platier récifal afin d'étudier l'hydrodynamisme affectant la plage, fixé à une fréquence de mesure de 2Hz, comme recommandée par plusieurs études (Brander *et al.* 2004 ; Lowe *et al.* 2005 ; Kench *et al.* 2006 ; Monismith *et al.* 2013). Les données de houle ont été traitées à l'aide d'un algorithme de transformée de Fourier rapide (FFT) afin d'obtenir le spectre de houle. L'objectif de ce déploiement est de vérifier si les périodes d'inondation des nids correspondent aux périodes de hauts niveaux marins ou de fortes agitations. Enfin, chaque nid équipé a fait l'objet d'une géolocalisation précise à l'aide d'une station totale Nikon XF ou d'un récepteur GNSS RTK Trimble R8s.

Grâce aux mesures prises par le capteur, nous avons pu mesurer et enregistrer pour chacun des nids : 1) le nombre d'inondations, 2) la durée cumulée des inondations en heure, 3) l'amplitude cumulée des inondations en centimètre, 4) la moyenne des températures au cours des trois jours les plus chauds (T3dm) - jugée comme meilleur indicateur pour évaluer les effets des températures élevées sur le succès à l'émergence par Maulany *et al.* (2012) et Sim *et al.* (2015), 5) la moyenne des températures supérieures à 29°C , 6) le nombre de jours où la température est supérieure à 29°C . Les données relatives aux inondations ont préalablement été identifiées comme telles à travers l'analyse des conditions d'agitation. Les événements d'inondation enregistrés pour chaque nid sont principalement apparus lors des pleines mers des

marées de vives-eaux. De plus, nous n'avons retenu que les inondations qui se sont produites jusqu'à l'émergence ou bien jusqu'à la totalité de la perte des embryons. Par exemple, pour certains nids, l'ensemble des embryons sont morts dans les premiers jours d'incubation, nous avons donc retenu uniquement le nombre d'inondations qui se sont produites jusqu'à la perte totale des oeufs (données non publiées).

De plus, un prélèvement de sable a été réalisé sur chaque nid, au fond de la chambre d'incubation avant le dépôt des œufs et en haut de la chambre d'incubation en fin de ponte. Tous les échantillons de sable ont été lavés à l'eau distillée puis placés dans une étuve à 60 °C pendant 24 heures, avant d'être passés dans une tamiseuse à 7 tamis (2000 µm, 1000 µm, 500 µm, 250 µm, 125 µm, 63 µm, 40 µm) afin d'obtenir des classes de sédiments selon Wentworth (1922). Pour chaque échantillon, une analyse en carbonate de calcium a été effectuée avec un calcimètre Bernard en exposant 3 réplicats de 0,5 g par échantillon à l'action de 5 ml d'acide chlorhydrique. La plage étant un mix de sable volcanique et biogène, cette analyse permet d'obtenir une indication sur la composition des sédiments sableux et de la couleur du sable du site de ponte. Enfin, la masse d'eau contenue dans les sédiments a été calculée en pesant les échantillons avant et après séchage à l'étuve à 60 °C pendant 24 heures. Ce travail de laboratoire nous a permis de connaître la proportion de carbonate de calcium (CaCO_3), de gravier, de sable grossier, moyen et fin et de limons, la granulométrie moyenne, l'indice de symétrie et de dispersion pour chaque échantillon, ainsi que la masse d'eau à l'aide de la formule de Gardner (1986). De plus, au cours d'une journée, l'ensoleillement a été relevé chaque heure, au-dessus de chaque nid, grâce à un luxmètre (Lutron LM-8020G). Ainsi, avons-nous pu obtenir une moyenne d'ensoleillement en lux pour chaque nid.

Ensuite, entre le 9 mai et le 7 juin 2022, nous sommes retournés sur le site. Le 9 mai correspond au 47^{ème} jour à partir du 24 mars, jour où nous avons équipé les premiers nids de capteur. Des enclos de 1 m² ont été conçus avec des tubes et des coudes en polychlorure de vinyle (PVC) partiellement lestés de béton et renforcés par un grillage plastique à mailles fines et placés au-dessus de chaque nid équipé de capteur. Ces enclos ont retenu les émergentes et les ont protégés des prédateurs. Toutes les heures, les enclos ont été surveillés et les émergentes ont été comptées. Pour chaque nid équipé, une excavation a été réalisée le 70^{ème} jour suivant la date de ponte du nid associé, considérant que l'émergence entière était supposée avoir eu lieu (Caut et *al.* 2010 ; Bladow & Milton 2019). Ainsi, le succès à l'émergence fut quantifié pour

chaque nid par la division du nombre de tortillons sortis du nid par rapport au nombre d'œufs pondus.

2.2.2. Caractérisation de l'environnement à l'échelle de la plage sous SIG

Un ensemble de données environnementales correspondant à des paramètres de végétation, de morphologie et de dynamique de la plage ont été extraites grâce à l'utilisation des SIG à l'aide des logiciels Qgis 3.10.11 et Arcgis 10.8 avec son extension ET GeoWizzard 12.

Concernant les paramètres de morphologie de la plage, l'altitude de chaque nid a été relevée à l'aide d'une station totale Nikon XF lors de la géolocalisation. Ensuite, afin de récolter d'autres paramètres morphologiques, un Modèle Numérique d'Élévation (MNE) et une orthophotographie ont été produits par reconstruction photogrammétrique à l'aide d'un drone DJI Phantom 4Pro équipé d'une caméra embarquée avec un capteur de 1 pouce et 20 mégapixels le 21 mars 2022, avant le début de la première campagne. Le traitement des images a été effectué sur le logiciel Metashape d'Agisoft, en suivant la méthodologie utilisée par Casella et *al.* (2016). La résolution des productions fut inférieure à 2 cm. La végétation a été retirée en post-traitement sur la base d'une classification des pixels. L'incertitude RMSE (x,y,z) s'élève à 3 cm et a été obtenue par le logiciel à partir de points de contrôles collectés sur le terrain, en tenant compte de la marge d'erreur du récepteur GNSS (± 5 cm).

Des transects ont été générés sous SIG entre les nids et la limite de bas de plage préalablement digitalisée, correspondant à l'interface entre la zone sableuse et le platier récifal. Pour chaque transect, l'altitude maximale (du transect), la pente moyenne (du nid à la limite de la plage), la pente maximale (entre l'altitude maximale et la limite de plage) ont été calculées. De plus, si une altitude supérieure a été relevée sur le transect du nid par rapport à l'altitude du nid, nous avons considéré la présence d'une crête de berme notée 1, sinon 0 pour son absence. La distance entre le nid à la crête de la berme a ensuite été calculée. Enfin, la ligne de Pleine Mer de Vives Eaux (PMVE) a été numérisée à partir des données dérivées du SHOM (SHOM 2020) et la distance des nids à la PMVE a été calculée.

Concernant les paramètres de dynamique morphologique de la plage, un MNE a été produit le 21 juin 2022, quelques jours après la fin de la mission. Les deux MNE ont été

soustraits à partir de la formule de Angnuureng et *al.* (2020), permettant d'obtenir les changements altitudinaux qui se sont produits sur les deux mois d'incubation. L'incertitude de ce modèle numérique différentiel (DoD) a été calculée à travers l'équation développée par Kaliraj et *al.* (2017) et Eelsalu et *al.* (2022) et s'élève à 5 cm. Pour chaque nid, les différences d'altitude, d'altitude maximale, de pente moyenne, de pente maximale et de distance à la crête de la berme ont été calculées.

Enfin, concernant les variables associées à la végétation, la ligne de végétation continue et permanente a ensuite été numérisée à partir de l'orthophotographie de mars 2022. Ce travail a permis de mesurer la distance entre la ligne de végétation et les nids puis ils ont pu être classées en deux catégories ; sous la canopée (1), en espace ouvert (0). Enfin, le pourcentage de recouvrement de canopée a été calculé en réalisant une extraction d'un carré de 1m² sur chaque nid à partir de l'orthophotographie. Puis, à l'aide du logiciel ImageJ, le pourcentage de recouvrement de la végétation a été calculé. La description de l'ensemble des variables environnementales de l'étude est disponible en annexe 1.

2.3. Identification des variables responsables des faibles succès à l'émergence

À la Suite de la collecte de données, cette prochaine étape consiste à identifier les paramètres environnementaux qui expliquent le mieux les faibles succès à l'émergence que nous avons pu enregistrer au cours de notre expérience. Comme nous travaillons avec une multitude de variables, nous avons privilégié l'utilisation de modèle en *Machine Learning*. Préalablement aux lancements des modèles, les données de sédimentologies ont été normalisées par une transformation arcsin. Nous avons choisi de travailler avec le modèle Random Forest (Breiman 2001), souvent utilisé pour prédire la répartition des espèces (Hill et *al.* 2017 ; Piri Sahragard et *al.* 2018 ; Rather et *al.* 2020) et jugé par la littérature comme meilleur prédicteur (Cutler et *al.* 2007 ; Mi et *al.* 2017 ; Zhao et *al.* 2022). Tous les modèles de régression Random Forest ont été effectués à partir du logiciel R et le package Randomforest dont le succès à l'émergence fut la variable à expliquer. Le jeu de données a été préalablement divisé aléatoirement en deux, 80% d'entre elles ont été utilisées pour les modèles (entraînement), et 20% pour tester les modèles (test) comme recommandé par Kassambara (2018). Les modèles ont, à chaque fois, été ajustés par le nombre optimal de variables à chaque division de l'arbre (mtry) (fonction tuneRF) comme préconisé par Rigatti (2017). La qualité des modèles a été jugée par le pourcentage d'explication de la variance et l'erreur RMSE. Enfin, nous avons

retenu l'importance des variables en utilisant la précision de la diminution moyenne (% IncMSE) pour chaque modèle comme utilisé dans plusieurs études (Vincenzi et *al.* 2011; Niemuth et *al.* 2020). Le MSE explique le degré de précision que le modèle perd en excluant chaque variable.

Un premier modèle de régression Random Forest a été lancé avec l'ensemble des variables, représentant 43 paramètres, afin de dégager les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence. Ensuite, un GLM binomial a été effectué sur les principales variables explicatives ressorties du modèle.

2.4. Prédiction du succès à l'émergence sur l'espace disponible pour la nidification de la plage

Cette étape consiste à prédire le succès à l'émergence sur l'espace disponible de la plage. Nous l'avons défini comme la surface de sable de la plage où les femelles peuvent nicher. Cet espace a été délimité entre le platier récifal en bas de plage et par les derniers nids localisés en haut de plage, l'arrière-plage étant composé de litière forestière.

Toutefois, nous ne pouvons obtenir toutes les données relevées dans les nids sur l'ensemble de la plage, telles que la température et l'inondation, mais seulement celles extraites sous SIG. Ainsi, nous avons relancé plusieurs modèles de régression Random forest avec seulement les variables produites sous SIG et les données sédimentologiques puis le succès à l'émergence comme variable à expliquer. L'idée est aussi de s'affranchir ici des données collectées dans les nids, plus difficiles à obtenir. Le meilleur modèle a été retenu. Ensuite, pour prédire le succès à l'émergence à partir de ce modèle sur l'espace disponible, nous devons obtenir les données relatives aux variables ressorties de ce modèle sur cet espace.

Les données environnementales ont été extraites à travers la création de mailles 5 x 5 m générées sous un SIG, à l'aide du logiciel Qgis. La taille des mailles a été évaluée comme étant le meilleur rapport entre temps de génération des données et qualité des résultats, des mailles de 3 x 3 m et de 1 x 1 m ont été testées. Pour chaque maille, un centroïde a été créé. C'est à partir de ces centroïdes que nous avons extrait les paramètres environnementaux ressortis du modèle. Nous soulignons toutefois un élément important : l'inclusion des variables rattachées à la dynamique morphologique n'est pas envisageable, nous ne pouvons pas prédire les

mouvements sédimentaires à travers ce type de méthodologie et sur une seule période de mesures qui ne peut refléter les dynamiques sur le plus long terme.

Ainsi, nous avons relancé le meilleur modèle et prédit pour chaque maille, le succès à l'émergence. Pour aider l'interprétation des résultats, des corrélations de Spearman ont été réalisées sur certaines variables non paramétriques ressorties de l'étude afin de mieux évaluer les relations entre les variables relevées dans les nids et celles sous SIG et pour mieux comprendre la cartographie prédictive finale.

2.5. Cartographie de l'espace utilisé par les femelles pour la ponte

Afin d'évaluer si les femelles nichent préférentiellement dans les zones où nous avons prédit des succès à l'émergence élevés, nous devons cartographier l'espace utilisé par les femelles pour la ponte à partir d'un ensemble de données plus important. Nous avons ainsi entrepris un suivi des femelles en nidification qui s'est déroulé au cours de deux missions, entre le 7 juillet et le 27 août 2021 et entre le 24 mars et le 29 mai 2022, soit respectivement 25 et 24 jours de suivi. Ces missions ont été réalisées en saison sèche, pendant le pic de nidification (d'après Bourjea et *al.* (2007)). Chaque nuit, de 19h00 à 7h00, une patrouille a localisé les femelles gravides et à l'aide d'un récepteur GNSS portable GARMIN MONTANA 650 (précision $\pm 3m$) chaque ponte a été géolocalisée au moment de l'oviposition. Au total, 383 pontes ont été localisées au cours de ces deux missions. À l'aide du logiciel Qgis, un maillage de 5x5m a été généré sur l'espace disponible de la plage. Les densités de ponte ont été cartographiées à partir de la quantification des pontes de chaque cellule.

3. Résultats

3.1. Caractéristiques des variables environnementales des nids.

Sur les 30 nids équipés de capteurs et suivis de la ponte à l'émergence, seuls 21 nids ont été retenus pour l'étude. Les neuf autres nids qui n'ont pas été retenus ont connu divers problèmes : deux nids étaient trop proches pour distinguer convenablement les émergences, deux d'entre eux ont été déterrés avant l'émergence, pour deux nids le capteur a été déplacé

dans la colonne de sable puis pour trois nids, les capteurs ont présenté des dysfonctionnements lors de la récupération des données.

Le pourcentage de succès à l'émergence était en moyenne de 58,4% dans une gamme de valeurs comprises entre 0% et 100%, 6 nids n'ont pas enregistré d'émergence. Concernant les variables environnementales, les nids ont connu une température moyenne prise pendant les trois jours les plus chauds (T3dm) de 31,7°C (de 29,47 °C à 33,97°C), avec un nombre de jours moyens dont la température est supérieure à 29°C de 32,8 jours (3,34 à 55,88 jours) et une moyenne de température supérieure à 29°C de 30,37°C (29,19 °C à 31,76°C). 7 nids sur les 21 ont connu une inondation, jusqu'à 28 événements au maximum. Concernant ces nids, la durée cumulée moyenne des inondations était de 15h17 (de 3h33 à 37h77) et l'amplitude cumulée moyenne s'élève à 102,7cm (de 19,4cm à 206,6cm). En ce qui concerne les variables associées à la végétation, 71% des nids se trouvaient sous la canopée, dont la distance à la ligne de végétation moyenne était de -0,80 m (de -8,27m à 4,69m), avec un recouvrement moyen de 44,9% (de 0% à 100%). L'ensoleillement au-dessus des nids était en moyenne de 6284,4 lux (de 1807,8 à 11508,46 lux). Quant aux paramètres de sédimentologies, les nids se trouvent dans du sable à 7% de composition en carbonate de calcium (de 0 à 20,7%), à 5,9% de masse d'eau et à 69% de sable fin, en moyenne. De plus, les nids sont placés à une distance moyenne de 11,86 m (de 1,21m à 20,73m) par rapport à la limite de pleine mer de vives-eaux puis à une altitude moyenne de 2,96m (de 2,08m à 3,74m) et l'altitude maximale moyenne de 3,08m. De plus, la pente moyenne était de 11.77° (de 9,11° à 19,55°) et la pente maximale moyenne de 12.13° (de 9,80° à 19,55°). Enfin, 43% des nids étaient situés en arrière de la crête de la berme et la distance à la berme était en moyenne de 1,81m (de 0m à 9m).

Concernant les variables associées à la dynamique de la plage, nous avons observé que durant les deux mois d'incubation, la plage a connu une baisse altitudinale en haut de plage entre 0,25m à 0,50m, hormis la partie centrale où une accumulation fut enregistrée à hauteur de 1 m au maximum et une accrétion du même ordre en bas de plage (Fig.1). 10 nids ont connu une accrétion en moyenne de $0,16 \pm 0,05$ m (de 0,01 m à 0,56m) et 11 nids une érosion en moyenne de $-0,08 \pm 0,05$ m (de -0,01 à -0,19). L'altitude maximale a baissé pour 11 nids, entre $-0,39 \pm 0,05$ m et $-0,008 \pm 0,0$ m et pour les autres nids, a augmenté de $0,56 \pm 0,05$ m à $0,006 \pm 0,05$ m. La pente moyenne a diminué de -1,07° en moyenne ainsi que la pente maximale de -1,30°.

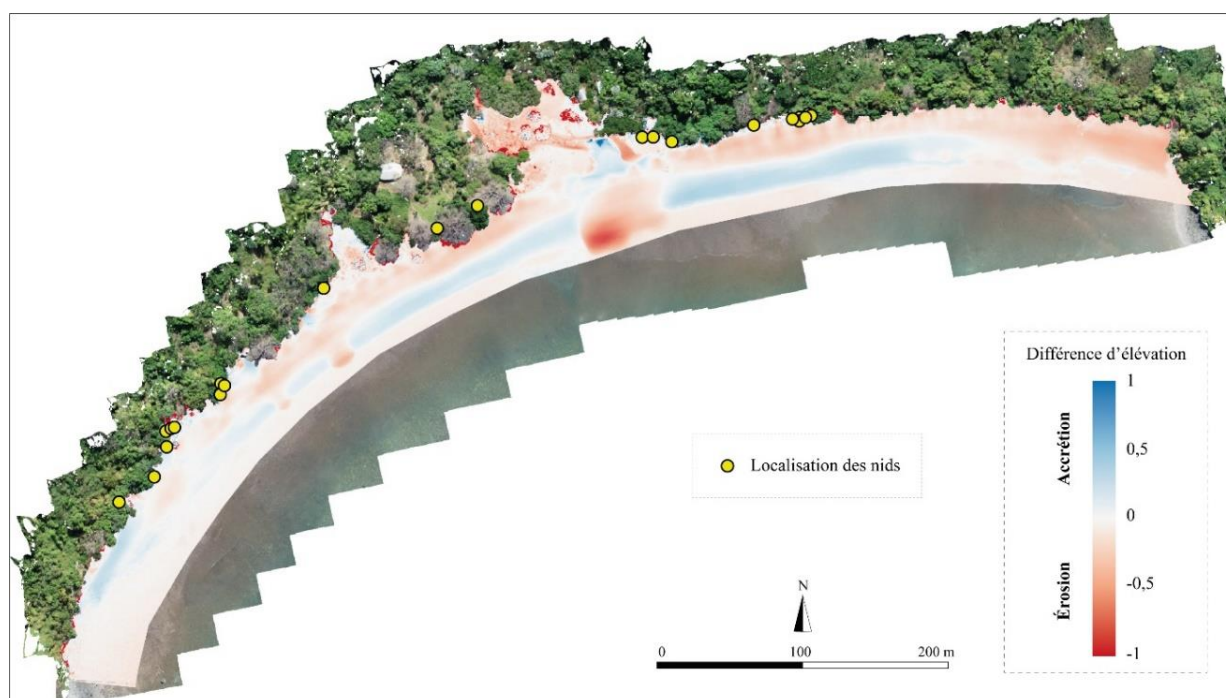


Figure 1. MNE différentiel entre juin et mars 2022 sur le site de Grande Saziley. Orthophotographie par drone, mars 2022.

3.2. Variables qui expliquent le mieux le succès à l'émergence

Un premier modèle a été lancé avec l'ensemble des variables environnementales mesurées à la fois dans les nids et sous SIG, afin de mettre en lumière celles qui expliquent le mieux le succès à l'émergence. Le résultat du modèle Random Forest annonce que 79,76% de la variance est expliquée. D'après la figure 2, trois variables ressortent du modèle : la durée, l'importance et le nombre d'inondation. Par la suite, les variables de l'altitude maximale (zmax), T3dm, le nombre de jours supérieur à 29°C, la température moyenne au-dessus de 29°C et l'altitude, ressortent légèrement par rapport au reste des variables. Le modèle annonce une erreur RMSE de 12,56% (Fig. 3).

Afin de mieux évaluer l'importance de ces variables pour expliquer le succès à l'émergence, un GLM binomial a été lancé avec les 8 premières identifiées par le modèle de régression Random Forest. Le modèle comprenant les variables de la durée cumulée des inondations et le nombre d'inondations qu'ont connues les nids au cours de l'incubation sont ceux qui expliquent le mieux le succès à l'émergence (Tableau 1). Au cours de cette étude, seul un des sept nids inondés a enregistré l'émergence de quelques nouveaux-nés (17,4%). Concernant les autres nids, la moyenne du succès à l'émergence fut de 86,36% (62,16% à 100%), nombre significativement supérieur par rapport aux nids inondés (Wilcoxon Mann

Whitney, $w=0$, $p<0,001$). De plus, bien que les variables de températures ne soient pas mises en évidence dans ce modèle, il existe une corrélation négative entre la durée des inondations et la variable T3dm (Spearman, $\rho = -0,74$, $p<0,001$), le nombre de jours dont la température est supérieure à 29°C (Spearman, $\rho = -0,73$, $p<0,001$) et la moyenne de température au-dessus de 29°C (Spearman, $\rho = -0,77$, $p<0,001$).

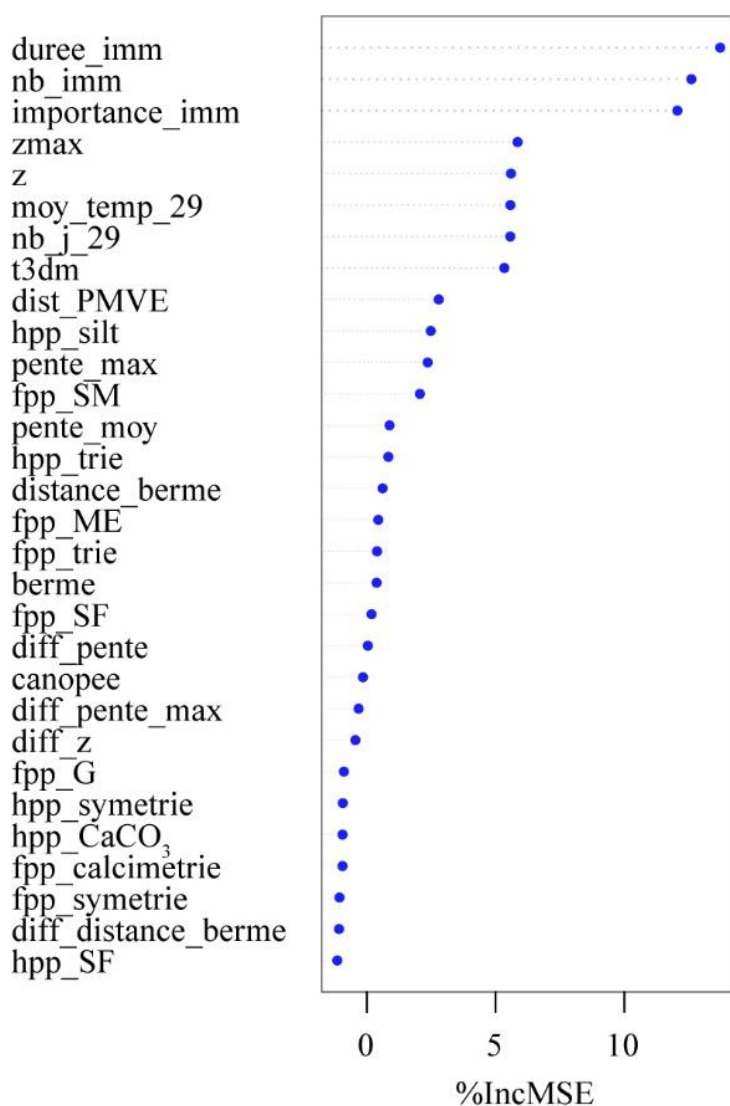


Figure 2. Variables du modèle de régression Random Forest avec l'ensemble des variables environnementales, dans l'ordre décroissant d'importance (%IncMSE). Une description des variables est disponible en Annexe 1.

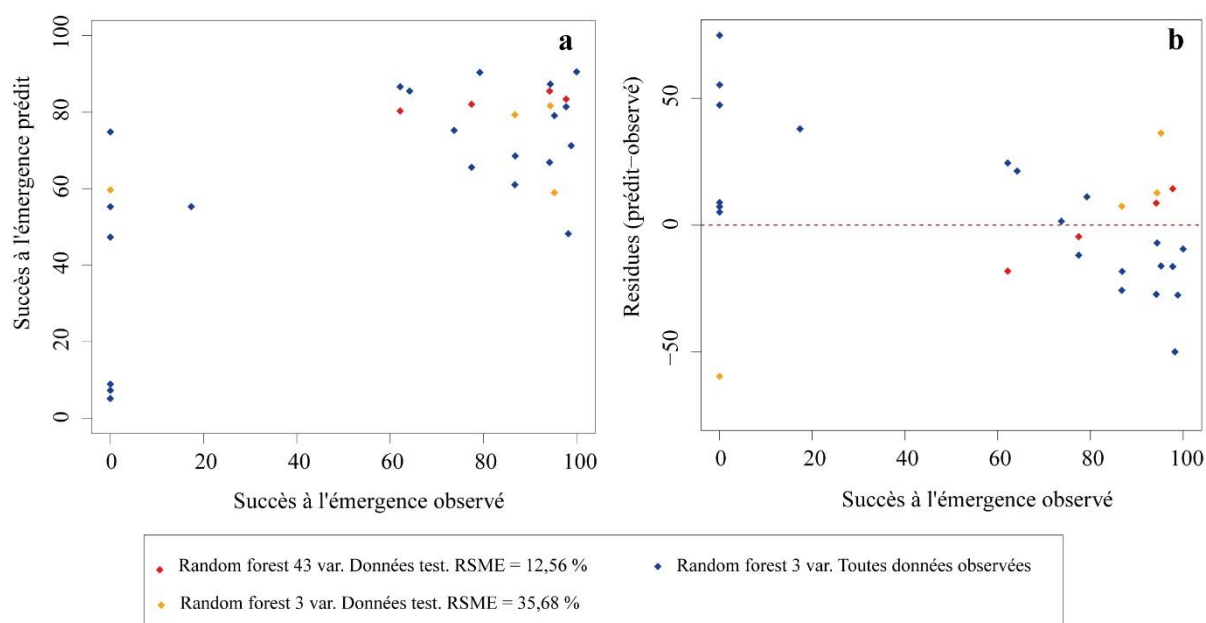


Figure 3. a) Comparaison des valeurs observées des succès à l'émersion (21 nids) et les valeurs tests pour le modèle (4 nids) avec les valeurs prédites du modèle à 43 variables et puis à 3 variables, jugé comme le meilleur, b) représentation des résidus, c'est-à-dire la différence de pourcentage entre les valeurs observées et les valeurs prédites. Les données tests (4) et les valeurs prédites du modèle de régression Random Forest effectué sur la totalité des variables environnementales apparaissent en point rouge, les données tests (4) et les valeurs prédites du modèle de régression Random Forest effectué sur les 3 variables environnementales retenues pour la prédiction apparaissent en point orange, puis les données observées des 21 nids de l'étude associées aux valeurs prédites par le modèle de régression Random Forest à 3 variables environnementales apparaissent en bleu.

Tableau 1. GLM binomial avec comme variable réponse le succès à l'émersion et les 8 premières variables explicables ressorties du modèle de régression Random Forest. Une description des variables est disponible en Annexe 1.

Modèles	AIC	Δ AIC	AICWt
duree_imm_emerge + nb_imm_emerge	108,96	0,00	0,99
duree_imm_emerge + nb_imm_emerge+ importance_duree_emerge + z + zmax	117,65	8,69	0,01
duree_imm_emerge + zmax + tdm3	123,06	14,10	0,00
importance_imm_emerge+duree_imm_emerge +nb_imm_emerge+nb_j_29+moy_temp_29+zmax+z+tdm3	131,98	23,02	0,00

3.3. Prédiction du succès à l'émergence sur l'espace disponible

Afin de prédire le succès à l'émergence pour chaque maille de 5x5 m, nous avons relancé un modèle de régression Random Forest mais avec seulement les variables collectées sous SIG et les données sédimentologiques. Le résultat de ce modèle (Fig 4) indique que seul 20% de la variance est expliquée (RMSE 40,89%). Afin d'affiner et d'augmenter le pourcentage de la variance expliquée, un certain nombre de modèles ont été testés en modifiant le nombre de variables explicatives. Il s'avère que le modèle comprenant les trois premières variables issues du premier modèle a obtenu le meilleur résultat où environ 60% de la variance est expliquée, à savoir l'altitude maximale (zmax), l'altitude (z), et la distance à la PMVE. L'erreur RMSE s'élève à 35,68% et les faibles succès à l'émergence observés obtiennent une prédiction moins juste que ceux plus élevés (Fig. 3a et 3b).

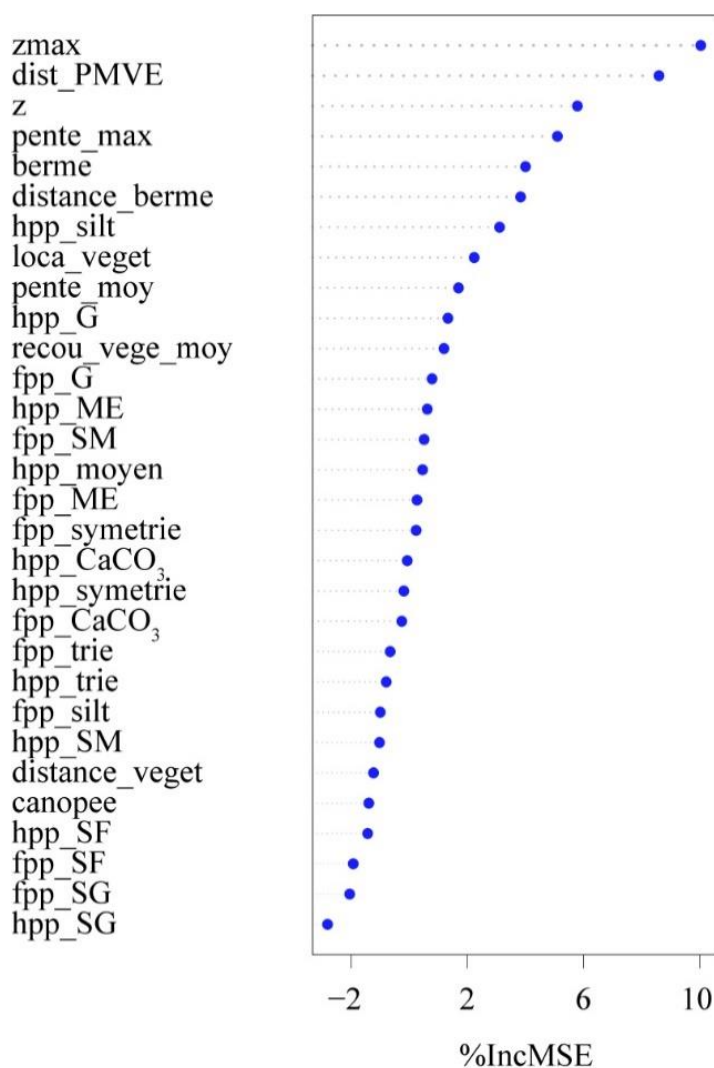


Figure 4. Variables du modèle de régression Random forest avec exclusivement les variables environnementales et sans les variables de dynamique de la plage, dans l'ordre décroissant d'importance (%IncMSE). Une description des variables est disponible en Annexe 1.

Ces trois variables sont associées à l'inondation des nids, préalablement relevées dans le premier modèle qui explique les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence. La distance PMVE est corrélée négativement avec la durée cumulée des inondations (Spearman, $\rho = -0,66$; $p=0,001$), ainsi que l'altitude des nids (Spearman, $\rho = -0,64$; $p=0,001$) et l'altitude maximale (Spearman, $\rho = -0,76$; $p<0,001$).

À la suite de ce modèle, une prédiction a été réalisée sur les mailles de la plage représentant l'espace disponible pour la nidification des tortues marines (Fig. 5). Les résultats ont été représentés en classe pour des questions de lisibilité. 76,5% des cellules donneraient entre 0 et 10% de succès à l'émergence, principalement localisées sur le bas et le milieu de plage ainsi que sur la partie haute des extrémités de la plage et sur la partie centrale de celle-ci. Environ 21% des cellules obtiennent un succès à l'émergence supérieur à 50%, situées en haut de plage. Afin de vérifier la prédiction du modèle, les succès à l'émergence observés au cours de notre étude et les prédictions réalisées sur les cellules associées ont été comparés (Fig.3a). Les faibles valeurs de succès à l'émergence relevées dans notre étude ont été surestimées par le modèle (Fig.3b).

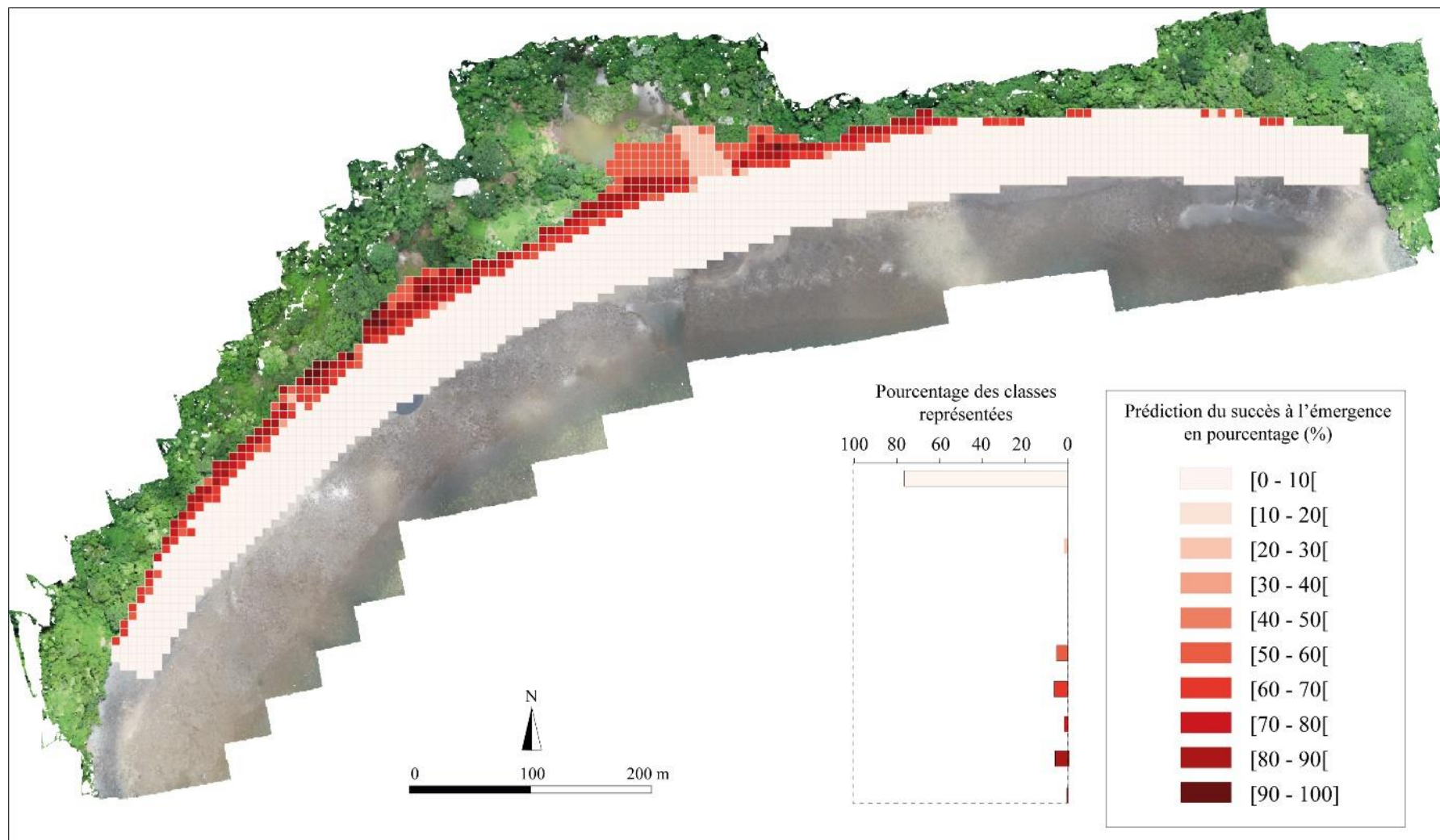


Figure 5. Cartographie représentant la prédiction du succès à l'émergence sur Grande Saziley par cellules de 5x5 m et à partir du modèle de régression Random Forest comprenant 3 variables environnementales (altitude, altitude maximale et distance PMVE). Orthophotographie par drone réalisée le 21 mars 2022.

3.4. Espace utilisé par les femelles pour la ponte

Le suivi des femelles en nidification que nous avons réalisé sur deux missions nous a permis d'enregistrer 185 nids en 2021 et 198 nids en 2022. Durant les 51 jours de campagne répartis entre 2021 et 2022, les femelles ont pondu sur 11,7% de l'espace disponible de la plage (Fig. 6). Elles ont niché en majorité sur le haut de plage dont les densités les plus importantes se localisent au sud-ouest et au centre-est de la plage (maximum 7 nids). La partie centrale et les extrémités de la plage ont enregistré peu de nids au cours des périodes de suivis.

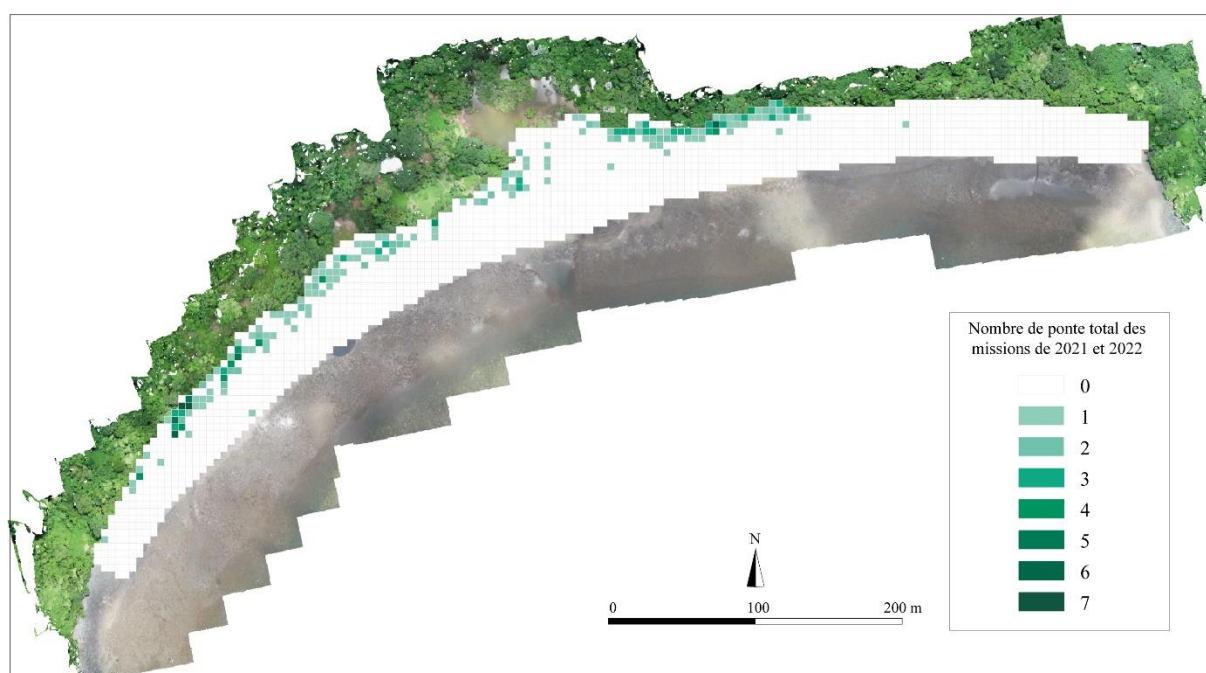


Figure 6. Localisation des densités de ponte des campagnes de 2021 et 2022 sur des mailles de 5x5 m. Orthophotographie par drone réalisée le 21 mars 2022.

La figure 7 dévoile les prédictions du succès à l'émergence à partir du modèle de régression Random Forest des 3 variables les plus explicatives et la localisation de l'espace utilisé par les femelles pour la ponte en 2021 et 2022. 12,3% des nids donneraient théoriquement entre 0 et 10% de succès à l'émergence. 85% des nids auraient un succès à l'émergence supérieur à 50% et 48,5% des nids connaîtraient un succès à l'émergence supérieur à 70%.

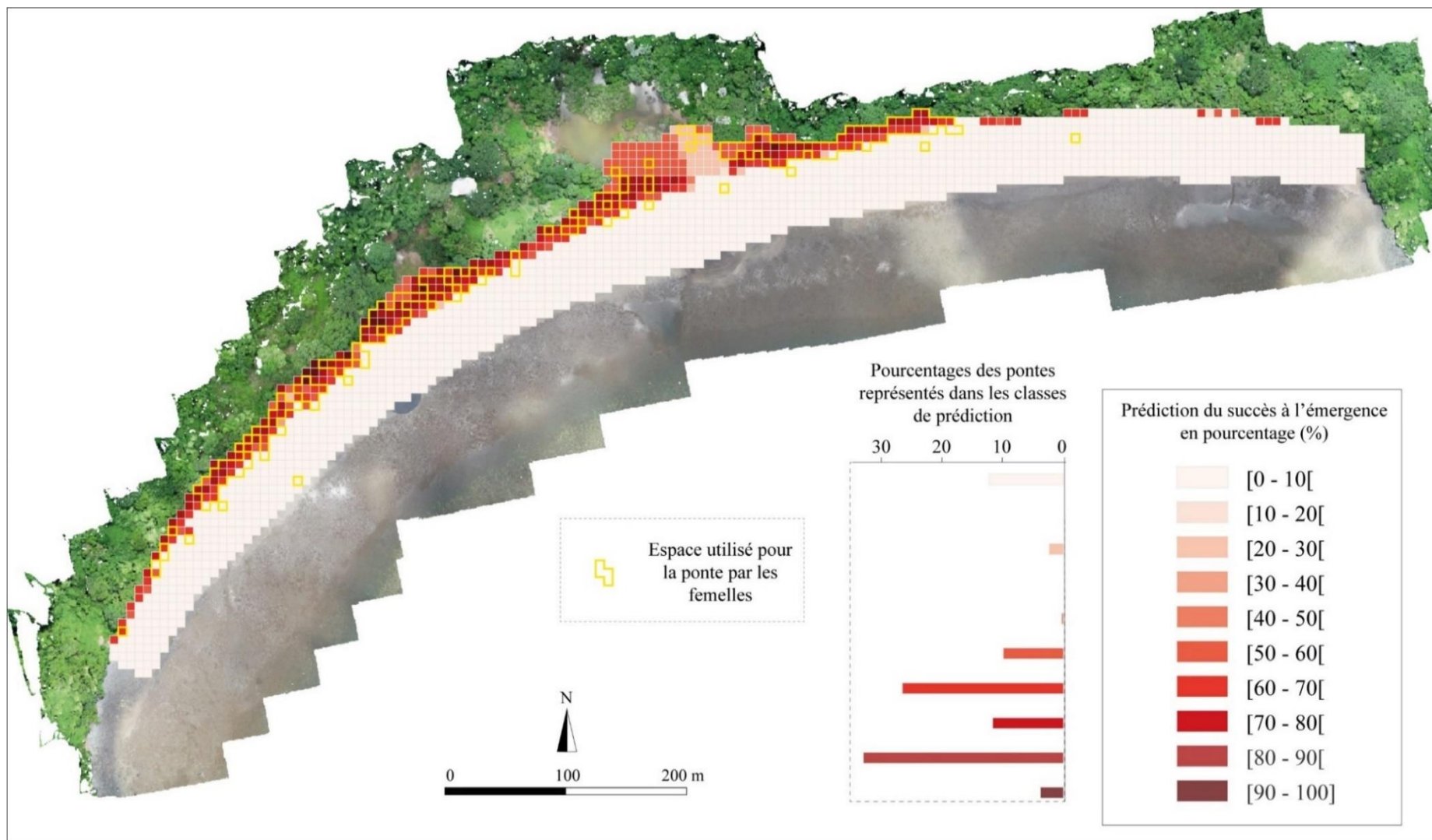


Figure 7. Cartographie représentant la prédiction du succès à l'émergence sur Grande Saziley par cellules de 5x5 m et à partir du modèle de régression Random Forest comprenant 3 variables environnementales (altitude, altitude maximale et distance PMVE) puis l'espace utilisé par les femelles au cours des missions de 2021 et 2022, délimité en jaune. Orthophotographie par drone réalisée le 21 mars 2022.

4. Discussion

Notre étude a proposé une méthodologie exploratoire dans l'optique d'être reproductible afin d'identifier les zones favorables au succès à l'émergence sur les plages de nidification à travers la construction de cartographie prédictive. Les objectifs étaient de fournir un moyen d'évaluer si : 1) les femelles nichent majoritairement dans les espaces les plus propices au succès à l'émergence, 2) si tel n'est pas le cas, localiser les zones théoriquement viables pour relocaliser les nids susceptibles d'échouer.

4.1. L'inondation, principal facteur explicatif du faible succès à l'émergence

Pour construire les cartographies, nous devions préalablement identifier les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence. À partir de l'étude de nombreux paramètres environnementaux, l'inondation des nids a été identifiée comme le principal facteur responsable des faibles succès à l'émergence. En ce sens, les paramètres de morphologie de plage telles que l'altitude, l'altitude maximale et la distance à la PMVE sont ressorties des modèles. Ces variables, corrélées, indiquent que les nids situés à une plus grande distance de la ligne de PMVE et à une altitude plus élevée bénéficient d'une certaine protection.

Les nids qui n'ont pas subi d'inondation ont enregistré un succès à l'émergence compris entre 60% et 100%. Les paramètres de température n'ont pas été mis en évidence par le modèle GLM binomial. Nous pouvons en déduire que les températures au sein des nids n'ont pas atteint des valeurs léthales pour le développement embryonnaire. Ainsi, les paramètres de végétation ne sont pas ressortis du modèle, les nids situés sur un sol nu, sans canopée, auraient pu atteindre des températures élevées (Kamel 2013). De plus, Grande Saziley est une plage composée de sable biogène et volcanique où certaines zones sont composées exclusivement de sable noir. D'après Hays et *al.* (1995, 2001) la ponte dans le sable noir entraînerait une température plus élevée que dans le sable clair en raison d'une plus grande absorption du rayonnement solaire incident, ce qui réduirait le succès de l'éclosion (Patino-Martinez et *al.* 2022). Toutefois, les paramètres sédimentologiques des nids ne sont pas ressortis de l'étude non plus. Ainsi, au cours de notre période de mesures, un nid placé hors de la végétation et dans un sable noir n'atteindrait pas des seuils critiques de température pour son développement. De plus, la dynamique de la plage n'a pas impacté le succès à l'émergence au cours de l'étude, bien que des phénomènes de transports sédimentaires transversaux aient été enregistrés. Les taux d'érosion enregistrés sur

les nids restent faibles parce qu'ils se trouvent suffisamment haut sur la plage, au-delà des mouvements sédimentaires.

Ce travail met aussi en lumière l'importance de mesurer, de quantifier et de comprendre l'inondation des nids par les vagues et marées, études qui restent rares. Beaucoup de travaux se sont concentrés, à juste titre, sur le paramètre de température (Exemples : Hays *et al.* 1995 ; Wood & Bjorndal 2000 ; Matsuzawa *et al.* 2002 ; Du *et al.* 2007 ; Kobayashi *et al.* 2017 ; Bladow & Milton 2019) et dans le contexte de changement climatique, les températures tendent à augmenter, pouvant impacter le développement des embryons et le sex-ratio (Laloë *et al.* 2017 ; Jensen *et al.* 2018 ; Chatting *et al.* 2021). Toutefois, notre étude et celles de Pike *et al.* (2015), Ware & Fuentes (2018a) et Limpus *et al.* (2020) indiquent clairement la sensibilité accrue des œufs à l'inondation et le risque de perte des nids va probablement augmenter avec l'élévation du niveau marin liée au changement climatique (Fish *et al.* 2005 ; Mazaris *et al.* 2009 ; Veelenturf *et al.* 2020).

4.2. Prédiction du succès à l'émergence : les femelles nichent majoritairement sur les zones favorables

À la suite de ce premier travail, nous avons prédit le succès à l'émergence sur l'ensemble de l'espace disponible pour la nidification, à partir des données collectées sur le terrain et sous SIG, en nous appuyant sur le meilleur modèle prédictif. Il s'avère que 21% de l'espace disponible donnerait des succès à l'émergence supérieurs à 50%. Puis, nous avons superposé cette cartographie prédictive avec les données géo-localisées de ponte de tortues vertes que nous avons relevées entre 2021 et 2022. Grâce à ce travail nous avons pu mettre en lumière que 85% des nids enregistrés sur cette période auraient un succès supérieur à 50%. Ainsi, l'espace utilisé par les femelles pour la ponte par rapport à l'espace disponible, représente majoritairement des zones favorables au succès à l'émergence. Seul 12,3% des nids ont été placés dans des zones où le succès à l'émergence prédit fut inférieur à 10%, dont la relocalisation pourrait être ainsi envisagée.

Toutefois, nous pouvons nous demander si, à l'échelle de la plage, il est adéquat d'engager une telle démarche dans le cas où 85% des femelles ont niché dans des zones plutôt propices. À partir de quel pourcentage de nids théoriquement non viables pouvons-nous juger nécessaire de mettre en place une stratégie de relocalisation ? Le déplacement des nids reste un

travail périlleux. La réussite tient aux modes de transport des œufs, dont les techniques ont été cependant perfectionnées (Abella et *al.* 2007 ; Williamson et *al.* 2017), et aussi à la profondeur du nid dans lequel ces œufs sont enfouis (Najwa-Sawawi et *al.* 2021). De plus, au-delà de ces questions, notre modèle peut aussi être amélioré avant toute décision conservatoire.

4.3. Limites de la méthodologie

Les modélisations par *Machine Learning* ont révélé que le meilleur modèle prédictif du succès à l'émergence s'appuie sur trois paramètres : l'altitude, l'altitude maximal de la plage et la distance à la marée de pleine mer de vives-eaux. L'obtention de ce résultat est associée au fait que ces paramètres de morphologie de plage sont directement liés à l'exposition des nids face à l'inondation, reconnue comme le principal facteur responsable des faibles succès à l'émergence (<20%). La variabilité des succès à l'émergence obtenus des nids qui n'ont pas enregistré de phénomène d'inondation (>60%), n'a pas été expliquée avec les données disponibles et probablement en raison du nombre réduit de nids étudiés. D'autres facteurs peuvent être responsables de perte d'œufs, qui n'ont pas été étudiés ici tels que l'influence de l'origine parentale (Wallace et *al.* 2007 ; Merwe et *al.* 2010 ; Booth et *al.* 2013 ; Tezak et *al.* 2020), la prédation (Fowler 1979 ; Leighton et *al.* 2011) et les bactéries (Soslau et *al.* 2011 ; McMaken et *al.* 2023). En ce sens, la cartographie prédictive finale est binaire : les espaces possiblement exposés à l'inondation se voient octroyer un succès à l'émergence faible (entre 0 et 10%) et les espaces protégés obtiennent un succès à l'émergence supérieur à 50%. Remarquons une variabilité de succès à l'émergence comprise entre 50% et 100% sur le haut de plage, qui semble difficilement explicable comme susmentionné, décrivant probablement les limites du modèle. Toutefois, nous pouvons dire que les faibles prédictions de succès à l'émergence sur le haut de la partie centrale de la plage sont dues à une altitude plus faible par la présence de la zone de palétuviers en arrière-plage où les fortes pluies et les marées de vives eaux brisent régulièrement le cordon sableux.

Des erreurs, parfois importantes, ont été constatées sur la figure 3 où sont comparées les valeurs prédites du modèle et les valeurs observées. Ces erreurs concernent notamment les nids proches des cellules prédites à faible succès à l'émergence. Pour exemple et non des moindres, certains nids n'ont pas enregistré d'émergence au cours de notre étude, mais le modèle prédit un succès supérieur à 50%. Ces écarts peuvent trouver leur origine dans deux sources d'erreurs.

Premièrement, un certain nombre de nids enregistrant un succès à l'émergence nul se trouvaient très proches (2 mètres) de nids à fort succès (>80%). Les paramètres morphologiques de la plage relevés sont donc similaires entre les nids, mais aussi lors de la récolte de ces données sous SIG sur les mailles. Le modèle n'arrive ainsi pas toujours à bien délimiter l'espace où les nids sont inondés et non inondés. Cette difficulté peut être liée à l'existence d'autres facteurs environnementaux expliquant l'exposition des nids à l'inondation non pris en compte ici, comme des conditions énergétiques particulières qui affectent de manière non linéaire la plage. Deuxièmement, l'utilisation de MNE et d'orthophotographie par drone peut ajouter des sources d'erreurs bien que la résolution spatiale soit faible (<2 cm). La végétation du haut de plage, espace où les femelles nichent en majorité (Fig. 1), masque les paramètres morphologiques de la plage. Bien que le logiciel ait supprimé une partie de celle-ci, des artefacts peuvent rester présents, pouvant erroner à certains endroits ces paramètres en augmentant notamment l'altitude de la plage. Ainsi, certaines zones semblent être propices aux succès à l'émergence alors qu'en réalité l'altitude est plus faible. Cela reste limité dans notre cas et les données récoltées sur les mailles ont été vérifiées, mais cette source d'erreur doit être envisagée. Ainsi, les chiffres avancés précédemment peuvent sous-estimer la réalité et le pourcentage de femelles qui nichent dans des zones favorables au succès à l'émergence pourrait être moins important.

De plus, l'établissement de la cartographie prédictive des succès à l'émergence s'ancre sur une unique expérience de terrain. Les conditions environnementales évoluent entre les saisons telle que la température ambiante, qui influence directement les températures au sein des nids (Matsuzawa et *al.* 2002). Ce facteur, bien qu'il ne soit pas reconnu comme responsable de faibles succès à l'émergence, doit être néanmoins pris en considération dans le cadre d'un renouvellement de cette expérience, étant donné son importance dans le développement embryonnaire (McGehee 1979 ; Du et *al.* 2007 ; Bladow & Milton 2019). De plus, entre la saison sèche et la saison humide, les conditions hydrodynamiques dans le lagon mahorais sont différentes et les plages sont soumises à une dynamique morphologique saisonnière longitudinale et transversale (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Charroux et *al.* 2024). En ce sens, les phénomènes d'inondation peuvent atteindre des nids plus haut sur la plage et ils peuvent être soumis à des phénomènes d'érosion, possiblement préjudiciables pour le succès à l'émergence. Ces constats mettent en lumière la nécessité de poursuivre les mesures multiparamétriques de terrain afin d'affiner la cartographie avant d'imaginer des mesures conservatoires sur le site de Grande Saziley.

Toutefois, ce travail fournit une base et reste satisfaisant par rapport au jeu de données que nous possédons. Nous pourrions envisager une marge d'erreur et exclure les zones proches des mailles à faible succès à l'émergence dans le cadre d'une stratégie de relocalisation pour assurer la protection des nids face à l'inondation notamment. L'intégration d'événements extrêmes pourrait aussi être considérée. Ware & Fuentes (2018a) ont proposé une autre approche pour localiser les espaces protégés de l'*overwash* dans une stratégie de relocalisation des nids. Les chercheurs se sont focalisés sur l'étude du *run up* par modélisation afin de délimiter les zones susceptibles d'être inondées. Ce travail pourrait être complémentaire à notre approche.

Pour confirmer notre méthodologie, il serait nécessaire de la renouveler sur d'autres plages, dans d'autres contextes géomorphologiques et écologiques. Aussi, sur des systèmes de plage où des dynamiques morphologiques sont importantes et atteignent les nids de façon chronique, cette méthodologie ne pourrait fonctionner comme le modèle ne peut prédire les mouvements sédimentaires.

Ce type de méthodologie pourrait aussi servir pour modéliser les zones chaudes et fraîches de la plage dans le cadre de stratégie de relocalisation ayant pour objectif de limiter la féminisation des populations de tortues marines. La détermination du sexe des embryons interviendrait au cours du second tiers de développement (Miller et al. 2017) et la température pivot, dépendant des populations et des espèces, se situerait autour de 29°C pour les tortues vertes (Kaska et al. 1998 ; Stubbs & Mitchell 2018). Nos données de température indiquent que 10 nids démarrent leur développement à une température supérieure à 29°C, ce qui légitimerait d'engager une étude sur le sexe-ratio. Les hausses de températures actuelles et attendues en raison du changement climatique tendent à accroître la production de femelles (Jensen et al. 2018). Une étude a d'ores et déjà travaillé sur la relocalisation des nids dans des zones plus fraîches, masculinisantes (Esteban et al. 2018).

Conclusion

Nous avons proposé une méthodologie basée sur des techniques de *Machine Learning* et des SIG afin de prédire le succès à l'émergence sur les plages de ponte à des fins de conservations. Notamment, évaluer si les femelles nichent majoritairement dans les secteurs les plus favorables et localiser les espaces théoriquement viables pour les œufs afin de les

relocaliser s'ils présentent des risques de mortalité. Premièrement, nous avons identifié les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence. Notre étude a mis en évidence que l'inondation des nids par les vagues et les marées a été le principal facteur responsable des faibles succès à l'émergence enregistrés. Les nids qui n'ont pas subi d'inondation ont eu un succès à l'émergence compris entre 60% et 100%, variabilité qui n'a pas été expliquée par les autres paramètres environnementaux mesurés lors de l'étude. Deuxièmement, nous avons réalisé une cartographie prédictive du succès à l'émergence, basée sur trois paramètres environnementaux que sont l'altitude, l'altitude maximale et la distance à la PMVE, issue du meilleur modèle de Régression Random Forest. Les résultats furent binaires pour des raisons intrinsèques à nos données et révèlent les zones exposées à l'inondation et les zones protégées. Troisièmement, nous avons superposé l'espace utilisé par les femelles pour la ponte à partir de données de suivis réalisés entre 2021 et 2022. 85% des femelles ont niché dans des zones où le succès à l'émergence serait supérieur à 50%. Toutefois, il est probable que le modèle surestime les zones protégées des inondations. Bien que sur notre site en particulier, des études complémentaires devraient être engagées pour confirmer nos résultats, notre méthodologie est satisfaisante dans l'ensemble. La production de cartographies prédictives pourrait être tout à fait transferable sur d'autres plages de nidification, à partir de données collectées sur le terrain, dont les résultats seraient propres à chaque site. Toutefois, cette méthodologie doit être avant tout confirmée en la renouvelant sur d'autres plages qui présentent des contextes géographiques et écologiques différents. Ce travail pourrait constituer un sérieux appui dans les stratégies de conservation.

Remerciements

Les auteurs remercient la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte (DEALM) et le Parc Naturel Marin de Mayotte (Office Français de la Biodiversité) pour le financement de ce projet. Les auteurs expriment également leur gratitude à l'Université de Mayotte pour les moyens importants mis à leur disposition et à l'association Les Naturalistes de Mayotte pour leur aide sur le terrain. Remerciements également pour Emmanuel Corse et Rémi Brosse pour leur conseils en Machine Learning.

	Variables	Description
Température	tdm3	Moyenne de température des trois jours les plus chauds
	nb_jour_29	Le nombre de jours d'incubation où les températures ont été supérieures à 29°C
	moy_temp_29	Moyenne des températures où les températures ont été supérieures à 29°C
Inondation	duree_imm	Durée cumulée en heure des inondations
	nb_imm	Nombre d'inondations
	importance_imm	L'importance cumulée en centimètre des inondations
Morphologie de la plage	z	Altitude du nid
	z_max	Altitude maximale sur le transect entre le nid et la limite de plage
	berme	Variable binaire concernant la présence (1) ou l'absence (0) d'une berme
	dist_berme	Distance en mètre entre l'observation et l'élévation maximale de la plage
	pente_max	Pente en degré entre l'élévation maximale de la plage et le bord du platier récifal
	pente_moy	Pente moyenne en degrés entre l'observation et le bord du récif
	distance_pmve	Distance en mètre entre l'observation et la ligne de marée de pleine mer de vives-eaux (SHOM 2020)
Dynamique de la plage	diff_z	Différence altitudinale entre mars et juin 2022
	diff_zmax	Différence altitudinale maximale entre mars et juin 2022
	diff_pente_moy	Différence de la pente moyenne entre mars et juin 2022
	diff_pente_max	Différence de la pente maximale entre mars et juin 2022
	diff_berme	Différence de la distance à la berme entre mars et juin 2022
Végétation	lux_moy	Moyenne d'ensoleillement en lux
	dist_veget	Distance en mètre entre l'observation et la ligne de végétation
	canopee	Variable binaire pour la présence d'observations sous la canopée (1) ou non (0)
	recou_moy_veget	Pourcentage du recouvrement de végétation au-dessus du nid
Sable au fond du puits de ponte	fpp_CaCO3	Proportion de carbonate de calcium en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_moyen	Taille moyenne des grains des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_G	Proportion de gravier en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_SG	Proportion de sable grossier en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_SM	Proportion de sable moyen en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_SF	Proportion de sable fin en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_silt	Proportion de sable limoneux en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_symetrie	Indice de symétrie des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_trie	Indice de tri des échantillons du fond du puits de ponte des nids
	fpp_ME	Masse d'eau en pourcentage des échantillons du fond du puits de ponte des nids
Sable en haut du puits de ponte	hpp_CaCO3	Proportion de carbonate de calcium en pourcentage des échantillons du haut du puits de ponte des nids
	hpp_moyen	Taille moyenne des grains des échantillons prélevés au sommet du puits de ponte des nids
	hpp_G	Proportion de gravier en pourcentage des échantillons du haut du puits de ponte des nids
	hpp_SG	Proportion de sable grossier en pourcentage des échantillons prélevés au sommet du puits de ponte des nids
	hpp_SM	Proportion de sable moyen en pourcentage des échantillons provenant du haut du puits de ponte des nids
	hpp_SF	Proportion de sable fin en pourcentage des échantillons provenant du haut du puits de ponte des nids
	hpp_silt	Proportion de sable limoneux en pourcentage des échantillons provenant du haut du puits de ponte des nids
	hpp_symetrie	Indice de symétrie des échantillons prélevés au sommet du puits de ponte des nids
	hpp_trie	Indice de tri des échantillons prélevés au sommet du puits de ponte des nids
	hpp_ME	Masse d'eau en pourcentage des échantillons prélevés au sommet du puits de ponte des nids

Annexe 1 : Description des variables environnementales de l'étude.

Références

- Abella E, Marco A, López-Jurado LF (2007) Success of delayed translocation of loggerhead turtle nests. *J Wildl Manag* 71:2290–2296. <https://doi.org/10.2193/2006-512>
- Ackerman R (1997) The nest environment and the embryonic development of sea turtles. In: *The Biology of Sea Turtles*. pp 83–106
- Ackerman RA (1977) The respiratory gas exchange of sea turtle nests (*Chelonia*, *Caretta*). *Respir Physiol* 31:19–38. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(77\)90062-7](https://doi.org/10.1016/0034-5687(77)90062-7)
- Ahles N, Milton SL (2016) Mid-incubation relocation and embryonic survival in loggerhead sea turtle eggs. *J Wildl Manag* 80:430–437. <https://doi.org/10.1002/jwmg.1023>
- Angnuureng DB, Jayson-Quashigah PN, Almar R, et al (2020) Application of shore-based video and unmanned aerial vehicles (drones): Complementary tools for beach studies. *Remote Sens* 2020 Vol 12 Page 394 12:394. <https://doi.org/10.3390/RS12030394>
- Arlt D, Pärt T (2007) Nonideal breeding habitat selection: a mismatch between preference and fitness. *Ecology* 88:792–801. <https://doi.org/10.1890/06-0574>
- Baltensperger AP, Huettmann F (2015) Predictive spatial niche and biodiversity hotspot models for small mammal communities in Alaska: applying machine-learning to conservation planning. *Landsc Ecol* 30:681–697. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0150-8>
- Baltensperger AP, Mullet TC, Schmid MS, et al (2013) Seasonal observations and machine-learning-based spatial model predictions for the common raven (*Corvus corax*) in the urban, sub-arctic environment of Fairbanks, Alaska. *Polar Biol* 36:1587–1599. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1376-7>
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, et al (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett* 15:365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bladow RA, Milton SL (2019) Embryonic mortality in green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtle nests increases with cumulative exposure to elevated temperatures. *J Exp Mar Biol Ecol* 518:151180. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151180>
- Booth DT, Feeney R, Shibata Y (2013) Nest and maternal origin can influence morphology and locomotor performance of hatchling green turtles (*Chelonia mydas*) incubated in field nests. *Mar Biol* 160:127–137. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2070-y>
- Bourjea J, Frappier J, Quillard M, et al (2007) Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endanger Species Res* 3:273–282. <https://doi.org/10.3354/esr00053>
- Brander RW, Kench PS, Hart D (2004) Spatial and temporal variations in wave characteristics across a reef platform, Warraber Island, Torres Strait, Australia. *Mar Geol* 207:169–184. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.03.014>
- Breiman L (2001) Random Forests. *Mach Learn* 45:5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>

- Carr AF, Ogren LH (1960) The ecology and migrations of sea turtles. 4, The green turtle in the Caribbean Sea. Bulletin of the AMNH ; v. 121, article 1. Green turtle in the Caribbean Sea
- Casella E, Rovere A, Pedroncini A, et al (2016) Drones as tools for monitoring beach topography changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). Geo-Mar Lett 36:151–163. <https://doi.org/10.1007/s00367-016-0435-9>
- Caut S, Guirlet E, Girondot M (2010) Effect of tidal overwash on the embryonic development of leatherback turtles in French Guiana. Mar Environ Res 69:254–261. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.11.004>
- Cesca S, Letort J, Razafindrakoto HNT, et al (2020) Drainage of a deep magma reservoir near Mayotte inferred from seismicity and deformation. Nat Geosci 2020 131 13:87–93. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0505-5>
- Chacón D, McLarney W, Ampie C, Venegas B (1996) Reproduction and conservation of the leatherback turtle *Derrnochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) in Gandoca, Costa Rica. Rev Biol Trop 44:853–860
- Charroux S, Jeanson M, Morisseau S, Pennober G (2024) Seasonal morphodynamics of fringing reef pocket beaches and responses to rapid vertical tectonic movements. J Coast Res 40:31–50. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-23-00021.1>
- Chatting M, Hamza S, Al-Khayat J, et al (2021) Feminization of hawksbill turtle hatchlings in the twenty-first century at an important regional nesting aggregation. Endanger Species Res 44:149–158. <https://doi.org/10.3354/ESR01104>
- Chen HC, Cheng IJ, Hong E (2007) The influence of the beach environment on the digging success and nest site distribution of the green turtle, *Chelonia mydas*, on Wan-an Island, Penghu Archipelago, Taiwan. J Coast Res 23:1277–1286. <https://doi.org/10.2112/05-0455.1>
- Chevallier D, Girondot M, Berzins R, et al (2020) Survival and breeding interval of an endangered marine vertebrate, the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, in French Guiana. Endanger Species Res 41:153–165. <https://doi.org/10.3354/ESR01013>
- Cowell PJ, Thom BG (1994) Morphodynamics of coastal evolution. In: Coastal evolution: Late Quaternary shoreline morphodynamics,. pp 33–86
- Cutler DR, Edwards Jr. TC, Beard KH, et al (2007) Random forests for classification in ecology. Ecology 88:2783–2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>
- Darsan J, Jehu A, Asmath H, et al (2016) The influence of fluvial dynamics and North Atlantic swells on the beach habitat of leatherback turtles at Grande Riviere Trinidad. J Environ Manage 180:111–122. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.05.014>
- Dellert LJ, O'Neil D, Cassill DL (2014) Effects of beach renourishment and clutch relocation on the success of the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) eggs and hatchlings. J Herpetol 48:186–187. <https://doi.org/10.1670/12-135>

- Du WG, Hu LJ, Lu JL, Zhu LJ (2007) Effects of incubation temperature on embryonic development rate, sex ratio and post-hatching growth in the Chinese three-keeled pond turtle, *Chinemys reevesii*. *Aquaculture* 272:747–753. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.09.009>
- Dutton DL, Dutton PH, Chaloupka M, Boulon RH (2005) Increase of a Caribbean leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting population linked to long-term nest protection. *Biol Conserv* 126:186–194. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.013>
- Eckert KL, Eckert SA (1990) Embryo mortality and hatch success in In situ and translocated leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* eggs. *Biol Conserv* 53:37–46. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90061-S](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90061-S)
- Eelsalu M, Parnell KE, Soomere T (2022) Sandy beach evolution in the low-energy microtidal Baltic Sea: Attribution of changes to hydrometeorological forcing. *Geomorphology* 414:108383. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2022.108383>
- Esteban N, Laloë J-O, Kiggen FSPL, et al (2018) Optimism for mitigation of climate warming impacts for sea turtles through nest shading and relocation. *Sci Rep* 8:17625. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35821-6>
- Ferrier S, Watson G, Pearce J, Drielsma M (2002) Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling. *Biodivers Conserv* 11:2275–2307. <https://doi.org/10.1023/A:1021302930424>
- Fish MR, Côté IM, Gill JA, et al (2005) Predicting the impact of sea-level rise on Caribbean sea turtle nesting habitat. *Conserv Biol* 19:482–491. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00146.x>
- Foley AM, Peck SA, Harman GR (2006) Effects of sand characteristics and inundation on the hatching success of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) clutches on low-relief mangrove islands in Southwest Florida. *Chelonian Conserv. Biol.* 5:32–41
- Fowler LE (1979) Hatching success and nest predation in the green sea turtle, *Chelonia Mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology* 60:946–955. <https://doi.org/10.2307/1936863>
- Frei B, Fyles JW, Nocera JJ (2013) Maladaptive habitat use of a north american woodpecker in population decline. *Ethology* 119:377–388. <https://doi.org/10.1111/eth.12074>
- Gardner WH (1986) Water Content. In: *Methods of soil analysis*. John Wiley & Sons, Ltd, pp 493–544
- Grandin R, Beauducel F, Peltier A, et al (2019) Surface deformation during the 2018-19 mayotte seismo-volcanic crisis from GNSS, synthetic aperture radar and seafloor geodesy. *Am Geophys Union* 2019:V52D-03
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, et al (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecol Lett* 16:1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model* 135:147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)

- Hagerman S, Dowlatabadi H, Satterfield T, McDaniels T (2010) Expert views on biodiversity conservation in an era of climate change. *Glob Environ Change* 20:192–207. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2009.10.005>
- Han X, Guo Y, Mi C, et al (2017) Machine learning model analysis of breeding habitats for the black-necked crane in central asian uplands under anthropogenic pressures. *Sci Rep* 7:6114. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06167-2>
- Hays GC, Adams CR, Mortimer JA, Speakman JR (1995) Inter- and intra-beach thermal variation for green turtle nests on Ascension Island, South Atlantic. *J Mar Biol Assoc U K* 75:405–411. <https://doi.org/10.1017/S0025315400018269>
- Hays GC, Jones EL, Ashworth JS, et al (2001) The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos* 93:87–94
- Heller NE, Zavaleta ES (2009) Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biol Conserv* 142:14–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.006>
- Hill L, Hector A, Hemery G, et al (2017) Abundance distributions for tree species in Great Britain: A two-stage approach to modeling abundance using species distribution modeling and random forest. *Ecol Evol* 7:1043–1056. <https://doi.org/10.1002/ece3.2661>
- Hoffmann AA, Sgrò CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Hollander FA, Dyck HV, Martin GS, Titeux N (2011) Maladaptive habitat selection of a migratory passerine bird in a human-modified landscape. *PLOS ONE* 6:e25703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025703>
- Horrocks JA, Scott NM (1991) Nest site location and nest success in the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in Barbados, West Indies. *Mar Ecol Prog Ser* 69:1–8. <https://doi.org/10.3354/meps069001>
- Howard R, Bell I, Pike DA (2014) Thermal tolerances of sea turtle embryos: Current understanding and future directions. *Endanger Species Res* 26:75–86. <https://doi.org/10.3354/esr00636>
- Jeanson M, Anthony EJ, Dolique F, Aubry A (2013) Wave characteristics and morphological variations of pocket beaches in a coral reef-lagoon setting, Mayotte Island, Indian Ocean. *Geomorphology* 182:190–209. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.013>
- Jeanson M, Dolique F, Anthony EJ, Aubry A (2019) Decadal-scale dynamics and morphological evolution of mangroves and beaches in a reef-lagoon complex, Mayotte Island. *J Coast Res* 88:195–208. <https://doi.org/10.2112/SI88-015.1>
- Jeanson M, Anthony EJ, Charroux S, et al (2021) Detecting the effects of rapid tectonically induced subsidence on Mayotte Island since 2018 on beach and reef morphology, and implications for coastal vulnerability to marine flooding. *Geo-Mar Lett* 41:1–10. <https://doi.org/10.1007/s00367-021-00725-4>

- Jensen MP, Allen CD, Eguchi T, et al (2018) Environmental warming and feminization of one of the largest sea turtle populations in the world. *Curr Biol* 28:154-159.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.057>
- Kaliraj S, Chandrasekar N, Ramachandran KK (2017) Mapping of coastal landforms and volumetric change analysis in the south west coast of Kanyakumari, South India using remote sensing and GIS techniques. *Egypt J Remote Sens Space Sci* 20:265–282. <https://doi.org/10.1016/J.EJRS.2016.12.006>
- Kamel SJ (2013) Vegetation cover predicts temperature in nests of the hawksbill sea turtle: Implications for beach management and offspring sex ratios. *Endanger Species Res* 20:41–48. <https://doi.org/10.3354/esr00489>
- Kandel K, Huettmann F, Suwal MK, et al (2015) Rapid multi-nation distribution assessment of a charismatic conservation species using open access ensemble model GIS predictions: Red panda (*Ailurus fulgens*) in the Hindu-Kush Himalaya region. *Biol Conserv* 181:150–161. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.10.007>
- Karavas N, Georghiou K, Arianoutsou M, Dimopoulos D (2005) Vegetation and sand characteristics influencing nesting activity of *Caretta caretta* on Sekania beach. *Biol Conserv* 121:177–188. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.04.017>
- Kaska Y, Downie R, Tippet R, Furness R (1998) Natural temperature regimes for loggerhead and green turtle nests in the eastern Mediterranean. *Can J Zool* 76:723–729. <https://doi.org/10.1139/z97-245>
- Kassambara A (2018) Machine Learning Essentials: Practical Guide in R. STHDA
- Kench PS, Brander RW, Parnell KE, McLean RF (2006) Wave energy gradients across a Maldivian atoll: Implications for island geomorphology. *Geomorphology* 81:1–17. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2006.03.003>
- Kobayashi S, Wada M, Fujimoto R, et al (2017) The effects of nest incubation temperature on embryos and hatchlings of the loggerhead sea turtle: Implications of sex difference for survival rates during early life stages. *J Exp Mar Biol Ecol* 486:274–281. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.020>
- Kolbe JJ, Janzen FJ (2002) Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology* 83:269–281. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0269:IONSSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0269:IONSSO]2.0.CO;2)
- Laloë JO, Cozens J, Renom B, et al (2017) Climate change and temperature-linked hatchling mortality at a globally important sea turtle nesting site. *Glob Change Biol* 23:4922–4931. <https://doi.org/10.1111/gcb.13765>
- Leighton PA, Horrocks JA, Kramer DL (2011) Predicting nest survival in sea turtles: when and where are eggs most vulnerable to predation? *Anim Conserv* 14:186–195. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00422.x>

- Lemoine A, Briole P, Bertil D, et al (2020) The 2018-2019 seismo-volcanic crisis east of Mayotte, Comoros islands: Seismicity and ground deformation markers of an exceptional submarine eruption. *Geophys J Int* 223:22–44. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa273>
- Limpus CJ, Miller JD, Pfaller JB (2020) Flooding-induced mortality of loggerhead sea turtle eggs. *Wildl Res.* <https://doi.org/10.1071/WR20080>
- Lowe RJ, Falter JL, Bandet MD, et al (2005) Spectral wave dissipation over a barrier reef. *J Geophys Res C Oceans* 110:1–16. <https://doi.org/10.1029/2004JC002711>
- Lyons MP, von Holle B, Weishampel JF (2022) Why do sea turtle nests fail? Modeling clutch loss across the southeastern United States. *Ecosphere* 13:1–14. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3988>
- Matsuzawa Y, Sato K, Sakamoto W, Bjorndal KA (2002) Seasonal fluctuations in sand temperature: Effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Mar Biol* 140:639–646. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0724-2>
- Maulany RI, Booth DT, Baxter GS (2012) The effect of incubation temperature on hatchling quality in the olive ridley turtle, *Lepidochelys olivacea*, from Alas Purwo National Park, East Java, Indonesia: Implications for hatchery management. *Mar Biol* 159:2651–2661. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2022-6>
- Mawdsley JR, O'malley R, Ojima DS (2009) A review of climate-change adaptation strategies for wildlife management and biodiversity conservation. *Conserv Biol* 23:1080–1089. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01264.x>
- Mazaris AD, Matsinos G, Pantis JD (2009) Evaluating the impacts of coastal squeeze on sea turtle nesting. *Ocean Coast Manag* 52:139–145. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2008.10.005>
- McGehee MA (1979) Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (*Caretta caretta caretta*). *Retrospective Theses and Dissertations*. 437.
- McMaken CM, Burkholder DA, Milligan RJ, Lopez JV (2023) Potential impacts of environmental bacteria on the microbiota of loggerhead (*Caretta caretta*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtle eggs and their hatching success. *MicrobiologyOpen* 12:e1363. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1363>
- Merwe JP van de, Hodge M, Whittier JM, et al (2010) Persistent organic pollutants in the green sea turtle *Chelonia mydas*: nesting population variation, maternal transfer, and effects on development. *Mar Ecol Prog Ser* 403:269–278. <https://doi.org/10.3354/meps08462>
- Mi C, Huettmann F, Guo Y, et al (2017) Why choose Random Forest to predict rare species distribution with few samples in large undersampled areas? Three Asian crane species models provide supporting evidence. *PeerJ* 5:e2849. <https://doi.org/10.7717/peerj.2849>
- Miller J (1997) Reproduction in Sea Turtle. In: *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press

- Miller JD, Mortimer JA, Limpus CJ (2017) A field key to the developmental stages of marine turtles (*Cheloniidae*) with notes on the development of *Dermochelys*. *Chelonian Conserv Biol* 16:111–122. <https://doi.org/10.2744/CCB-1261.1>
- Monismith SG, Herdman LMM, Ahmerkamp S, Hench JL (2013) Wave transformation and wave-driven flow across a steep coral reef. *J Phys Oceanogr* 43:1356–1379. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-0164.1>
- Mortimer JA (1990) The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990:802. <https://doi.org/10.2307/1446446>
- Najwa-Sawawi S, Azman NM, Rusli MU, et al (2021) How deep is deep enough? Analysis of sea turtle eggs nest relocation procedure at Chagar Hutang Turtle Sanctuary. *Saudi J Biol Sci* 28:5053–5060. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.021>
- Niemuth JN, Ransom CC, Finn SA, et al (2020) Using Random Forest Algorithm to Model Cold-Stunning Events in Sea Turtles in North Carolina. *J Fish Wildl Manag* 11:531–541. <https://doi.org/10.3996/052019-JFWM-043>
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Patino-Martinez J, Veiga J, Afonso I, et al (2022) Light sandy beaches favour hatching success and best hatchling phenotype of loggerhead turtles. *Front Ecol Evol* 10:. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.823118>
- Pfaller JB, Limpus CJ, Bjorndal KA (2009) Nest-site selection in individual loggerhead turtles and consequences for doomed-egg relocation. *Conserv Biol* 23:72–80. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01055.x>
- Pike DA, Roznik EA, Bell I (2015) Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability. *R Soc Open Sci* 2:4–6. <https://doi.org/10.1098/rsos.150127>
- Pintus KJ, Godley BJ, McGowan A, Broderick AC (2009) Impact of clutch relocation on green turtle offspring. *J Wildl Manag* 73:1151–1157. <https://doi.org/10.2193/2008-103>
- Piri Sahragard H, Ajourlo M, Karami P (2018) Modeling habitat suitability of range plant species using random forest method in arid mountainous rangelands. *J Mt Sci* 15:2159–2171. <https://doi.org/10.1007/s11629-018-4898-1>
- Pontee N (2013) Defining coastal squeeze: A discussion. *Ocean Coast Manag* 84:204–207. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.07.010>
- Pradhan UK, Mohanty PK, Mishra P (2022) Coastal erosion: a threat to sea turtle nesting habitat, east coast of India. *Rend Fis Acc Lincei* 33:153–167. <https://doi.org/10.1007/s12210-022-01046-z>
- Rather TA, Kumar S, Khan JA (2020) Multi-scale habitat modelling and predicting change in the distribution of tiger and leopard using random forest algorithm. *Sci Rep* 10:11473. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68167-z>

- Reece JS, Passeri D, Ehrhart L, et al (2013) Sea level rise, land use, and climate change influence the distribution of loggerhead turtle nests at the largest USA rookery (Melbourne Beach, Florida). *Mar Ecol Prog Ser* 493:259–274. <https://doi.org/10.3354/meps10531>
- Ren Q, He C, Huang Q, et al (2023) Impacts of global urban expansion on natural habitats undermine the 2050 vision for biodiversity. *Resour Conserv Recycl* 190:106834. <https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2022.106834>
- REVOSIMA (2024) Bulletin de l'activité sismo - volcanique à Mayotte Evolution au cours du dernier mois
- Rigatti SJ (2017) Random Forest. *J Insur Med* 47:31–39. <https://doi.org/10.17849/in-sm-47-01-31-39.1>
- Shaw RG, Etterson JR (2012) Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytol* 195:752–765. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04230.x>
- Shimada T, Duarte CM, Al-Suwailem AM, et al (2021) Satellite tracking reveals nesting patterns, site fidelity, and potential impacts of warming on major green turtle rookeries in the red sea. *Front Mar Sci* 8:608. <https://doi.org/10.3389/FMARS.2021.633814/BIBTEX>
- SHOM (2020) Références Altimétriques Maritimes. Ports de France métropolitaine et d'outre-mer. Cotes du zéro hydrographique et niveaux caractéristiques de la marée
- Silva ISS, Arantes MO, Hackradt CW, Schiavetti A (2020) Environmental and anthropogenic factors affecting nesting site selection by sea turtles. *Mar Environ Res* 162:105090. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105090>
- Sim EL, Booth DT, Limpus CJ (2015) Incubation temperature, morphology and performance in loggerhead (*Caretta caretta*) turtle hatchlings from Mon Repos, Queensland, Australia. *Biol Open* 4:685–692. <https://doi.org/10.1242/bio.20148995>
- Sinervo B, Méndez-de-la-Cruz F, Miles DB, et al (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Soslau G, Spotila JR, Chun A, et al (2011) Potentially lethal bacteria in leatherback turtle eggs in the wild threaten both turtles and conservationists. *J Exp Mar Biol Ecol* 410:101–106. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.10.018>
- Stubbs JL, Mitchell NJ (2018) The influence of temperature on embryonic respiration, growth, and sex determination in a western Australian population of green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiol Biochem Zool* 91:. <https://doi.org/10.1086/700433>
- Tezak B, Bentley B, Arena M, et al (2020) Incubation environment and parental identity affect sea turtle development and hatchling phenotype. *Oecologia* 192:939–951. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04643-7>

- Tucker AD (2010) Nest site fidelity and clutch frequency of loggerhead turtles are better elucidated by satellite telemetry than by nocturnal tagging efforts: Implications for stock estimation. *J Exp Mar Biol Ecol* 383:48–55. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.11.009>
- Turkozan O, Yamamoto K, Yilmaz C (2011) Nest site preference and hatching success of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles at Akyatan Beach, Turkey. *Chelonian Conserv Biol* 10:270–275. <https://doi.org/10.2744/CCB-0861.1>
- Tuttle J, Rostal D (2010) Effects of nest relocation on nest temperature and embryonic development of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Chelonian Conserv Biol* 9:1–7. <https://doi.org/10.2744/CCB-0769.1>
- Veelenturf CA, Sinclair EM, Paladino FV, Honarvar S (2020) Predicting the impacts of sea level rise in sea turtle nesting habitat on Bioko Island, Equatorial Guinea. *PLoS ONE* 15:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222251>
- Vincenzi S, Zucchetta M, Franzoi P, et al (2011) Application of a Random Forest algorithm to predict spatial distribution of the potential yield of *Ruditapes philippinarum* in the Venice lagoon, Italy. *Ecol Model* 222:1471–1478. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.007>
- Wallace BP, Sotherland PR, Santidrian Tomillo P, et al (2007) Maternal investment in reproduction and its consequences in leatherback turtles. *Oecologia* 152:37–47. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0641-7>
- Ware M, Fuentes MMPB (2018a) Potential for relocation to alter the incubation environment and productivity of sea turtle nests in the Northern Gulf of Mexico. *Chelonian Conserv Biol* 17:252–262. <https://doi.org/10.2744/CCB-1306.1>
- Ware M, Fuentes MMPB (2018b) A comparison of methods used to monitor groundwater inundation of sea turtle nests. *J Exp Mar Biol Ecol* 503:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.02.001>
- Wentworth CK (1922) A Scale of grade and class terms for clastic sediments. *J Geol* 30:377–392. <https://doi.org/10.1086/622910>
- Williamson SA, Evans RG, Robinson NJ, Reina RD (2017) Hypoxia as a novel method for preventing movement-induced mortality during translocation of turtle eggs. *Biol Conserv* 216:86–92. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.009>
- Wood DW, Bjorndal KA (2000) Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia* 2000:119. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)2000\[0119:ROTMSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)2000[0119:ROTMSA]2.0.CO;2)
- Wyneken J, Burke TJ, Salmon M, Pedersen DK (1988) Egg failure in natural and relocated sea turtle nests. *J Herpetol* 22:88–96. <https://doi.org/10.2307/1564360>
- Zabihi K, Huettmann F, Young B (2021) Predicting multi-species bark beetle (Coleoptera: Curculionidae: *Scolytinae*) occurrence in Alaska: First use of open access big data mining and open source GIS to provide robust inference and a role model for progress

in forest conservation. Biodivers Inform 16:1–19.
<https://doi.org/10.17161/bi.v16i1.14758>

Zavaleta-Lizárraga L, Morales-Mávil JE (2013) Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. Rev Mex Biodivers 84:927–937.
<https://doi.org/10.7550/rmb.31913>

Zhao Z, Xiao N, Shen M, Li J (2022) Comparison between optimized MaxEnt and random forest modeling in predicting potential distribution: A case study with *Quasipaa boulengeri* in China. Sci Total Environ 842:156867.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156867>

Les principaux résultats

- ❖ L'inondation est le premier facteur de mortalité sur le site de Grande Saziley. Bien que des températures élevées aient été enregistrées au cours de notre étude, elles n'ont pas atteint des seuils létaux.
- ❖ 85% des femelles semblent nicher dans des secteurs où le succès à l'émergence serait théoriquement supérieur à 50%. Ce chiffre, probablement surestimé, doit être confirmé par un renouvellement de cette expérience étant donné que nous nous appuyons sur une unique étude.
- ❖ La cartographie prédictive des succès à l'émergence est binaire : les nids théoriquement protégés des inondations se voient octroyer un succès à l'émergence supérieur à 50%, et les nids non protégés, entre 0% et 10%. Ce résultat découle du fait que l'inondation fut le principal facteur de mortalité au cours de notre étude. Les nids non inondés ont obtenu un succès à l'émergence compris entre 60% et 100% et cette variabilité n'a pas pu être expliquée avec les données que nous avons collectées.
- ❖ La méthodologie développée est satisfaisante et peut être transférable sur d'autres plages de nidification mais elle doit être préalablement reproduite pour être confirmée.

CHAPITRE 7

Discussion générale

L'objectif de cette thèse était d'améliorer notre compréhension des interactions existant **entre la dynamique du système plage, la distribution des nids et le succès à l'émergence des tortues marines, à plusieurs échelles temporelles. Nous visions, à terme, à évaluer la capacité des plages à assurer leur fonction de support pour la nidification des tortues marines**, c'est-à-dire une plage qui offre des conditions environnementales favorables au succès de nidification, d'éclosion et d'émergence. Les questions de recherche posées en amont ont permis de guider la réflexion et les différentes études menées. Nous proposons dans ce chapitre, une discussion sur le système biogéomorphologique des plages de nidification des tortues marines à partir des principaux résultats de l'étude. De plus, nous proposons une démonstration de notre réflexion autour de ces questions sur la définition et l'appréciation d'une plage propice à la nidification des tortues marines.

Dans une **première partie**, nous examinerons le système des plages de nidification à Mayotte, en présentant les conditions environnementales qui prévalent, ainsi que leur impact sur les processus physiques et par rétroaction, sur les ajustements morphologiques des plages. Nous préciserons dans ce contexte géomorphologique, l'espace de nidification des tortues vertes. Dans une **deuxième partie**, nous analyserons les différentes interactions biogéomorphologiques que nous avons étudiées entre la morphodynamique des plages et particulièrement de la zone de *swash*, la distribution des nids et le succès à l'émergence des tortues vertes de Mayotte. Ce travail nous permettra d'identifier et surtout de comprendre les facteurs responsables de la mortalité embryonnaire. Ensuite, nous mettrons en lumière les autres interactions, afin de proposer un schéma conceptuel entre l'évolution morphologique des plages à plusieurs échelles spatio-temporelles et la nidification des tortues marines. Dans une **troisième partie**, nous discuterons autour de ces différentes interactions et de l'imbrication des échelles spatio-temporelles en œuvre ainsi que de leur pertinence pour évaluer la capacité des plages à assurer leur fonction de support pour la nidification des tortues marines. Enfin, dans une **quatrième et dernière partie**, nous discuterons des mesures conservatoires, une démarche complexe à mettre en œuvre en raison de l'évolution multiscalaire des plages et du cycle de vie des tortues marines, dans un contexte climatique changeant et incertain.

1. Le système des plages de poche récifales et l'espace de nidification des tortues vertes à Mayotte

Les caractéristiques et l'évolution des plages de nidification à Mayotte sont façonnées et influencées par les conditions environnementales de l'île, étroitement liées à son histoire géologique ainsi qu'à son climat tropical humide et maritime. Mayotte est une île volcanique entourée d'un récif barrière renfermant un lagon. Les plages sont bordées soit par des récifs frangeants, soit par le récif barrière sur Petite-Terre. Les côtes d'accumulation se présentent sous la forme de plages enclavées, entourées par des promontoires rocheux, appelées communément plages de poche. À l'échelle de l'île, ces promontoires présentent une diversité de formes, de longueurs et d'orientations. Cette diversité crée des indentations et des baies de profils variables et engendre à terme des disparités dans les processus physiques qui influent sur les plages. Dans ce contexte environnemental, les sédiments qui constituent les plages sont d'origine à la fois bioclastique et volcanique, avec des proportions très variables. La zone d'arrière-plage, moins soumise à l'hydrodynamisme, ou du moins dans des conditions d'agitation normales, est caractérisée soit par des forêts sèches ou humides, soit par des aménagements anthropiques, soit par des falaises. Les forçages externes se manifestent à travers les conditions climatiques de l'île qui connaît deux saisons distinctes : une saison sèche dominée par les vents alizés du sud-est et une saison humide et pluvieuse caractérisée par des vents de mousson du nord-ouest. Les températures sont élevées, dépassant régulièrement les 30°C, accompagnées d'une humidité importante. Enfin, l'hydrodynamisme est influencé par des marées de type méso-tidale.

Dans cet environnement, les processus physiques structurent le transport sédimentaire et, à terme, la morphologie des plages. Comme nous l'avons spécifié, leur évolution s'effectue à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Afin de mieux les appréhender, il convient de les aborder selon ces échelles. Les variations des processus physiques, dépendant des oscillations multiscalaires des forces externes, entraîneront des évolutions morphologiques à court terme. À plus long terme, ce sont surtout les modifications des structures géologiques, les actions anthropiques ou les événements énergétiques exceptionnels qui pourraient perturber l'équilibre sédimentaire. À Mayotte, les processus physiques à l'œuvre dans ce cadre sont conditionnés à la fois par les récifs coralliens qui agissent comme barrières et atténuent une partie de l'énergie des vagues, et par la présence de promontoires rocheux limitant les transferts sédimentaires entre les plages (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Charroux et *al.* 2024). La figure 7.1 décrit le système côtier des plages de nidification mahoraises en s'aidant des travaux de Wright & Thom

(1977), Cowell & Thom (1994) et Masselink *et al.* (2014). Les parties suivantes exposent le fonctionnement du système mahorais et les réponses morphologiques associées à plusieurs échelles temporelles.

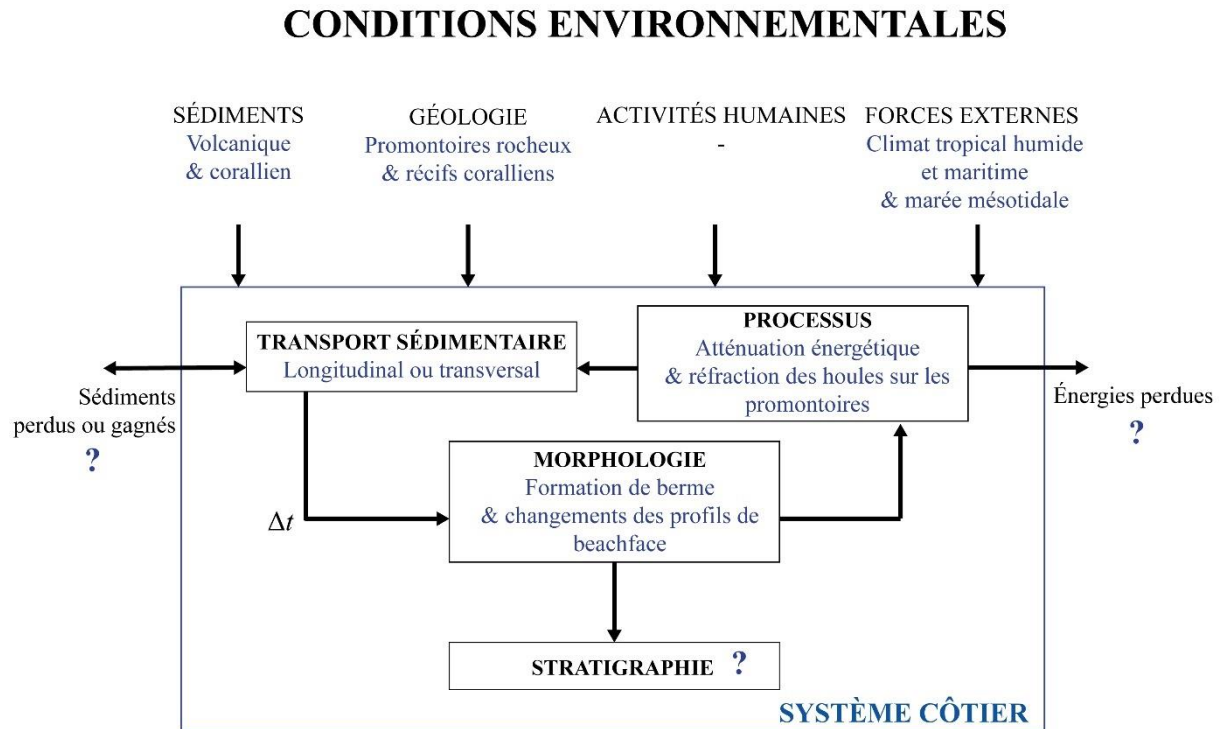


Figure.7.1. Le système côtier décrit par Masselink *et al.* (2014) depuis Wright & Thom (1977), et Cowell & Thom (1994), appliqué pour les plages de nidification des plages de ponte de Mayotte.

1.1. Évolution des plages sur le long terme

Les plages majeures de nidification de l'île que nous avons étudiées (voir Chapitre 3) connaissent une stabilité relative ou une érosion chronique sur le long terme. La régression de certaines plages n'est toutefois pas linéaire, certains secteurs semblent plus vulnérables et les taux d'évolution varient dans le temps. Cette évolution multiscalaire des plages de nidification peut s'expliquer par la présence de zones humides sur une partie de l'arrière-plage où la superficie des mangroves peut évoluer au cours des décennies en raison des variations des conditions favorables à leur établissement. De plus, lors des pluies intenses de la saison des moussons, des ravines peuvent se transformer en torrents et arracher la végétation du haut de plage. Des événements énergétiques depuis 1950 ont pu également intervenir dans la régression des plages. Ces observations sont en accord avec les travaux de Courteille *et al.* (2022).

Toutefois, soulignons que les taux d'évolution enregistrées ne présentent pas la menace d'une disparition imminente des plages. Néanmoins, certaines d'entre elles ont un espace d'accommodation réduit en raison de leurs limites solides en arrière-plage, caractérisées par des falaises rocheuses.

1.2. Évolution des plages sur le court terme

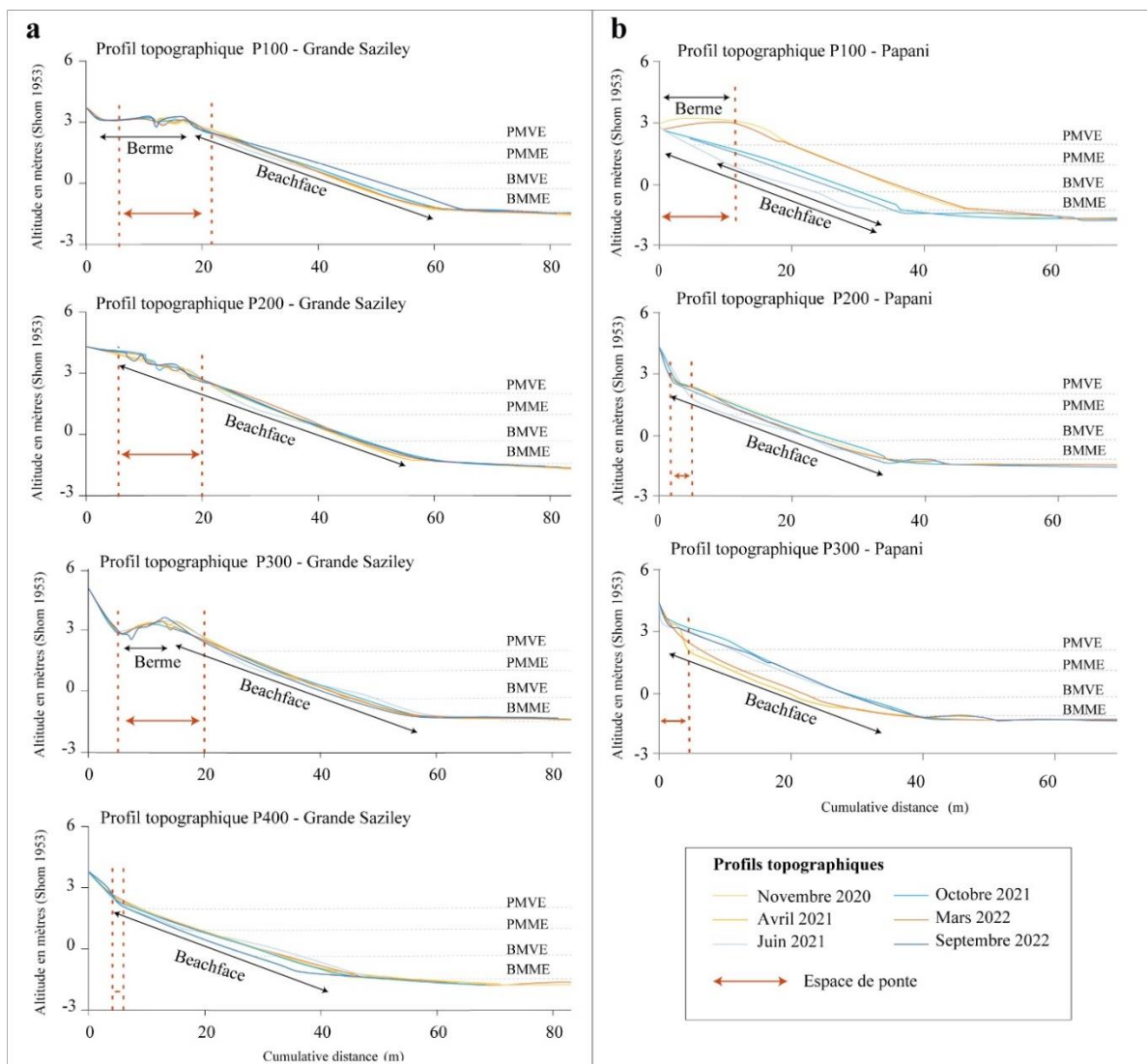
À court terme, des variations saisonnières ont été mesurées et quantifiées sur les plages de Grande Saziley et de Papani, en relation avec le schéma saisonnier des vents. Cependant, l'ampleur de ces variations ainsi que les ajustements morphologiques qui en découlent, diffèrent.

1.2.1. Plage de Grande Saziley

Le cadre environnemental de Grande Saziley se caractérise par deux promontoires rocheux, un récif frangeant, une forêt sèche en arrière-plage et une plage composée de sable corallien et volcanique réparti selon un gradient longitudinal et transversal. La morphologie de la plage se compose d'un *beachface* et d'une berme formée seulement au sud-ouest et dans la zone centrale (Fig.7.2a, profils P200 et P300). Le haut de plage est caractérisé par des micro-topographies en lien avec le creusement des nids de tortues marines. La zone de *swash* a connu des ajustements en raison de mouvements sédimentaires longitudinaux ou transversaux qui peuvent être expliqués par les changements de direction des vents.

En saison sèche, en raison des vents en provenance du sud-sud-est et de l'orientation sud-est de Grande Saziley, les vagues se propagent parallèlement à la plage, créant un mouvement principalement transversal. Ce type de courant induit un déplacement des sédiments de la partie supérieure de la plage vers l'extrémité inférieure de celle-ci. Ces mouvements transversaux peuvent être plus ou moins morphogènes en fonction de l'énergie résiduelle des vagues. Lors d'événements énergétiques, les alizés peuvent souffler à des vitesses élevées, jusqu'à 12 m.s^{-1} durant notre étude. La hauteur des vagues peut ainsi augmenter jusqu'à atteindre 0,8 m au niveau du platier récifal, lors des périodes de vives-eaux. L'énergie incidente sera plus grande étant donné l'augmentation du niveau d'eau au-dessus du récif. La réponse morphologique de la plage face à ces conditions peut être la formation d'une microfalaise d'érosion ou bien le percement du cordon sableux dans la zone centrale, effaçant la berme. Au cours de cette saison, la berme évolue peu sur le reste de la plage, mais le *beachface* prend une

forme concave sur la partie haute, et une forme convexe sur la partie basse (Fig. 7.2a). L'amplitude de ces formes de profils dépendra des conditions d'agitation. Toutefois, la direction du vent oscille entre le sud-est et le sud-ouest au cours des six mois de la saison sèche. Ce changement de direction des vagues crée une dérive littorale vers le nord-est ou le sud-ouest, ce qui implique des courants longitudinaux. Le sable est ainsi transféré d'une extrémité à l'autre de la plage, parfois durant de courtes périodes en raison de ces oscillations. Les ajustements morphologiques à la suite de ces changements de conditions hydrodynamiques se caractérisent par peu de modifications du profil, hormis au niveau des extrémités de la plage. Enfin, des phénomènes d'*overwash* sont régulièrement observés, lorsque les conditions hydrodynamiques sont plus énergétiques et lors des marées de vives-eaux.



Pendant la saison des pluies, les vents de mousson soufflent à une vitesse moindre et les conditions d'agitation sont, en ce sens, moins énergétiques. Les vagues du nord-ouest poussées par le vent se réfractent sur la pointe sud, créant un courant longitudinal qui transporte les sédiments de l'extrémité sud-ouest de la plage vers l'extrémité nord-est. En raison de la faible énergie des vagues, les sédiments déposés pendant la saison sèche sur la partie inférieure de la plage sont progressivement remobilisés vers la partie supérieure. Lors de fortes pluies, de grandes ravines peuvent se former, dont la plus grande se trouve au centre de la plage et la zone humide de l'arrière-plage peut se connecter au lagon par la rupture du cordon. De grands volumes de sédiments peuvent ainsi être déposés en bas de la plage et remonteront progressivement au cours de la saison humide.

Ainsi, pour la plage de Grande Saziley, les mouvements sédimentaires en saison sèche sont plus morphogènes qu'en saison humide. Les changements saisonniers de la plage se produisent dans la zone de balancement des marées, de sorte que le haut de la plage semble être protégé des variations altitudinales (hors événements de fortes énergies). La figure 7.3 schématise les différents processus à l'œuvre permettant d'expliquer les changements altitudinaux relevés au cours de notre étude.

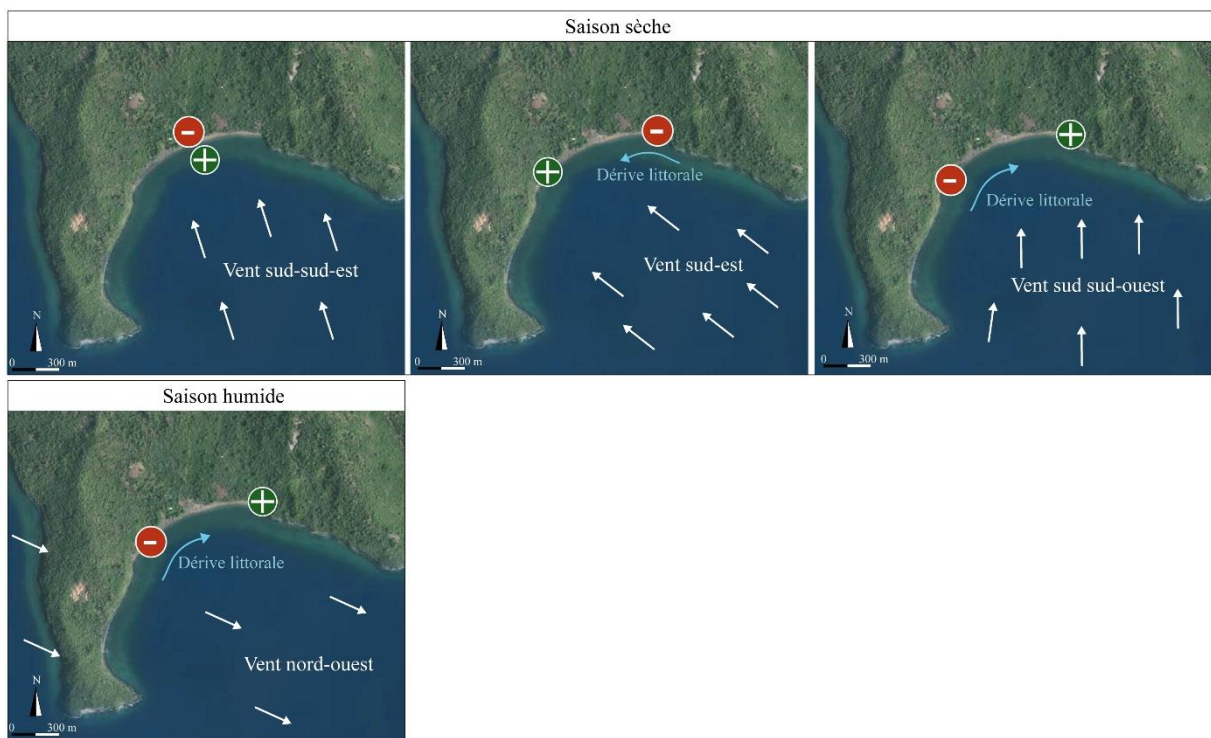


Figure.7.3. Schéma des dynamiques morphologiques saisonnières de Grande Saziley (image IGN 2020).

1.2.2. Plage de Papani

Papani est une plage adossée à une falaise rocheuse. L'arrière-plage de la partie sud est caractérisée par un espace végétalisé issu d'un bloc de falaise effondré. La plage est composée essentiellement de sable biogène et sa morphologie d'un *beachface* et d'une berme périodique exclusivement située au sud. Papani subit des changements altitudinaux saisonniers importants en raison de transferts sédimentaires longitudinaux. Une rotation saisonnière, impliquant de grands volumes de sable déplacés chaque saison, affecte l'ensemble de la plage. La figure 7.4 présente un schéma synthétisant les processus saisonniers en œuvre sur la plage.



Figure.7.4. Schéma des dynamiques morphologiques saisonnières de Papani (image IGN 2020).

Une inversion de la dérive littorale, principalement due aux changements de direction de la houle, en réponse à l'angle d'inclinaison des vents dominants, est à l'origine de ces mouvements longitudinaux. Pendant la saison sèche, les vents soufflent du sud-sud-est, provoquant une dérive littorale vers le nord associée à la réfraction de la houle sur le promontoire rocheux situé au sud. Cette orientation des vagues incidentes entraîne un mouvement des sédiments du sud de la plage vers le nord. En réponse, le sud de la plage est en érosion dont le profil de *beachface* passe d'une forme concave avec une berme, à une forme convexe, sans berme (Fig.7.2b). En revanche, le nord connaît une accrétion mais aucune berme ne se forme. Cette différence morphologique entre le nord et le sud est probablement liée au fait que le nord de la plage n'est pas « fermé » par un promontoire rocheux. Seul des blocs effondrés de la falaise jonchent le sol, sans néanmoins constituer une barrière imperméable au transit sédimentaire. La cellule hydro-sédimentaire sur cette plage est ainsi probablement plus

vaste et non limitée à cette portion d'espace étudiée. Pendant la saison humide, le schéma inverse se produit, les vents du nord-ouest créent un courant de dérive littorale orienté nord-sud qui entraîne une accrétion au sud de la plage. Une berme se forme alors de nouveau dans ce secteur sud et une érosion est constatée au nord. Cette rotation saisonnière révèle les affleurements de *beachrock*. La partie nord du site est dépourvue de sable en saison humide.

1.2.3. Différence entre les sites et variations interannuelles

Les ajustements morphologiques en lien avec les forçages hydrodynamiques sont réguliers et importants sur le site de Papani par rapport à Grande Saziley. Les différences observées entre les deux sites peuvent être expliquées par :

- 1) l'orientation des plages et des promontoires. Les mouvements morphologiques ont été particulièrement perceptibles à Papani en raison de son orientation nord-sud, très exposée aux changements directionnels de la dérive littorale compte tenu du régime des vents saisonniers ;
- 2) la morphologie des récifs. Papani est bordée par le récif barrière où l'énergie des vagues incidentes connaît une atténuation moindre par rapport à Grande Saziley, située dans le lagon et à l'arrière d'un récif barrière et d'un récif frangeant ;
- 3) l'indentation des plages. L'encaissement plus profond de Grande Saziley permet également une atténuation énergétique plus conséquente.

Les variations interannuelles révélées par les deux années de suivi topographique des sites de Papani et de Grande Saziley peuvent s'expliquer par les périodes d'établissement de la mousson et des alizés qui oscillent d'une année sur l'autre. La mousson et les alizés peuvent s'installer plus ou moins tôt dans leurs saisons respectives, ce qui conditionne le début du basculement sédimentaire. Les plages de nidification étudiées ici sont dépourvues d'aménagements anthropiques sur le littoral, ces processus sont tout à fait naturels. Toutefois, les dynamiques relevées dans notre étude peuvent ne pas refléter leur évolution sur le moyen et long terme. Néanmoins, elle confirme les résultats obtenus sur d'autres plages de poche en contexte récifal de l'île (Jeanson et *al.* 2013, 2019 ; Charroux et *al.* 2024) mais aussi sur d'autres territoires (Norcross et *al.* 2002 ; Risandi et *al.* 2020).

1.3. Espace de ponte des tortues vertes dans la zone de *swash*

C'est dans cet environnement évolutif que les femelles pondent leurs œufs. Sur le site de Grande Saziley, les femelles nichent majoritairement en haut de plage et sur deux *hot spots* : au sud-ouest et centre-est de la plage au niveau du P200 et P300 (Fig.7.2b). L'étendue et la largeur de l'espace de ponte varient sur le haut de plage, le P400 présentant un espace étroit par rapport au reste de la plage. Les femelles pondent au niveau du *beachface* ou bien sur la crête de berme et la berme. Sur le site Papani, les femelles nichent également sur le haut de plage et majoritairement sur le *beachface* puis sur la berme, mais exclusivement en saison sèche et au sud de la plage. De même que pour Grande Saziley, l'étendue de l'espace de ponte peut être très limitée sur certaines portions de plage (P200 notamment) et plus large sur d'autre (P100).

La berme et le *beachface* sont des milieux à l'interface entre terre et mer, en connexion directe avec la nappe phréatique à travers les actions du *swash*. Ces formes sont des produits morphologiques construits par les vagues (Masselink et *al.* 2011) et en ce sens, en ajustement morphologique régulier comme l'a montré notre étude. Pourtant, les femelles nichent sur cette espace réduit et mobile. De multiples effets entre la dynamique de la zone de *swash* et le comportement de nidification vont s'opérer et à terme, impacter le succès à l'émergence.

2. Le système biogéomorphologique des plages de nidification de tortues marines

La nidification des tortues vertes et le développement des embryons vont être conditionnés par l'environnement qu'offre la plage mais également par les préférences de ponte des femelles. Les femelles sélectionnent leur site de ponte selon divers critères, déterminants pour la survie embryonnaire *in fine*. En retour, les caractéristiques de la plage doivent y répondre afin d'assurer le succès de la nidification et, à terme, à l'émergence. Toutefois, les caractéristiques de la plage dépendront des conditions environnementales du système et seront en réajustement régulier en raison des processus en œuvre. Ainsi, la nidification des tortues marines associée au bon développement embryonnaire est un processus basé sur de multiples relations interdépendantes et par rétroaction avec la plage. Pour mieux appréhender ce système qui se dessine, nous allons dans un premier temps décrire ces relations à travers les résultats que nous avons obtenus dans notre étude. Ce travail nous permettra de mettre en lumière et de comprendre les facteurs responsables de la mortalité embryonnaire, qui rappelons-le est la finalité de ce travail. Dans un deuxième temps, nous allons tenter de recontextualiser notre travail en étudiant d'autres échelles spatiales afin d'essayer d'appréhender l'ensemble des relations entre la dynamique des plages et l'écologie de reproduction des tortues marines de manière plus globale. Dans un troisième temps, nous allons discuter des rétroactions possibles entre la nidification des femelles et la bioturbation induite à la fois sur la morphologie et la dynamique de la plage, mais aussi sur la sélection des sites de nidification opérée par les femelles. Enfin, une dernière partie présentera un schéma conceptuel des diverses interactions possibles entre les plages, la distribution des nids et le succès à l'émergence.

2.1. Interaction entre la dynamique de la zone de *swash*, la distribution des nids et le succès à l'émergence des tortues vertes de Mayotte

Comme nous l'avons spécifié et décrit dans la première partie de ce chapitre, les conditions environnementales et le fonctionnement du système côtier des plages mahoraises vont induire une morphodynamique singulière et en ce sens, un environnement propre à chaque plage. Dans cet environnement, les femelles nichent principalement en haut de plage. Notre étude sur les préférences environnementales des femelles pour la ponte à Grande Saziley (Chapitre 4) a révélé que celles-ci choisissaient surtout de nicher à des altitudes de plage

élevées, dans du sable noir et lorsque la proportion en sable grossier était faible. La spatialisation des comportements de ponte a permis de mettre en évidence deux zones de ponte sur la plage, que nous avons précédemment mentionnées. À travers l'analyse géographique et morphologique de la plage et des résultats sur les préférences environnementales des femelles pour nicher, nous avons conclu que la plage n'offrait pas une altitude suffisante pour nicher sur l'ensemble du haut de plage. En réponse à une morphologie non homogène sur Grande Saziley, les femelles s'adaptent et nichent sur des zones ciblées. Bien que cet environnement évolue à diverses échelles temporelles mais aussi spatiales, lorsque la femelle entame le processus de nidification, la morphologie de la plage est « figée » à cet instant. Sur Grande Saziley, les changements morphologiques transversaux et longitudinaux n'empêchent pas les femelles d'accéder à leur zone préférentielle de ponte en haut de plage même lorsque des micro-falaises d'érosion se sont formées au cours d'événements énergétiques plus intenses ; ces formes ne constituent pas une barrière pour leur ascension. Ainsi, le choix de l'emplacement du nid par les femelles sur cette plage ne se ferait pas en réponse à une morphologie contrainte de la zone de *swash* mais bien par rapport à leur préférence de ponte. En revanche sur le site de Papani, les mouvements longitudinaux saisonniers sont tels que l'accessibilité du haut de plage par les femelles et la disponibilité en sable pour le creusement du nid sont contraints périodiquement selon les saisons et les zones de la plage. Les femelles nichent alors sur des portions de plage situées à une altitude suffisamment haute, en fonction de leur accessibilité et de la période de l'année. Ainsi, la nidification des femelles à Papani est davantage contrainte par la morphodynamique de la plage par rapport à Grande Saziley.

Les tortues marines pondent leurs œufs selon un emplacement défini, plus ou moins contraint et ce choix entraînera des répercussions sur les conditions de développement des œufs. Après la ponte, les femelles retournent en mer, en délaissant leur nid. Durant les deux mois d'incubation, les nids sont susceptibles d'être exposés aux mouvements sédimentaires de la plage. Premièrement, les nids peuvent être soumis à l'érosion comme nous l'avons déjà mentionné. Sur le site de Grande Saziley, peu de nids ont été exposés à l'érosion entre 2021 et 2022 puisque les femelles ont niché en haut de plage, au-delà des mouvements longitudinaux ou transversaux saisonniers de la plage qui se produisent dans la zone intertidale. Sur Papani, bien que les femelles nichent en haut de plage dans des zones reflétant un site possiblement propice au moment de la nidification, les mouvements longitudinaux sont tels que sur une période de deux mois, les taux d'évolution sont suffisamment élevés pour détruire entièrement ou partiellement les nids, ou les ensevelir davantage. Finalement, ces pertes de nids semblent

plus expliquées par la vitesse de l'érosion plus que par une mauvaise sélection du site de la part des femelles, ces processus se produisant indépendamment de la nidification. L'environnement de la plage de Papani et sa morphodynamique n'assure pas, en ce sens, un support suffisamment stable pour permettre le développement embryonnaire de la totalité des nids.

En plus du risque d'érosion, les nids peuvent être soumis au risque d'inondation en lien direct avec l'emplacement altitudinale du nid et la dynamique de la zone de *swash*. Dans notre cas d'étude à Grande Saziley, la femelle « choisit » son emplacement de ponte en fonction de la morphologie de la plage et principalement dans la zone de *swash*. Notre expérimentation menée sur des nids de tortues vertes a montré que 30% des nids ont été exposés à des événements d'inondations. La position relativement basse des nids sur la plage, au niveau du *beachface*, explique en grande partie leur exposition. Ensuite, l'apparition d'inondation au sein des nids a été expliquée par l'oscillation de la nappe phréatique en lien avec le cycle tidal et le *run-up*. Les taux de mortalités embryonnaires des nids inondés ont été élevés et nos résultats ont mis en évidence une sensibilité plus prononcée des embryons aux inondations en condition naturelle par rapport à celle constatée lors d'études en laboratoire sous des conditions contrôlées (Pike et al. 2015).

D'autres facteurs peuvent également affecter le développement embryonnaire comme la température qui peut être influencée par la sédimentologie et la végétation de la plage. Sur Grande Saziley, les femelles ont niché majoritairement dans du sable noir, pour des raisons intrinsèques à la plage et parce qu'elles préfèrent nicher en haut de plage. Ces caractéristiques sédimentologiques peuvent engendrer une augmentation des températures au sein des nids et atteindre les limites de tolérance maximale, comme cela a été le cas dans certaines études (Hays et al. 2001 ; Patino-Martinez et al. 2022). Toutefois, nous avons montré que l'environnement de la plage de Grande Saziley semblait offrir des températures optimales pour le développement des embryons. Des études complémentaires seront nécessaires pour confirmer ces premiers résultats, étant donné qu'elles ne reposent que sur une seule saison de reproduction des tortues vertes.

Dans son ensemble, ce travail a permis d'établir un lien entre l'emplacement des nids choisi par la femelle, la morphologie et la dynamique de la zone *swash* et finalement le développement des embryons. Ces interactions sont étroitement liées aux conditions environnementales du système de la plage. Grâce à cette étude, nous avons acquis une meilleure compréhension des comportements de ponte et des principaux facteurs de mortalité, ce qui nous

permettra à terme de faire des propositions d'action à mener pour améliorer l'état de conservation de ces populations. En effet, comme souligné dans le chapitre 3, il est crucial de comprendre les processus physiques en action sur les plages avant de concevoir des stratégies de conservation. Toutefois, notre étude s'est concentrée sur un seul compartiment de plage et ce dans un système biogéomorphologique où d'autres interactions peuvent se produire à différentes échelles spatiales et qui par conséquent peut influencer celles qui se déroulent dans la zone de *swash*.

2.2. Autres interactions : l'avant-côte et l'approche des femelles à la côte.

À travers notre étude, nous avons exploré les interactions entre la morphodynamique de la zone de *swash* et la distribution des nids ainsi que le succès à l'émergence. Cependant, il existe d'autres interactions qui se manifestent à une échelle spatiale différente mais qui peuvent, par rétroaction, influencer la nidification des femelles sur la plage.

Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre 1, avant de creuser leurs nids, les femelles tortues effectuent une série de choix : (1) la plage de nidification, déterminée par la philopatrie ; (2) le lieu d'émersion sur la plage ; (3) le site de nidification en haut de plage. Notre étude s'est concentrée sur la nidification des femelles sur les plages et comment celle-ci peut être influencée par la morphologie du *beachface* et de la berme. Cependant, des interactions peuvent également se produire entre l'approche des femelles à la côte et la morphodynamique de l'avant-côte. Ces sections de plage présentent des morphologies caractéristiques et variables en fonction des systèmes dissipatifs ou réfléchissants (Wright et *al.* 1979). Par exemple, elles peuvent être marquées par des barres intertidales dont les changements se produisent à l'échelle d'un cycle de marée (Bowen & Huntley 1984 ; Masselink et *al.* 2011) ou dans des systèmes de plages coralliennes, l'avant-côte se composera d'un platier récifal. La morphologie de l'avant-côte peut plus ou moins restreindre l'accès des femelles à la côte, ce qui peut orienter la nidification vers des zones spécifiques de la plage. Spanier (2010) a supposé que la présence d'un récif avait empêché l'émersion des femelles sur la partie nord d'une plage qui répondait pourtant à des critères idéaux de nidification selon l'auteur. Péron (2016) a aussi démontré que l'envasement progressif de la partie orientale d'une plage en Guyane a limité l'accessibilité des femelles à cette zone au cours du temps. La partie est de cette plage ayant enregistré, en réponse, une augmentation de la fréquentation des femelles pour la ponte.

Ces interactions peuvent influencer l'emplacement de l'émersion des femelles sur la plage et ainsi modifier la distribution des nids. La sélection du site par les femelles, associée à leurs préférences environnementales, expliquent en partie la localisation des pontes sur le haut de plage. Pour comprendre l'ensemble des interactions entre la morphodynamique des plages, la nidification des femelles, puis à terme le succès à l'émergence, il est intéressant d'étudier les différents compartiments de la plage (Fig. 7.5). Sur nos sites d'études, la présence de récif corallien pourrait influencer le lieu d'émersion bien que le platier soit relativement plat. Enfin, les courants opérant dans les différents compartiments, contraints par la variabilité des paramètres hydrodynamiques (vague, marée) et la topographie de la surface récifale, pourraient également orienter l'émersion des femelles sur la plage. L'influence potentielle de ces courants est également mentionnée par Péron (2016).

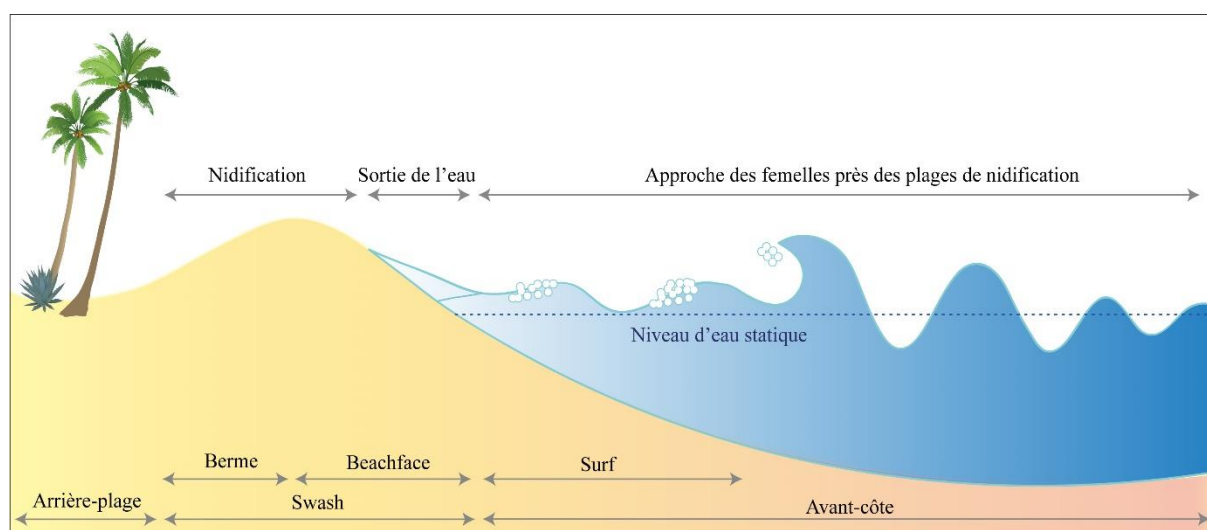


Figure.7.5. Schéma des compartiments des plages en lien avec les espaces utilisés par les femelles de tortues vertes lors de la nidification.

2.3. Les rétroactions de la nidification sur la morphologie et la dynamique des plages

La morphologie et l'évolution des plages a de multiples effets multiscalaires sur la nidification des femelles et le succès à l'émergence. En retour, la bioturbation créée par le creusement des femelles peut aussi impacter la morphologie et la dynamique de la plage. Péron *et al.* (2013) ont travaillé sur ces aspects en démontrant par exemple que le creusement des nids de tortues luths engendre des profils de plage en érosion. Ils précisent que comme les femelles nichent préférentiellement dans la zone intertidale pour des raisons liées à leur morphologie, la marée lisse progressivement la topographie du *beachface*. Ils ajoutent que les tortues vertes,

elles, nichent en haut de plage près de la végétation et au-delà de la zone d'influence des marées. Ainsi, les microtopographies ne sont pas lissées par les vagues et les marées et persistent dans le temps et dans l'espace. Les deux plages, que nous avons suivies dans le cadre de cette thèse, ont montré des microtopographies de haut de plages différentes, bien qu'une même espèce y niche. À Papani, les niveaux de marées atteignent le haut de plage, ainsi, les cavités de nids sont régulièrement lissées par le jet de rive. Sur le site de Grande Saziley, les femelles nichent en dehors de la zone intertidale et d'une année sur l'autre, la topographie du haut de plage n'est donc pas lissée comme nous le montre nos profils de plage (Fig 7.2a). L'impact du creusement des nids sur la morphologie de la plage est ainsi différent selon les sites, en lien avec l'emplacement des nids plus ou moins proche du jet de rive.

Cette bioturbation quotidienne modifie ainsi la morphologie du *beachface* et de la berme ce qui pourrait avoir des répercussions sur la morphodynamique des plages. Sur Grande Saziley, le paysage de la plage est marqué par des racines d'arbres saillantes en surface, ou bien arrachées par le creusement des femelles. Depuis le début de cette étude, plusieurs arbres sont tombés sur la plage, et notamment dans la zone sud-ouest, *hot spots* de nidification des femelles. Les tortues vertes nichant majoritairement près de la végétation et creusant au niveau des racines, peuvent provoquer une déstabilisation de la végétation et au final une remobilisation du sable (Péron 2016). Toutefois, la quantification de l'impact de la bioérosion causée par les tortues marines sur l'évolution des plages n'a à ce jour, jamais été étudiée, soulignant aussi la difficulté d'assurer ce suivi.

Enfin, par rétroaction, la micro-topographie du haut de plage, liée aux cavités creusées par les femelles, pourrait influencer le choix du site de ponte par les congénères étant donné qu'elles ont des préférences en termes d'altitude. Il reste encore à déterminer si les zones où le creusement est plus dense actuellement seraient à terme moins privilégiées par les femelles si l'altitude du haut de plage venait à diminuer sous l'influence de l'action de ponte. À ce jour, cette question n'a jamais été investiguée.

2.4. Schématisation générale des interactions et de la rétroaction biogéomorphologiques entre les plages et l'écologie de reproduction des tortues marines

Suite à notre travail et nos réflexions entre l'écologie de reproduction des tortues marines et la morphodynamique des plages, nous avons élaboré un schéma conceptuel de ces interactions, présenté dans la figure 7.6. Au-delà de son aspect théorique, ce schéma peut être utilisé comme guide pour mener une étude visant à comprendre la nidification des femelles ainsi que les facteurs de mortalité sur un site spécifique. De nouvelles études permettraient de le compléter et de l'affiner.

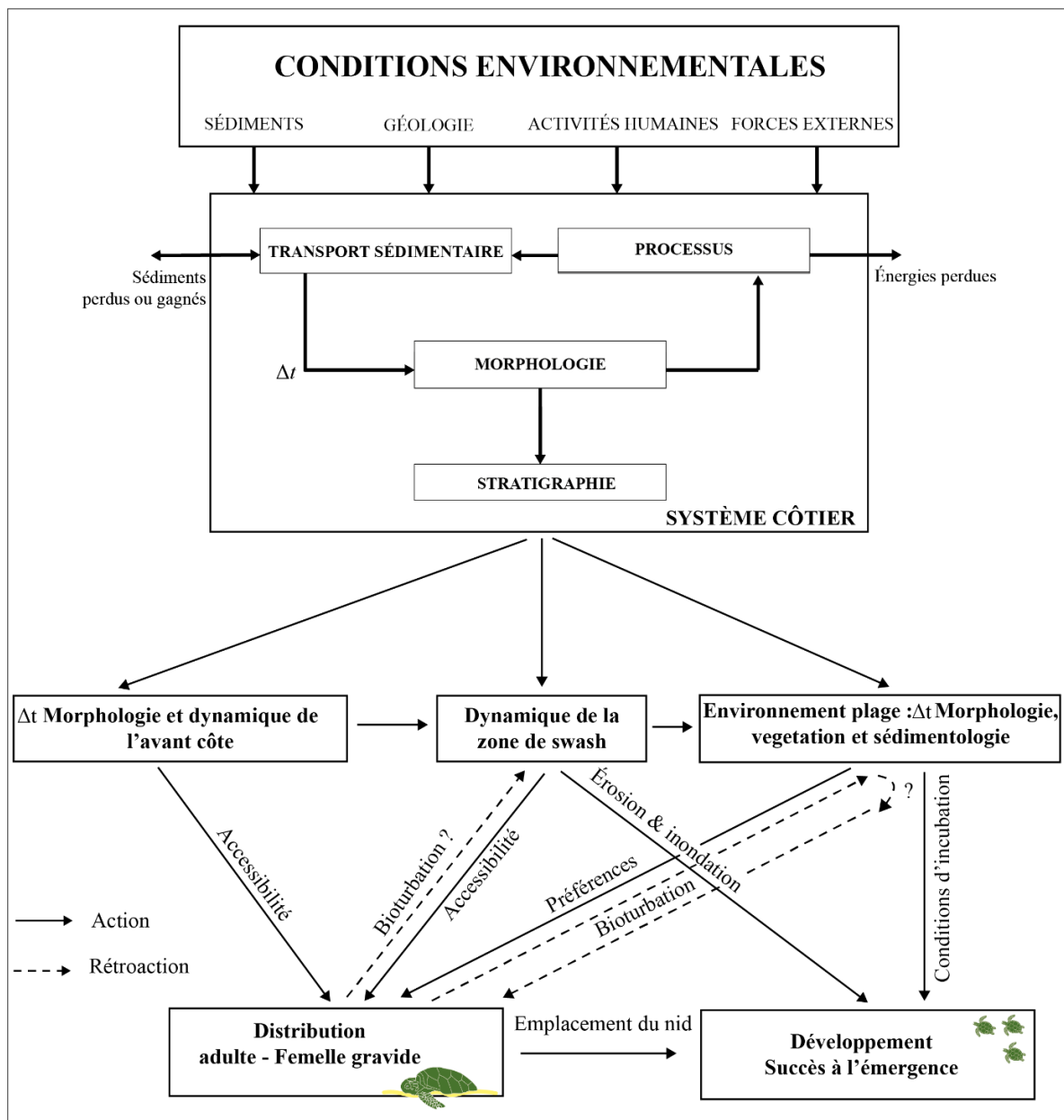


Figure.7.6. Schéma conceptuel du système biogéomorphologique des plages et de la nidification des tortues marines. T_0 indique l'état morphologique de la plage à un instant « T » lors de la nidification des femelles.

Le système côtier, associé aux conditions environnementales, déterminera la morphologie et la dynamique de l'avant-côte et du *swash*, mais aussi les caractéristiques sédimentologiques et la végétation de la plage. La morphologie (T_0) et la dynamique de l'avant-côte peuvent limiter l'accès des femelles à certaines portions de plage, conditionnant ainsi le lieu de leur émergence. La dynamique de la zone de *swash* peut aussi modifier périodiquement l'accessibilité de la plage aux femelles, ce qui influencera ainsi la localisation des nids. La morphologie, considérée comme « figée » à l'instant où les femelles nichent (T_0), la végétation et la sédimentologie sont des paramètres impliqués dans la sélection du site de ponte par les femelles. En fonction du système côtier en place, leurs caractéristiques seront variables à différentes échelles spatiales. L'environnement de la plage, associé aux préférences des femelles pour la ponte, conditionnera l'emplacement du nid sur la plage et, à terme, le succès à l'émergence. Le succès à l'émergence sera dépendant des conditions d'incubation au sein du nid. Ces conditions peuvent être influencées par la sédimentologie et la végétation, en lien avec la température, la morphologie et la dynamique de la zone de *swash* puis l'exposition des nids à l'érosion ou à l'inondation. Des rétroactions peuvent se produire entre le creusement des femelles sur la morphologie et la dynamique de la plage. En retour, la bioturbation créée par les femelles pourrait aussi influencer le parcours des congénères sur la plage mais à ce jour nous ne disposons d'aucune information sur cet aspect. L'ensemble du système est ainsi en relation interdépendante. Cette réflexion sur le système biogéomorphologique est encore préliminaire mais elle établit déjà un cadre intéressant et souligne l'importance d'étudier les systèmes côtiers utilisés par les tortues marines.

L'étude des interactions biogéomorphologiques entre les plages et la nidification des tortues marines est complexe. Toutefois, elle permet de mieux comprendre le processus de nidification et les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence. Bien sûr, d'autres paramètres peuvent expliquer en partie le succès reproducteur sur les plages telles que l'influence de l'origine parentale (Wallace et *al.* 2007 ; Merwe et *al.* 2010 ; Booth et *al.* 2013 ; Tezak et *al.* 2020), la prédation (Fowler 1979 ; Leighton et *al.* 2011) et les bactéries (Soslau et *al.* 2011 ; McMaken et *al.* 2023) comme nous l'avons déjà mentionné.

Cette connaissance multi-relationnelle des processus entre les plages et les tortues marines peut nous permettre d'apprécier la qualité d'un site de nidification, c'est à dire propice aux succès de ponte et d'émergence. Cependant, la réponse reste complexe mais la réflexion est essentielle et suppose inévitablement un regard multiscalaire.

3.Imbrications d'échelles spatio-temporelles et rétroaction sur les populations de tortues marines : quelles échelles pertinentes pour apprécier la qualité d'une plage pour la ponte ?

Les tortues marines ont un cycle de vie complexe, à des échelles spatiales et temporelles variées. Étudier les tortues marines implique ainsi une vision multiscalaire et en ce sens, les mesures de conservation doivent s'ancrer sur des échelles pertinentes.

L'identification et l'étude des interactions biogéomorphologiques entre la dynamique du système plage, la distribution des nids et le succès à l'émergence des tortues marines révèlent une pluralité d'échelles temporelles et spatiales. Les études menées en biogéomorphologie ont déjà relevé cette problématique d'emboîtement des échelles (Phillips 1995 ; Corenblit et *al.* 2011 ; Viles 2020 ; Larsen et *al.* 2021).

L'évolution morphologique des sites de ponte peut se produire sur des temps courts, comme au cours d'une marée haute ajustant la forme de la plage sur une de ses portions, ou bien de façon chronique au cours du temps. Ces diverses évolutions multiscalaires vont avoir un impact différent selon le stade de vie des tortues marines (Fig. 7.7). À l'**échelle géologique**, l'évolution des plages va avoir un effet sur la disponibilité de l'habitat pour la ponte des tortues marines, comme cela a été montré dans plusieurs études (Mathenge et *al.* 2012 ; Fujisaki et *al.* 2018 ; Maneja et *al.* 2021). À l'**échelle ingénieure**, les tempêtes exceptionnelles impliquant des phases d'érosion peuvent causer une réduction de l'espace pour la nidification (Darsan et *al.* 2016 ; Mishra et *al.* 2021). À l'**échelle de l'événement**, les variations morphologiques peuvent avoir un effet sur la disponibilité de la plage pour la ponte et sur la distribution des nids également, comme l'ont montré notre étude et celles de Yamamoto et *al.* (2015), Cuevas et *al.* (2021) ou encore celle de Pradhan et *al.* (2022). À l'**échelle de l'instantané**, les changements altitudinaux des plages peuvent conduire à la perte des nids. Deux facteurs de mortalité peuvent intervenir : l'érosion ou bien l'inondation comme l'ont révélé notre étude et celles d'autres auteurs (Foley et *al.* 2006 ; Caut et *al.* 2010 ; Chevallier et *al.* 2023).

Dans notre cas d'étude, l'impact des processus physiques s'effectue à des échelles différentes entre Papani et Saziley. Sur le site de Papani, les nids subissent une érosion saisonnière et chronique et, à long terme, la plage ne pourra pas reculer en raison d'un espace d'accommodation restreint. Sur le site de Grande Saziley, les nids peuvent être soumis à

l'érosion, mais de façon événementielle et exceptionnelle. La plage est en recul sur le long terme mais elle possède un espace d'accommodation permettant sa régression et son adaptation face aux changements à venir.

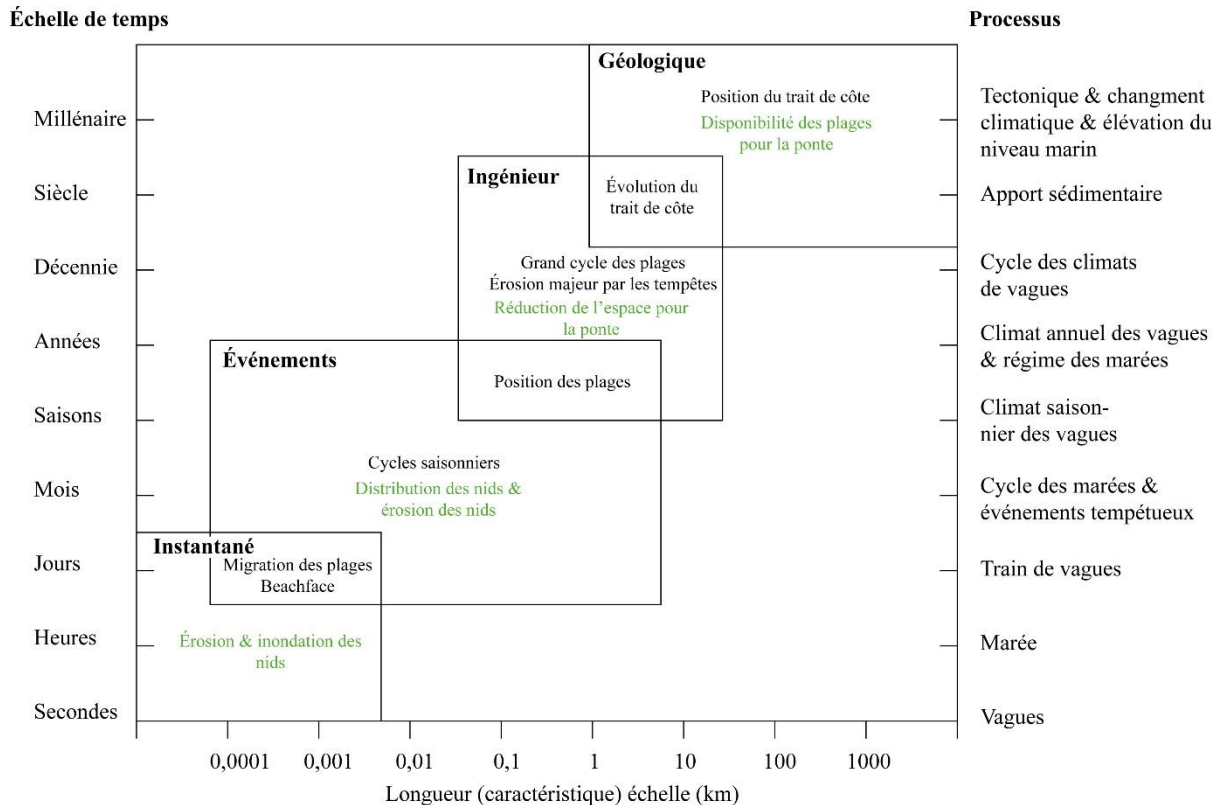


Figure.7.7. Relations entre les échelles des caractéristiques des côtes sédimentaires et leurs variations temporelles divisées en quatre échelles spatio-temporelles majeures, schéma reproduit depuis Short & Jackson (2013) et Cowell & Thom (1994) et leur impact sur l'écologie de reproduction des tortues marines (en vert).

À la vue des différents scénarios proposés, on peut finalement se demander quelle est l'échelle d'étude la plus pertinente à prendre en considération pour évaluer et déterminer la capacité d'une plage à accueillir une espèce de tortue marine voulant nidifier et à offrir à sa progéniture des conditions environnementales propices à la réussite de l'incubation. Prenons un exemple pour illustrer nos pensées. Est-il plus préjudiciable qu'une tempête d'occurrence décennale détruise tous les nids à l'instant T_0 , ou bien que cette même tempête modifie la morphologie du site ne permettant plus l'accès aux femelles à des zones propices durant plusieurs années ? Au vu des réflexions précédemment menées, on constate que les impacts sur la nidification peuvent varier à différentes échelles spatio-temporelles selon les systèmes côtiers, avec des réponses morphologiques variables et une résilience propre à chacun d'entre eux. Cela étant, ces impacts seront aussi dépendants de la spatialisation des zones de ponte. Nos

deux sites d'étude illustrent clairement cette réalité, malgré certaines caractéristiques et conditions environnementales communes.

Ainsi, pour mieux évaluer les impacts multiscalaires de la morphodynamique des plages de nidification, il faudrait cette fois-ci les appréhender par leurs effets rétroactifs sur les populations de tortues marines. Une plage, dans sa définition même, est mobile et évolue continuellement au rythme des variations des conditions hydrodynamiques et aérodynamiques. Ainsi, il est peu probable que des nids de tortues marines ne connaissent pas d'impacts directs liés à la morphodynamique de la plage à travers des phénomènes d'inondation ou d'érosion. D'importants transferts sédimentaires peuvent aussi se produire sans pour autant atteindre l'espace de nidification.

Ce constat implique toutefois une connaissance sur le long terme de la dynamique des populations. Chevallier et *al.* (2023) met par exemple en lumière que l'érosion chronique des nids a participé au déclin des populations de tortues luths en Guyane. Dans un autre cas, le déterrement des nids en raison d'une saturation du site de ponte peut provoquer un déclin des populations sur le long terme et un biais dans le sexe-ratio (Girondot et *al.* 2002). Cette problématique de déterrement peut être due à un rétrécissement de la zone de ponte en raison de divers processus physiques conduisant aux départs des sédiments, comme cela a été démontré par Pradhan et *al.* (2022). Ces exemples soulignent deux conséquences sur les populations des tortues marines à partir de processus morphodynamiques qui se déroulent à des échelles spatio-temporelles différentes : une première sur le court terme et une deuxième sur le long terme.

La temporalité des événements érosifs et particulièrement leur aspect chronique semblent ainsi être plus préjudiciable pour les populations de tortues marines. La perte sédimentaire qui conduit au rétrécissement des plages semblent se produire lorsque les processus physiques mènent à un déséquilibre du système initial. La modification des processus en œuvre peut être notamment liée aux modifications des limites solides du système. Les limites solides conditionnent les dynamiques morphologiques et le changement de leurs caractéristiques peut perturber l'équilibre sédimentaire sur le long terme. Dans l'étude de Chevallier et *al.* (2023), ce scénario s'est produit : un banc de vase s'est formé sur l'avant côte, modifiant les limites solides du système. Sa présence a conduit à un changement des processus physiques provoquant ainsi une érosion chronique du site qui a mené à la destruction de plus de 40% des nids. Dans ce cas d'étude, la modification des limites du système s'est produite

naturellement mais il est désormais admis que de plus en plus de systèmes côtiers sont modifiés en raison des aménagements anthropiques (Bozzeda et *al.* 2023).

Ces réflexions amènent à vérifier plusieurs éléments pour évaluer la capacité des plages à assurer leur fonction de support pour la nidification des tortues marines. Premièrement, si les femelles sélectionnent leur espace préférentiel pour la ponte, sans contrainte morphologique ne leur permettant pas de les atteindre. Deuxièmement, si la dynamique de la plage n'expose pas les nids à l'érosion de façon chronique, des processus qui se situent à partir de l'échelle de l'événement ou de l'ingénieur et s'ils ne sont pas non plus exposés à l'inondation. Cette partie de l'évaluation s'ancre sur des échelles spatiales et temporelles à étudier pour chaque système associé à la spatialisation de la zone de ponte. Troisièmement, étudier si en retour les femelles nichent sur les espaces optimaux pour le développement des embryons. Ce troisième point prouve finalement que si la femelle niche dans les secteurs les plus favorables, c'est que la plage offre des conditions propices à la nidification. Les spécificités locales en termes de perturbation humaine et de prédation doivent également être prises en compte. Ces réflexions s'ancrent essentiellement sur nos résultats et quelques études. Elles doivent être en ce sens, améliorées ou confirmées. Nous avons tout de même réalisé cette analyse sur nos sites et de manière plus approfondie sur le site de Grande Saziley.

Sur le site de Papani, l'espace de nidification est soumis à une dynamique saisonnière importante telle que tous les nids sont soumis à ces évolutions durant les deux mois d'incubation. Ainsi, bien que la morphologie de la plage au moment de la nidification présente un profil adéquat et une altitude supposée préférentielle dans la mesure où la plupart des femelles ont niché en haut de plage, cette sélection n'est pas suffisante pour protéger les nids, indépendamment des femelles comme précédemment mentionné. L'espace de nidification présente une dynamique morphologique destructive et chronique, et ne permet pas une production optimale de nouveau-nés. Rappelons que 46% des nids enregistrés entre 2021 et 2022 ont été partiellement ou totalement détruit par l'érosion, sachant que ce chiffre est probablement sous-estimé.

Sur le site de Grande Saziley, nous avons démontré que les femelles ne sont pas contraintes par des morphologies limitant l'accès au haut de plage pour atteindre leurs zones préférentielles de ponte. De plus, elles nichent au-delà des dynamiques transversales et longitudinales de la plage, en dehors de la zone intertidale. Bien que certains nids aient été détruits par l'érosion, ce phénomène s'est surtout produit au cours d'événements ponctuels

particulièrement énergétiques. Nous avons démontré que le premier facteur de mortalité était l'inondation. Au vu de ces résultats, nous nous sommes demandé s'ils reflétaient la réalité sur une échelle temporelle plus importante. Pour ce faire, nous avons prédit le succès à l'émergence sur la plage et quantifié le nombre de nids placés dans des zones où les succès à l'émergence étaient théoriquement supérieurs à 50%. Il s'avère que 85% des femelles sélectionnent bien leur site, bien que le modèle que nous avons élaboré sous-estime la réalité. Grande Saziley semble ainsi être une plage propice pour le développement des nids, des travaux complémentaires devront le confirmer comme notre étude se base sur une unique expérience de terrain, avec des conditions énergétiques sur une seule saison. Aussi, bien qu'une partie des nids soit perdus, ce même constat ressort dans d'autres études (Caut et *al.* 2010 ; Ware et *al.* 2021). Pfaller et *al.* (2009) le confirment également et précisent que les femelles nichent au moins une fois dans une saison de reproduction dans des zones non propices.

Dans le contexte de rapide élévation du niveau marin qu'a connu l'île, associé à celui généralisé par le changement climatique, il est important de continuer à surveiller l'occurrence des inondations et les réponses morphologiques des plages. Aussi, les forçages externes pourraient être modifiés en raison du changement climatique et à terme altérer le fonctionnement des systèmes côtiers. En effet, le changement climatique entraînerait une augmentation de la température ambiante, de l'élévation du niveau des océans et des cyclones (Oppenheimer et *al.* 2019), et pourrait ainsi impacter les populations de tortues marines sur le long terme (Hawkes et *al.* 2009). La temporalité des conséquences du changement climatique interroge sur les stratégies de conservation à mettre en œuvre, qui devrait être prise en compte dans les modèles de prédiction afin de les rendre efficaces.

4. Mesures de conservation. Quelle stratégie locale entreprendre dans un contexte de changement climatique mondial ?

Les impacts du changement climatique prédits par les experts de l'IPCC, se caractérisent par une augmentation du niveau des océans mais également de la fréquence et de l'intensité des tempêtes (Oppenheimer et *al.* 2019). L'élévation du niveau des océans pourrait modifier les conditions d'agitation et notamment, l'énergie des vagues incidentes, susceptibles de transformer les systèmes côtiers (Hughes 2016). La réponse morphologique des littoraux serait un déplacement des sédiments vers l'intérieur des terres, bien que d'autres réactions puissent être attendues (Hughes 2016 ; Cooper et *al.* 2020). Le recul des plages peut être plus ou moins facilité en fonction des caractéristiques d'arrière-plage, de plus en plus figées par les activités humaines. La prédiction de l'évolution des plages est difficile en raison des multiples facteurs impliqués dans le système et du caractère incertain de la modification des forçages externes qui seront propres à chaque région du monde (Oppenheimer et *al.* 2019 ; Le Cozannet et *al.* 2019).

Certains auteurs prédisent les impacts de l'élévation du niveau marin sur les populations de tortues marines. Rivas et *al.* (2022) prévoient que certains habitats de nidification des tortues marines seront inondés à 100 %, et dans un scénario extrême, de nombreuses colonies de tortues marines pourraient disparaître. Fuentes et *al.* (2010) ont indiqué que jusqu'à 38 % de l'aire de nidification disponible pourrait être inondée, tandis que Varela et *al.* (2019) estiment une perte de 67,3 % pour les nids de tortues caouannes et de 59,1 % pour les nids de tortues vertes. Dans l'ensemble, les plages de nidification à faible pente seraient les plus vulnérables selon les futurs scénarios. Au-delà du risque d'inondation et d'érosion, le changement climatique tend à faire augmenter les températures au sein des nids, biaiser à terme le sexe-ratio et à réduire le succès à l'émergence (Jensen et *al.* 2018).

Ainsi, comment peut-on imaginer des mesures conservatoires sur les plages de nidification dans ce contexte incertain ? Rappelons que lorsque les œufs éclosent, les nouveaux nés reviendront nicher sur leur plage de naissance plusieurs dizaines d'années après (Lohmann et *al.* 2008, Colman et *al.* 2015). Ce constat implique de penser les mesures de conservation sur des échelles temporelles longues et non sur du court terme. Une des méthodologies privilégiées est la relocalisation des nids comme nous l'avons spécifié dans le chapitre 6. Toutefois, c'est une technique qui nécessite une étude préalable pour identifier les nouvelles zones d'accueil propices. Nous avons proposé, dans cette étude, une méthodologie reproductible pouvant être

utile pour identifier ces zones propices à la nidification. Cette relocalisation des nids impliquerait que la plage et/ou celles aux alentours soient stables dans le temps, afin d'offrir sur le long-terme des conditions adéquates pour la nidification des futures générations. Comme relevé par Butt et *al.* (2016), les stratégies de conservation doivent étudier les habitats actuels et futurs, propices à la nidification.

Néanmoins, plusieurs études ont démontré que les femelles pourraient s'adapter en élargissant leur aire de nidification (Butt et *al.* 2016), malgré leur fidélité à leur site de ponte (Matos et *al.* 2012 ; Chevallier et *al.* 2020 ; Shimada et *al.* 2021). De plus, comme le mentionne Cooper et *al.* (2020) « *Sandy beaches can survive sea-level rise* », même si d'autres auteurs ne semblent pas du même avis (Vousdoukas et *al.* 2020a, b). Enfin, la plupart des études prédictives sur les habitats de tortues marines et le risque d'inondation (Fish et *al.* 2005 ; Fuentes et *al.* 2010 ; Varela et *al.* 2019 ; Patrício et *al.* 2019) ne prennent pas en compte l'évolution des plages et l'adaptation des femelles face aux changements de leur habitat de nidification. Ces constats peuvent rassurer sur l'avenir des populations de tortues marines, mais au-delà de la question du maintien de leur habitat de nidification, malheureusement d'autres menaces directes pèsent sur elles à court terme (Hamann et *al.* 2010).

Dans le contexte de Mayotte et suite à ces réflexions et aux travaux que nous avons menés sur les plages de nidification, nous pouvons affirmer qu'elles ne présentent pas des taux d'évolution signalant une perte d'habitat imminente. D'après les différents suivis menés et les observations réalisées sur le terrain, ces plages ne sont pas saturées, ce qui par conséquent évite un déterrement massif des nids par les congénères lors de la nidification. Les 10 plages majeures de nidification de l'île étudiées ne sont pas caractérisées par des aménagements anthropiques fixant le haut de plage et présentent un espace d'accommodation permettant le recul des plages. Ce constat est vrai pour les plages de Grande Terre, contrairement à Petite Terre où les falaises rocheuses composant l'arrière-plage, limitent leur recul. Ainsi, il est possible que les réponses morphologiques de ces plages face à l'élévation du niveau marin soient différentes des autres plages de Mayotte. Des études complémentaires devront le confirmer.

Plus particulièrement sur le site de Papani, nous avons démontré un taux élevé de nids détruits par l'érosion. En raison de la falaise, l'adaptation de la plage face à l'élévation du niveau marin semble limitée. La plage ne semble pas être suffisamment stable, comme nous l'avons déjà mentionné, pour assurer le développement des embryons. Nos réflexions précédentes nous ont amené à suggérer que l'impact des dynamiques morphologiques doit être

apprécié en fonction de leur effet sur le maintien des populations de tortues marines. Cependant, nous n'avons pas cette information précise sur ce site. Si la relocalisation doit être envisagée un jour, il serait plus pertinent de déplacer les nids sur une autre plage étant donné que les dynamiques morphologiques se produisent sur l'ensemble de celle-ci. Il restera à déterminer les plages limitrophes propices au développement des embryons et prédire leur évolution sur le long terme. À souligner également que ce type de démarche doit être réalisé en dernier recours. De même que si nous devons recourir à des mesures d'urgence pour assurer le confortement des populations de tortues marines de Mayotte, le centre de soin, qui sera prochainement opérationnel, pourrait permettre la mise en place d'une éclosérie, comme cela est déjà fait dans d'autres zones géographiques (Abd Mutalib & Fadzly 2015 ; Barbanti *et al.* 2019). Toutefois, les effets des écloséries sur la réussite du nid, la morphologie des nouveau-nés et le sexe-ratio restent mitigés (Özdemir & Türkozan 2006 ; Sieg *et al.* 2011 ; Patino-Martinez *et al.* 2012 ; Unda-Díaz *et al.* 2022). L'aménagement des plages pour réduire les effets de cette morphodynamique destructive pour les nids n'est pas une solution adéquate. Comme mentionné dans le chapitre 3, la cellule hydrosédimentaire est bien plus grande que la délimitation que nous avons fait de la plage et l'installation d'infrastructure pourrait impacter les sites de nidification limitrophes. Comme la population des tortues vertes est en croissance sur l'île (Bourjea & Dalleau, 2020), il ne semble pas nécessaire d'envisager des mesures d'urgence pour le moment. En revanche, il est essentiel de poursuivre le suivi de la dynamique des plages afin d'apprécier leur adaptation face à l'évolution rapide du niveau marin.

Sur le site de Grande Saziley, le premier facteur de mortalité des embryons de tortues vertes est l'inondation mais les femelles sélectionneraient majoritairement des sites propices au succès à l'émergence comme nous l'avons mentionné précédemment. Il reste nécessaire de surveiller les phénomènes d'*overwash* et la réponse morphologique de la plage face à leur occurrence. Notamment, surveiller l'altitude de la plage afin de s'assurer qu'elle soit suffisante pour protéger les nids de l'inondation et de l'érosion. Enfin, bien que la température soit un facteur majeur pour le développement embryonnaire, elle ne semble ne pas avoir atteint des valeurs létales pour les embryons même si les femelles ont niché majoritairement dans du sable noir. Cependant, il est important de noter les températures élevées observées dans les nids. Nos données indiquent que 10 nids (47 % par rapport au nombre de nid suivi avec capteurs et retenus pour l'étude) démarrent leur développement à une température supérieure à 29°C. Au cours du deuxième tiers de développement, l'organogénèse s'opère et définit ainsi le sexe-ratio (Miller 1985). Rappelons aussi que la température de la chambre d'incubation s'élève par la chaleur

métabolique (Broderick et *al.* 2001 ; Önder & Candan 2016 ; Sönmez 2018) entre 0,07° et 2,86°C (Broderick et *al.* 2001). Ainsi, la plage de Grande Saziley pourrait être féminisante comme cela a déjà été relevée sur d'autres plages du monde (Tanabe et *al.* 2020).

La féminisation des éclosions risque d'être accentuée par le changement climatique, ce qui pourrait bouleverser les populations de tortues marines (Hawkes et *al.* 2007, 2009 ; Laloë et *al.* 2014 ; Jensen et *al.* 2018). À Mayotte, une multitude de plages de nidification sont composées de sable corallien ou bien volcanique, avec des variations au sein d'une même plage comme observées à Grande Saziley. Ainsi, sur le pourtour de l'île, nous pourrions possiblement relever des plages dites « chaudes », féminisantes et des plages « fraîches », masculinisantes, comme déjà observé sur d'autres territoires par Morales Mérida et *al.* (2021) et Patino-Martinez et *al.* (2022). Dans ce contexte, afin de confirmer ces hypothèses, il est nécessaire d'étudier le sexe-ratio des nouveau-nés à l'émergence des tortues vertes à Mayotte.

Conclusion & perspectives

Les tortues marines ont un cycle de vie complexe, en mer et à terre où les femelles nichent sur les plages, des milieux qui assurent ainsi le support du renouvellement des populations. Les plages sont des systèmes évolutifs à diverses échelles spatio-temporelles qui peuvent impacter le processus de nidification des femelles et exposer les nids à l'inondation ou à l'érosion. Dans le contexte de changement climatique et d'élévation généralisée du niveau des océans, associés à l'anthropisation croissante des littoraux, la morphodynamique des plages peut être modifiée, accentuant ainsi l'exposition des nids à l'inondation. Malgré ces menaces, peu de recherches se sont concentrées sur la compréhension des relations entre la morphodynamique des plages et le processus de nidification des femelles et la réussite de l'incubation. C'est dans ce contexte que nous avons engagé un travail de recherche basé sur les fondamentaux du domaine de la biogéomorphologie. L'objectif était d'améliorer les connaissances des interactions existantes entre la dynamique du système plage, la nidification des tortues marines et le succès à l'éclosion. Cette étude visait ainsi à évaluer la capacité des plages à assurer leur fonction de support pour la nidification des tortues marines. Notre étude s'est concentrée sur deux plages de nidification des tortues vertes de l'île de Mayotte. Différents axes de recherches ont guidé ce travail, en mobilisant diverses méthodologies issues des disciplines telles que la géomorphologie et la biologie.

Nous avons étudié dans un premier temps le système des plages de nidification à Mayotte et quantifié leur évolution sur différentes échelles temporelles. Les dix plages de nidification analysées ont montré une stabilité relative ou une régression sur 70 ans, sans présenter des taux alarmants de perte d'habitat imminente. De 2021 à 2022, nous avons mené un suivi morphodynamique sur deux plages de l'île, Grande Saziley et Papani. Une rotation saisonnière a été relevée sur Papani et des mouvements sédimentaires transversaux sur Grande Saziley, associés à des mouvements longitudinaux. Des différences entre les deux plages ont été observées, pouvant s'expliquer par l'orientation des plages et de leur promontoire, ainsi que par la morphologie des récifs coralliens. Sur Papani, les mouvements sédimentaires périodiques sont importants et contraignent la nidification des femelles sur des portions de plage, en raison du décapage saisonnier du sable découvrant les affleurements de *beachrock*. Bien que les femelles nichent en haut de plage, les dynamiques sont telles que plus de 40% des nids ont été

exposés à l'érosion entre 2021 et 2022. Sur Grande Saziley, les femelles nichent au-delà des mouvements sédimentaires. Ainsi, seulement 3% des nids ont été partiellement érodés. D'autres facteurs, tel que l'emplacement du nid déterminé par la femelle, peuvent mener à l'échec du nid. Les analyses réalisées sur les préférences environnementales des tortues vertes pour la ponte sur le site de Grande Saziley ont montré que les femelles nichent majoritairement en haut de plage à une altitude élevée, dans du sable noir où la proportion en sable grossier est faible. Ensuite, pour comprendre les facteurs responsables des faibles succès à l'émergence, nous avons étudié l'impact de l'inondation sur le développement embryonnaire, le succès à l'éclosion et à l'émergence. Parallèlement, nous avons cherché à comprendre dans quelle contexte les inondations apparaissaient. En examinant les caractéristiques des inondations, nous avons mis en évidence que leur occurrence était probablement liée aux fluctuations de la nappe phréatique, en lien avec le cycle tidal et la position relativement basse des nids sur la plage. L'impact des inondations est significatif sur le succès à l'éclosion et le succès à l'émergence, affectant particulièrement les premiers jours et le troisième tiers de développement des embryons. Grâce à l'analyse multifactorielle des paramètres environnementaux, nous avons déterminé que l'inondation est le principal facteur de mortalité embryonnaire sur Grande Saziley. L'ensemble de ces travaux nous permet d'avoir une meilleure compréhension des interactions entre la morphodynamique des plages et la nidification des tortues vertes. Toutefois, pour évaluer pleinement la capacité des plages à offrir des conditions favorables à la nidification et aux succès à l'émergence, nous avons développé une méthodologie basée sur le *Machine Learning* et les SIG. Sur Grande Saziley, nous avons prédit le succès à l'émergence sur la plage et vérifié si les femelles nichent majoritairement sur les espaces théoriquement les plus propices au développement embryonnaire. 85% des tortues vertes nicheraient dans des zones où les succès à l'émergence seraient supérieurs à 50%. Ainsi, les femelles pourraient choisir majoritairement des zones qui disposent des conditions optimales pour la réussite d'incubation, dans des emplacements de ponte non contraints. Ce type d'approche méthodologique convient toutefois sur des systèmes de plage où les dynamiques morphologiques ne se produisent pas ou faiblement dans l'espace utilisé par les femelles pour la ponte et nécessite ainsi d'étudier en amont la dynamique morphologique des plages. Sur Papani, les mouvements sédimentaires sont tels que l'espace de ponte n'est pas suffisamment stable pour permettre le développement des embryons d'une grande partie des nids, indépendamment de leur emplacement.

L'approche pluridisciplinaire de ce travail a permis de mieux comprendre le système biogéomorphologique des plages sur la nidification des tortues marines et le lien existant avec

le développement embryonnaire. Au-delà d'une aide à la décision pour la conservation des tortues marines sur le territoire mahorais, nos résultats ont permis de proposer des méthodologies reproductibles pour mieux comprendre ces interactions. Les résultats issus de ces recherches soulignent l'importance de maintenir une certaine altitude des plages de nidification, les préférences des femelles pour la ponte étant principalement régies par une altitude élevée. De plus, à une certaine altitude, les nids sont protégés des inondations et de l'érosion, des facteurs de mortalité importants. Ces résultats mettent en évidence l'importance d'étudier la morphodynamique des plages de nidification des tortues marines, notamment par le suivi de leur évolution à différentes échelles spatio-temporelles afin d'être en capacité d'évaluer leurs impacts.

Néanmoins, notre étude présente certaines limites. Les interactions entre les plages et la nidification des tortues vertes ont été examinées sur une période de deux ans. De plus, une seule expérience a été réalisée pour évaluer le succès d'émergence et notre étude s'est principalement axée sur une seule plage en raison de la complexité des données à collecter. Par conséquent, ces observations pourraient ne pas totalement refléter les interactions biogéomorphologiques sur le long terme. Toutefois, nos résultats fournissent une base de données conséquente qui servira à d'autres travaux pour confirmer les informations obtenues durant cette étude. Ce travail représente ainsi un point de départ pour diverses recherches à mener.

Perspectives

Pour améliorer les connaissances sur la morphodynamique des plages mahoraises, il serait pertinent de délimiter les cellules hydrosédimentaires pour établir leur bilan sédimentaire. En effet, le suivi morphodynamique réalisé sur deux ans n'est pas suffisant pour le quantifier. De plus, sur Papani, la cellule hydrosédimentaire est probablement plus grande que l'espace que nous avons étudié. Ce travail nous permettrait de vérifier si les plages de nidification connaissent des pertes sédimentaires dans leur système respectif et nous donnerait ainsi des informations complémentaires sur l'évolution surfacique de l'espace de ponte. Cela impliquerait une connaissance approfondie de l'hydrodynamisme sur les platiers récifaux et au-delà, en déployant des courantomètres par exemple, afin d'évaluer finement les transferts entre les plages de poche. Dans le même temps, il serait pertinent de modéliser l'évolution morphologique future des sites de ponte. Ce travail prédictif permettrait d'identifier les plages

susceptibles de disparaître ou de présenter, à l'avenir, des conditions défavorables à la nidification, altitude insuffisante pour protéger les nids de la marée par exemple. Actuellement, certaines plages de nidification comme celle de Papani, se caractérisent par un espace d'accommodation réduit par la présence de falaises en arrière-plage, qui peuvent difficilement s'adapter face à l'élévation du niveau marin. En parallèle, prédire l'évolution morphologique des plages pourrait aider à identifier les futurs habitats potentiellement propices à la nidification afin d'anticiper leur préservation, notamment en limitant et/ou interdisant les aménagements anthropiques sur certains secteurs.

Dans ce contexte de changement climatique, les températures au sein des nids tendent à s'accroître et pourraient entraîner une augmentation de la mortalité embryonnaire et modifier le sexe-ratio. Selon les caractéristiques sédimentologiques des plages, l'absorption des rayonnements incidents par le sable de surface varie et peut modifier les valeurs de températures et d'humidité au sein des nids. Les plages mahoraises présentent des compositions de sable très variables, alternant entre des plages de sable blanc et de sable noir. L'île pourrait constituer un site atelier intéressant pour évaluer l'effet de la couleur du sable sur la température et l'humidité au sein des nids, ce qui permettrait d'identifier les plages féminisantes ou masculinisantes. Ces données pourraient ensuite être extrapolées et une cartographie thermique générale des plages de nidification pourrait être envisagée en couplant différentes techniques telles que la télédétection associée à l'utilisation d'orthophotographies prises par drone ou l'imagerie satellitaire puis des données issues de caméras thermiques. Les résultats issus de ces techniques (température de surface) pourraient être comparés à ceux de la température collectée à l'intérieur des nids, ce qui permettrait à terme de s'affranchir de données collectées dans les nids, méthode plus intrusive et énergivore. Des plages parfois géographiquement très proches peuvent présenter des couleurs de sable différentes. Une étude sur le transport sédimentaire et les conditions hydrodynamiques permettraient de compléter ces études et d'apporter des réponses sur les transferts potentiels entre les plages de poche limitrophes.

Des perspectives de recherche intéressantes pourraient aussi être menées sur les interactions entre les changements altitudinaux, l'inondation des nids et le succès à l'émergence à une échelle plus fine. Les mouvements sédimentaires des plages se réalisent lorsque les vagues incidentes contiennent suffisamment d'énergie pour déplacer le sable. Si les nids subissent un changement altitudinal, cela signifie que le jet de rive a pu les atteindre, les inondant potentiellement. Finalement, nous pouvons nous demander si l'inondation des nids

apparaît préalablement à leur érosion, ce qui ferait de ce phénomène un facteur de mortalité indirect. Dans ce contexte, dans quelle mesure l'érosion partielle d'un nid affecte le succès à l'émergence ou provoque son inondation ? Notre expérimentation a montré qu'un nid inondé n'a pas forcément subi de changement altitudinal. Dans le cas de nids enregistrant une accrétion, parfois importante sur Papani notamment, nous ne disposons d'aucune information sur l'impact de cette accumulation de sable sur le succès à l'émergence. Nous pouvons nous poser les mêmes questions sur le risque d'inondation. Des études pourraient être poursuivies sur cet aspect afin de mieux comprendre ces interactions entre érosion/accrétion/inondation et succès à l'émergence. Cela impliquerait toutefois des mesures topographiques très régulières.

De plus, la mesure et l'évaluation de l'impact de l'inondation des nids sur le développement embryonnaire restent encore à explorer. En fonction de la composition sédimentologique des plages, l'infiltration de l'eau peut différer et pourrait exposer les nids différemment. À la suite d'une inondation, les paramètres de salinité et d'humidité peuvent être modifiés sur un temps inconnu actuellement. Il est possible que des embryons soient morts en raison de la prolongation de teneur en humidité ou de salinité élevées dans le nid à la suite d'une inondation. Les propriétés du sable pourraient jouer un rôle dans le retour à l'état « initial » des conditions d'incubation des nids après inondation. Bien que nous ayons prélevé des échantillons de sable dans les nids, les compositions ont été peu différentes et la variabilité des inondations fut telle qu'il n'a pas été possible d'étudier son effet. Enfin, il faudrait reconduire ces expériences en étudiant davantage le fonctionnement des nappes phréatiques, via la modélisation de l'exposition des nids à l'inondation à travers la prédiction de l'oscillation de ces nappes.

Notre étude a apporté de nouveaux éléments sur la relation entre le système biogéomorphologique des plages et la nidification des tortues marines, des connaissances fondamentales à prendre en considération dans le cadre de leur protection et de la conservation de leurs habitats. Nos résultats et nos méthodologies ont permis de poser les premières bases de réflexion, des recherches à poursuivre et/ou à approfondir ces prochaines années et ce dans un contexte de changement global où la préservation de la biodiversité est menacée principalement par l'activité humaine.

Valorisation & activités pendant la thèse

Publications

Charroux Sarah, Jeanson Matthieu, **Morisseau Sophie**, Pennober Gwenaëlle. 2024. Seasonal Morphodynamics of Fringing Reef Pocket Beaches and Responses to Very Rapid Vertical Tectonic Movements. *Journal of Coastal Research*, 40(1), 31-50

Morisseau Sophie et al., Morphological dynamics of green turtles nesting beaches: implications for conservation. [*Journal of Coastal Conservation*]. En révision.

Morisseau Sophie et al., Environmental preferences of green sea turtle (*Chelonia mydas*) for egg-laying on a fringing reef pocket beach, Mayotte island. [*Endangered species research*]. En révision.

Morisseau Sophie et al., Impact of marine flooding on green turtle's (*Chelonia mydas*) embryonic development: an geomorphological and hydrodynamical study on the field. En préparation.

Morisseau Sophie et al., Predicting areas favourable to the successful emergence of sea turtles using GIS and Machine Learning techniques: Development of a methodology applied for conservation purposes. En préparation.

Communications scientifiques

Sophie Morisseau, Matthieu Jeanson, François-Élie Paute, Solana Viel, Sarah Charroux, Yann Mercky, Elliott Sucré, Damien Chevallier. Dynamiques morphologiques saisonnières des plages de ponte et espace de nidification des tortues vertes (*Chelonia mydas*) sur l'île de Mayotte. 4e Colloque du GTMF, Nov 2022, La Grande Motte, France. **ORAL**

François-Elie Paute, Katia Ballorain, Mireille Quillard, **Sophie Morisseau**, Julie Liétar. Les tortues marines de Mayotte : Bilan régional. 4e Colloque du GTMF, Nov 2022, La Grande Motte, France. <https://hal.science/hal-04467357/>. **ORAL**

Sophie Morisseau, Lucas Le Gall, Cyrielle Delvienne, Matthieu Jeanson, Elliott Sucré, Damien Chevallier. Influence de l'inondation sur les succès à l'éclosion et à l'émergence des nids de tortues vertes (*Chelonia mydas*) sur la plage de Grande Saziley, Mayotte. 4e Colloque du GTMF, Nov 2022, La Grande Motte, France. **POSTER**

Sophie Morisseau, Matthieu Jeanson, Elliott Sucré, Damien Chevallier, Marine Courteille. Shoreline evolution of Mayotte sea turtle nesting beaches since 1950 and assessment of recent subsidence impacts. WIOMSA, 12th scientific Symposium, Oct 2022, Port Elisabeth, South Africa. **ORAL**

Sarah Charroux, Matthieu Jeanson, **Sophie Morisseau**, Yann Mercky, Gwenaëlle Pennober. Short-term observation beach hydro-sedimentary dynamics of reef pocket: study case of Sakouli, Mayotte. WIOMSA, 12th scientific Symposium, Oct 2022, Port Elisabeth, South Africa. (hal-04035750). **POSTER**

Matthieu Jeanson, Thomas Claverie, **Sophie Morisseau**, Sarah Charroux, Aline Aubry. Suivi des impacts de la subsidence à Mayotte. Journées REFMAR 2022, Oct 2022, Brest, France. (hal-03854729). **ORAL**

Sarah Charroux, Matthieu Jeanson, **Sophie Morisseau**, Yann Mercky and Gwenaëlle Pennober. Seasonal evolution on reef fringed pocket beaches in a context of relative sea level rise., 10th International Conference on Geomorphology, Coimbra, Portugal, 12–16 Sep 2022, ICG2022-210, <https://doi.org/10.5194/icg2022-210>, 2022. **ORAL**

Communications grand public & vulgarisation

Conférence aux journées portes ouvertes de la recherche de l'Université de Mayotte et animation d'un atelier sur les tortues vertes de Mayotte (2024).

Participation au Webinaire « Sea turtle & Coastal Erosion » de ICO solution. Présentation des méthodologies de suivi morphologique des plages par drone (2023).

Interview sur le site NOWU « Comment Mayotte va être impactée par le changement climatique ? » d'Esther Meunier (2023).

Documentaire « Sale temps pour la planète Mayotte, les défis d'un archipel » de Morad Aït-Habbouche, France télévision (2022).

Article dans le magazine OUTRE-MER Grandeur Nature n°6 « Le jeune volcan sous-marin au large de l'île pourrait-il influencer sur la ponte des tortues vertes ? » de Romy Loublier (2021).

Article dans le journal de Mayotte « Une thèse étudie l'impact du nouveau volcan sur les nids de tortues » de Yohann Deleu (2021).

Enseignements

ATER (11 mois) 2023/2024 - Service de 176h

Licence 1 Géographie – Géomorphologie de la France –TD

Licence 1 Géographie - Outils et fondements de l'analyse territoriale – TD

Licence 2 Géographie – Dynamique des milieux naturels –TD

Licence 3 Géographie – Géomorphologie appliquée –TD

Vacations

2023/2024

Licence 3 Géographie – Géomorphologie appliquée – 4h TD

Licence 2 Géographie – Dynamique des milieux naturels –12h TD

2022/2023

Licence 1 Géographie – Géomorphologie de la France – 19h30 TD

Licence 2 Géographie – Dynamique des milieux naturels – 16h TD

2021/2022

Licence 1 Géographie – Géographie de l'eau – 19h30 TD

Licence 2 Géographie – Dynamique des milieux naturels – 19h TD

Formations

Plongée sous-marine CAH Classe 0B – Formateur Cap Trébeurden (22), lieu de formation Escapade plongée (974).

École Bleue Outre-Mer : Cap sur l’Océan Indien – IFREMER. Deux semaines d’embarquement à bord du Marion Dufresne dans le cadre d’une école flottante, en parallèle de la mission MayOBS, qui se consacre à la surveillance du volcan sous-marin Fani Maoré au large de l’île de Mayotte.

MOOC Intégrité scientifique dans les métiers de la recherche.

MOOC Introduction à la statistique avec R.

Initiation aux outils pédagogiques pour l’enseignement supérieur – Collège doctoral de Montpellier (34).

Intervention en cas d’échouage des tortues marines – Parc Naturel Marin de Mayotte (976).

Responsabilités durant la thèse

Constitutrice locale pour Mayotte au projet ODySé-îles (coord. générales Agnès Baltzer et Elsa Cariou de l’Université de Nantes)– Développement d’un dispositif de science participative pour le suivi topographique des plages de ponte. Engager une approche art science pour sensibiliser les acteurs locaux aux risques littoraux.

Titulaire à la commission de recherche (CR) de l’Université de Mayotte dans la liste des doctorants en 2023 (suppléante en 2022).

Représentante de l’Université de Mayotte au GT Approche des tortues marines. Contribution à l’écriture d’un guide de formation pour les encadrants d’observation de ponte de tortues marines à Mayotte.

Représentante de l’Université de Mayotte au comité de pilotage du REMMAT (Réseau d’Echouages Mahorais des Mammifères marins et des Tortues marines).

Représentante de l’Université de Mayotte au GT Suivi des populations de tortues marines.

Co-encadrement de stagiaires

Lucas Le Gall – Master 2 (Sorbonne Université MNHN Paris). Objet du stage : Influence de l’inondation et de la température du nid sur l’incubation des oeufs et l’émergence des nouveau-nés de tortues vertes (*Chelonia mydas*) sur la plage de Grande Saziley, Mayotte

Cyrielle Delvienne – Master 1 (Université de Gent – Belgique). Objet du stage : Hatching and emergence success of green sea turtle on Saziley Beach, Mayotte

Solana Viel – 5e année école d’ingénieur Hydrographie et Océanographie (ENSTA Bretagne – Brest). Objet du stage : Suivi morphodynamique du système plage/récif corallien des plages de pontes de tortues vertes (*Chelonia Mydas*), Mayotte

Références

(Hors articles inclus dans le manuscrit)

- Abd Mutalib AH, Fadzly N (2015) Assessing hatchery management as a conservation tool for sea turtles: A case study in Setiu, Terengganu. *Ocean Coast Manag* 113:47–53.
- Ackerman, R.A., Prange, H.D., 1972. Oxygen diffusion across a sea turtle (*Chelonia mydas*) eggshell. *Comp. Biochem. Physiol. – Part Physiol.* 43, 905–909. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(72\)90162-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90162-4)
- Ackerman, R.A., 1977. The respiratory gas exchange of sea turtle nests (*Chelonia*, *Caretta*). *Respir. Physiol.* 31, 19–38. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(77\)90062-7](https://doi.org/10.1016/0034-5687(77)90062-7)
- Ackerman, R.A., 1997. The nest environment and the embryonic development of sea turtles, in: *The Biology of Sea Turtles*. pp. 83–106.
- Ackerman, R.A., 1980. Physiological and Ecological Aspects of Gas Exchange by Sea Turtle Eggs1. *Am. Zool.* 20, 575–583. <https://doi.org/10.1093/icb/20.3.575>
- Ahmad A, Ku Y, Ku K, Solahuddina R, Zulkifli T (2005) Individual nest site preference of green turtle, *Chelonia mydas*, on Mak Kepit beach and its relation with hatching emergence success. *Proc 2nd Int Symp SEASTAR2000 Asian Bio-Logging Sci 6th SEASTAR2000 Workshop 2005* 45-49:45–49.
- Allard, M.W., Miyamoto, M.M., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Bowen, B.W., 1994. Support for natal homing in green turtles from mitochondrial DNA sequences. *Copeia* 1994, 34–41. <https://doi.org/10.2307/1446668>
- Anastácio, R., Santos, C., Lopes, C., Moreira, H., Souto, L., Ferrão, J., Garnier, J., Pereira, M.J., 2014. Reproductive biology and genetic diversity of the green turtle (*Chelonia mydas*) in Vamizi island, Mozambique. *SpringerPlus* 3, 540. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-540>
- Andrefouet, S., 2014. Fiches d'identification des habitats récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. *Sci. Mer Biol. Mar. Notes Tech.* 12.
- Angnuureng, D.B., Jayson-Quashigah, P.N., Almar, R., Stieglitz, T.C., Anthony, E.J., Aheto, D.W., Addo, K.A., 2020. Application of shore-based video and unmanned aerial vehicles (drones): Complementary tools for beach studies. *Remote Sens.* 2020 Vol 12 Page 394 12, 394. <https://doi.org/10.3390/RS12030394>
- Anthony, E.J., Dolique, F., Gardel, A., Marin, D., 2011. Contrasting sand beach morphodynamics in a mud-dominated setting: Cayenne, French Guiana. *J. Coast. Res.* 30–34.

- Asselot, R., Brander, R.W., 2023. Short-term dynamics of a high energy embayed beach: Stanwell Park, NSW, Australia. *Ocean Coast. Res.* 71, e23010. <https://doi.org/10.1590/2675-2824071.22116ra>
- Avens, L., Lohmann, K.J., 2003. Use of multiple orientation cues by juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *J. Exp. Biol.* 206, 4317–4325. <https://doi.org/10.1242/jeb.00657>
- Avens, L., Goshe, L.R., Harms, C.A., Anderson, E.T., Hall, A.G., Cluse, W.M., Godfrey, M.H., Braun-McNeill, J., Stacy, B., Bailey, R., Lamont, M.M., 2012. Population characteristics, age structure, and growth dynamics of neritic juvenile green turtles in the northeastern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 458, 213–229. <https://doi.org/10.3354/meps09720>
- Avise, J.C., Bowen, B.W., 1994. Investigating sea turtle migration using DNA markers. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 4, 882–886. [https://doi.org/10.1016/0959-437X\(94\)90074-4](https://doi.org/10.1016/0959-437X(94)90074-4)
- Balazs, G.H., Ross, E., 1974. Observations on the Preemergence Behavior of the Green Turtle. *Copeia* 1974, 986–988. <https://doi.org/10.2307/1442606>
- Baldock, T.E., Hughes, M.G., Day, K., Louys, J., 2005. Swash overtopping and sediment overwash on a truncated beach. *Coast. Eng.* 52, 633–645. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2005.04.002>
- Baldock, T.E., Shabani, B., Callaghan, D.P., Hu, Z., Mumby, P.J., 2020. Two-dimensional modelling of wave dynamics and wave forces on fringing coral reefs. *Coast. Eng.* 155, 103594. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2019.103594>
- Baldock, T.E., Weir, F., Hughes, M.G., 2008. Morphodynamic evolution of a coastal lagoon entrance during swash overwash. *Geomorphology* 95, 398–411. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2007.07.001>
- Balletti, C., 2006. Georeference in the analysis of the geometric content of early maps. *E-Perimetre* 1.
- Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Grizel, H., Enstipp, M., Georges, J.Y., 2010. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. *Mar. Biol.* 157, 2581–2590. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1520-7>
- Barbanti A, Martin C, Blumenthal JM, Boyle J, Broderick AC, Collyer L, Ebanks-Petrie G, Godley BJ, Mustin W, Ordóñez V, Pascual M, Carreras C (2019) How many came home? Evaluating ex situ conservation of green turtles in the Cayman Islands. *Mol Ecol* 28:1637–1651.
- Barnett, L.K., Emms, C., Jallow, A., Cham, A.M., Mortimer, J.A., 2004. The distribution and conservation status of marine turtles in The Gambia, West Africa: a first assessment. *Oryx* 38, 203–208. <https://doi.org/10.1017/S0030605304000353>
- Battistini, R., Bourrouilh, F., Chevalier, J.-P., Coudray, J., Denizot, M., Faure, G., Fisher, J., Guilcher, A., Harmelin-Vivien, M., Jaubert, J., Laborel, J., Masse, J.-P., Maugé, L., Montaggioni, L., Peyrot-Clausade, M., Pichon, M., Plante, R., Plaziat, J., Plessis, Y., Richard, G., Salvat, B., Thomassin, B., Vasseur, P., Weydert, P., 1975. Eléments de terminologie récifale indopacifique. *Thétys* 7, 1–111.

- Bell, C.D.L., Parsons, J., Austin, T.J., Broderick, A.C., Ebanks-Petrie, G., Godley, B.J., 2005. Some of them came home: the Cayman Turtle Farm headstarting project for the green turtle *Chelonia mydas*. *Oryx* 39, 137–148. <https://doi.org/10.1017/S0030605305000372>
- Bheeroo, R.A., Chandrasekar, N., Kaliraj, S., Magesh, N.S., 2016. Shoreline change rate and erosion risk assessment along the Trou Aux Biches–Mont Choisy beach on the northwest coast of Mauritius using GIS-DSAS technique. *Environ. Earth Sci.* 75. <https://doi.org/10.1007/s12665-016-5311-4>
- Bladow, R.A., Milton, S.L., 2019. Embryonic mortality in green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtle nests increases with cumulative exposure to elevated temperatures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 518, 151180. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151180>
- Blanco, G.S., Morreale, S.J., Seminoff, J.A., Paladino, F.V., Piedra, R., Spotila, J.R., 2013. Movements and diving behavior of internesting green turtles along Pacific Costa Rica. *Integr. Zool.* 8, 293–306. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00298.x>
- Boak, E.H., Turner, I.L., 2005. Shoreline definition and detection: A review. *J. Coast. Res.* 21, 688–703. <https://doi.org/10.2112/03-0071.1>
- Bolten, A.B., 2002. Variation in sea turtle life history patterns: Neritic vs oceanic development stage, in: *The Biology of Sea Turtles, Volume II*. CRC Press, pp. 243–258.
- Booth, D.T., Astill, K., 2001. Temperature variation within and between nests of the green sea turtle, *Chelonia mydas* (Chelonia: Cheloniidae) on Heron Island, Great Barrier Reef. *Aust. J. Zool.* 49, 71–84. <https://doi.org/10.1071/ZO00059>
- Booth, D.T., Burgess, E., McCosker, J., Lanyon, J.M., 2004. The influence of incubation temperature on post-hatching fitness characteristics of turtles. *Int. Congr. Ser.* 1275, 226–233. <https://doi.org/10.1016/j.ics.2004.08.057>
- Booth, D.T., Feeney, R., Shibata, Y., 2013. Nest and maternal origin can influence morphology and locomotor performance of hatchling green turtles (*Chelonia mydas*) incubated in field nests. *Mar. Biol.* 160, 127–137. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2070-y>
- Booth, D.T., Archibald-Binge, A., Limpus, C.J., 2020. The effect of respiratory gases and incubation temperature on early stage embryonic development in sea turtles. *PLoS ONE* 15, 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233580>
- Bordenca, C.V., Faccini, B., Caracausi, A., Coltorti, M., Di Muro, A., Ntaflos, T., Pik, R., Rizzo, A.L., Liuzzo, M., Aiuppa, A., 2023. Geochemical evidence for a lithospheric origin of the Comoros Archipelago (Indian Ocean) as revealed by ultramafic mantle xenoliths from La Grille volcano. *Lithos* 462–463, 107406. <https://doi.org/10.1016/j.lithos.2023.107406>
- Bourjea, J., Ciccione, S., Ratsimbazafy, R., 2006. Marine turtles surveys in Nosy Iranja Kely, North-Western Madagascar. *West. Indian Ocean J. Mar. Sci.* 5, 209–212. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v5i2.28511>

- Bourjea, J., Frappier, J., Quillard, M., Ciccione, S., Roos, D., Hughes, G., Grizel, H., 2007. Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. *Endanger. Species Res.* 3, 273–282. <https://doi.org/10.3354/esr00053>
- Bourjea, J., 2015. Sea turtles; a review of status, distribution and interaction with fisheries in the Southwest Indian Ocean, in: Van Der Elst RP and Everett BI. 2015. (Eds). *Offshore Fisheries of the Southwest Indian Ocean: Their Status and the Impact on Vulnerable Species*. Oceanographic Research Institute, Special Publication, 10. 448 Pp. Chap.9, Pp.325-349.
- Bourjea J, Dalleau M, Derville S, et al (2015a) Seasonality, abundance, and fifteen-year trend in green turtle nesting activity at Itsamia, Moheli, Comoros. *Endanger Species Res* 27:265–276. <https://doi.org/10.3354/esr00672>
- Bourjea, J., Mortimer, J.A., Garnier, J., Okemwa, G., Godley, B.J., Hughes, G., Dalleau, M., Jean, C., Ciccione, S., Muths, D., 2015b. Population structure enhances perspectives on regional management of the western Indian Ocean green turtle. *Conserv. Genet.* 16, 1069–1083. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0723-3>
- Bourjea, J., Dalleau, M., 2023. *Chelonia mydas* (Southwest Indian Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2023. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T220970396A220970430.en>
- Bowen, A.J, Huntley DA (1984) Waves, long waves and nearshore morphology. *Mar Geol* 60:1–13.
- Bowen, A.J., Inman, D.L., 1966. Budget of littoral sands in the vicinity of point Arguello, California. U.S. Army Coastal Engineering Research Center.
- Bowen, B.W., Meylan, A.B., Avise, J.C., 1989. An odyssey of the green sea turtle: Ascension Island revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 86, 573–576. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.2.573>
- Bowman, D., Guillén, J., López, L., Pellegrino, V., 2009. Planview geometry and morphological characteristics of pocket beaches on the Catalan coast (Spain). *Geomorphology* 108, 191–199. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2009.01.005>
- Bowman, D., Rosas, V., Pranzini, E., 2014. Pocket beaches of Elba Island (Italy) - Planview geometry, depth of closure and sediment dispersal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 138, 37–46. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.005>
- Boymond, P., Feuillet, N., Thinon, I., Scholtès, L., Leroy, S., Rusquet, A., Masquelet, C., Jacques, E., 2022. Volcano-tectonic interactions within two recently discovered submarine volcanic fields: Implication for geodynamics in the Comoros EGU22-10160. <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-10160>
- Bozzeda F, Ortega L, Costa LL, Fanini L, Barboza CAM, McLachlan A, Defeo O (2023) Global patterns in sandy beach erosion: unraveling the roles of anthropogenic, climatic and morphodynamic factors. *Front Mar Sci* 10.

- Brander, R.W., Kench, P.S., Hart, D., 2004. Spatial and temporal variations in wave characteristics across a reef platform, Warraber Island, Torres Strait, Australia. *Mar. Geol.* 207, 169–184. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.03.014>
- Bray, M.J., Carter, D.J., Hooke, J.M., 1995. Littoral cell definition and budgets for Central Southern England. *J. Coast. Res.* 11, 381–400.
- Broderick, A., Godley, B., Reece, S., Downie, J., 2000. Incubation periods and sex ratios of green turtles: highly female biased hatchling production in the eastern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202, 273–281. <https://doi.org/10.3354/meps202273>
- Broderick, A.C., Godley, B.J., Hays, G.C., 2001. Metabolic heating and the prediction of sex ratios for green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiol. Biochem. Zool.* 74, 161–170. <https://doi.org/10.1086/319661>
- Brothers, J.R., Lohmann, K.J., 2015. Evidence for geomagnetic imprinting and magnetic navigation in the natal homing of sea turtles. *Curr. Biol.* 25, 392–396. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.035>
- Brown, L., Macdonald, D.W., 1995. Prédation sur la tortue verte *Chelonia mydas* niche par des canidés sauvages sur la plage d'Akyatan, Turquie. *Biol. Conserv.* 71, 55–60. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)00020-Q](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)00020-Q)
- Bryan, K.R., Foster, R., MacDonald, I., 2013. Beach rotation at two adjacent headland-enclosed beaches. *J. Coast. Res.* 165, 2095–2100. <https://doi.org/10.2112/si65-354.1>
- Bunce, E.T., Molnar, P., 1977. Seismic reflection profiling and basement topography in the Somali Basin: Possible fracture zones between Madagascar and Africa. *J. Geophys. Res.* 1896-1977 82, 5305–5311. <https://doi.org/10.1029/JB082i033p05305>
- Burgess, E.A., Booth, D.T., Lanyon, J.M., 2006. Swimming performance of hatchling green turtles is affected by incubation temperature. *Coral Reefs* 25, 341–349. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0116-7>
- Bustard, H.R., 1967. Mechanism of nocturnal emergence from the nest in green turtle hatchlings. *Nature* 214, 317–317. <https://doi.org/10.1038/214317a0>
- Bustard, H.R., Greenham, P., 1968. Physical and chemical factors affecting hatching in the green sea turtle, *Chelonia Mydas* (L.). *Ecology* 49, 269–276. <https://doi.org/10.2307/1934455>
- Bustard, H.R., Greenham, P., 1969. Nesting behavior of the green sea turtle on a Great Barrier Reef Island. *Herpetologica* 25, 93–102.
- Butt N, Whiting S, Dethmers K (2016) Identifying future sea turtle conservation areas under climate change. *Biol Conserv* 204:189–196.
- Camoin, G.F., Colonna, M., Montaggioni, L.F., Casanova, J., Faure, G., Thomassin, B.A., 1997. Holocene sea level changes and reef development in the southwestern Indian Ocean. *Coral Reefs* 16, 247–259. <https://doi.org/10.1007/s003380050080>

- Camoin, G.F., Montaggioni, L.F., Braithwaite, C.J.R., 2004. Late glacial to post glacial sea levels in the Western Indian Ocean. *Mar. Geol.* 206, 119–146. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.02.003>
- Carr, A.F., Ogren, L.H., 1960. The ecology and migrations of sea turtles. 4, The green turtle in the Caribbean Sea. *Bulletin of the AMNH* ; v. 121, article 1. Green turtle in the Caribbean Sea.
- Carr, A.F., Hirth, H., 1961. Social facilitation in green turtle siblings. *Anim. Behav.* 9, 68–70. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(61\)90051-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(61)90051-3)
- Carr, A.F., Carr, M.H., 1972. Site fixity in the Caribbean green turtle. *Ecology* 53, 425–429. <https://doi.org/10.2307/1934228>
- Carr, A.F., Carr, M.H., Meylan, A.B., 1978. The ecology and migrations of sea turtles. 7, The West Caribbean green turtle colony. *Bulletin of the AMNH* ; v. 162, article 1. West Caribbean green turtle colony.
- Carr, A.F., 1987. New perspectives on the pelagic stage of sea turtle development. *Conserv. Biol.* 1, 103–121. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1987.tb00020.x>
- Carter, R.W.G., Woodroffe, C.D., 1994. Coastal Evolution: Late Quaternary Shoreline Morphodynamics. Cambridge University Press.
- Casella, E., Rovere, A., Pedroncini, A., Stark, C.P., Casella, M., Ferrari, M., Firpo, M., 2016. Drones as tools for monitoring beach topography changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Geo-Mar. Lett.* 36, 151–163. <https://doi.org/10.1007/s00367-016-0435-9>
- Castelle, B., Robinet, A., Idier, D., D’Anna, M., 2020. Modelling of embayed beach equilibrium planform and rotation signal. *Geomorphology* 369, 107367. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2020.107367>
- Caut, S., Guirlet, E., Girondot, M., 2010. Effect of tidal overwash on the embryonic development of leatherback turtles in French Guiana. *Mar. Environ. Res.* 69, 254–261. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.11.004>
- Cesca, S., Letort, J., Razafindrakoto, H.N.T., Heimann, S., Rivalta, E., Isken, M.P., Nikkhoo, M., Passarelli, L., Petersen, G.M., Cotton, F., Dahm, T., 2020. Drainage of a deep magma reservoir near Mayotte inferred from seismicity and deformation. *Nat. Geosci.* 2020 131 13, 87–93. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0505-5>
- Chacón, D., McLarney, W., Ampie, C., Venegas, B., 1996. Reproduction and conservation of the leatherback turtle *Derrnochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) in Gandoca, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44, 853–860.
- Chambault, P., Dalleau, M., Nicet, J.-B., Mouquet, P., Ballorain, K., Jean, C., Ciccione, S., Bourjea, J., 2020. Contrasted habitats and individual plasticity drive the fine scale movements of juvenile green turtles in coastal ecosystems. *Mov. Ecol.* 8, 1. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0184-2>

- Chambault, P., de Thoisy, B., Huguin, M., Martin, J., Bonola, M., Etienne, D., Gresser, J., Hiélaud, G., Mailles, J., Védie, F., Barnerias, C., Sutter, E., Guillemot, B., Dumont-Dayot, É., Régis, S., Lecerf, N., Lefebvre, F., Frouin, C., Aubert, N., Guimera, C., Bordes, R., Thieulle, L., Duru, M., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Queneherve, P., Woignier, T., Allenou, J.-P., Cimiterra, N., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Rangon, L., Chanteux, N., Chanteur, B., Béranger, C., Le Maho, Y., Petit, O., Chevallier, D., 2018. Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking. *Ecol. Evol.* 8, 12790–12802. <https://doi.org/10.1002/ece3.4708>
- Chambault, P., Thoisy, B.D., Kelle, L., Berzins, R., Bonola, M., Delvaux, H., Maho, Y.L., Chevallier, D., 2016. Inter-nesting behavioural adjustments of green turtles to an estuarine habitat in French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 555, 235–248. <https://doi.org/10.3354/MEPS11813>
- Charroux, S., Jeanson, M., Morisseau, S., Pennober, G., 2024. Seasonal morphodynamics of fringing reef pocket beaches and responses to rapid vertical tectonic movements. *J. Coast. Res.* 40, 31–50. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-23-00021.1>
- Chen, C.L., Wang, C.C., Cheng, I.J., 2010. Effects of biotic and abiotic factors on the oxygen content of green sea turtle nests during embryogenesis. *J. Comp. Physiol. [B]* 180, 1045–1055. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0479-5>
- Chen, H.C., Cheng, I.J., Hong, E., 2007. The influence of the beach environment on the digging success and nest site distribution of the green turtle, *Chelonia mydas*, on Wan-an Island, Penghu Archipelago, Taiwan. *J. Coast. Res.* 23, 1277–1286. <https://doi.org/10.2112/05-0455.1>
- Chen, W., van der Werf, J.J., Hulscher, S.J.M.H., 2023. A review of practical models of sand transport in the swash zone. *Earth-Sci. Rev.* 238, 104355. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2023.104355>
- Cheng, I., Huang, C., Hung, P., Ke, B., Kuo, C., 2009. Ten years of monitoring the nesting ecology of the green turtle, 48, 83–94.
- Chevalier, C., Devenon, J.L., Pagano, M., Rougier, G., Blanchot, J., Arfi, R., 2017. The atypical hydrodynamics of the Mayotte Lagoon (Indian Ocean): Effects on water age and potential impact on plankton productivity. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 196, 182–197. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.06.027>
- Chevallier D, Girondot M, Berzins R, Chevalier J, de Thoisy B, Fretey J, Kelle L, Lebreton JD (2020) Survival and breeding interval of an endangered marine vertebrate, the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, in French Guiana. *Endanger Species Res* 41:153–165.
- Chevallier, D., Girondot, M., Berzins, R., Chevalier, J., de Thoisy, B., Fretey, J., Kelle, L., Lebreton, J.D., 2020. Survival and breeding interval of an endangered marine vertebrate, the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, in French Guiana. *Endanger. Species Res.* 41, 153–165. <https://doi.org/10.3354/ESR01013>
- Chevallier, D., Girondot, M., Péron, C., Martin, J., Bonola, M., Chevalier, J., de Thoisy, B., Kelle, L., Le Maho, Y., Gardel, A., Anthony, E.J., 2023. Beach erosion aggravates the

- drastic decline in marine turtle populations in French Guiana. *Reg. Environ. Change* 23, 116. <https://doi.org/10.1007/s10113-023-02105-3>
- Claro, F., Bardonnet, C., 2011. Les tortues marines et la pollution lumineuse sur le territoire français. (GTMF-SPN No. 2). MNHN-SPN, Paris.
- Claro, F., Doin, M., Nalovic, M., A., Gambaiani, D., Bedel, S., Forin-Wiart, M., A., Poisson, F., 2016. Interactions entre pêcheries et tortues marines en France métropolitaine et d’Outre-mer (Rapport Patrinat No. 2016–117). MNHN-SPN, Paris.
- Cohen, O., 2016a. Profiler 3.2 XL, un logiciel gratuit pour la construction et l’analyse de profils topographiques dans Microsoft Excel© 557–564. <https://doi.org/10.5150/jngcgc.2014.061>
- Cohen, O., Dumas, P., Le Duff, M., Allenbach, M., 2016b. Etude du rivage par photogrammétrie aéroportée à très haute résolution spatiale. Exemple à Ouvéa, Nouvelle-Calédonie. <https://doi.org/10.5150/jngcgc.2016.041>
- Coley, S.J., Smart, A.C., 1992. The nesting success of green turtles on beaches at Kazanlı, Turkey. *Oryx* 26, 165–171. <https://doi.org/10.1017/S0030605300023607>
- Colman, L.P., Patrício, A.R.C., McGowan, A., Santos, A.J.B., Marcovaldi, M.Â., Bellini, C., Godley, B.J., 2015. Long-term growth and survival dynamics of green turtles (*Chelonia mydas*) at an isolated tropical archipelago in Brazil. *Mar. Biol.* 162, 111–122. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2585-5>
- Coombes, M.A., 2016a. Biogeomorphology, in: *International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment and Technology*. pp. 1–8.
- Coombes, M.A., 2016b. Biogeomorphology: diverse, integrative and useful. *Earth Surf. Process. Landf.* 41, 2296–2300. <https://doi.org/10.1002/esp.4055>
- Cooper, J.A.G., Masselink, G., Coco, G., Short, A.D., Castelle, B., Rogers, K., Anthony, E., Green, A.N., Kelley, J.T., Pilkey, O.H., Jackson, D.W.T., 2020. Sandy beaches can survive sea-level rise. *Nat Clim Change* 10:993–995.
- Corenblit, D., Baas, A.C.W., Bornette, G., Darrozes, J., Delmotte, S., Francis, R.A., Gurnell, A.M., Julien, F., Naiman, R.J., Steiger, J., 2011. Feedbacks between geomorphology and biota controlling Earth surface processes and landforms: A review of foundation concepts and current understandings. *Earth-Sci. Rev.* 106, 307–331. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.03.002>
- Costa, M.B.S.F., Araújo, M., Araújo, T.C.M., Siegle, E., 2016. Influence of reef geometry on wave attenuation on a Brazilian coral reef. *Geomorphology* 253, 318–327. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.11.001>
- Courteille, M., Jeanson, M., Collin, A., James, D., Claverie, T., Charpentier, M., Gairin, E., Trouillefou, M., Giraud-Renard, E., Dolique, F., Lecchini, D., 2022. Characterisation of long-term evolution (1950–2016) and vulnerability of Mayotte’s shoreline using aerial photographs and a multidisciplinary vulnerability index. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 55, 102537. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102537>

- Cowell, P.J., Thom, B.G., 1994. Morphodynamics of coastal evolution, in: Coastal Evolution: Late Quaternary Shoreline Morphodynamics, pp. 33–86.
- Cox, K., 1992. Karoo igneous activity, and the early stages of the break-up of Gondwanaland. Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 68, 137–148. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1992.068.01.09>
- Coyne, M.A., Fletcher, C.H., Richmond, B.M., 1999. Mapping coastal erosion hazard areas in Hawaii: Observations and Errors. J. Coast. Res. 171–184.
- Crowell, M., Leatherman, S., Buckley, M., 1993. Shoreline change rate analysis: Long term versus short term data. Shore Beach 61.
- Cuevas, E., De Los Angeles Liceaga-Correa, M., Mariño-Tapia, I., 2010. Influence of beach slope and width on hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) and green turtle (*Chelonia mydas*) nesting activity in El Cuyo, Yucatán, Mexico. Chelonian Conserv. Biol. 9, 262–267. <https://doi.org/10.2744/CCB-0819.1>
- Cuevas, E., Liceaga-Correa, M. de los Á., Nuñez-Lara, E., Mariño-Tapia, I., 2021. How changes in beach morphology affect hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) nesting distribution at Celestun, Yucatán, Mexico. Reg. Stud. Mar. Sci. 44, 101714. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101714>
- Cuttler, M.V.W., Hansen, J.E., Lowe, R.J., Drost, E.J.F., 2018. Response of a fringing reef coastline to the direct impact of a tropical cyclone. Limnol. Oceanogr. Lett. 3, 31–38. <https://doi.org/10.1002/lol2.10067>
- Dalleau, M., 2013. *Écologie spatiale des tortues marines dans le Sud-ouest de l’océan Indien: apport de la géomatique et de la modélisation pour la conservation*. Thèse, Université de La Réunion.
- Dalleau, M., Kramer-Schadt, S., Gangat, Y., Bourjea, J., Lajoie, G., Grimm, V., 2019. Modeling the emergence of migratory corridors and foraging hot spots of the green sea turtle. Ecol. Evol. 9, 10317–10342. <https://doi.org/10.1002/ece3.5552>
- Daly, R.A., 1910. ART. XXXII.--Pleistocene glaciation and the coral reef problem; - ProQuest. Am. J. Sci. 30.
- Daly, C.J., Bryan, K.R., Roelvink, J.A., Klein, A.H.F., Hebbeln, D., Winter, C., 2011. Morphodynamics of embayed beaches: The effect of wave conditions. J. Coast. Res. 1003–1007.
- Daly, C.J., Bryan, K.R., Winter, C., 2014. Wave energy distribution and morphological development in and around the shadow zone of an embayed beach. Coast. Eng. 93, 40–54. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2014.08.003>
- Darsan, J., Jehu, A., Asmath, H., Singh, A., Wilson, M., 2016. The influence of fluvial dynamics and North Atlantic swells on the beach habitat of leatherback turtles at Grande Riviere Trinidad. J. Environ. Manage. 180, 111–122. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.05.014>

- Darwin, C., R., 1842. The structure and distribution of coral reefs. Being the first part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. FitzRoy, R.N. during the years 1832 to 1836.
- Debeuf, D., 2004. *Étude de l'évolution volcano-structurale et magmatique de Mayotte, Archipel des Comores, océan Indien : approches structurale, pétrographique, géochimique et géochronologique*. Thèse, Université de La Réunion.
- Dedeken, M., Ballorain, K., 2015. Les herbiers marins de Mayotte : Etat des lieux des herbiers intertidaux en 2014.
- Degryse-Kulkarni, C., 2003. *Morphodynamique de la zone de swash*. Thèse, Université de Caen Basse-Normandie.
- Dehouck, A., Dupuis, H., Sénéchal, N., 2009. Pocket beach hydrodynamics: The example of four macrotidal beaches, Brittany, France. *Mar. Geol.* 266, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2009.07.008>
- Derville, S., Jean, C., Dalleau, M., Le Gall, J.Y., Ciccione, S., Bourjea, J., 2015. Long-term monitoring of green turtle nesting on tromelin island demonstrates stable reproduction and population parameters. *Chelonian Conserv. Biol.* 14, 11–20. <https://doi.org/10.2744/ccab-14-01-11-20.1>
- Di Luccio, D., Benassai, G., Di Paola, G., Mucerino, L., Buono, A., Roskopf, C.M., Nunziata, F., Migliaccio, M., Urciuoli, A., Montella, R., 2019. Shoreline rotation analysis of embayed beaches by means of in situ and remote surveys. *Sustainability* 11, 725. <https://doi.org/10.3390/su11030725>
- Dolan, R., Hayden, B., P., May, P., May, S., K., 1980. The reliability of shoreline change measurements from aerial photographs. *Shore Beach* 48, 22–29.
- Donnelly, C., 2007. Morphologic change by overwash: Establishing and evaluating predictors. *J. Coast. Res.* 520–526.
- Drake, D.L., Spotila, J.R., 2002. Thermal tolerances and the timing of sea turtle hatchling emergence. *J. Therm. Biol.* 27, 71–81. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00017-1](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00017-1)
- Droxler, A.W., Jorry, S.J., 2021. The origin of modern atolls: Challenging darwin's deeply ingrained theory. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 13, 537–573. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034137>
- Dunbar, T., 2011. Monitoring nesting trends and hatchling success of the green turtle (*Chelonia mydas*) population on Mnemba Island, Zanzibar. *Indep. Study Proj. ISP Collect.*
- Duncan, J.R., 1964. The effects of water table and tide cycle on swash-backwash sediment distribution and beach profile development. *Mar. Geol.* 2, 186–197. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(64\)90039-8](https://doi.org/10.1016/0025-3227(64)90039-8)
- Duvat, V. K. E., & Pillet, V. (2017). Shoreline changes in reef islands of the Central Pacific : Takapoto Atoll, Northern Tuamotu, French Polynesia. *Geomorphology*, 282, 96-118. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.01.002>

- Eckert, K.L., Eckert, S.A., Adams, T.W., Tucker, A.D., 1989. Inter-Nesting Migrations by Leatherback Sea Turtles (*Dermochelys coriacea*) in the West Indies. *Herpetologica* 45, 190–194.
- Eckert, K.L., Eckert, S.A., 1990. Embryo mortality and hatch success in *In situ* and translocated leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* eggs. *Biol. Conserv.* 53, 37–46. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90061-S](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90061-S)
- Eelsalu, M., Parnell, K.E., Soomere, T., 2022. Sandy beach evolution in the low-energy microtidal Baltic Sea: Attribution of changes to hydrometeorological forcing. *Geomorphology* 414, 108383. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2022.108383>
- Ekanayake, E., Rajakaruna, R., Kapurusinghe, T., Saman, M., Rathnakumara, D., Samaraweera, P., Ranawana, K., 2011. Nesting behaviour of the Green turtle at Kosgoda rookery, Sri Lanka. *Ceylon J. Sci. Biol. Sci.* 39, 109. <https://doi.org/10.4038/cjsbs.v39i2.2997>
- Elliff, C.I., Silva, I.R., 2017. Coral reefs as the first line of defense: Shoreline protection in face of climate change. *Mar. Environ. Res.* 127, 148–154. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.03.007>
- Emerick, C.M., Duncan, R.A., 1982. Age progressive volcanism in the Comores Archipelago, western Indian Ocean and implications for Somali plate tectonics. *Earth Planet. Sci. Lett.* 60, 415–428. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(82\)90077-2](https://doi.org/10.1016/0012-821X(82)90077-2)
- Emerick, C.M., 1985. Age progressive volcanism in the Comores Archipelago and Northern Madagascar. PhD Thesis.
- Escalón, S., 2023. Fani Maoré, le volcan sous-marin qui a fait trembler Mayotte [WWW Document]. CNRS J. URL <https://lejournel.cnrs.fr/articles/fani-maore-le-volcan-sous-marin-qui-a-fait-trembler-mayotte> (accessed 2.20.24).
- Escudero, M., Reguero, B.G., Mendoza, E., Secaira, F., Silva, R., 2021. Coral Reef Geometry and Hydrodynamics in Beach Erosion Control in North Quintana Roo, Mexico. *Front. Mar. Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.684732>
- Fairbridge, R.W., 1950. Recent and Pleistocene Coral Reefs of Australia. *J. Geol.* 58, 330–401. <https://doi.org/10.1086/625751>
- Famin, V., Michon, L., Bourhane, A., 2020. The Comoros archipelago: a right-lateral transform boundary between the Somalia and Lwandle plates. *Tectonophysics* 789, 228539. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2020.228539>
- Faye, I.B.N., Hénaff, A., Gourmelon, F., Diaw, A.T., 2008. Évolution du trait de côte à Nouakchott (Mauritanie) de 1954 à 2005 par photo-interprétation. *Noroi* 11–27. <https://doi.org/10.4000/noroi.2146>
- Faye, I.B.N., 2010. Dynamique du trait de côte sur les littoraux sableux de la Mauritanie à la Guinée-Bissau (Afrique de l’Ouest) : Approches régionale et locale par photo-interprétation, traitement d’images et analyse de cartes anciennes. Volume 1. 321.

- Fellowes, T.E., Vila-Concejo, A., Gallop, S.L., 2019. Morphometric classification of swell-dominated embayed beaches. *Mar. Geol.* 411, 78–87. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.02.004>
- Fellowes, T.E., Vila-Concejo, A., Gallop, S.L., Harley, M.D., Short, A.D., 2022. Wave shadow zones as a primary control of storm erosion and recovery on embayed beaches. *Geomorphology* 399, 108072. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2021.108072>
- Fernandes, R., Louro, C., Pereira, M., 2021. Marine turtle monitoring at the Ponta do Ouro Partial Marine Reserve: 2019-2020. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10966.98881>
- Ferreira, M.B.M. da S., 2012. Nesting habitat preferences and nest predation of green turtles (*Chelonia mydas*) in the Bijagós Archipelago, Guinea Bissau (masterThesis).
- Feuillet, N., Jorry, S., Crawford, W.C., Deplus, C., Thinon, I., Jacques, E., Saurel, J.M., Lemoine, A., Paquet, F., Satriano, C., Aiken, C., Foix, O., Kowalski, P., Laurent, A., Rinnert, E., Cathalot, C., Donval, J.P., Guyader, V., Gaillot, A., Scalabrin, C., Moreira, M., Peltier, A., Beauducel, F., Grandin, R., Ballu, V., Daniel, R., Pelleau, P., Gomez, J., Besançon, S., Geli, L., Bernard, P., Bachelery, P., Fouquet, Y., Bertil, D., Lemarchand, A., der Woerd, J.V., 2021. Birth of a large volcanic edifice offshore Mayotte via lithosphere-scale dyke intrusion. *Nat. Geosci.* 2021 1410 14, 787–795. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00809-x>
- Fish, M.R., Côté, I.M., Gill, J.A., Jones, A.P., Renshoff, S., Watkinson, A.R., 2005. Predicting the impact of sea-level rise on Caribbean sea turtle nesting habitat. *Conserv. Biol.* 19, 482–491. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00146.x>
- Fletcher, C., Rooney, J., Barbee, M., Lim, S.C., Richmond, B., 2003. Mapping shoreline change using digital orthophotogrammetry on Maui, Hawaii. *J. Coast. Res.* 106–124.
- Foley, A.M., Peck, S.A., Harman, G.R., 2006. Effects of sand characteristics and inundation on the hatching success of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) clutches on low-relief mangrove islands in Southwest Florida. *Chelonian Conserv. Biol.* [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2006\)5\[32:EOSCAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2006)5[32:EOSCAI]2.0.CO;2)
- Folk, R.L., Ward, W.C., 1957. Brazos River bar [Texas]; a study in the significance of grain size parameters. *J. Sediment. Res.* 27, 3–26. <https://doi.org/10.1306/74D70646-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Ford, M., 2012. Shoreline changes on an urban atoll in the central Pacific Ocean: Majuro atoll, Marshall Islands. *J. Coast. Res.* 28, 11–22. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-11-00008.1>
- Fowler, L.E., 1979. Hatching success and nest predation in the green sea turtle, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology* 60:946–955.
- Frazer, N.B., Ehrhart, L.M., 1985. Preliminary growth models for green, *Chelonia mydas*, and loggerhead, *Caretta caretta*, turtles in the wild. *Copeia* 1985, 73–79. <https://doi.org/10.2307/1444792>

- Frihy, O.E., Ganaini, M.A.E., Sayed, W.R.E., Iskander, M.M., 2004. The role of fringing coral reef in beach protection of Hurghada, Gulf of Suez, Red Sea of Egypt. *Ecol. Eng.* 22, 17–25. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2003.11.004>
- Fuentes, M.M.P.B., Limpus, C.J., Hamann, M., Dawson, J., 2010. Potential impacts of projected sea-level rise on sea turtle rookeries. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 132–139. <https://doi.org/10.1002/aqc.1088>
- Fujisaki, I., Lamont, M., Carthy, R., 2018. Temporal shift of sea turtle nest sites in an eroding barrier island beach. *Ocean Coast. Manag.* 155, 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.12.032>
- Gallop, S.L., Kennedy, D.M., Loureiro, C., Naylor, L.A., Muñoz-Pérez, J.J., Jackson, D.W.T., Fellowes, T.E., 2020. Geologically controlled sandy beaches: Their geomorphology, morphodynamics and classification. *Sci. Total Environ.* 731, 139123. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2020.139123>
- Garcon, J.S., Grech, A., Moloney, J., Hamann, M., 2010. Relative Exposure Index: an important factor in sea turtle nesting distribution. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 140–149. <https://doi.org/10.1002/aqc.1057>
- Gardner, W.H., 1986. Water Content, in: *Methods of soil analysis*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 493–544. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.1.2ed.c21>
- Garnier, J., Hill, N., Guissamulo, A., Silva, I., Witt, M., Godley, B., 2012. Status and community-based conservation of marine turtles in the northern Querimbas Islands (Mozambique). *Oryx* 46, 359–367. <https://doi.org/10.1017/S0030605311001566>
- Geer, C.H. van de, Bourjea, J., Broderick, A.C., Dalleau, M., Fernandes, R.S., Harris, L.R., Inteca, G.E., Kiponda, F.K., Louro, C.M.M., Mortimer, J.A., Msangameno, D., Mwasi, L.D., Nel, R., Okemwa, G.M., Olendo, M., Pereira, M.A.M., Rees, A.F., Silva, I., Singh, S., West, L., Williams, J.L., Godley, B.J., 2022. Marine turtles of the African east coast: current knowledge and priorities for conservation and research. *Endanger. Species Res.* 47, 297–331. <https://doi.org/10.3354/esr01180>
- Geer, C.H. van de, Broderick, A.C., Carter, M.I.D., Irei, A.A., Kiponda, F.K., Kiptum, J., Wandiga, J.N., Omar, M., Parazzi, N., Sawyer-Kerr, H., Weber, S.B., Zanre, R., Godley, B.J., 2024. Two decades of community-based conservation yield valuable insights into marine turtle nesting ecology. *Oryx* 1–13. <https://doi.org/10.1017/S0030605323001011>
- Girondot, M., Tucker, A.D., Rivalan, P., Godfrey, M.H., Chevalier, J., 2002. Density-dependent nest destruction and population fluctuations of Guianan leatherback turtles. *Anim Conserv Forum* 5:75–84.
- Girondot, M., Kaska, Y., 2014. A model to predict the thermal reaction norm for the embryo growth rate from field data. *J. Therm. Biol.* 45, 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.08.005>
- Glen, F., Broderick, A.C., Godley, B.J., Hays, G.C., 2003. Incubation environment affects phenotype of naturally incubated green turtle hatchlings. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 83, 1183–1186. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008464h>

- Glen, F., Broderick, A.C., Godley, B.J., Hays, G.C., 2005. Patterns in the emergence of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtle hatchlings from their nests. *Mar. Biol.* 146, 1039–1049. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1492-6>
- Glen, F., Broderick, A.C., Godley, B.J., Hays, G.C., 2006. Thermal control of hatchling emergence patterns in marine turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 334, 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.01.005>
- Godley, B.J., Broderick, A.C., Frauenstein, R., Glen, F., Hays, G.C., 2002. Reproductive seasonality and sexual dimorphism in green turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226, 125–133. <https://doi.org/10.3354/meps226125>
- Goreau, T.F., Goreau, N.I., Goreau, T.J., 1979. Corals and Coral Reefs. *Sci. Am.* 241, 124–137.
- Goshe, L.R., Avens, L., Scharf, F.S., Southwood, A.L., 2010. Estimation of age at maturation and growth of Atlantic green turtles (*Chelonia mydas*) using skeletochronology. *Mar. Biol.* 157, 1725–1740. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1446-0>
- Gourlay, M.R., 1992. Wave set-up, wave run-up and beach water table: Interaction between surf zone hydraulics and groundwater hydraulics. *Coast. Eng.* 17, 93–144. [https://doi.org/10.1016/0378-3839\(92\)90015-M](https://doi.org/10.1016/0378-3839(92)90015-M)
- Gourlay, M.R., 1994. Wave transformation on a coral reef. *Coast. Eng.* 23, 17–42. [https://doi.org/10.1016/0378-3839\(94\)90013-2](https://doi.org/10.1016/0378-3839(94)90013-2)
- Gourlay, M.R., 1996. Wave set-up on coral reefs. 1. Set-up and wave-generated flow on an idealised two dimensional horizontal reef. *Coast. Eng.* 27, 161–193. [https://doi.org/10.1016/0378-3839\(96\)00008-7](https://doi.org/10.1016/0378-3839(96)00008-7)
- Grady, A.E., Moore, L.J., Storlazzi, C.D., Elias, E., Reidenbach, M.A., 2013. The influence of sea level rise and changes in fringing reef morphology on gradients in alongshore sediment transport. *Geophys. Res. Lett.* 40, 3096–3101. <https://doi.org/10.1002/grl.50577>
- Grandin, R., Beauducel, F., Peltier, A., Ballu, V., Chanard, K., Valtý, P., Bonnefond, P., de Chabalier, J.B., Shreve, T., Koudogbo, F.N., Anne, U., Filatov, A., Novali, F., Durand, P., Komorowski, J.C., 2019. Surface Deformation during the 2018-19 Mayotte Seismo-Volcanic Crisis from GNSS, Synthetic Aperture Radar and Seafloor Geodesy. *Am. Geophys. Union* 2019, V52D-03.
- Guerra, C.C., Ricardo, J.A., Ávila, R.B., Bretos, F., Álvarez, P.P., 2021. Influence of sandy coast vegetation on the reproductive success of green turtles at Cuban nesting beaches. *Chelonian Conserv. Biol.* 20, 254–264. <https://doi.org/10.2744/CCB-1460.1>
- Guilcher, A., Berthois, L., Le Calvez, Y., Battistini, R., Crosnier, A., 1965. Les récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte: géomorphologie, sédimentologie, hydrologie, foraminifères 256 p.
- Gyuris, E., 1993. Factors that control the emergence of green turtle hatchlings from the nest. *Wildl. Res.* 20, 345–353. <https://doi.org/10.1071/WR9930345>

- Hailman, J.P., Elowson, A.M., 1992. Ethogram of the nesting female loggerhead (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 48, 1–30.
- Hajash, A., Armstrong, R.L., 1972. Paleomagnetic and radiometric evidence for the age of the Comores Islands, west central Indian Ocean. *Earth Planet. Sci. Lett.* 16, 231–236. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(72\)90195-1](https://doi.org/10.1016/0012-821X(72)90195-1)
- Hamann, M., Godfrey, M., Seminoff, J., Arthur, K., Barata, P., Bjorndal, K., Bolten, A., Broderick, A., Campbell, L., Carreras, C., Casale, P., Chaloupka, M., Chan, S., Coyne, M., Crowder, L., Diez, C., Dutton, P., Epperly, S., FitzSimmons, N., Formia, A., Girondot, M., Hays, G., Cheng, I., Kaska, Y., Lewison, R., Mortimer, J., Nichols, W., Reina, R., Shanker, K., Spotila, J., Tomás, J., Wallace, B., Work, T., Zbinden, J., Godley, B., 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endanger Species Res* 11:245–269.
- Hamm, L., Madsen, P., Peregrine, D.H., 1993. Wave transformation in the nearshore zone: A review. *Coast. Eng.* 21, 5–39. [https://doi.org/10.1016/0378-3839\(93\)90044-9](https://doi.org/10.1016/0378-3839(93)90044-9)
- Hapke, C., Himmelstoss, E., Kratzmann, M., Thieler, E., 2011. National assessment of shoreline change: Historical shoreline change along the New England and Mid-Atlantic Coasts. *US Geol. Surv.*
- Harris, D.L., Vila-Concejo, A., Webster, J.M., Power, H.E., 2015. Spatial variations in wave transformation and sediment entrainment on a coral reef sand apron. *Mar. Geol.* 363, 220–229. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2015.02.010>
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Godfrey, M.H., Godley, B.J., 2007. Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Glob Change Biol* 13:923–932.
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Godfrey, M.H., Godley, B.J., 2009. Climate change and marine turtles. *Endanger Species Res* 7:137–154.
- Hays, G.C., Adams, C.R., Mortimer, J.A., Speakman, J.R., 1995. Inter- and intra-beach thermal variation for green turtle nests on Ascension Island, South Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 75, 405–411. <https://doi.org/10.1017/S0025315400018269>
- Hays, G.C., Luschi, P., Papi, F., Seppia, C. del, Marsh, R., 1999. Changes in behaviour during the inter-nesting period and post-nesting migration for Ascension Island green turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189, 263–273. <https://doi.org/10.3354/meps189263>
- Hays, G.C., Ashworth, J.S., Barnsley, M.J., Broderick, A.C., Emery, D.R., Godley, B.J., Henwood, A., Jones, E.L., 2001. The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos* 93, 87–94. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930109.x>
- Hays, G.C., Broderick, A.C., Glen, F., Godley, B.J., Houghton, J.D.R., Metcalfe, J.D., 2002. Water temperature and internesting intervals for loggerhead (*Caretta caretta*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtles. *J. Therm. Biol.* 27, 429–432. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00012-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00012-8)
- Hays, G.C., Mortimer, J.A., Ierodiaconou, D., Esteban, N., 2014. Use of long-distance migration patterns of an endangered species to inform conservation planning for the

- world's largest marine protected area. *Conserv. Biol.* 28, 1636–1644. <https://doi.org/10.1111/cobi.12325>
- Hays, G.C., Mazaris, A.D., Schofield, G., Laloë, J.O., 2017. Population viability at extreme sex-ratio skews produced by temperature dependent sex determination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 1–7. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2576>
- Hays, G.C., Mortimer, J.A., Esteban, N., 2018. Satellite tracking green turtles in the Chagos Islands. *Indian Ocean Turt. Newsl.*
- Hays, G.C., Rattray, A., Shimada, T., Esteban, N., 2024. Individual variation in home-range across an ocean basin and links to habitat quality and management. *J. Appl. Ecol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14599>
- Hearn, C.J., 1999. Wave-breaking hydrodynamics within coral reef systems and the effect of changing relative sea level. *J. Geophys. Res. Oceans* 104, 30007–30019. <https://doi.org/10.1029/1999JC900262>
- Hendrickson, J.R., 1958. The green sea turtle, *Chelonia Mydas* (linn.) in Malaya and Sarawak. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 130, 455–535. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1958.tb00583.x>
- Himmelstoss, E.A., Henderson, R.E., Kratzmann, M.G., Farris, A.S., 2018. Digital Shoreline Analysis System (DSAS) Version 5.0 User Guide. US Geol. Surv. Open-File Rep. 2021–1091 1–104.
- Hine, A.C., 1979. Mechanisms of berm development and resulting beach growth along a barrier spit complex. *Sedimentology* 26, 333–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1979.tb00913.x>
- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E.S., Skirving, W., Dove, S., 2017. Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Front. Mar. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
- Horta, J., Oliveira, S., Moura, D., Ferreira, Ó., 2018. Nearshore hydrodynamics at pocket beaches with contrasting wave exposure in southern Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 204, 40–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.018>
- Houtan, K.S.V., Hargrove, S.K., Balazs, G.H., 2014. Modeling sea turtle maturity age from partial life history records. *Pac. Sci.* 68, 465–477. <https://doi.org/10.2984/68.4.2>
- Howard, R., Bell, I., Pike, D.A., 2014. Thermal tolerances of sea turtle embryos: Current understanding and future directions. *Endanger. Species Res.* 26, 75–86. <https://doi.org/10.3354/esr00636>
- Hsieh, P.-C., Hsu, H.-T., Liao, C.B., Chiueh, P.-T., 2015. Groundwater response to tidal fluctuation and rainfall in a coastal aquifer. *J. Hydrol.* 521, 132–140. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.11.069>
- Hsu, J.R.C., Evans, C., 1989. Parabolic bay shapes and applications. *Proc. Inst. Civ. Eng.* 87, 557–570. <https://doi.org/10.1680/iicep.1989.3778>

- Hughes, M.G., Masselink, G., Brander, R.W., 1997. Flow velocity and sediment transport in the swash zone of a steep beach. *Mar. Geol.* 138, 91–103. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(97\)00014-5](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(97)00014-5)
- Hughes, M.G., 2016. Coastal waves, water levels, beach dynamics and climate change. *Coast Adapt Natl Clim Change Adapt Res Facil Gold Coast*.
- Idier, D., Romieu, E., Delattre, M., Pedreros, R., de la Torre, Y., 2008. Hydrodynamique tidale du lagon de Mayotte: observations in situ et modélisation 553–562. <https://doi.org/10.5150/jngcgc.2008.053-i>
- Ischer, T., Ireland, K., Booth, D.T., 2009. Locomotion performance of green turtle hatchlings from the Heron Island Rookery, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 156, 1399–1409. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1180-7>
- Jackson, D.W.T., Cooper, J.A.G., del Rio, L., 2005. Geological control of beach morphodynamic state. *Mar. Geol.* 216, 297–314. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2005.02.021>
- Jeanson, M., 2009. *Morphodynamique du littoral de Mayotte des processus au réseau de surveillance*. Thèse, Université de la côte d’Opale.
- Jeanson, M., Anthony, E.J., Dolique, F., Aubry, A., 2013. Wave characteristics and morphological variations of pocket beaches in a coral reef-lagoon setting, Mayotte Island, Indian Ocean. *Geomorphology* 182, 190–209. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.013>
- Jeanson, M., Dolique, F., Sedrati, M., Cohen, O., Bertier, J., Cavalin, A., Charpentier, J., Anthony, E.J., 2016. Wave modifications across a coral reef: Cap Chevalier, Martinique Island. *J. Coast. Res.* 582–586. <https://doi.org/10.2112/SI75-117.1>
- Jeanson, M., Dolique, F., Anthony, E.J., Aubry, A., 2019. Decadal-scale Dynamics and Morphological Evolution of Mangroves and Beaches in a Reef-lagoon Complex, Mayotte Island. *J. Coast. Res.* 88, 195–208. <https://doi.org/10.2112/SI88-015.1>
- Jeanson, M., Anthony, E.J., Charroux, S., Aubry, A., Dolique, F., 2021. Detecting the effects of rapid tectonically induced subsidence on Mayotte Island since 2018 on beach and reef morphology, and implications for coastal vulnerability to marine flooding. *Geo-Mar Lett* 41:1–10. <https://doi.org/10.1007/s00367-021-00725-4>
- Jensen, S.G., Aagaard, T., Baldock, T.E., Kroon, A., Hughes, M., 2009. Berm formation and dynamics on a gently sloping beach; the effect of water level and swash overtopping. *Earth Surf. Process. Landf.* 34, 1533–1546. <https://doi.org/10.1002/esp.1845>
- Jensen, M.P., Allen, C.D., Eguchi, T., Bell, I.P., LaCasella, E.L., Hilton, W.A., Hof, C.A.M., Dutton, P.H., 2018. Environmental warming and feminization of one of the largest sea turtle populations in the world. *Curr Biol* 28:154-159.e4.
- Jensen, M.P., Dalleau, M., Gaspar, P., Lalire, M., Jean, C., Ciccione, S., Mortimer, J.A., Quillard, M., Taquet, C., Wamukota, A., Leroux, G., Bourjea, J., 2020. Seascape genetics and the spatial ecology of juvenile green turtles. *Genes* 11, 278. <https://doi.org/10.3390/genes11030278>

- Joseph, A., Shaw, P., Wilson, M., 2012. Seasonal beach changes and their impact on the nesting of the Leatherback Turtle (*Dermochelys coriacea*): A case study from Grande Riviere, Trinidad. *Caribb. Geogr.* 17, 109–124.
- Kaliraj, S., Chandrasekar, N., Ramachandran, K.K., 2017. Mapping of coastal landforms and volumetric change analysis in the south west coast of Kanyakumari, South India using remote sensing and GIS techniques. *Egypt. J. Remote Sens. Space Sci.* 20, 265–282. <https://doi.org/10.1016/J.EJRS.2016.12.006>
- Kasenow, M., 2002. Determination of hydraulic conductivity from grain size analysis. Water Resources Publication.
- Kench, P.S., Brander, R.W., 2006a. Wave processes on coral reef flats: Implications for reef geomorphology using Australian case studies. *J. Coast. Res.* 22, 209–223. <https://doi.org/10.2112/05A-0016.1>
- Kench, P.S., Brander, R.W., Parnell, K.E., McLean, R.F., 2006b. Wave energy gradients across a Maldivian atoll: Implications for island geomorphology. *Geomorphology* 81, 1–17. <https://doi.org/10.1016/J.GEOMORPH.2006.03.003>
- Kench, P.S., Brander, R.W., Parnell, K.E., O’Callaghan, J.M., 2009a. Seasonal variations in wave characteristics around a coral reef island, South Maalhosmadulu atoll, Maldives. *Mar. Geol.* 262, 116–129. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2009.03.018>
- Kench, P.S., Parnell, K.E., Brander, R.W., 2009b. Monsoonally influenced circulation around coral reef islands and seasonal dynamics of reef island shorelines. *Mar. Geol.* 266, 91–108. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2009.07.013>
- Kench, P.S., Mann, T., 2017. Reef island evolution and dynamics: Insights from the Indian and Pacific Oceans and perspectives for the Spermonde Archipelago. *Front. Mar. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00145>
- King, E.V., Conley, D.C., Masselink, G., Leonardi, N., McCarroll, R.J., Scott, T., Valiente, N.G., 2021. Wave, tide and topographical controls on headland sand bypassing. *J. Geophys. Res. Oceans* 126, e2020JC017053. <https://doi.org/10.1029/2020JC017053>
- Klein, A.H. da F., Filho, L.B., Schumacher, D.H., 2002. Short-term beach rotation processes in distinct headland bay beach systems. *J. Coast. Res.* 18, 442–458.
- Kleypas, J., A., McManus, J., W., Menez, L., A,B, 1999. Environmental limits to coral reef development: Where do we draw the line? *1. Am. Zool.* 39, 146–159.
- Koch, A.U., Guinea, M.L., Whiting, S.D., 2008. Asynchronous emergence of flatback sea turtles, *Natator Depressus*, from a beach hatchery in Northern Australia. *J. Herpetol.* 42, 1–8. <https://doi.org/10.1670/07-060.1>
- König, M., Jokat, W., 2010. Advanced insights into magmatism and volcanism of the Mozambique Ridge and Mozambique Basin in the view of new potential field data. *Geophys. J. Int.* 180, 158–180. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.2009.04433.x>

- Kono, T., Tsukayama, S., 1980. Wave transformation on reef and some consideration on its application to field. *Coast. Eng. Jpn.* 23, 45–57. <https://doi.org/10.1080/05785634.1980.11924298>
- Kubis, S., Chaloupka, M., Ehrhart, L., Bresette, M., 2009. Growth rates of juvenile green turtles *Chelonia mydas* from three ecologically distinct foraging habitats along the east central coast of Florida, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 389, 257–269. <https://doi.org/10.3354/meps08206>
- Lacombe, T., Gurioli, L., Di Muro, A., Médard, E., Berthod, C., Bachèlery, P., Bernard, J., Sadeski, L., Komorowski, J.-C., 2024. Late Quaternary explosive phonolitic volcanism of Petite-Terre (Mayotte, Western Indian Ocean). *Bull. Volcanol.* 86, 11. <https://doi.org/10.1007/s00445-023-01697-2>
- Lagarde, F., Corre, M.L., Lormée, H., 2001. Species and Sex-biased predation on hatchling green turtles by frigatebirds on Europa Island, Western Indian Ocean. *The Condor* 103, 405–408. <https://doi.org/10.1093/condor/103.2.405>
- Laloë, J.O., Cozens, J., Renom, B., Taxonera, A., Hays, G.C., 2014. Effects of rising temperature on the viability of an important sea turtle rookery. *Nat Clim Change* 4:513–518.
- Laloë, J. O., Monsinjon, J., Gaspar, C., Tournon, M., Genet, Q., Stubbs, J., Girondot, M., Hays, G.C., 2020. Production of male hatchlings at a remote South Pacific green sea turtle rookery: conservation implications in a female-dominated world. *Mar. Biol.* 167, 70. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03686-x>
- Landemaine, V., Desprats, J.F., Dectot, G., Vignerot, B., Cerdan, O., Rinaudo, J., Carme, E., Said, K., Vitter, M., Salvador-Blanes, Vanhooydonck, P., Mavouna, A., 2021. Projet LESELAM 2 (Lutte contre l’Erosion des Sols et l’Envasement du L’Agon à Mayotte) Rapport final (No. 70572- FR). BRGM/RP.
- Larsen, A., Nardin, W., van de Lageweg, W.I., Bätz, N., 2021. Biogeomorphology, quo vadis? On processes, time, and space in biogeomorphology. *Earth Surf. Process. Landf.* 46, 12–23. <https://doi.org/10.1002/esp.5016>
- Lauret-Stepler, M., Bourjea, J., Roos, D., Pelletier, D., Ryan, P., Ciccione, S., Grizel, H., 2007. Reproductive seasonality and trend of *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: a 20 yr study based on track counts. *Endanger. Species Res.* 3, 217–227. <https://doi.org/10.3354/esr003217>
- Le Cozannet, G., Bulteau, T., Castelle, B., Ranasinghe, R., Wöppelmann, G., Rohmer, J., Bernon, N., Idier, D., Louisor, J., Salas-y-Mélia, D., 2019. Quantifying uncertainties of sandy shoreline change projections as sea level rises. *Sci Rep* 9:42.
- Le Gall, J.Y., Bosc, P., Chateau, D., Taquet, M., 1986. Estimation du nombre de tortues vertes femelles adultes *Chelonia mydas* par saison de ponte à Tromelin et Europa (Océan Indien) (1973-1985). *Océan. Trop.* 21, 3–22.
- Leighton, P.A., Horrocks, J.A., Kramer, D.L., 2011. Predicting nest survival in sea turtles: when and where are eggs most vulnerable to predation? *Anim Conserv* 14:186–195.

- Leinweber, V.T., Jokat, W., 2012. The Jurassic history of the Africa–Antarctica corridor — new constraints from magnetic data on the conjugate continental margins. *Tectonophysics* 530–531, 87–101. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2011.11.008>
- Lemoine, A., Briole, P., Bertil, D., Roullé, A., Fournel, M., Thion, I., Raucoules, D., de Michele, M., Valt, P., Colomer, R.H., 2020. The 2018-2019 seismo-volcanic crisis east of Mayotte, Comoros islands: Seismicity and ground deformation markers of an exceptional submarine eruption. *Geophys. J. Int.* 223, 22–44. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa273>
- Lentz, S.J., Churchill, J.H., Davis, K.A., Farrar, J.T., 2016. Surface gravity wave transformation across a platform coral reef in the Red Sea. *J. Geophys. Res. Oceans* 121, 693–705. <https://doi.org/10.1002/2015JC011142>
- Levasseur, K.E., Stapleton, S.P., Fuller, M.C., Quattro, J.M., 2019. Exceptionally high natal homing precision in hawksbill sea turtles to insular rookeries of the Caribbean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 620, 155–171. <https://doi.org/10.3354/meps12957>
- Limpus, C.J., Miller, J., Parmenter, C.J., Limpus, D., 2003. The green turtle, *Chelonia mydas*, population of Raine Island and the northern great barrier reef: 1843-2001. *Mem. Qld. Mus.* 49, 349–440.
- Limpus, C.J., Miller, J.D., Pfaller, J.B., 2020. Flooding-induced mortality of loggerhead sea turtle eggs. *Wildl. Res.* <https://doi.org/10.1071/WR20080>
- Lindborg, R., Neidhardt, E., Smith, J.R., Schwartz, B., Hernandez, V., Savage, A., Witherington, B., 2019. An ethogram describing the nesting behavior of green sea turtles (*Chelonia mydas*). *Herpetologica* 75, 114–122. <https://doi.org/10.1655/D-18-00015>
- Liu, J., Cao, L., Xu, W., Li, G., Xiang, R., Su, X., Luo, Y., Cheng, J., Xu, X., Zhao, Z., Yan, W., 2022. Formation and development of coral reefs in the South China Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 594, 110957. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.110957>
- Liuzzo, M., Di Muro, A., Rizzo, A.L., Grassa, F., Coltorti, M., Ader, M., 2023. The composition of gas emissions at Petite Terre (Mayotte, Comoros): inference on magmatic fingerprints. *Comptes Rendus Géoscience* 354, 275–298. <https://doi.org/10.5802/crgeos.148>
- Lohmann, K.J., Lohmann, C.M.F., 1996. Orientation and open-sea navigation in sea turtles. *J. Exp. Biol.* 199, 73–81.
- Lohmann, K.J., Putman, N.F., Lohmann, C.M.F., 2008. Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 19096–19101. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801859105>
- Lolavar, A., Wyneken, J., 2020. The impact of sand moisture on the temperature-sex ratio responses of developing loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles. *Zoology* 138, 125739. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2019.125739>
- Loureiro, C., Ferreira, Ó., Cooper, J.A.G., 2012a. Extreme erosion on high-energy embayed beaches: Influence of megarips and storm grouping. *Geomorphology* 139–140, 155–171. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.10.013>

- Loureiro, C., Ferreira, Ó., Cooper, J.A.G., 2012b. Geologically constrained morphological variability and boundary effects on embayed beaches. *Mar. Geol.* 329–331, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2012.09.010>
- Lowe, R.J., Falter, J.L., Bandet, M.D., Pawlak, G., Atkinson, M.J., Monismith, S.G., Koseff, J.R., 2005. Spectral wave dissipation over a barrier reef. *J. Geophys. Res. C Oceans* 110, 1–16. <https://doi.org/10.1029/2004JC002711>
- Lugo-Fernández, A., Roberts, H.H., Wiseman, W.J., 1998. Tide effects on wave attenuation and wave set-up on a Caribbean coral reef. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 47, 385–393. <https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0365>
- Lum, L.L., 2005. Beach dynamics and nest distribution of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) at Grande Riviere Beach, Trinidad & Tobago. *Rev. Biol. Trop.* 53, 239–248. <https://doi.org/10.15517/rbt.v53i1.26661>
- Luschi, P., Benhamou, S., Girard, C., Ciccione, S., Roos, D., Sudre, J., Benvenuti, S., 2007. Marine Turtles Use Geomagnetic Cues during Open-Sea Homing. *Curr. Biol.* 17, 126–133. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.11.062>
- Machaku, R., 2016. *Nesting ecology of the green turtle (linnaeus, 1758) in coastal kenya*. Thesis, University of Eldoret, Kenya.
- Mahmoud, I.Y., AlKindi, A.Y., Ba-Omar, T.A., Al-Siyabi, S., Al-Bahry, S.N., Elshafie, A.Q., Bakheit, C.S., 2005. Emergence pattern of the Green Turtle, *Chelonia mydas*, hatchlings under laboratory and natural conditions. *Zool. Middle East* 35, 19–28. <https://doi.org/10.1080/09397140.2005.10638099>
- Maneja, R.H., Miller, J.D., Li, W., Thomas, R., El-Askary, H., Perera, S., Flandez, A.V.B., Basali, A.U., Alcaria, J.F.A., Gopalan, J., Tiwari, S., Al-Jedani, M., Prihartato, P.K., Loughland, R.A., Qasem, A., Qurban, M.A., Falath, W., Struppa, D., 2021. Multidecadal analysis of beach loss at the major offshore sea turtle nesting islands in the northern Arabian Gulf. *Ecol. Indic.* 121, 107146. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107146>
- Mansfield, K.L., Wyneken, J., Luo, J., 2021. First Atlantic satellite tracks of ‘lost years’ green turtles support the importance of the Sargasso Sea as a sea turtle nursery. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 288, 20210057. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0057>
- Mariño-Tapia, I., Enriquez, C., Silva, R., Mendoza, E., Escalante-Mancera, E., Ruíz-Rentería, F., 2014. Comparative morphodynamics between exposed and reef protected beaches under hurricane conditions. *Coast. Eng. Proc.* 1, 55. <https://doi.org/10.9753/icce.v34.sediment.55>
- Martins, C.C., de Mahiques, M.M., 2006. Small scale beach rotation process on a reflective beach. *J. Coast. Res.* 542–546.
- Martins, K.A., Pereira, P. de S., Esteves, L.S., Williams, J., 2019. The role of coral reefs in coastal protection: Analysis of beach morphology. *J. Coast. Res.* 92, 157–164. <https://doi.org/10.2112/SI92-018.1>
- Masquelet, C., Leroy, S., Delescluse, M., Chamot-Rooke, N., Thinon, I., Lemoine, A., Franke, D., Watremez, L., Werner, P., Paquet, F., Berthod, C., Pico, V.C., Sauter, D., 2022. The

- East-Mayotte new volcano in the Comoros Archipelago: structure and timing of magmatic phases inferred from seismic reflection data. *Comptes Rendus Géoscience*. <https://doi.org/10.5802/crgeos.154>
- Masselink, G., Pattiaratchi, C.B., 2001. Seasonal changes in beach morphology along the sheltered coastline of Perth, Western Australia. *Mar. Geol.* 172, 243–263. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(00\)00128-6](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(00)00128-6)
- Masselink, G., Puleo, J., 2006. Swash-zone morphodynamics. *Cont. Shelf Res.* 26, 661–680. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2006.01.015>
- Masselink, G., Hughes, M., G., Knight, J., 2011. Wave-dominated coastal environments - the shoreface, beaches and barriers, in: *Introduction to Coastal Processes & Geomorphology*. pp. 211–266.
- Masselink, G., Hughes, M., Knight, J., 2014. *Introduction to Coastal Processes and Geomorphology*. Routledge.
- Mathenge, S., M., Mwasi, B., N., Mwasi, S., M., 2012. Effects of anthropogenic activities on sea turtle nesting beaches along the Mombasa-Kilifi shoreline, Kenya. *Mar. Turt. Newsl.* 14–18.
- Matos, L., Silva, A.C.C.D., Castilhos, J.C., Weber, M.I., Soares, L.S., Vicente, L., 2012. Strong site fidelity and longer interesting interval for solitary nesting olive ridley sea turtles in Brazil. *Mar. Biol.* 159, 1011–1019. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1881-1>
- Matthews, B.L., Gatto, C.R., Reina, R.D., 2021. Effects of moisture during incubation on green sea turtle (*Chelonia mydas*) development, morphology and performance. *Endanger. Species Res.* 46, 253–268. <https://doi.org/10.3354/ESR01159>
- Mazaris, A.D., Matsinos, G., Pantis, J.D., 2009. Evaluating the impacts of coastal squeeze on sea turtle nesting. *Ocean Coast. Manag.* 52, 139–145. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2008.10.005>
- McCarroll, R.J., Masselink, G., Valiente, N.G., Scott, T., King, E.V., Conley, D., 2018. Wave and tidal controls on embayment circulation and headland bypassing for an exposed, macrotidal site. *J. Mar. Sci. Eng.* 6, 94. <https://doi.org/10.3390/jmse6030094>
- McGehee, M.A., 1979. *Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (Caretta caretta caretta)*. Thesis, University of Center Florida, USA.
- McGehee, M.A., 1990. Effects of moisture on eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Herpetologica* 46, 251–258.
- McMaken, C.M., Burkholder, D.A., Milligan, R.J., Lopez, J.V., 2023. Potential impacts of environmental bacteria on the microbiota of loggerhead (*Caretta caretta*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtle eggs and their hatching success. *MicrobiologyOpen* 12:e1363.
- Merwe, J.P., van de, Hodge, M., Whittier, J.M., Ibrahim, K., Lee, S.Y., 2010. Persistent organic pollutants in the green sea turtle *Chelonia mydas*: nesting population variation, maternal transfer, and effects on development. *Mar Ecol Prog Ser* 403:269–278.

- Metcalf, J., Hampson, K., Andriamizava, A., Andrianirina, R., Ramiarisoa, C., Sondotra, H., Cairnes, T., Gray, A., 2007. The importance of north-west Madagascar for marine turtle conservation. *Oryx* 41, 232–238. <https://doi.org/10.1017/S0030605307001901>
- Michon, L., 2016. The Volcanism of the Comoros Archipelago Integrated at a Regional Scale, in: Bachelery, P., Lenat, J.-F., Di Muro, A., Michon, L. (Eds.), *Active Volcanoes of the Southwest Indian Ocean: Piton de La Fournaise and Karthala, Active Volcanoes of the World*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 333–344. https://doi.org/10.1007/978-3-642-31395-0_21
- Miller, 1985. Embryology of marine turtles. *Biol. Reptil.* 14, 269–328.
- Miller, J., 1997. Reproduction in Sea Turtle, in: *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press.
- Miller, J.D., Limpus, C.J., Godfrey, M., 2003. Nest site selection, oviposition, eggs, development, hatching, and emergence of loggerhead turtles.
- Miller, J.D., Mortimer, J.A., Limpus, C.J., 2017. A Field Key to the Developmental Stages of Marine Turtles (*Cheloniidae*) with Notes on the Development of Dermochelys. *Chelonian Conserv. Biol.* 16, 111–122. <https://doi.org/10.2744/CCB-1261.1>
- Mishra, M., Acharyya, T., Kar, D., Debanath, M., Santos, C.A.G., Silva, R.M. da, Kamal, A.H.M., Sahu, J.K., Idris, M.H., 2021. Geo-ecological cues for mass nesting synchronization of Olive Ridley turtles along Rushikulya estuary in Odisha, east coast of India. *Mar. Pollut. Bull.* 172, 112881. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112881>
- Monismith, S.G., Herdman, L.M.M., Ahmerkamp, S., Hench, J.L., 2013. Wave transformation and wave-driven flow across a steep coral reef. *J. Phys. Oceanogr.* 43, 1356–1379. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-0164.1>
- Morales Mérida, A., Helier, A., Cortés-Gómez, A.A., Girondot, M., 2021. Hatching success rather than temperature-dependent sex determination as the main driver of olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) nesting activity in the pacific coast of Central America. *Animals* 11:3168.
- Moran, K.L., Bjørndal, K.A., Bolten, A.B., 1999. Effects of the thermal environment on the temporal pattern of emergence of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189, 251–261. <https://doi.org/10.3354/meps189251>
- 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. <https://doi.org/10.2307/1445982>
- Mortimer, J.A., 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990, 802. <https://doi.org/10.2307/1446446>
- Mortimer, J.A., 2012. Seasonality of Green Turtle (*Chelonia mydas*) Reproduction at Aldabra Atoll, Seychelles (1980–2011) in the Regional Context of the Western Indian Ocean. *Chelonian Conserv. Biol.* 11, 170–181. <https://doi.org/10.2744/CCB-0941.1>

- Mortimer, J.A., Esteban, N., Guzman, A.N., Hays, G.C., 2020. Estimates of marine turtle nesting populations in the south-west Indian Ocean indicate the importance of the Chagos Archipelago. *Oryx* 54, 332–343. <https://doi.org/10.1017/S0030605319001108>
- Muir, C., 2005. The status of marine turtles in the United Republic of Tanzania, East Africa (Sea Sense (Tanzania Turtle & Dugong Conservation Programme)).
- Mulochau, T., Sere, M., Lelabousse, C., 2019. Estimations des densités en macro-déchets sur les platiers et récifs frangeants de Mayotte – Impact sur les communautés coralliennes (BIORECIF et Parc Naturel Marin de Mayotte). DEAL Mayotte/Ifreco.
- Musick, J.A., Limpus, C.J., 1996. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtle, in: *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press.
- Nehlig, P., Lacquement, F., Bernard, J., Audru, J.-C., Caroff, M., Deparis, J., Jaouën, T., Pelleter, A., Perrin, J., Prognon, C., Benoit, V., 2013. Notice explicative de la carte géologique mayotte à 1/30 000. BRGM.
- Nicet, J.B., Denis, Yoann, Nicet, A.J.B., Andrefouët, S., Pennober, G., Mouquet, P., Denis, Y, Grellier, M., Quod, J.P., 2012. Vers une typologie des habitats des récifs coralliens français de l ’ océan Indien Résultats : Perspectives : 3–4.
- Nielsen, P., 1990. Tidal dynamics of the water table in beaches. *Water Resour. Res.* 26, 2127–2134. <https://doi.org/10.1029/WR026i009p02127>
- Norcross, Z.M., Fletcher, C.H., Merrifield, M., 2002. Annual and interannual changes on a reef-fringed pocket beach: Kailua Bay, Hawaii. *Mar. Geol.* 190, 553–580. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(02\)00481-4](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(02)00481-4)
- Nougier, J., Cantagrel, J.M., Karche, J.P., 1986. The Comores archipelago in the western Indian Ocean: volcanology, geochronology and geodynamic setting. *J. Afr. Earth Sci.* 5, 135–145. [https://doi.org/10.1016/0899-5362\(86\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0899-5362(86)90003-5)
- Ogston, A.S., Storlazzi, C.D., Field, M.E., Presto, M.K., 2004. Sediment resuspension and transport patterns on a fringing reef flat, Molokai, Hawaii. *Coral Reefs* 23, 559–569. <https://doi.org/10.1007/s00338-004-0415-9>
- Okemwa, G.M., Nzuki, S., Mueni, E.M., 2004. The Status and Conservation of Sea Turtles in Kenya. *Mar. Turt. Newsl.* 1–6.
- Olendo, M.I., Okemwa, G.M., Munga, C.N., Mulupi, L.K., Mwasi, L.D., Mohamed, H.B., Sibanda, M., Ong’anda, H.O., 2019. The value of long-term, community-based monitoring of marine turtle nesting: a study in the Lamu archipelago, Kenya. *Oryx* 53, 71–80. <https://doi.org/10.1017/S0030605317000771>
- Önder, B.F., Candan, O., 2016. The feminizing effect of metabolic heating in green turtle (*Chelonia mydas*) clutches in the eastern Mediterranean. *Zool. Middle East* 62, 239–246. <https://doi.org/10.1080/09397140.2016.1202927>
- Oppenheimer, M., Glavovic, B., Hinkel, J., Roderik, van, Magnan, A., Abd-Elgawad, A., Rongshu, C., Cifuentes, M., Robert, D., Ghosh, T., Hay, J., Ben, M., Meyssignac, B., Sebesvari, Z., A.J., S., Dangendorf, S., Frederikse, T., 2019. Sea Level Rise and

- Implications for Low Lying Islands, Coasts and Communities, in: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 321–445. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.006>
- Oulanga Na Nyamba, 2020. Dossier d'information Les enjeux du braconnage de tortues marines à Mayotte.
- Özdemir, B., Türkozan, O., 2006. Hatching success of original and hatchery nests of the green turtle, *Chelonia mydas*, in Northern Cyprus. *Turk J Zool* 30:377–381.
- Pandolfi, J.M., Connolly, S.R., Marshall, D.J., Cohen, A.L., 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* 333, 418–422. <https://doi.org/10.1126/science.1204794>
- Patino-Martinez, J., Marco, A., Quiñones, L., Abella, E., Abad, R.M., Diéguez-Uribeondo, J., 2012. How do hatcheries influence embryonic development of sea turtle eggs? Experimental analysis and isolation of microorganisms in leatherback turtle eggs. *J Exp Zool Part Ecol Genet Physiol* 317A:47–54.
- Patino-Martinez, J., Marco, A., Quiñones, L., Godley, B., 2008. Globally significant nesting of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) on the Caribbean coast of Colombia and Panama. *Biol. Conserv.* 141, 1982–1988. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.012>
- Patino-Martinez, J., Veiga, J., Afonso, I., Yeoman, K., Mangas viñuela, J., Charles, G., 2022. Light sandy beaches favour hatching success and best hatchling phenotype of loggerhead turtles. *Front Ecol Evol* 10.
- Patrício, A.R., Velez-Zuazo, X., Diez, C.E., Dam, R.V., Sabat, A.M., 2011. Survival probability of immature green turtles in two foraging grounds at Culebra, Puerto Rico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 440, 217–227. <https://doi.org/10.3354/meps09337>
- Patrício, R., Diez, C.E., Dam, R.P. van, 2014. Spatial and temporal variability of immature green turtle abundance and somatic growth in Puerto Rico. *Endanger. Species Res.* 23, 51–62. <https://doi.org/10.3354/esr00554>
- Patrício, A.R., Varela, M.R., Barbosa, C., Broderick, A.C., Ferreira Airaud, M.B., Godley, B.J., Regalla, A., Tilley, D., Catry, P., 2018. Nest site selection repeatability of green turtles, *Chelonia mydas*, and consequences for offspring. *Anim. Behav.* 139, 91–102. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.03.006>
- Patrício, A.R., Varela, M.R., Barbosa, C., Broderick, A.C., Catry, P., Hawkes, L.A., Regalla, A., Godley, B.J., 2019. Climate change resilience of a globally important sea turtle nesting population. *Glob Change Biol* 25:522–535.
- Paute, F.-E., 2022. Suivi par photo-identification des populations de tortues marines de la Vasière des Badamiers - Mayotte. Année 2021. Oulanga na Nyamba.
- Paute, F.-E., Ballorain, K., Quillard, M., Morisseau, S., Liétar, J., 2022. Les tortues marines de Mayotte : Bilan régional. 4 e Colloque du GTMF - 2022, in: Groupe Tortues Marines France. MNHN, La Grande Motte, France.

- Paute, F.-E., 2023. Elaboration d'un protocole de suivi aérien (ULM) pour la détermination de l'abondance des tortues marines en alimentation sur le linéaire côtier de Mayotte Rapport de mission -[Phase I]. Oulanga na Nyamba.
- Péquignet, A.C., Becker, J.M., Merrifield, M.A., Boc, S.J., 2011. The dissipation of wind wave energy across a fringing reef at Ipan, Guam. Coral Reefs 30, 71–82. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0719-5>
- Péron, C., Chevallier, D., Galpin, M., Chatelet, A., Anthony, E.J., Maho, Y.L., Gardel, A., 2013. Beach morphological changes in response to marine turtles nesting: a preliminary study of Awala-Yalimapo beach, French Guiana (South America). J. Coast. Res. 65, 99–104. <https://doi.org/10.2112/SI65-018.1>
- Péron, C., 2016. *Dynamique littorale et comportement de ponte des tortues marines en Guyane française*. Thèse, Université du littoral côte d'Opale.
- Perry, C.T., Smithers, S.G., Kench, P.S., Pears, B., 2014. Impacts of Cyclone Yasi on nearshore, terrigenous sediment-dominated reefs of the central Great Barrier Reef, Australia. Geomorphology 222, 92–105. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2014.03.012>
- Pfaller, J.B., Limpus, C.J., Bjorndal, K.A., 2009. Nest-site selection in individual loggerhead turtles and consequences for doomed-egg relocation. Conserv Biol 23:72–80.
- Phillips, J.D., 1995. Biogeomorphology and landscape evolution: The problem of scale. Geomorphology, Biogeomorphology, Terrestrial and Freshwater Systems 13, 337–347. [https://doi.org/10.1016/0169-555X\(95\)00023-X](https://doi.org/10.1016/0169-555X(95)00023-X)
- Pike, D.A., Roznik, E.A., Bell, I., 2015. Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability. R. Soc. Open Sci. 2, 4–6. <https://doi.org/10.1098/rsos.150127>
- Pontee, N., 2013. Defining coastal squeeze: A discussion. Ocean Coast. Manag. 84, 204–207. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.07.010>
- Pradhan, U.K., Mohanty, P.K., Mishra, P., 2022. Coastal erosion: a threat to sea turtle nesting habitat, east coast of India. Rend Fis Acc Lincei 33, 153–167. <https://doi.org/10.1007/s12210-022-01046-z>
- Purdy, E.G., 1974. Reef Configurations: Cause and Effect.
- Pusineri, C., Quillard, M., 2009. Bycatch of protected megafauna in the artisanal coastal fishery of Mayotte Island, Mozambique Channel. West. Indian Ocean J. Mar. Sci. 7. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v7i2.48277>
- Putman, N.F., Mansfield, K.L., He, R., Shaver, D.J., Verley, P., 2013. Predicting the distribution of oceanic-stage Kemp's ridley sea turtles. Biol. Lett. 9, 20130345. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0345>
- Quataert, E., Storlazzi, C., Van Rooijen, A., Cheriton, O., Van Dongeren, A., 2015. The influence of coral reefs and climate change on wave-driven flooding of tropical coastlines. Geophys. Res. Lett. 42, 6407–6415. <https://doi.org/10.1002/2015GL064861>

- Quillard, M., 2011. Les tortues marines à Mayotte: bilan des actions de protection et perspectives, in: Bulletin de la Société herpétologique de France. Colloque : Les tortues marines en France métropolitaine et d'outre-mer, 20-22 janvier 2010, pp. 113–129.
- Ranasinghe, R., McLoughlin, R., Short, A., Symonds, G., 2004. The Southern Oscillation Index, wave climate, and beach rotation. *Mar. Geol.* 204, 273–287. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(04\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(04)00002-7)
- Raposo, C., Mestre, J., Rebelo, R., Regalla, A., Davies, A., Barbosa, C., Patrício, A.R., 2023. Spatial distribution of inter-nesting green turtles from the largest Eastern Atlantic rookery and overlap with a marine protected area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 703, 161–175. <https://doi.org/10.3354/meps14225>
- Raubenheimer, B., Guza, R.T., 1996. Observations and predictions of run-up. *J. Geophys. Res. Oceans* 101, 25575–25587. <https://doi.org/10.1029/96JC02432>
- Raubenheimer, B., Guza, R.T., Elgar, S., 1999. Tidal water table fluctuations in a sandy ocean beach. *Water Resour. Res.* 35, 2313–2320. <https://doi.org/10.1029/1999WR900105>
- Ravindran, A.A., Sudarsan, R., Kingston, J.V., Abishek, S.R., 2023. Assessment of monitoring of tide and wave-induced flow in the saturated beach water table in southern coastal Tamil Nadu, Thoothukudi and Kulasekharapatnam. *J. Earth Syst. Sci.* 132, 53. <https://doi.org/10.1007/s12040-023-02067-4>
- Reboul, I., Booth, D., Rusli, U., 2021. Artificial and natural shade: Implications for green turtle (*Chelonia mydas*) rookery management. *Ocean Coast. Manag.* 204, 105521. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105521>
- Reeves, C., De Wit, M., 2000. Making ends meet in Gondwana: retracing the transforms of the Indian Ocean and reconnecting continental shear zones. *Terra Nova* 12, 272–280. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3121.2000.00309.x>
- Refsnider, J.M., Janzen, F.J., 2010. Putting eggs in one basket: Ecological and evolutionary hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41, 39–57. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144712>
- Reguero, B.G., Beck, M.W., Agostini, V.N., Kramer, P., Hancock, B., 2018. Coral reefs for coastal protection: A new methodological approach and engineering case study in Grenada. *J. Environ. Manage.* 210, 146–161. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.01.024>
- Reich, K.J., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2007. The ‘lost years’ of green turtles: using stable isotopes to study cryptic lifestages. *Biol. Lett.* 3, 712–714. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0394>
- REVOSIMA, 2024. Bulletin de l'activité sismo - volcanique à Mayotte Evolution au cours du dernier mois.
- Risandi, J., Hansen, J.E., Lowe, R.J., Rijnsdorp, D.P., 2020. Shoreline Variability at a Reef-Fringed Pocket Beach. *Front. Mar. Sci.* 7, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00445>

- Robinet, A., Castelle, B., Idier, D., Harley, M.D., Splinter, K.D., 2020. Controls of local geology and cross-shore/longshore processes on embayed beach shoreline variability. *Mar. Geol.* 422, 106118. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2020.106118>
- Rosati, J.D., 2005. Concepts in Sediment Budgets. *J. Coast. Res.* 212, 307–322. <https://doi.org/10.2112/02-475A.1>
- Ruiz de Alegria-Arzaburu, A., Mariño-Tapia, I., Enriquez, C., Silva, R., González-Leija, M., 2013. The role of fringing coral reefs on beach morphodynamics. *Geomorphology* 198, 69–83. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.05.013>
- Rusli, M.U., Booth, D.T., Joseph, J., 2016. Synchronous activity lowers the energetic cost of nest escape for sea turtle hatchlings. *J. Exp. Biol.* 219, 1505–1513. <https://doi.org/10.1242/jeb.134742>
- Salleh, S.M., 2021. Sand Particle Size Influences Nest Site Selection of Green Turtles (*Chelonia mydas*) Differently in East and West Peninsular Malaysia. *Herpetol. Conserv. Biol.* 16, 671–680.
- Salleh, S.M., Nishizawa, H., Ishihara, T., Sah, S.A.M., Chowdhury, A.J.K., 2018. Importance of sand particle size and temperature for nesting success of green turtles in Penang Island, Malaysia. *Chelonian Conserv. Biol.* 17, 116–122. <https://doi.org/10.2744/CCB-1266.1>
- Santos, K.C., Livesey, M., Fish, M., Lorences, A.C., 2017. Climate change implications for the nest site selection process and subsequent hatching success of a green turtle population. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change* 22, 121–135. <https://doi.org/10.1007/s11027-015-9668-6>
- Sato, K., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., Bando, T., Minamikawa, S., Sakamoto, W., Naito, Y., 1998. Internesting intervals for loggerhead turtles, *Caretta caretta*, and green turtles, *Chelonia mydas*, are affected by temperature. *Can. J. Zool.* 76, 1651–1662. <https://doi.org/10.1139/z98-107>
- Scrutton, R.A., Heptonstall, W.B., Peacock, J.H., 1981. Constraints on the motion of Madagascar with respect to Africa. *Mar. Geol.* 43, 1–20. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(81\)90126-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(81)90126-2)
- Segura, L.N., Cajade, R., 2010. The effects of sand temperature on pre-emergent green sea turtle hatchlings. *Herpetol. Conserv. Biol.* 5, 196–206.
- Seminoff, J.A., Allen, C.D., Balazs, G.H., Dutton, P.H., Eguchi, T., Haas, H.L., Hargrove, S., Jensen, M.P., Klemm, D.L., Lauritsen, M., MacPherson, S.L., Opay, P., Possardt, E.E., Pultz, S.L., Seney, E.E., Van Houtan, K.S., Waples, R.S., 2015b. Status review of the green turtle (*Chelonia mydas*) under the U.S. Endangered Species Act. *Status Rev. Green Turt. Chelonia Mydas US Endanger. Species Act.*
- Serafini, T.Z., Lopez, G.G., Luís, P., Rocha, B.D., 2009. Nest site selection and hatching success of hawksbill and loggerhead sea turtles (*Testudines, Cheloniidae*) at Arembepe Beach, northeastern Brazil. *Phyllomedusa J. Herpetol.* 8, 3–17. <https://doi.org/10.11606/ISSN.2316-9079.V8I1P03-17>

- Sheppard, C., Dixon, D.J., Gourlay, M., Sheppard, A., Payet, R., 2005. Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: Examples from the Seychelles. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 223–234. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.016>
- Shimada, T., Duarte, C.M., Al-Suwailem, A.M., Tanabe, L.K., Meekan, M.G., 2021. Satellite tracking reveals nesting patterns, site fidelity, and potential impacts of warming on major green turtle rookeries in the Red Sea. *Front. Mar. Sci.* 8, 608. <https://doi.org/10.3389/FMARS.2021.633814/BIBTEX>
- Short, A.D., 1991. Macro-Meso Tidal Beach Morphodynamics: An Overview. *J. Coast. Res.* 7, 417–436.
- Short, A.D., 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69, 589–604.
- Short, A.D., 2003. Large scale behaviour of topographically-bound beaches, in: *Coastal Engineering 2002. World scientific*, pp. 3778–3785. https://doi.org/10.1142/9789812791306_0316
- Short, A.D., Jackson, D.W.T., 2013. Beach Morphodynamics, in: Shroder, J.F. (Ed.), *Treatise on Geomorphology*. Elsevier, San Diego, pp. 106–129. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374739-6.00275-X>
- Sieg, A.E., Binckley, C.A., Wallace, B.P., Tomillo, P.S., Reina, R.D., Paladino, F.V., Spotila, J.R., 2011. Sex ratios of leatherback turtles: hatchery translocation decreases metabolic heating and female bias. *Endanger Species Res* 15:195–204.
- Silva, I.S.S., Arantes, M.O., Hackrad, C.W., Schiavetti, A., 2020. Environmental and anthropogenic factors affecting nesting site selection by sea turtles. *Mar. Environ. Res.* 162, 105090. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105090>
- Solow, A.R., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2002. Annual variation in nesting numbers of marine turtles: the effect of sea surface temperature on re-migration intervals. *Ecol. Lett.* 5, 742–746. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00374.x>
- Sönmez, B., Turan, C., Yalçın Özdilek, Ş., 2013. Comparison of the physical properties of two Green Turtle (*Chelonia mydas*) nesting beaches (Akyatan and Samandağ) in the eastern Mediterranean (Reptilia: *Cheloniidae*). *Zool. Middle East* 59, 30–38. <https://doi.org/10.1080/09397140.2013.795061>
- Sönmez, B., 2018. Relationship between metabolic heating and nest parameters in green turtles (*Chelonia mydas*, L. 1758) on Samandağ Beach, Turkey. *Zoolog. Sci.* 35, 243–248. <https://doi.org/10.2108/zs180003>
- Sorokin, Y.I., 2013. *Coral Reef Ecology*. Springer Science & Business Media.
- Soslau, G., Spotila, J.R., Chun, A., Yi, S., Weber, K.T., 2011. Potentially lethal bacteria in leatherback turtle eggs in the wild threaten both turtles and conservationists. *J Exp Mar Biol Ecol* 410:101–106.
- Spalding, M., Ravilious, C., Green, E.P., 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. University of California Press.

- Spalding, M.D., Brown, B.E., 2015. Warm-water coral reefs and climate change. *Science* 350, 769–771. <https://doi.org/10.1126/science.aad0349>
- Spalding, M.D., Grenfell, A.M., 1997. New estimates of global and regional coral reef areas. *Coral Reefs* 16, 225–230. <https://doi.org/10.1007/s003380050078>
- Spanier, M.J., 2010. Beach erosion and nest site selection by the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* (Testudines: *Dermochelyidae*) and implications for management practices at Playa Gandoca, Costa Rica. *Rev Biol Trop* 58:1237–1246.
- Spotila, J.R., Standora, E.A., 1985. Environmental constraints on the thermal energetics of sea turtles. *Copeia* 1985, 694–702. <https://doi.org/10.2307/1444763>
- Spotila, J.R., Standora, E.A., Morreale, S.J., Ruiz, G.J., 1987. Temperature dependent sex determination in the green turtle (*Chelonia mydas*): Effects on the sex ratio on a natural nesting beach. *Herpetologica* 43, 74–81.
- Spotila, J.R., 2004. *Sea Turtles: A complete guide to their biology, behavior, and conservation*. JHU Press.
- Staines, M.N., Booth, D.T., Limpus, C.J., 2019. Microclimatic effects on the incubation success, hatchling morphology and locomotor performance of marine turtles. *Acta Oecologica* 97, 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.04.008>
- Stewart, T.A., Booth, D.T., Rusli, M.U., 2019. Influence of sand grain size and nest microenvironment on incubation success, hatchling morphology and locomotion performance of green turtles (*Chelonia mydas*) at the Chagar Hutang Turtle Sanctuary, Redang Island, Malaysia. *Aust. J. Zool.* 66, 356–368. <https://doi.org/10.1071/ZO19025>
- Stoddart, D.R., 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.* 44, 433–498. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1969.tb00609.x>
- Storlazzi, C.D., Field, M.E., 2000. Sediment distribution and transport along a rocky, embayed coast: Monterey Peninsula and Carmel Bay, California. *Mar. Geol.* 170, 289–316. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(00\)00100-6](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(00)00100-6)
- Storlazzi, C.D., Elias, E., Field, M.E., Presto, M.K., 2011. Numerical modeling of the impact of sea-level rise on fringing coral reef hydrodynamics and sediment transport. *Coral Reefs* 30, 83–96. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0723-9>
- Stubbs, J.L., Mitchell, N.J., 2018. The influence of temperature on embryonic respiration, growth, and sex determination in a western australian population of green turtles (*Chelonia mydas*). *Physiol. Biochem. Zool.* 91. <https://doi.org/10.1086/700433>
- Taebe, S., Pattiaratchi, C., 2014. Hydrodynamic response of a fringing coral reef to a rise in mean sea level. *Ocean Dyn.* 64, 975–987. <https://doi.org/10.1007/s10236-014-0734-5>
- Tanabe, L.K., Ellis, J., Elsadek, I., Berumen, M.L., 2020. Potential feminization of Red Sea turtle hatchlings as indicated by in situ sand temperature profiles. *Conserv Sci Pract* 2:e266.

- Tezak, B., Bentley, B., Arena, M., Mueller, S., Snyder, T., Sifuentes-Romero, I., 2020. Incubation environment and parental identity affect sea turtle development and hatchling phenotype. *Oecologia* 192:939–951.
- Thinon, I., Lemoine, A., Leroy, S., Paquet, F., Berthod, C., Zaragosi, S., Famin, V., Feuillet, N., Boymond, P., Masquelet, C., Mercury, N., Rusquet, A., Scalabrin, C., Woerd, J.V. der, Bernard, J., Bignon, J., Clouard, V., Doubre, C., Jacques, E., Jorry, S.J., Rolandone, F., Chamot-Rooke, N., Delescluse, M., Franke, D., Watremez, L., Bachèlery, P., Michon, L., Sauter, D., Bujan, S., Canva, A., Dassie, E., Roche, V., Ali, S., Allaouia, A.H.S., Deplus, C., Rad, S., Sadeski, L., 2022. Volcanism and tectonics unveiled in the Comoros Archipelago between Africa and Madagascar. *Comptes Rendus Géoscience* 354, 7–34. <https://doi.org/10.5802/crgeos.159>
- Thior, M., Sy, A. A., Cisse, I., Dieye, E. H. B., Sane, T., Ba, B. D., Solly, B., & Descroix, L. (2021). Approche cartographique de l'évolution du trait de côte dans l'estuaire de la Casamance. *Mappemonde*, 131, Article 131. <https://doi.org/10.4000/mappemonde.5939>
- Tucker, A.D., 2010. Nest site fidelity and clutch frequency of loggerhead turtles are better elucidated by satellite telemetry than by nocturnal tagging efforts: Implications for stock estimation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 383, 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.11.009>
- Turki, I., Medina, R., Gonzalez, M., Coco, G., 2013. Natural variability of shoreline position: Observations at three pocket beaches. *Mar. Geol.* 338, 76–89. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2012.10.007>
- Turkozan, O., Yamamoto, K., Yilmaz, C., 2011. Nest site preference and hatching success of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles at Akyatan Beach, Turkey. *Chelonian Conserv. Biol.* 10, 270–275. <https://doi.org/10.2744/CCB-0861.1>
- Turner Tomaszewicz, C.N., Avens, L., LaCasella, E.L., Eguchi, T., Dutton, P.H., LeRoux, R.A., Seminoff, J.A., 2022. Mixed-stock aging analysis reveals variable sea turtle maturity rates in a recovering population. *J. Wildl. Manag.* 86, e22217. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22217>
- Tzevahirtzian, A., Zaragosi, S., Bachèlery, P., Biscara, L., Marchès, E., 2021. Submarine morphology of the Comoros volcanic archipelago. *Mar. Geol.* 432, 106383. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2020.106383>
- Unda-Díaz, N.M., Phillips-Farfán, B.V., Nava, H., Lopez-Toledo, L., Murata, C., Lajud, N., Herrera-Vargas, M.A., Arreola, Camacho, C.A., Torner, L., Fuentes-Farías, A.L., Meléndez-Herrera, E., 2022. Negative effects on neurogenesis, ovariogenesis, and fitness in sea turtle hatchlings associated to ex situ incubation management. *Front Ecol Evol* 10.
- Van De Merwe, J., Ibrahim, K., Whittier, J., 2005. Effects of hatchery shading and nest depth on the development and quality of *Chelonia mydas* hatchlings: Implications for hatchery management in Peninsular, Malaysia. *Aust. J. Zool.* 53, 205–211. <https://doi.org/10.1071/ZO03052>

- Van De Merwe, J., Ibrahim, K., Whittier, J., 2006. Effects of nest depth, shading, and metabolic heating on nest temperatures in sea turtle hatcheries. *Chelonian Conserv. Biol.* 5, 210–215. [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2006\)5\[210:EONDSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2006)5[210:EONDSA]2.0.CO;2)
- Varela, M.R., Patricio, A.R., Anderson, K., Broderick, A.C., DeBell, L., Hawkes, L.A., Tilley, D., Snape, R.T.E., Westoby, M.J., Godley, B.J., 2019. Assessing climate change associated sea-level rise impacts on sea turtle nesting beaches using drones, photogrammetry and a novel GPS system. *Glob. Change Biol.* 25, 753–762. <https://doi.org/10.1111/gcb.14526>
- Veelenturf, C.A., Sinclair, E.M., Leopold, P., Paladino, F.V., Honarvar, S., 2022. The effects of nest location and beach environment on hatching success for leatherback (*Dermochelys coriacea*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtles on Bioko Island, Equatorial Guinea. *Mar. Biol.* 169. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04049-4>
- Viles, H.A., 1988. *Biogeomorphology*, B. Blackwell. ed.
- Viles, H., 2020. Biogeomorphology: Past, present and future. *Geomorphology, The Binghamton Geomorphology Symposium: 50 years of Enhancing Geomorphology* 366, 106809. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2019.06.022>
- Vormann, M., Franke, D., Jokat, W., 2020. The crustal structure of the southern Davie Ridge offshore northern Mozambique – A wide-angle seismic and potential field study. *Tectonophysics* 778, 228370. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2020.228370>
- Vousdoukas, M.I., Ranasinghe, R., Mentaschi, L., Plomaritis, T.A., Athanasiou, P., Luijendijk, A., Feyen, L., 2020a. Reply to: Sandy beaches can survive sea-level rise. *Nat Clim Change* 10:996–997.
- Vousdoukas, M.I., Ranasinghe, R., Mentaschi, L., Plomaritis, T.A., Athanasiou, P., Luijendijk, A., Feyen, L., 2020b. Sandy coastlines under threat of erosion. *Nat Clim Change* 10:260–263.
- Wallace, B.P., Sotherland, P.R., Santidrian Tomillo, P., Reina, R.D., Spotila, J.R., Paladino, F.V., 2007. Maternal investment in reproduction and its consequences in leatherback turtles. *Oecologia* 152:37–47.
- Wallace, B.P., DiMatteo, A.D., Hurley, B.J., Finkbeiner, E.M., Bolten, A.B., Chaloupka, M.Y., Hutchinson, B.J., Abreu-Grobois, F.A., Amoroch, D., Bjørndal, K.A., Bourjea, J., Bowen, B.W., Dueñas, R.B., Casale, P., Choudhury, B.C., Costa, A., Dutton, P.H., Fallabrino, A., Girard, A., Girondot, M., Godfrey, M.H., Hamann, M., López-Mendilaharsu, M., Marcovaldi, M.A., Mortimer, J.A., Musick, J.A., Nel, R., Pilcher, N.J., Seminoff, J.A., Troëng, S., Witherington, B., Mast, R.B., 2010. Regional Management Units for Marine Turtles: A Novel Framework for Prioritizing Conservation and Research across Multiple Scales. *PLOS ONE* 5, e15465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015465>
- Wallace, B., Posnik, Z., Hurley, B., DiMatteo, A., Bandimere, A., Rodriguez, I., Maxwell, S., Meyer, L., Brenner, H., Jensen, M., LaCasella, E., Shamblin, B., Abreu Abreu-Grobois, F., Stewart, K., Dutton, P., Barrios-Garrido, H., Dalleau, M., Dell’amico, F., Eckert, K., FitzSimmons, N., Garcia-Cruz, M., Hays, G., Kelez, S., Lagueux, C., Madden Hof, C.,

- Marco, A., Martins, S., Mobaraki, A., Mortimer, J., Nel, R., Phillott, A., Pilcher, N., Putman, N., Rees, A., Rguez-Baron, J., Seminoff, J., Swaminathan, A., Turkozan, O., Vargas, S., Vernet, P., Vilaça, S., Whiting, S., Hutchinson, B., Casale, P., Mast, R., 2023. Marine turtle regional management units 2.0: an updated framework for conservation and research of wide-ranging megafauna species. *Endanger. Species Res.* 52, 209–223. <https://doi.org/10.3354/esr01243>
- Wang, H.-C., Cheng, I.-J., 1999. Breeding biology of the green turtle, *Chelonia mydas* (Reptilia: *Cheloniidae*), on Wan-An Island, PengHu archipelago. II. Nest site selection. *Mar. Biol.* 133, 603–609. <https://doi.org/10.1007/s002270050500>
- Ware, M., Ceriani, S.A., Long, J.W., Fuentes, M.M.P.B., 2021. Exposure of loggerhead sea turtle nests to waves in the Florida panhandle. *Remote Sens.* 13. <https://doi.org/10.3390/rs13142654>
- Ware, M., Fuentes, M.M.P.B., 2018. A comparison of methods used to monitor groundwater inundation of sea turtle nests. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 503, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.02.001>
- Weber, S.B., Broderick, A.C., Groothuis, T.G.G., Ellick, J., Godley, B.J., Blount, J.D., 2012. Fine-scale thermal adaptation in a green turtle nesting population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 1077–1084. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1238>
- Wentworth, C.K., 1922. A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *J. Geol.* 30, 377–392. <https://doi.org/10.1086/622910>
- West, L., 2017. Green Turtle (*Chelonia mydas*) nesting behaviour in Kigamboni District, United Republic of Tanzania. 8.
- Whitmore, C.P., Dutton, P.H., 1985. Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in leatherback and green sea turtles in Suriname. *Biol. Conserv.* 34, 251–272. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(85\)90095-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(85)90095-3)
- Wood, D.W., Bjorndal, K.A., 2000. Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia* 2000, 119. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)2000\[0119:ROTMSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)2000[0119:ROTMSA]2.0.CO;2)
- Woodroffe, C.D., McLean, R.F., 1994. Reef islands of the Cocos (Keeling) islands. *Atoll Res. Bull.* 403.
- Wright, L.D., Thom, B.G., 1977. Coastal depositional landforms: a morphodynamic approach. *Prog. Phys. Geogr. Earth Environ.* 1, 412–459. <https://doi.org/10.1177/030913337700100302>
- Wright, L.D., Chappell, J., Thom, B.G., Bradshaw, M.P., Cowell, P., 1979. Morphodynamics of reflective and dissipative beach and inshore systems: Southeastern Australia. *Mar Geol* 32:105–140.
- Wright, L.D., Short, A.D., 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: A synthesis. *Mar. Geol.* 56, 93–118. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(84\)90008-2](https://doi.org/10.1016/0025-3227(84)90008-2)

- Xavier, R., Barata, A., Palomo, L., Queiroz, N., Cuevas, E., 2006. Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus 1766) and green turtle (*Chelonia mydas* Linnaeus 1754) nesting activity (2002-2004) at El Cuyo beach, Mexico. *Amphib.-Reptil.* 27, 539–547. <https://doi.org/10.1163/156853806778877077>
- Yalçın-Özdilek, Ş., Özdilek, H.G., Ozaner, F.S., 2007. Possible influence of beach sand characteristics on green turtle nesting activity on Samandağ Beach, Turkey. *J. Coast. Res.* 23, 1379–1390. <https://doi.org/10.2112/06-0630.1>
- Yamamoto, K.H., Powell, R.L., Anderson, S., Sutton, P.C., 2012. Using LiDAR to quantify topographic and bathymetric details for sea turtle nesting beaches in Florida. *Remote Sens. Environ.* 125, 125–133. <https://doi.org/10.1016/J.RSE.2012.07.016>
- Yamamoto, K.H., Anderson, S.J., Sutton, P.C., 2015. Measuring the effects of morphological changes to sea turtle nesting beaches over time with LiDAR data. *J. Sea Res.* 104, 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.07.001>
- Yao, Y., He, F., Tang, Z., Liu, Z., 2018. A study of tsunami-like solitary wave transformation and run-up over fringing reefs. *Ocean Eng.* 149, 142–155. <https://doi.org/10.1016/j.oceaneng.2017.12.020>
- Young, I.R., 1989. Wave transformation over coral reefs. *J. Geophys. Res.* 94, 9779. <https://doi.org/10.1029/jc094ic07p09779>
- Zavaleta-Lizárraga, L., Morales-Mávil, J.E., 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 84, 927–937. <https://doi.org/10.7550/rmb.31913>
- Zavaleta-Lizárraga, L., Morales-Mávil, J.E., 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 84, 927–937. <https://doi.org/10.7550/rmb.31913>
- Zinke, J., Reijmer, J.J.G., Thomassin, B.A., 2001. Seismic architecture and sediment distribution within the Holocene barrier reef-lagoon complex of Mayotte (Comoro archipelago, SW Indian Ocean). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 175, 343–368. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00379-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00379-0)

Liste des figures

(Hors articles inclus dans le manuscrit)

Introduction

Figure.1. Schéma des interactions biotiques-abiotiques prises en compte par la biogéomorphologie reproduit et traduit de Coombes (2016a). [1] représente l'influence des processus géomorphologiques, des formes de relief et de la topographie sur l'écologie, [2] représente l'implication des micro-organismes, des plantes et des animaux dans la formation des formes du relief et des paysages au fil du temps. Les flèches en pointillés représentent les "rétroactions" biogéomorphologiques résultant de [1] et [2].	11
Figure.2. Niveau moyen journalier du niveau marin à la station marégraphique de Dzaoudzi. Source Sonel – REFMAR.	15

Chapitre 1

Figure.1.1. Composantes impliquées dans la morphodynamique côtière de Masselink et <i>al.</i> (2011), schéma modifié d'après Cowell et Thom (1994). At fait référence à la dépendance du temps dans l'évolution de la morphodynamique côtière.	20
Figure.1.2. Les relations entre les échelles des caractéristiques des côtes sédimentaires et leurs variations temporelles divisées en quatre échelles spatio-temporelles majeures. Graphique reproduit de Cowell & Thom (1994) et Short & Jackson (2013).	22
Figure.1.3. Schéma des différents compartiments d'une plage, présentant ainsi les notions employées dans cette étude.	23
Figure.1.4. Schéma de l'oscillation du toit de la nappe phréatique en fonction du cycle tidal, modifié d'après Degryse-Kulkarni (2003).	25
Figure.1.5. Schéma de la morphologie d'une plage bordée d'un récif frangeant d'après Battistini et <i>al.</i> (1975).	28
Figure.1.6. Localisation de Mayotte et présentation des caractéristiques physiques.	31

Figure 1.7. Présentations graphiques et cartographiques des théories avancées pour expliquer l'émergence de l'archipel des Comores. a) Altitude des îles de l'archipel des Comores et du banc de Geiser, issue de Michon (2016), b) situation de l'archipel des Comores sur la limite des deux plaques Somalia et Lwandle d'après Lemoine et <i>al.</i> (2020).	32
Figure.1.8. Schéma illustrant la théorie de la déflation d'un réservoir magmatique par Julien Tredan-Turini depuis Escalón (2023).	34
Figure.1.9. Déplacements vers l'est et vertical des stations GPS d'après les données de Grandin et <i>al.</i> (2019).	35
Figure 1.10. Photographies du paysage mahorais. a) Presqu'île de Bouéni avec au fond, le Mont Bénara, b) le Mont Choungui, c) partie est de Petite Terre avec le système de maars de Moya et le lac Dziani Dzaha, d) partie ouest de Petite Terre où les cônes de scories sont visibles, e) mangrove de Tsingoni, f) la passe en S, g) l'îlot Bandrélé, h) l'îlot de sable blanc au large de la pointe Saziley. (Cliché S.Morisseau).	37
Figure.1.11. Pluviométrie de Mayotte et diagramme ombrothermique sur les données de 1981 à 2010 (source MétéoFrance).	38
Figure.1.12. Moyenne des vents saisonniers entre septembre 2020 et octobre 2022. Données issues de la station météorologique de Pamandzi (MétéoFrance).	39
Figure.1.13. Photographie d'une tortue verte adulte retournant à l'eau après avoir pondu (cliché de L. Le Gall) et d'une émergente de tortue verte (cliché de M. Jeanson), sur la plage de Grande Saziley.	43
Figure.1.14. Cycle de vie des tortues vertes, des mâles et des femelles.	45
Figure.1.15. Estimation des nids déposés chaque année par les tortues vertes sur les sites de nidification du SOOI, par Bourjea & Dalleau (2023).	52
Figure.1.16. Contour des dates des périodes de pics de ponte d'après le modèle développé par Dalleau (2013).	54
Figure.1.17. Trajet de migration post-reproductive de 77 tortues vertes femelles suivies par satellites. Cartographie de Dalleau (2013).	55

Figure.1.18. Dispersion des émergentes à partir des colonies étudiées. Les 7 petites cartes montrent les distributions de densité des juvéniles émergeant des sept zones de nidification simulées (les couleurs indiquent le nombre de particules). Les trois cartes centrales montrent la distribution proportionnelle des tortues juvéniles de chaque zone (nord, centre et sud). Cartographies de Jensen et <i>al.</i> (2020). A noter une erreur dans cette figure : les cartographies de Tromelin et Europa ont été inversées.	57
Figure.1.19. Cartographie des 20 premières plages de nidification de l'île de Mayotte associée au graphique présentant les pourcentages des traces observées entre 2019 et 2022. Résultats d'après le Parc Naturel Marin de Mayotte.	61
Figure.1.20. Données issues des recensements du REMMAT entre 2011 et 2022 pour les tortues marines. Données du Parc Naturel Marin de Mayotte.	64

Chapitre 2

Figure.2.1. Présentation de la plage de Grande Saziley, a) localisation de la plage au sud-est de Mayotte (image Landsat), b) localisation du site d'étude sur la pointe de Saziley (orthophotographie IGN 2020), c) image drone de la plage (Y.Mercky), d) image drone de la zone de palétuviers (Y.Mercky), e) photographie d'un arbre au centre de la plage dont le substrat a été érodé par l'action marine (S.Morisseau), f) photographie d'une micro-falaise d'érosion et des cavités de tortues vertes au sud-ouest de la plage (S.Morisseau).	76
Figure.2.2. Présentation de la plage de Papani, a) localisation de la plage au nord-est de Petite Terre, à Mayotte (image Landsat), b) localisation du site d'étude sur Petite Terre (orthophotographie IGN 2020), c) image drone de la partie nord de la plage (Y.Mercky), d) image drone de la partie sud (Y.Mercky).	78
Figure.2.3. Représentation des transects générés avec DSAS sur le site de Majicavo 4 (Pointe de Saziley) et exemple du calcul de l'indice LRR sur un transect.	81
Figure.2.4. Photographies des divers appareils utilisés pour mesurer l'évolution de la morphologie des plages de Grande Saziley et Papani. a) Récepteurs de base et mobile du GNSS-RTK Trimble 8s, b) prise d'un point de coordonnées géographiques avec une station totale Nikon XF, c) drone DJI Phantom 4 Pro, d) cible mise en place comme point de calage pour la reconstruction photogrammétrique des images de drone. Clichés S. Morisseau.	86

- Figure.2.5.** Exemple de productions réalisées à la suite de reconstructions photogrammétriques à partir de photographies de drone. En premier lieu, une orthophotographie générée à partir d'un vol de drone effectué sur Papani avec les GCP visibles en rouge (à gauche), puis deux MNE effectués à deux dates différentes, septembre et avril 2022 (au centre) et enfin le DoD entre ces deux dates (à droite). 87
- Figure.2.6.** Photographies des divers comportements de nidification et illustration de la mesure de la profondeur réalisée dans les nids. a) Femelle en ponte, b) demi-tour et retour à l'eau, c) abandon d'une cavité corporelle, d) abandon du creusement du nid, e) schéma représentant la mesure de la profondeur du nid. (Clichés S.Morisseau). 93
- Figure.2.7.** Illustration des manipulations effectuées pour le suivi des nids. a) Comptage des œufs après avoir équipé le nid par un capteur. b) Rebouchage du puits de ponte par la femelle. c) Schéma des différentes manipulations réalisées sur chaque nid équipé d'un capteur. d) Chronologie et temps de manipulation pour la mise en place d'un capteur dans un nid de tortue verte. (Clichés M. Jeanson). 95
- Figure.2.8.** Illustration des manipulations effectuées lors du suivi des émergences. a) Enclos posé au-dessus d'un nid équipé, b) récupération d'émergentes dans un bac pour les compter et effectuer les mesures biométriques, c) mesure de la longueur de la carapace d'un tortillon à l'aide d'un pied à coulins, d) excavation d'un nid équipé, le fil du capteur et les œufs sont visibles, e) séparation des œufs éclos et non éclos lors de l'excavation. (Clichés a et d : S. Morisseau ; b, c et e : M. Jeanson). 98
- Figure.2.9.** Photographies des embryons issus de la dissection des œufs non éclos. a) Décès de l'embryon estimé au stade 27, b) décès de l'embryon estimé au stade 30. (Clichés L. Le Gall). 100
- Figure.2.10.** Graphique de la modélisation de la croissance embryonnaire estimée du nid 13. Si un embryon est décédé lorsque sa longueur est de 20mm SCL, cela correspondrait au jour 30,16 d'incubation. La courbe verte correspond à la température du nid au cours de l'incubation. 101
- Figure.2.11.** Exemple de résultats issus de l'extraction de données brutes de pression (en gris) des capteurs HOBO U20L-01 et des résultats à la suite de la transformation de ces données en mesure de profondeur (en bleu). 103

Figure.2.12. Schéma des données environnementales extraites sous SIG à partir des points localisés d'activité de tortues ou des nids étudiés.	104
Figure.2.13. Présentation d'une partie des différentes opérations réalisées sous SIG pour extraire des données morphologiques et de végétations à partir de points localisés issus des données biologiques de tortues vertes.	106

Chapitre 7

Figure.7.1. Le système côtier décrit par Masselink et <i>al.</i> (2014) depuis Wright & Thom (1977), et Cowell & Thom (1994), appliqué pour les plages de nidification des plages de ponte de Mayotte.....	276
Figure.7.2. Profils topographiques et espace de ponte des tortues vertes de a) Grande Saziley et b) de Papani.	278
Figure.7.3. Schéma des dynamiques morphologiques saisonnières de Grande Saziley (image IGN 2020).	279
Figure.7.4. Schéma des dynamiques morphologiques saisonnières de Papani (image IGN 2020).....	280
Figure.7.5. Schéma des compartiments des plages en lien avec les espaces utilisés par les femelles de tortues vertes lors de la nidification.	287
Figure.7.6. Schéma conceptuel du système biogéomorphologique des plages et de la nidification des tortues marines. T_0 indique l'état morphologique de la plage à un instant « T » lors de la nidification des femelles.	289
Figure 7.7. Relations entre les échelles des caractéristiques des côtes sédimentaires et leurs variations temporelles divisées en quatre échelles spatio-temporelles majeures, schéma reproduit depuis Short & Jackson (2013) et Cowell & Thom (1994) et leur impact sur l'écologie de reproduction des tortues marines (en vert).	292

Liste des tableaux

(Hors articles inclus dans le manuscrit)

Chapitre 1

Tableau 1.1. Niveau de marée de Dzaoudzi. Source SHOM.	40

Chapitre 2

Tableau 2.1. Chronologie des campagnes de terrain menées entre 2020 et 2022, à la fois sur le suivi morphodynamique des plages étudiées et le suivi des tortues vertes, des femelles nicheuses et du suivi des nids.	84

Tableau 2.2. Classification granulométrique d'après Wentworth (1922).....	89

Tableau 2.3. Interprétation des résultats de l'indice de dispersion, équation formulée par Folk & Ward (1957).....	90

Tableau 2.4. Longueur de la carapace des tortues vertes en fonction du stade de développement embryonnaire selon Miller et <i>al.</i> (2017).....	101

Table des matières

Introduction	11
CHAPITRE 1 Contextes géomorphologiques & biologiques de l'étude.....	17
Introduction	18
Partie I. Géomorphologie et dynamique des plages de poche récifales : notions fondamentales et état des connaissances sur les systèmes de plages mahoraises.	19
I-1. Synthèse du fonctionnement des systèmes des plages de poche en contexte récifales	19
I-1.1. Concept du système côtier	19
I-1.2. Morphodynamique des plages	21
I-1.3. Particularité des plages de poche en contexte récifal	25
I-1.3.1. Plages de poche	25
I-1.3.2. Plages en contexte récifal	27
I-1.3.3. Plages de poche en contexte récifal	30
I-2. Contexte des plages récifales de Mayotte : état des connaissances.....	30
I-2.1. Caractéristiques physiques et environnementales	30
I-2.1.1. Formation géologique et volcanisme de l'archipel des Comores.....	31
I-2.1.2. Volcanisme de Mayotte.....	33
I-2.1.3. Récifs coralliens et formation du lagon	33
I-2.1.4. Activité volcanique récente	34
I-2.1.5. Paysages actuels	36
I-2.2. Forçages météo-marins.....	38
I-2.2.1. Climat tropical humide et maritime.....	38
I-2.2.2. Régime des vents	39
I-2.2.3. Hydrodynamisme.....	40
I-2.3. Système plage/récif corallien	41
Partie II. Écologie des tortues vertes, des généralités au contexte régional et local....	43
II.1. Généralités sur la reproduction des tortues vertes	43
II.1.1. Cycle de vie des tortues vertes	43
II.1.2. Nidification et développement des embryons.....	45
II-1.2.1. Sélection du site de nidification	45

II.1.2.2. Étapes de la ponte	47
II-1.2.3. Développement embryonnaire	48
II.1.2.4. Conditions d'incubation	49
II-1.2.5. Émergence	50
II-2. Contexte régional et local.....	51
II.2.1. SOOI.....	51
II.2.1.1. Sites de nidification	51
II.2.1.2. Phénologie des pontes	53
II.2.1.3. Migrations post-reproduction	54
II.2.1.4. Juvéniles et immatures.....	56
II.2.1.5. Stocks génétiques	58
II.2.1.6. Principales menaces.....	58
II.2.1.7. Mesures de conservation dans le SOOI.....	59
II.2.2. Mayotte	60
II.2.2.1. Connaissance sur le cycle de vie des tortues vertes.....	60
II.2.2.2. Principales menaces.....	63
II.2.2.3. Mesures de conservation	66
II.2.2.3.1. Réglementations en vigueur	66
II.2.2.3.2. Actions de conservation.....	68
Conclusion.....	72
CHAPITRE 2 Présentation des sites d'études & approches méthodologiques	73
Introduction	74
Partie I. Présentation des caractéristiques physiques des plages étudiées : Grande Saziley et Papani.....	75
I.1. Grande Saziley	75
I.2. Papani.....	77
Partie II. Synthèse des approches méthodologiques	79
II.1. Étude des plages de nidification	79
II.1.1. Analyses diachroniques du trait de côte depuis 1950	79
II.1.1.1. Images.....	79
II.1.1.2. Géoréférencement.....	79
II.1.1.3. Indicateurs et digitalisation du trait de côte.....	80

II.1.1.4. Quantification des évolutions du trait de côte	81
II.1.1.5. Incertitudes	82
II.1.2. Suivi morphodynamique.....	82
II.1.2.1. Suivi morphologique	82
II.1.2.1.1. Création des points de coordonnées géographiques de références.....	83
II.1.2.1.2. Profils topographiques	85
II.1.2.1.3. Modèles Numériques d'Élévation	85
II.1.2.2. Mesures hydrodynamiques	87
II.1.2.3. Données météorologiques.....	89
II.1.2.4. Caractérisation sédimentologique.....	89
II.2. Étude sur les tortues vertes	91
II.2.1. Suivi des femelles gravides	92
II.2.2. Suivi des nids et mesure des conditions d'incubation	93
II.2.2.1. Conditions météo-marines	93
II.2.2.2. Suivi des nids, de la ponte à l'émergence.....	94
II.2.2.2.1. Phase 1, du 24 mars au 30 mars 2022.....	94
II.2.2.2.2. Phase 2, du 9 mai au 7 juin 2022	97
II.2.2.3. Taux de survie et embryologie.....	99
II.2.2.4. Traitement des données	102
II.3. Extraction de données environnementales sous SIG	103
Conclusion.....	107
 CHAPITRE 3_Morphological dynamics of green turtle nesting beaches: implications for conservation	 109
1. Introduction	113
2. Methodology	115
2.1. Study site	115
2.2. Shoreline evolution	118
2.3. Morphodynamic measures	119
2.4. Sea turtle monitoring	121
3. Results	122
3.1. Evolutionary trends of sea turtle nesting beaches	122
3.2. Seasonal morphological changes	124
3.2.1. Topographic survey	124
3.2.2. Hydrodynamics	128

3.3. Seasonal nest distribution.....	130
3.4. Erosion and accretion nest estimates.....	131
4. Discussion	132
4.1. Long and short-term evolution of pocket sea turtle nesting beaches	132
4.2. Beach evolution and impact on sea turtle nesting	137
4.3. Potential impacts of the recent subsidence event	138
4.4. Morphodynamic studies of nesting beaches are essential for the conservation of sea turtles	140
Conclusion.....	141
Acknowledgements	142
References	143

CHAPITRE 4 Environmental preferences of green sea turtle (*Chelonia mydas*) for egg-laying on a fringing reef pocket beach, Mayotte island..... 153

1. Introduction	157
2. Methodology	160
2.1. Study site	160
2.2. Data collection.....	161
2.3. Density mapping	162
2.4. Environmental data extraction using GIS	163
2.5. Statistical analysis	164
3. Results	165
3.1. Egg-laying and failure localization	165
3.2. Environmental preference for egg-laying	168
3.3. Nest depth and environmental parameters	171
4. Discussion	172
4.1. Elevation as a major parameter for green turtle egg-laying	172
4.2. The Choice of egg-laying site and emergence success: First hypotheses	174
4.3. Beach change and sea turtle nesting.....	175
Conclusion.....	176
Acknowledgements	177
References	180

CHAPITRE 5 Impact of marine flooding on green turtle's (*Chelonia mydas*) embryonic development: a geomorphological and hydrodynamical study on the field 189

1. Introduction	194
2. Methodology	196
2.1. Study site	196
2.2. Flood measurements.....	196
2.3. Nest monitoring.....	197
2.4. Measuring marine weather conditions	198
2.5. Beach morphology data.....	199
2.6. Determining the day of embryonic death	199
2.6.1. Embryonic development stages.....	199
2.6.2. Growth model.....	199
2.7. Statistics	202
3. Results	202
3.1. Marine weather condition.....	202
3.2. Characteristic of nest flooding	204
3.3. Marine weather condition during nest flooding	205
3.4. Environmental features	206
3.5. Embryonic mortality during nest inundation	207
3.6. Emergence and hatching success	210
3.7. Temperature in nest	213
4. Discussion	213
4.1. Origins of flooding	213
4.2. Variability of flooding characteristics between nests	214
4.3. Impact of sea water flooding on hatching success and emergence	217
Conclusion & perspectives.....	219
Aknowledgement	220
References	222

CHAPITRE 6 Prédiction des zones favorables au succès à l'émergence des tortues marines à l'aide des techniques des SIG et du *Machine Learning* : Développement d'une méthodologie appliquée à des fins de conservation

1. Introduction	235
2. Méthodologie	238
2.1. Présentation du site d'étude.....	238
2.2. Collecte de données sur la plage de Grande Saziley	239

2.2.1. Caractérisation des conditions d'incubation des nids <i>in situ</i>	239
2.2.2. Caractérisation de l'environnement à l'échelle de la plage sous SIG	241
2.3. Identification des variables responsables des faibles succès à l'émergence	242
2.4. Prédiction du succès à l'émergence sur l'espace disponible pour la nidification de la plage	243
2.5. Cartographie de l'espace utilisé par les femelles pour la ponte	244
3. Résultats	244
3.1. Caractéristiques des variables environnementales des nids.	244
3.2. Variables qui expliquent le mieux le succès à l'émergence	246
3.3. Prédiction du succès à l'émergence sur l'espace disponible	249
3.4. Espace utilisé par les femelles pour la ponte.....	252
4. Discussion	254
4.1. L'inondation, principal facteur explicatif du faible succès à l'émergence.....	254
4.2. Prédiction du succès à l'émergence : les femelles nichent majoritairement sur les zones favorables	255
4.3. Limites de la méthodologie	256
Conclusion.....	258
Remerciements	259

CHAPITRE 7 Discussion générale 273

1. Le système des plages de poche récifales et l'espace de nidification des tortues vertes à Mayotte.....	275
1.1. Évolution des plages sur le long terme.....	276
1.2. Évolution des plages sur le court terme	277
1.2.1. Plage de Grande Saziley.....	277
1.2.2. Plage de Papani	280
1.2.3. Différence entre les sites et variations interannuelles	281
1.3. Espace de ponte des tortues vertes dans la zone de <i>swash</i>	282
2. Le système biogéomorphologique des plages de nidification de tortues marines	283
2.1. Interaction entre la dynamique de la zone de <i>swash</i> , la distribution des nids et le succès à l'émergence des tortues vertes de Mayotte	283
2.2. Autres interactions : l'avant-côte et l'approche des femelles à la côte.	286
2.3. Les rétroactions de la nidification sur la morphologie et la dynamique des plages	287
2.4. Schématisation générale des interactions et de la rétroaction biogéomorphologiques entre les plages et l'écologie de reproduction des tortues marines	289

3.Imbrications d'échelles spatio-temporelles et rétroaction sur les populations de tortues marines : quelles échelles pertinentes pour apprécier la qualité d'une plage pour la ponte ?	291
4. Mesures de conservation. Quelle stratégie locale entreprendre dans un contexte de changement climatique mondial ?	296
Conclusion & perspectives.....	301
Valorisation & activités pendant la thèse.....	307
Références	311
Liste des figures	345
Liste des tableaux	350
Table des matières	351
Annexes.....	358

Annexes

Annexe 1. Tableau des incertitudes pour chaque site d'étude et chaque image.

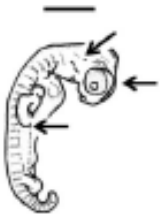
Plage	Période	Géoref.	Résolution	Numérisation	Total	NSM	LRR		
							Est	Centre	Ouest
Papani	2021	0,00	0,02	0,71	0,71	7,90	0,09	0,08	0,12
	2018	-	-	-	-				
	2016	0,00	0,50	1,24	1,34				
	2011	0,00	0,50	1,01	1,13				
	2008	0,00	0,50	1,66	1,74				
	1989	1,46	0,50	1,54	2,18				
	1969	-	-	-	-				
	1950	5,90	1,00	5,07	7,84				
Moya 1	2021	0,00	0,20	1,84	1,85	7,19	0,09	0,12	0,33
	2018	-	-	-	-				
	2016	0,00	0,50	2,98	3,02				
	2011	0,00	0,50	2,17	2,23				
	2008	0,00	0,50	2,66	2,71				
	1989	1,46	0,50	1,64	2,25				
	1969	-	-	-	-				
	1950	5,90	1,00	3,54	6,95				
Angalastara	2021	0,00	0,20	1,69	1,70	5,18	0,17	0,16	0,06
	2018	0,00	0,50	2,89	2,94				
	2016	0,00	0,50	2,28	2,33				
	2011	0,00	0,50	2,14	2,20				
	2008	0,00	0,50	1,76	1,83				
	1989	0,94	0,50	1,64	1,95				
	1969	1,29	0,50	1,65	2,15				
	1950	2,69	1,00	4,22	5,10				
Majicavo 3	2021	0,00	0,20	2,44	2,45	4,30	0,12	0,08	0,06
	2018	0,00	0,50	1,46	1,54				
	2016	0,00	0,50	2,08	2,14				
	2011	0,00	0,50	3,25	3,29				
	2008	0,00	0,50	3,86	3,89				
	1989	0,94	0,50	1,18	1,59				
	1969	1,29	0,50	3,00	3,30				
	1950	2,69	1,00	2,06	3,53				
Majicavo 4	2021	0,00	0,20	1,78	1,79	7,35	0,06	0,19	0,06
	2018	0,00	0,50	4,67	4,70				
	2016	0,00	0,50	3,34	3,38				
	2011	0,00	0,50	3,97	4,00				
	2008	0,00	0,50	2,42	2,47				
	1989	0,94	0,50	1,64	1,95				

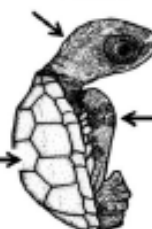
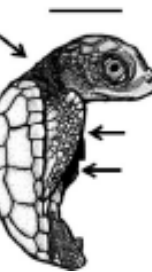
	1969	1,29	0,50	2,48	2,84				
	1950	2,69	1,00	4,87	5,65				
Saziley	2021	0,00	0,02	0,71	0,72	6,14	0,11	0,18	0,07
	2018	0,00	0,50	3,22	3,26				
	2016	0,00	0,50	1,80	1,86				
	2011	0,00	0,50	1,41	1,50				
	2008	0,00	0,50	3,09	3,13				
	1989	0,94	0,50	2,70	2,90				
	1969	1,29	0,50	3,75	4,00				
	1950	2,69	1,00	5,38	6,10				
Charifou 3	2021	0,00	0,20	1,63	1,64	4,75	0,09	0,05	0,09
	2018	0,00	0,50	4,16	4,19				
	2016	0,00	0,50	1,82	1,88				
	2011	0,00	0,50	1,61	1,68				
	2008	0,00	0,50	1,82	1,89				
	1989	1,65	0,50	1,25	2,12				
	1969	2,07	0,50	2,29	3,13				
	1950	3,56	1,00	2,48	4,45				
Charifou 1	2021	0,00	0,20	2,14	2,15	5,12	0,08	0,13	0,18
	2018	0,00	0,50	1,75	1,82				
	2016	0,00	0,50	4,01	4,05				
	2011	0,00	0,50	2,27	2,33				
	2008	0,00	0,50	2,20	2,26				
	1989	1,65	0,50	4,12	4,46				
	1969	2,07	0,50	5,62	6,01				
	1950	3,56	1,00	2,82	4,65				
Ngouja	2021	0,00	0,20	2,92	2,93	5,17	0,12	0,15	0,13
	2018	0,00	0,50	3,47	3,51				
	2016	0,00	0,50	1,65	1,73				
	2011	0,00	0,50	2,95	2,99				
	2008	0,00	0,50	3,72	3,75				
	1989	1,23	0,50	2,78	3,08				
	1969	1,65	0,50	3,00	3,46				
	1950	3,20	1,00	2,62	4,26				
Mstanga Gouéla	2021	0,00	0,20	3,71	3,72	6,03	0,11	0,11	0,10
	2018	0,00	0,50	3,12	3,16				
	2016	0,00	0,50	1,60	1,68				
	2011	0,00	0,50	3,34	3,38				
	2008	0,00	0,50	5,74	5,76				
	1989	1,23	0,50	3,36	3,62				
	1969	2,60	0,50	5,46	6,07				
	1950	3,20	1,00	3,37	4,75				

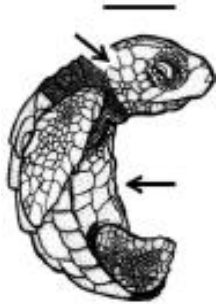
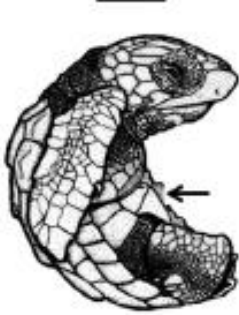
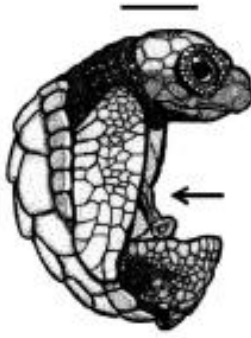
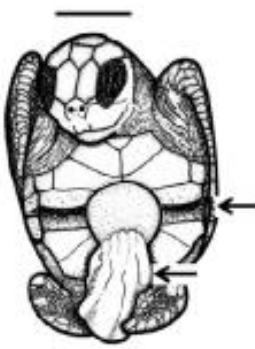
Annexe 2. Incertitudes des MNE et DoD de Grande Saziley et Papani.

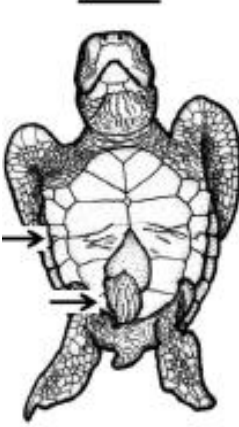
	MNE		DoD	
	Date	Erreur (m)	Date	Erreur (m)
Grande Saziley	Novembre 2020	0,02	Avril-Nov 2021	0,03
	Avril 2021	0,02	Juin-Avril 2021	0,04
	Juin 2021	0,03	Oct-Juin 2021	0,08
	Octobre 2021	0,08	Mars-Oct 2022	0,08
	Mars 2022	0,03	Juin-Mars 2022	0,05
	Juin 2022	0,04	Sept-Juin 2022	0,07
	Septembre 2022	0,06		
Papani	Avril 2021	0,06	Oct-Avril 2021	0,10
	Octobre 2021	0,08	Avril-Oct 2022	0,08
	Mars 2022	0,02	Sept-Avril 2022	0,12
	Septembre 2022	0,12		

Annexe 3. Fiche descriptive des stades embryonnaires à partir de la clef d'identification traduite de Miller et *al.* (2017).

Stade	Description	Illustration
18	35-40 paires de somites présentes ; les plaques digitales ne sont pas libres de la paroi du corps ; des lambeaux se sont développés sur les bords antérieurs de toutes les gauches pharyngiennes.	
19	Présence de 40 à 45 paires de somites ; les plaques digitales sont détachées de la paroi du corps et font saillie latéralement.	
20	Plaques digitales partiellement ou complètement tordues à plat contre la paroi du corps ; iris non pigmentée ; fentes pharyngiennes presque fermées	
21	L'iris est pigmentée le long de son bord postérieur ; le rudiment de la carapace est une crête sur la paroi latérale du corps et s'étend au-dessus de la base des membres ; les plaques digitales ne sont pas dentelées ; la plaque digitale n'est pas séparée du membre par une crête.	
22	Une crête distale définit la limite du membre à partir de la plaque digitale ; la crête marginale de la carapace est marquée par de petites et faibles dentelures ; les fentes pharyngiennes sont fermées.	

23	Le bord postérieur de la carapace est complet au moins par une crête basse ; le bord antérieur est incomplet ; les dentelures digitales présentes sont indiquées comme des crêtes et des sillons peu profonds.	
24	Le bord antérieur de la carapace est indiqué par au moins une crête basse traversant le cou ; le bord postérieur de la zone inframarginale est défini ; le bord antérieur ne l'est pas ; les scutelles de la carapace sont indiquées ; des taches de pigmentation peuvent apparaître sur la carapace ; les dentelures digitales sont présentes sous forme de crêtes et de rainures.	
25	Périphérie de la carapace complète antérieurement et postérieurement ; toutes les écailles se sont différenciées ; les écailles du corps et des nageoires sont indifférenciées ; des écailles de marquage peuvent être indiquées ; les dentelures digitales sont allongées ; un rudiment de griffe est présent.	
26	Les écailles de la carapace deviennent pigmentées ; les écailles de la tête, sauf au-dessus de l'oreille, et les papilles cutanées sont présentes ; toutes les écailles des nageoires sont présentes ; le dessus des écailles peut être pigmenté ; les écailles de marquage sont présentes.	
27	Écailles non pigmentées dans la région de l'oreille, sauf pigmentées chez l'épervier ; toutes les écailles des nageoires sont présentes et pigmentées ; le pli plastral transversal est indiqué comme une courbure perpendiculaire à l'axe du corps ; le volume du vitellus est supérieur à celui du spécimen.	

28	Les écailles de l'oreille sont pigmentées ; le pli plastral transversal forme un angle oblique entre les écailles abdominales et thoraciques ; le volume du spécimen est à peu près égal au volume du vitellus.	
29	Le pli plastral transversal forme un angle aigu ; les scutelles inframarginales forment un sillon ; la pigmentation et la morphologie de l'éclosion sont présentes ; le volume du spécimen est supérieur au volume du vitellus dans un rapport de 1,5 à 4:1.	
30	Masse vitelline restante recouverte d'une membrane pigmentée; scutelles inframarginales repliées près du plastron ; masse vitelline inférieure à la moitié du volume du spécimen non dépouillé.	
31a	Embryon piqué avec au moins les nageoires antérieures hors de la coquille de l'œuf. Embryon piqué ; la masse vitelline est en grande partie retirée dans l'abdomen ; le pli plastral transversal forme un angle aigu ; les membranes humides sont encore attachées ; le spécimen n'est pas prêt à émerger.	

31b	Embryon hors de la coquille d'œuf ; masse vitelline absente ; le pli plastronal transversal forme un angle oblique ou est presque absent ; toutes les membranes attachées semblent abrasées ; spécimen prêt à émerger	 A detailed black and white line drawing of a turtle embryo positioned inside its shell. The head is at the top, with its mouth slightly open. The front flippers are extended upwards and outwards. The hind flippers are also extended. The plastron (ventral shell) is visible, showing its segmented structure. Two arrows point to the plastron: one on the left side and one on the right side, indicating the transverse fold. A horizontal line is drawn above the head, likely representing a scale bar or a reference line.

Annexe 4. Tableau détaillant les techniques SIG utilisées pour extraire les données environnementales.

Les logiciels utilisés ont été Arcmap 10.8, Qgis 3.10.11, ET Geowizard 12, ImageJ et Rstudio 4.1.1.

Les fonctionnalités utilisées apparaissent en bleu.

Type	Variable	Description	Technique d'extraction
Végétation	Canopee	1 = sous la canopée/végétation 0 = espace totalement ouvert	La limite de végétation a été numérisée à l'aide du logiciel Qgis à partir des orthophotographies. À partir de la limite de végétation générée sur Qgis , un masque a été créé grâce à « <i>ligne to polygone</i> ». Ensuite, il a suffi de faire une « <i>recherche par localisation</i> » à partir de toutes activités de tortues vertes localisées et le masque. Par la suite, en utilisant la « <i>calculatrice de champ</i> », il suffit de former un nouveau champ et pour tous les points localisés sélectionnés sous le masque, coder en 1, signifiant ainsi qu'ils étaient donc sous la canopée. Le reste des points de localisation est codé en 0.
	Dist_veget	La distance du point de localisation de chaque activité de tortue verte à la limite de végétation continue sur le haut de plage.	À l'aide à l'aide de ET Geowizard , et l'outil « <i>Perpendiculars to polyline</i> », des lignes perpendiculaires à chaque point localisé d'activité de tortue verte jusqu'à la limite de végétation la plus proche ont été générées. La distance est automatiquement calculée avec cet outil. Le fichier de sortie est un shapefile, il suffit ensuite de l'ouvrir sur Arcmap ou Qgis pour l'exporter en csv. À la suite de cela, les comportements se trouvant sous la végétation, le champ canopée nous l'indiquant, les distances ont été transformées en négatives.

Végétation	Loca_veget	1 : Localisation des activités de tortues vertes en espace ouvert, hors végétation sur sol nu 2 : localisation des activités de tortues vertes sous la canopée, mais le sol est dénudé de végétation 3 : localisation des activités de tortues vertes sous la végétation type arbuste ou sol constitué de litière forestière/végétation basse	Tout d'abord, l'ensemble des activités de tortue verte codée en 0 dans le champ canopée, on était codé 1 ici directement. Puis sur Qgis, les activités de tortue verte localisées en espace fermé on était sélectionné un par un à partir des orthophotographies et par les connaissances du terrain. Ensuite, grâce à la l'outil « <i>calculatrice de champs</i> », le champ a été actualisé en codant 3 les activités de tortues vertes sélectionnées. Puis, par défaut, le reste des activités de tortues vertes est codé en 2.
	Recou_veget	Le pourcentage de recouvrement de la végétation au-dessus des nids étudiés.	Sur chaque point de localisation, un carré d'1m² a été numérisé à l'aide du logiciel Qgis. Une extraction à partir l'orthophotographie de mars 2022 de chaque carré a été effectuée à l'aide de l'outil « <i>découper un raster selon une couche de masque</i> » dans le menu raster. Ensuite, chaque image a été importée dans le logiciel imagej et transformée en nuance de gris grâce à l'outil « <i>8 bit</i> », dans le menu « <i>image</i> » puis « <i>type</i> ». À la suite de cela, il a suffi d'ouvrir l'outil « <i>thresholde</i> », dans le menu « <i>image</i> » puis « <i>adjust</i> ». Faire les ajustements nécessaires pour rendre compte au mieux de la couverture de végétation à analyser. Puis lancer l'opération. Ensuite pour obtenir le % de recouvrement, il suffit d'aller dans le menu « <i>analyze</i> » puis « <i>analyse particule</i> » et de sélectionner « <i>clear results</i> » et « <i>summarize</i> ».
Marée	Distance_maree	La distance à la laisse de mer relevée sur le terrain	Lors du suivi de fréquentation, la laisse de mer a été prise presque tous les matins à l'aide d'un GPS à main. Des données GPX ont été créées et ont été ensuite transformées en shape grâce à l'extension « <i>Outils GPS</i> » sur Qgis. Ensuite le fichier de suivi de fréquentation

			a été divisé par nuit de suivi puis transformé en shapefile. À la suite de cela, à l'aide de ET Geowizard , et l'outil « <i>Perpendiculars to polyline</i> », des lignes perpendiculaires à chaque ligne de marée en fonction du jour du suivi ont été générées et la distance a été calculée pour chaque activité de nidification, de manière automatique par le logiciel. Il a ensuite fallu exporter le fichier en csv sur Arcmap ou Qgis . Les activités de tortue se trouvant en dessous la ligne de marée ont été codées en négatif.
Marée	Distance_PMVE	Distance entre la ligne de PMVE et la localisation d'une activité de tortue verte.	L'altitude de PMVE a été relevée grâce aux données du SHOM. Ensuite, avec l'outil « <i>contour slit</i> » sur Arcmap , l'altitude de 1,921m a été générée automatiquement à partir de MNE. Avec ET Geowizard , et de l'outil « <i>Perpendiculars to polyline</i> » des lignes perpendiculaires à la ligne PMVE ont été générées et la distance a été calculée pour chaque activité de tortue verte. Pour les activités localisées sous la ligne PMVE, la distance a été transformée en négative comme pour la variable distance_veget.
Morphologie	Distance_front_recifal	La distance du comportement au front récifal	La limite du front récifal a été numérisée sur Qgis à partir de l'orthophotographie IGN 2020. A l'aide de ET Geowizard , et l'outil « <i>Perpendiculars to polyline</i> », des lignes perpendiculaires à la limite du front récifal ont été générées et la distance a été calculée.
	Pente_moy	La pente moyenne	Des transects perpendiculaires à limite de la plage jusqu'aux activités de tortue ont été générés avec ET Geowizard , et de l'outil « <i>Perpendiculars to polyline</i> ». Puis sur Arcmap , à l'aide de l'outil « <i>Add surface information</i> », la pente a été calculée à partir de MNE.

Morphologie	z	Altitude	L'altitude de chaque point localisé a été relevée grâce à l'outil « <i>add surface information</i> » sur Arcmap à partir de MNE.
	Z_max	L'altitude maximum entre les activités de tortues vertes et la limite de la plage, représentant le haut de la crête de la berme.	L'altitude maximum est calculée à partir des transects générés entre les activités de tortue et la limite de la plage, grâce à l'outil « <i>add surface information</i> » sur Arcmap en cochant la case zmax à partir de MNE.
	Berme	Donnée binaire sur la présence/absence d'une crête de berme entre le nid et la limite de la plage côté mer. 1 : berme 0 : pas de berme	Si le zmax est supérieur au z de l'activité de tortue, alors il y a présence d'une crête de berme.
	Distance_berme	La distance entre l'altitude maximum (crête de la berme) de la plage et la localisation des activités de tortues vertes.	L'objectif ici est de calculer la distance entre la berme et les activités de tortues vertes. Pour cela, il faut connaître la localisation de l'altitude maximum sur chaque transect, entre l'activité de tortue et la limite de plage. Pour ce faire, il faut d'abord créer un fichier avec les comportements ayant une berme pour gagner du temps en veillant à garder les ID dans les champs. Créer un fichier shapefile avec les points. Ensuite, à l'aide de ET Geowizard , et l'outil « <i>Create station points</i> », des points ont été créés tous les 1 mètre (pas possible de faire plus précis) sur ces transects. Un shapefile est créé et sur Arcmap , l'outil « <i>add surface information</i> » assigne l'altitude de chaque point à partir de MNE. À la suite de cela, le fichier a été

			exporté en csv, puis sur R, l'altitude maximum a été isolée pour chaque localité grâce au code suivant : <pre>tab <- test %>% group_by(ID) %>% slice_max(Z)</pre> <pre>write.csv2(x=tab, file="test_zmax.csv")</pre> Grâce au code, on obtient un fichier avec le XYZ de chaque altitude la plus haute de mon transect pour chaque localité en format csv. Nous avons désormais la localisation du zmax pour chaque localité, mais nous n'avons qu'un point et non une distance. Pour ce faire, il faut créer un fichier rassemblant les XY des données d'activité de tortue, et les XY des zmax associés à chaque comportement avec l'ID correspondant. Ensuite, lancer l'outil « <i>XY to line</i> » sur Arcmap qui générera un fichier shapefile/feature classe avec des transects faisant la connexion entre les points. La distance est automatiquement calculée ici.
Morphologie	Pente_berme	La pente moyenne à la crête de la berme	Il faut reprendre ici le fichier créé précédemment avec les transects entre les activités de tortues et les altitudes maximales. Puis sur Arcmap utiliser l'outil « <i>add surface information</i> » en cochant la case « <i>slope average</i> » à partir d'un MNE.
	Pente_max	La pente entre l'altitude maximum (crête de la berme) et la limite de plage	Des transects sont générés à partir des points zmax issus du travail effectué précédemment sur la variable distance_berme, jusqu'à la ligne de la limite de plage numérisée sur Qgis , sous ET Geowizard , et l'outil « <i>Perpendiculars to polyline</i> ». Ensuite, sur Arcmap l'outil avec « <i>add surface information</i> » a été utilisé en cochant la case « <i>slope average</i> » à partir d'un MNE.

Dynamique morphologie	Diff_z	Différence d'altitude	Une soustraction a été faite entre l'altitude des nids à la date la plus récente sur l'altitude de la date la plus ancienne à partir des MNE. Ou bien, on récolte la différence altitudinale à partir des DoDs sur Arcmap avec l'outil « <i>add surface information</i> ».
	Diff_zmax	Différence d'altitude maximale	Nous effectuons le même procédé que pour la variable diff_z, mais avec les données zmax.
	Diff_pente_moy	Différence de pente moyenne	Nous effectuons le même procédé que pour la variable diff_z, mais avec les données de pente_moy
	Diff_pente_max	Différence de pente maximale	Nous effectuons le même procédé que pour la variable diff_z, mais avec les données de pente_max
	Diff_dist_berme	Différence de distance à la berme	Nous effectuons le même procédé que pour la variable diff_z, mais avec les données de dist_berme

Résumé

Les tortues marines nichent sur les plages, des milieux exposés aux vagues et en évolution constante à de multiples échelles spatio-temporelles. La morphodynamique des plages peut influencer la nidification des femelles gravides et exposer les nids à l'érosion ou à l'inondation, des facteurs de mortalité qui tendent à devenir plus fréquents en raison de l'élévation du niveau marin et de l'urbanisation croissante des littoraux. Dans ce contexte, l'objectif de notre étude est d'améliorer notre compréhension et nos connaissances des interactions biogéomorphologiques entre les plages de nidification et l'écologie de reproduction des tortues marines et d'évaluer *in fine* la capacité des plages à assurer leur fonction de support pour la nidification. Notre étude s'est focalisée à Mayotte, un site important de reproduction des tortues vertes (*Chelonia mydas*) à l'échelle des îles de l'Ouest de l'Océan Indien. Les nids sont susceptibles d'être exposés à l'inondation en raison d'une élévation relative du niveau marin enregistrée sur l'île. Tout d'abord, nous avons étudié le système des plages de nidification à Mayotte et quantifié leur évolution sur plusieurs échelles temporelles. L'étude diachronique du trait de côte réalisée sur 10 sites a montré une stabilité relative ou un recul des plages depuis 1950, sans présenter des taux alarmants de perte d'habitat de ponte. La collecte de données topographiques et hydrodynamiques sur deux sites de nidification de l'île, Grande Saziley et Papani, a permis de mettre en évidence une rotation saisonnière et des mouvements transversaux des plages, en lien avec le schéma saisonnier des vents. La distribution des nids a été saisonnière sur Papani en raison de mouvements longitudinaux importants, exposant les nids à une forte érosion (~40% des nids entre 2021 et 2022). Pour mieux comprendre la distribution des nids et les facteurs de mortalité embryonnaire, nous avons réalisé un suivi de fréquentation des femelles en 2021 et 2022 sur Grande Saziley. Nos résultats ont démontré que les femelles nichent préférentiellement en haut de plage, aux altitudes élevées. Grâce au suivi de 30 nids, *via* la pose de capteurs de pression et de température, nous avons pu mettre en évidence que l'inondation a été le premier facteur de mortalité sur cette plage. À partir de modèles de prédiction du succès à l'émergence sur la plage, basés sur des techniques de *Machine Learning* et des SIG, nous pouvons estimer que 85% des femelles nicheraient néanmoins dans des zones propices au développement embryonnaire, et cela entre 2021 et 2022. Grande Saziley est une plage qui semble propice à la nidification et au développement embryonnaire tandis que Papani présente une exposition importante des nids à l'érosion. Toutefois, dans le contexte d'élévation du niveau marin généralisé, combinée à celle enregistrée sur l'île suite à la crise sismique, les études doivent se poursuivre pour évaluer les réponses morphologiques des plages. Notre étude a permis de mettre en évidence l'importance d'étudier la morphodynamique des plages de nidification et son influence sur le succès à l'éclosion et à l'émergence, et par conséquent sur l'évolution des populations de tortues vertes.

Mots clefs : Morphodynamique, Élévation du niveau marin, Plage de poche, Tortue verte, Nidification, Inondation des nids.

Abstract

Sea turtles nest on beaches, which are wave-exposed environments that are constantly changing over a wide range of space and time scales. Beach morphodynamics can affect the nesting of females and expose nests to erosion or flooding, mortality factors that are tending to become more frequent as a result of rising sea levels and increasing urbanization of coastlines. In this context, the aim of our study is to improve our understanding and knowledge of the biogeomorphological interactions between nesting beaches and the reproductive ecology of sea turtles and, ultimately, to assess the capacity of beaches to fulfil their function as a support for sea turtle nesting. Our study focused on Mayotte, a major breeding site for green turtles (*Chelonia mydas*) in the western Indian Ocean. The nests are likely to be exposed to flooding due to a relative rise in sea level recorded on the island. First, we studied the nesting beach system in Mayotte and quantified its evolution on several temporal scales. A diachronic study of the coastline at 10 sites showed a relative stability or retreat of the beaches since 1950, without showing alarming rates of loss of nesting habitat. The collection of topographical and hydrodynamic data at two of the island's nesting sites, Grande Saziley and Papani, revealed a seasonal rotation and transverse movements of the beaches, linked to seasonal wind patterns. The distribution of nests was seasonal on Papani due to significant longitudinal movements, exposing the nests to significant erosion (~40% of nests between 2021 and 2022). To gain a better understanding of nest distribution and embryonic mortality factors, we monitored female nest attendance in 2021 and 2022 on Grande Saziley. Our results showed that females prefer to nest at the upper beach, at higher elevation. By monitoring 30 nests using pressure and temperature sensors, we were able to show that flooding was the primary factor in mortality on this beach. Using predictive models of emergence success on the beach, based on Machine Learning techniques and GIS, we can estimate that 85% of females will nevertheless be nesting in areas suitable for embryonic development between 2021 and 2022. Grande Saziley is a beach that appears to be suitable for nesting and embryonic development, while Papani has a high exposure of nests to erosion. However, in the context of a general rise in sea level, combined with that recorded on the island, further studies are needed to assess the morphological responses of the beaches. Our study has highlighted the importance of studying the morphodynamics of nesting beaches and their influence on hatching and emergence success, and consequently on the evolution of green turtle populations.

Keywords : Morphodynamic, Sea level rise, Pocket beach, Green turtle, Nesting, Nest flooding.