

La région de la bifurcation de l'extension du Kuroshio : une zone pélagique de première importance pour les tortues caouannes juvéniles

Jeffrey Polovina ^{a,*}, Itaru Uchida ^b, George Balazs ^a, Evan A. Howell ^a,
Denise Parker ^c, Peter Dutton ^d

^a Pacific Islands Fisheries Science Center, NOAA, 2570 Dole Street, Honolulu, HI 96822-2396, USA

^b Port of Nagoya Public Aquarium, Minato-ku, Nagoya, Japan

^c Joint Institute for Marine and Atmospheric Research, University of Hawaii, Honolulu, HI, USA

^d Southwest Fisheries Science Center, NOAA, 8604 La Jolla Shores Dr., La Jolla, CA 92037, USA

Reçu le 14 mars 2005; approuvé le 7 janvier 2006

Publié en ligne le 3 mai 2006

Translated by Valérie Hassan on behalf of the Secretariat of the Pacific Community

Résumé

Le suivi par télémétrie satellitaire des déplacements de 43 tortues caouannes (*Caretta caretta*) juvéniles dans l'ouest du Pacifique Nord et les données océanographiques obtenues par télédétection satellitaire montrent que la région de la bifurcation de l'extension du Kuroshio (RBEK) est une des principales aires d'alimentation de l'espèce. En automne, en hiver et au printemps, périodes pendant lesquelles les eaux de l'extension du Kuroshio sont riches en chlorophylle de surface, les caouannes juvéniles évoluent dans les méandres du Kuroshio et dans les tourbillons anticycloniques (à cœur chaud) et cycloniques (à cœur froid) qui leur sont associés. Il leur arrive fréquemment de se fixer dans une zone particulière pendant plusieurs mois. En revanche, pendant l'été, les eaux de l'extension du Kuroshio se stratifient verticalement et la concentration en chlorophylle de surface est faible ; les tortues partent alors vers le nord, et peuvent aller jusque dans des zones éloignées de 600 km de l'axe principal de l'extension du Kuroshio, en suivant le front de chlorophylle de la zone de transition (FCZT).

Les caouannes nagent parfois contre les courants géostrophiques. Toutes effectuent des migrations saisonnières vers le nord ou le sud, en traversant le puissant flux zonal du Kuroshio. Dans la RBEK, les déplacements des tortues qui se dirigent vers l'ouest sont réduits de 50 pour cent par le courant, qui s'écoule dans la direction opposée, tandis que le déplacement zonal des tortues qui font route vers l'est s'accroît. Il semble par conséquent que les juvéniles, qui sont pourtant d'assez mauvais nageurs, ne se laissent pas pour autant dériver passivement au gré d'un puissant courant marin, mais sont en fait capables de se déplacer vers l'est, l'ouest, le nord et le sud, dans un habitat à la fois complexe et très dynamique.

Ces résultats montrent que les régions océaniques, et en particulier la RBEK, constituent une aire d'alimentation et un habitat d'importance majeure pour les tortues caouannes, espèce aujourd'hui menacée d'extinction. Les variations saisonnières et décadales de la productivité de la RBEK pourraient aussi avoir un impact important sur la dynamique des populations. Par ailleurs, les efforts axés sur la préservation des tortues caouannes devraient porter en priorité sur le recensement et l'atténuation des menaces qui pèsent actuellement sur la survie de l'espèce dans la RBEK.

Mots clés : tortue caouanne; front de chlorophylle de la zone de transition; région de la bifurcation de l'extension du Kuroshio; altimétrie satellitaire; aires de reproduction; courant géostrophique.

*Corresponding author. Tel.: +1 808 983 5390; fax: +1 808 983 2902.

E-mail address: Jeffrey.Polovina@noaa.gov (J. Polovina).

0967-0645/\$ -see front matter © 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

doi:10.1016/j.dsr2.2006.01.006

1. Introduction

Dans le Pacifique Nord, les populations de tortues caouannes (*Caretta caretta*), espèce menacée dont on connaît mal les caractéristiques écologiques et biologiques, ne cessent de s'appauvrir. Les seules plages de la région sur lesquelles les caouannes viennent pondre se trouvent toutes dans le sud du Japon. On sait que les juvéniles évoluent dans des habitats pélagiques, et que certains se déplacent même d'ouest en est à travers tout le Pacifique. En effet, des analyses ADN effectuées sur des tortues caouannes capturées au large des côtes de Basse-Californie (Mexique) ont permis d'établir que certaines d'entre elles avaient vu le jour sur des plages du sud du Japon (Bowen *et al.*, 1995). Le suivi par télémétrie satellitaire des déplacements de 26 caouannes juvéniles capturées et relâchées par des palangriers dans le Pacifique Nord central a montré que les caouannes juvéniles résident apparemment de manière prolongée dans les zones pélagiques du Pacifique Nord. Les juvéniles migrent fréquemment vers l'ouest, en direction de la ligne de changement de date, se déplacent de manière saisonnière vers le nord et le sud, dans une zone située entre 28° et 40° de latitude Nord, et chassent presque exclusivement dans la couche comprise entre la surface et une profondeur de 50 m (Polovina *et al.*, 2004, 2003). Ils se nourrissent principalement de *Janthina spp.*, *Carinara cithara*, *Vella vella*, *Lepas spp.*, *Planes spp.*, et *pyrosomas* (Parker *et al.*, 2005). Le front de chlorophylle de la zone de transition (FCZT), situé dans Pacifique Nord central, est apparemment une aire d'alimentation et de migration importante pour l'espèce (Polovina *et al.*, 2004). L'analyse des données de télédétection satellitaire relatives à la chlorophylle de surface montre que le FCZT s'étend sur l'ensemble du bassin. Il marque la limite entre, au sud, les eaux subtropicales chaudes stratifiées et pauvres en chlorophylle et, au nord, les eaux froides riches en chlorophylle qui se mélangent verticalement (Polovina *et al.*, 2004, 2001).

Nos précédents travaux de télémétrie satellitaire avaient porté pour l'essentiel sur la description des aires d'alimentation et de migration des caouannes juvéniles, qui s'étendent principalement à l'est de la ligne de changement de date, dans le Pacifique Nord central. La zone correspondant à l'extension du Kuroshio, bien que située à l'ouest de la ligne de changement de date, constitue cependant, aux plans physique et biologique, le principal habitat de l'espèce dans le Pacifique Nord; elle est d'ailleurs connue pour la forte énergie cinétique de ses méandres et sa grande productivité phytoplanctonique et zooplanctonique (Komatsu *et al.*, 2002, 2000; Qiu, 2001). Le présent article étudie, à partir de données de télémétrie satellitaire, le rôle de la région de l'extension du Kuroshio dans l'alimentation de tortues caouannes juvéniles réparties en deux groupes distincts : un premier groupe composé de 37 tortues caouannes âgées de 1 à 3 ans, élevées à l'aquarium du port de Nagoya et relâchées au large des côtes japonaises en avril 2003, novembre 2003, et avril 2004 ; et un second groupe de six caouannes juvéniles capturées et relâchées entre 2000 et 2003 par des palangriers dans le Pacifique Nord central, qui sont parties vers l'ouest, ont traversé la ligne de changement de date et ont atteint la région de l'extension du Kuroshio. Les données océanographiques satellitaires, en particulier les données altimétriques sur la hauteur de la surface de la mer, et les données sur la chlorophylle de surface tirées de l'observation de la couleur de l'océan ont servi à décrire les habitats de mésoéchelle qu'utilisent les tortues.

2. Données et méthodes

2.1 Données sur les tortues

Quarante-trois tortues caouannes ont été équipées d'émetteurs Argos, de type Telonics (Mesa, Arizona, États-Unis), modèles ST-18 (9), ST-19 (7) ou ST-24 (6), ou Wildlife Computers (Redmond, État de Washington, États-Unis), modèles SDR-T10 (2), SDR-T16 (6) ou SPOT3 (13), l'objectif étant d'enregistrer leur position en surface. Des observateurs embarqués à bord de bateaux de pêche ont fixé six de ces émetteurs sur des tortues capturées par des bateaux de pêche commerciale. Les 37 émetteurs restants ont été posés sur des juvéniles nés et élevés à l'aquarium du port de Nagoya et relâchés au large des côtes japonaises. Les 37 émetteurs ont été fixés solidement, et dans le respect des règles de sécurité, par une seule et même personne, avec un morceau de tissu en fibre de verre et de la résine polyester, conformément à la méthode préconisée par Balazs *et al.* (1996). Les émetteurs ont fonctionné selon les cycles suivants : 12 heures d'émission/48 heures d'arrêt; 6 heures d'émission/48 heures d'arrêt; 6 heures d'émission/42 heures d'arrêt; et 4 heures d'émission/44 heures d'arrêt. La durée des transmissions Argos allait de 25 à 597 jours. Elles ont été enregistrées entre mars 2000 et décembre 2004, soit un total de 5 710 jours de transmission. On ignore pourquoi les transmissions ont été interrompues, mais plusieurs explications sont envisageables : batteries épuisées, défaillance électronique, mortalité naturelle due à la prédation, ou perte de l'émetteur.

Le service Argos classe la plupart des positions relevées en fonction de leur degré de précision, du nombre et de la configuration des satellites et du nombre de transmissions reçues. Dans nos analyses, nous n'avons tenu compte que d'une seule position par jour, s'il en existait une. Dans les cas où une même tortue était localisée en plusieurs points dans une même journée par le système Argos, nous avons sélectionné la position la plus précise. Dans les cas où plusieurs positions « les plus précises » étaient enregistrées au cours d'une même journée, nous avons retenu celle relevée à l'heure la plus proche de midi. Le système Argos, à partir de l'ensemble de nos relevés quotidiens, a estimé que la distance entre les positions enregistrées et réelles des tortues était inférieure à 1 km dans 44,92 pour cent des cas et d'au moins 1 km dans 39,76 pour cent des cas. Dans les cas restants, soit 15,32 pour cent, les données disponibles n'étaient pas suffisantes pour que le système Argos puisse établir une classification. Toutefois, selon nos estimations, les positions relevées se situaient en fait à plusieurs kilomètres de la position réelle des tortues.

Les six tortues capturées et relâchées par des palangriers dans le Pacifique Nord central mesuraient entre 55,5 cm et 65,5 cm (longueur de carapace en leur milieu), et leurs émetteurs ont fonctionné pendant une période comprise entre 308 et 597 jours, soit une moyenne de 434 jours. Elles ont été relâchées séparément, en mars 2000 et en février, avril, septembre, octobre et novembre 2002, en divers points du Pacifique nord central. Les tortues élevées en écloserie et relâchées au Japon mesuraient entre 25,6 cm et 64,8 cm (longueur de carapace en leur milieu), et leurs émetteurs ont fonctionné pendant une période comprise entre 27 et 516 jours, soit une moyenne de 214 jours. Elles ont été relâchées en trois étapes, en avril 2003, novembre 2003 et avril 2004, vers 140,5° de longitude Est et 35° de latitude Nord, dans une zone pélagique située au large du Japon.

Les paramètres relatifs aux déplacements u (est-ouest) et v (nord-sud) des tortues ont été estimés sur l'ensemble du parcours de chaque individu, entre les différentes positions séquentielles relevées, en tenant compte de la distance en ligne droite et du temps écoulé entre les positions. Pour chaque parcours comprenant un nombre n de positions, nous avons estimé des paires $n-1$ de u et de v . La vitesse totale de déplacement a été estimée à $\sqrt{u^2 + v^2}$. Compte tenu de la distribution à queue épaisse des déplacements u et v et de la vitesse totale des tortues, nous avons calculé des valeurs médianes plutôt que des moyennes à partir de la distribution empirique des déplacements, afin d'établir une estimation de la population. Il importe de souligner que ces paramètres mesurent les déplacements nets des tortues, à savoir leurs déplacements en fonction de l'effet du courant et de leur vitesse. Les erreurs types inhérentes à l'estimation des valeurs médianes relatives aux paramètres de déplacement ont été calculées selon la méthode du *bootstrap*.

2.2 Données satellitaires

Les données sur la hauteur de la surface de la mer ont été cartographiées avec une résolution de 0,3° x 0,3°, et la réduction de l'erreur d'orbite (cartographie des anomalies de hauteur de mer) a été calculée à l'aide du logiciel Ssalto du Centre national d'études spatiales (CNES). Ces données altimétriques correspondent à la moyenne hebdomadaire des profils de niveau de la mer relevés le long du parcours des tortues, à partir des données pondérées enregistrées pendant les six semaines précédentes et cartographiées sur une projection de Mercator. Pour la période comprise entre octobre 1992 et juillet 2002, nous avons utilisé les données fournies par l'altimètre du satellite TOPEX/POSEIDON. Après juillet 2002, le satellite JASON-1 a été mis en service sur la même orbite que TOPEX/POSEIDON, et à compter de cette date, l'étude s'est appuyée sur les données fournies par JASON-1. Les données sur la moyenne à long terme de la hauteur dynamique de la surface de la mer sur 1000 m ont été tirées de l'Atlas de Levitus, publié en 1994 par le Centre national de données océanographiques des États-Unis (CNDO), et intégrées aux données sur les anomalies de hauteur de la surface de la mer, afin de calculer approximativement le géoïde et d'en tirer une hauteur « absolue » de la surface de la mer. Les courants géostrophiques ont été calculés à partir des données d'altimétrie satellitaire fournies par TOPEX/Poseidon et JASON-1, sur un cycle de sept jours et avec une résolution de 0,5° de latitude et de longitude (Polovina *et al.*, 1999).

Les données satellitaires sur la concentration en pigments chlorophylliens ont été recueillies à l'aide du spectromètre imageur à moyenne résolution (MODIS), le principal instrument embarqué à bord du satellite Aqua. Les valeurs relatives à la concentration chlorophyllienne de l'océan ont été calculées à partir des bandes de données brutes mesurées à l'aide de l'algorithme analogique SeaWiFS OC3 M (version 4 des données SeaWiFS). Ces données se présentent sous la forme d'un produit de niveau 3, d'une résolution de 4,89 km/pixel, sur une projection cylindrique équidistante. La productivité primaire de la zone comprise

entre la surface et la profondeur de la couche de mélange a été estimée sous forme de valeur intégrée sur la base des données MODIS, à l'aide du modèle Behrenfeld–Falkowski (Behrenfeld et Falkowski, 1997). Ces données se présentent sous la forme d'un produit de niveau 4, d'une résolution de 4,89 km/pixel, sur une projection cylindrique équidistante. Toutes les données MODIS sur la chlorophylle et la productivité primaire ont été obtenues du Goddard Distributed Active Archive Center (DAAC), qui relève de l'Administration nationale de l'aéronautique et de l'espace (NASA).

3. Résultats

3.1 Déplacement des tortues

Les six tortues caouannes relâchées dans le Pacifique Nord central se sont dirigées vers l'ouest et ont franchi la ligne de changement de date ; plusieurs d'entre elles ont atteint la longitude 160°Est (figure 1A). Les tortues relâchées au Japon ont mis le cap à l'est. Si la plupart sont restées à l'ouest de la ligne de changement de date, plusieurs d'entre elles ont poursuivi leur périple vers l'est et gagné la longitude 160°Ouest (figure 1B). Globalement, les tortues du Pacifique central et occidental sont restées dans une zone comprise entre 30° et 40° de latitude Nord (figures 1A et B). La distribution de la durée relative de résidence des tortues calculée sur la base du nombre total de transmissions quotidiennes par carré de 5° de côté pour chaque groupe de tortues considéré montre que les tortues relâchées au Japon sont restées majoritairement dans la région comprise entre approximativement 150° de longitude Est et la ligne de changement de date, tandis que celles relâchées dans le Pacifique central ont manifesté une nette préférence pour la zone qui s'étend entre 165° de longitude Est et la ligne de changement de date. (figure 2). Ce constat est particulièrement intéressant dans la mesure où toutes les tortues ont été relâchées soit à l'est, soit à l'ouest de ces régions (figure 1). La durée de résidence des tortues est donc apparemment plus élevée dans la partie est de l'extension du Kuroshio que dans la partie ouest ou dans la zone située à l'est de la ligne de changement de date, ce qui tend fortement à indiquer que la région constitue une aire d'alimentation d'importance majeure pour les caouannes juvéniles (figure 2).

3.2 La RBEK

Du point de vue océanographique, la région de la bifurcation de l'extension du Kuroshio (RBEK) correspond à la zone qui s'étend entre approximativement 155° de longitude Est et la partie de la ligne de changement de date comprise entre 30° et 40° de latitude Nord (Qiu, 2001). L'extension du Kuroshio s'écarte des côtes japonaises à environ 35° de latitude Nord et s'écoule zonalement vers l'est, jusqu'à ce que le courant rencontre le massif de Shatsky, un plateau sous-marin profond situé à environ 155° de longitude Est. Il se divise alors en deux branches : la branche principale s'incurve légèrement vers le sud, tandis que la branche auxiliaire s'oriente au nord (figure 3A). La branche nord est appelée Front de la bifurcation du Kuroshio et se situe juste au sud de la limite subarctique (Yasuda, 2003). Au plan biologique, l'importance de la région de la bifurcation du Kuroshio tient aux méandres très étendus et aux tourbillons d'échelle moyenne qui se forment dans l'extension du Kuroshio, comme en témoignent les relevés mensuels de la hauteur de la surface de la mer (figures 3B et C). À l'ouest d'une limite située à environ 150° de longitude Est, les courbes de la hauteur de la surface de la mer sont très concentrées, ce qui signale la puissance de l'étroit flux zonal de l'extension du Kuroshio, alors qu'à l'est de la ligne de changement de date, les courbes sont beaucoup plus espacées, ce qui montre que le courant du Pacifique Nord est à la fois très large et de très faible puissance (figures 3B et C). Dans la RBEK, les courbes de la hauteur de la surface de la mer présentent de nombreuses boucles qui indiquent la présence de tourbillons et de méandres d'échelle moyenne (figures 3B et C). Outre son dynamisme physique, la région se distingue aussi par sa forte productivité primaire. L'estimation de la productivité primaire intégrée sur la profondeur montre que la RBEK est une des régions du Pacifique Nord où la productivité primaire est la plus élevée. (figure 4). On observe cependant d'importantes variations saisonnières. Ainsi, au cours des premier et deuxième trimestres de 2003, c'est généralement dans la zone comprise entre 30° et 40° de latitude Nord que la productivité primaire de la RBEK a été la plus élevée, alors qu'au troisième trimestre de 2003, le niveau de productivité primaire le plus élevé a été enregistré plus au nord, dans une zone située au-delà des 40° de latitude Nord (figure 4).

3.3 Dynamique saisonnière

La distribution latitudinale trimestrielle des tortues relâchées au Japon et dans le Pacifique Nord central a été reportée sur une carte sur laquelle on a superposé les courbes correspondant à la vitesse du courant

géostrophique et à la chlorophylle de surface aux diverses latitudes considérées (données moyennées sur l'ensemble de la zone comprise entre 150° et 180° de longitude Est, figures 5 et 6). L'extension du Kuroshio et le FCZT étant généralement orientés le long d'un axe est-ouest, nous avons également examiné les positions longitudinales des tortues par rapport à ces deux phénomènes sur l'ensemble de la RBEK. Le pic observé sur la courbe de vitesse du courant géostrophique correspond à la partie centrale de l'extension du Kuroshio (figures 5 et 6). Le fort gradient de la courbe relative à la chlorophylle de surface correspond à la latitude du FCZT (figures 5 et 6). Au cours du premier trimestre de l'année, les tortues relâchées au Japon se trouvaient entre 33° et 36° de latitude Nord, à savoir au centre de la branche de l'extension du Kuroshio qui s'écoule vers l'est et où le courant est le plus fort. C'est aussi dans cette zone que la concentration en chlorophylle de surface est supérieure à 0,2 mg/m³ (figure 5A). Pendant le deuxième trimestre, les tortues sont allées plus au nord, sans pour autant quitter la branche principale de l'extension du Kuroshio. Les faibles niveaux de chlorophylle de surface relevés à 30° de latitude Nord sont révélateurs de la stratification verticale des couches d'eau (figure 5B). Au cours du troisième trimestre, les tortues ont été localisées encore plus au nord, principalement entre 37° et 42° de latitude Nord, au nord de la branche principale de l'extension du Kuroshio mais à la limite du fort gradient de chlorophylle de surface qui correspond au FCZT (figure 5C). Enfin, au quatrième trimestre, les tortues ont été repérées au sud de la zone où elles avaient été localisées au cours du précédent trimestre, le long du flanc nord de l'extension du Kuroshio, suivant ainsi le FCZT (figure 5D).

Les tortues capturées dans le Pacifique central se trouvaient, pendant le premier trimestre, sur le flanc sud de la branche principale de l'extension du Kuroshio, mais toujours dans une zone où la concentration en chlorophylle de surface était supérieure à 0,2 mg/m³ (figure 6A). Au cours du deuxième trimestre, les tortues se trouvaient dans la branche principale de l'extension du Kuroshio orientée vers l'est, le long du FCZT (figure 6B). C'est pendant le troisième trimestre qu'elles ont été aperçues le plus au nord, entre la branche principale de l'extension du Kuroshio et le FCZT (figure 6C). Enfin, au cours du quatrième trimestre, les tortues ont regagné l'extension du Kuroshio, au sud de la zone où elles avaient séjourné pendant le trimestre précédent, dans des eaux où les niveaux de chlorophylle de surface étaient supérieurs à 0,2 mg/m³ (figure 6D). Ces observations indiquent que les tortues qui migrent vers l'est et celles qui mettent le cap à l'ouest présentent la même dynamique saisonnière : elles se fixent dans l'extension du Kuroshio lorsque les niveaux de chlorophylle de surface sont élevés, à savoir en automne, en hiver et au printemps, puis font route vers le nord en suivant le FCZT dès qu'arrive l'été, période pendant laquelle la concentration en chlorophylle de surface de l'extension du Kuroshio diminue (figures 5 et 6). Dans la figure 7, nous avons superposé les données concernant la position de certaines des tortues relâchées au Japon et les courbes relatives aux courants géostrophiques et aux niveaux de chlorophylle de surface. On constate qu'en septembre, période pendant laquelle les eaux de l'extension du Kuroshio se stratifient et sont moins riches en chlorophylle de surface, les tortues se trouvaient le long du FCZT, au nord de l'extension du Kuroshio. À l'inverse, en mars, les caouannes se sont rapprochées des tourbillons et des méandres de l'extension du Kuroshio, qui sont plus riches en chlorophylle de surface (figure 7).

3.4 Dynamique à moyenne échelle

Les tortues effectuent fréquemment des rotations dans le sens des aiguilles d'une montre. Si l'on superpose leurs parcours et les courants géostrophiques, on constate généralement que les tortues se déplacent en suivant le périmètre des tourbillons anticycloniques à cœur chaud. À titre d'exemple, de la mi-octobre 2003 au début de janvier 2004, une tortue caouanne a effectué trois rotations autour d'un tourbillon anticyclonique enchâssé dans un des méandres de l'extension du Kuroshio (figures 8A-D). La tortue s'est déplacée dans le sens des aiguilles d'une montre en suivant le contour du tourbillon, au gré des courants dominants. À la mi-novembre, elle a été entraînée loin du tourbillon. Elle a cependant réussi à traverser le courant orienté à l'est qui l'avait éloignée de sa position initiale et a regagné le bord du tourbillon (figure 8B).

Nous avons également observé que les tortues se déplaçaient aussi dans le sens contraire des aiguilles d'une montre, le plus souvent lorsqu'elles suivent le périmètre d'un tourbillon cyclonique. Ainsi, de la mi-janvier à la fin du mois d'avril 2001, une tortue caouanne s'est accolée à un tourbillon cyclonique (à cœur froid) qui s'était formé en janvier (figure 9A) dans un des méandres du sud de l'extension du Kuroshio (figures 9A-D). Le méandre s'est formé en janvier, puis s'est étendu vers le sud en février, et a évolué en tourbillon cyclonique au cours des mois de mars et d'avril (figures 9B-D). En janvier et février, la tortue a commencé à suivre le contour du méandre (figures 9A et B), puis s'est fixée sur le bord sud du méandre pendant les mois de mars et d'avril (figures 9C, D). Par la suite, elle a apparemment été écartée du méandre par le courant

orienté à l'est, mais a réussi à s'en dégager avant de repartir vers l'ouest pour regagner sa position initiale (figures 9B et D). Dans d'autres cas, on n'observe pas de déplacement circulaire prolongé, mais plutôt une concentration assez nette des déplacements dans une zone restreinte située à l'intérieur d'un des méandres de l'extension du Kuroshio. Ainsi, la figure 10 retrace l'itinéraire d'une tortue qui s'est déplacée pendant trois mois à la fois vers l'est et vers l'ouest, en restant dans l'extension du Kuroshio, qui s'écoule vers l'est. En juillet, elle s'est laissée porter par le courant et a suivi le périmètre d'un tourbillon anti-cyclonique (figure 10A). En août, elle est repartie vers l'ouest, en nageant à contre-courant (figure 10B). En septembre, la tortue a mis le cap à l'est en suivant le courant, puis a fait demi-tour sur le flanc nord du courant avant de regagner une zone proche de la position qu'elle occupait au début du mois (figure 10C). En octobre, elle a poursuivi sa route vers l'ouest contre le courant contraire, qu'elle a réussi à franchir (figure 10D). En conclusion, la tortue s'est apparemment déplacée tantôt vers l'ouest contre le courant, tantôt vers l'est, dans le sens du courant (figure 10).

3.5 Vitesses de déplacement des tortues

Les données relatives à la vitesse annuelle médiane u (déplacements est-ouest) des tortues par région et zone de lâcher indiquent que les individus partis du Japon se sont déplacés vers l'est (valeur u positive) à raison de 10,2 cm/seconde une fois dans la RBK, et de 7,5 cm/seconde à l'est de la ligne de changement de date (tableau 1). Les tortues relâchées dans le Pacifique Nord central ont fait route vers l'ouest (valeur u négative), à une vitesse annuelle médiane u estimée à -6,7 cm/seconde dans la RBK, et à -14,8 cm/seconde à l'est de la ligne de changement de date (tableau 1). La composante annuelle médiane v (déplacements nord-sud) est relativement négligeable dans la mesure où il s'agit d'une estimation annuelle ; elle est en outre compensée par les déplacements saisonniers nord-sud (tableau 1), sauf dans le cas de la valeur v relative aux tortues parties du Japon pour arriver dans la zone située à l'est de la ligne de changement de date, qui ne couvre qu'une partie de l'année (tableau 1). Les valeurs annuelles médianes u et v mesurent les déplacements annuels orientés dans une direction précise, mais pas nécessairement la vitesse de déplacement des tortues, puisque les valeurs positives et négatives s'équilibrent. Cela étant, le calcul de la vitesse totale de déplacement des tortues montre que les tortues se déplacent en fait avec plus de vigueur que les valeurs médianes ne le laissent supposer. La vitesse médiane des tortues parties du Japon était de 24 cm/seconde à l'est de la ligne de changement de date et de 28 cm/seconde dans la RBK. La vitesse médiane des individus relâchés dans le Pacifique Nord central était de 25 cm/seconde à l'est de la ligne de changement de date et de 32 cm/seconde dans la RBK (tableau 1).

4. Débat

Lorsque les tortues caouannes âgées de 1 à 3 ans nées et élevées en captivité ont été relâchées dans l'extension du Kuroshio, nous ignorions si elles s'adaptent à la haute mer. Or, tout indique qu'elles se sont rapidement habituées à leur nouvel environnement et se sont comportées comme les tortues capturées en milieu naturel. Les émetteurs des tortues relâchées au Japon ont fonctionné pendant une période allant de 27 à 516 jours, soit une moyenne de 214 jours, ce qui est très proche des résultats obtenus pour les 35 individus capturés et relâchés dans le Pacifique Nord central depuis 1997 (entre 60 et 597 jours de transmission, soit une moyenne de 237 jours). Ces similitudes donnent à penser que les taux de mortalité naturelle des deux groupes sont également comparables. S'agissant des distances parcourues, les individus relâchés au Japon ont parcouru entre 796 km et 11 957 km, soit une moyenne de 6 919 km, et les 35 tortues capturées et relâchées dans le Pacifique Nord central ont couvert une distance comprise entre 789 km et 17 268 km, soit une moyenne de 4 511 km. Ces chiffres indiquent que les caouannes parties du Japon ont été aussi actives et mobiles que celles du Pacifique central. De même, les figures 5 et 6 montrent que les déplacements saisonniers nord-sud des deux groupes dans la RBK sont comparables. On peut donc raisonnablement en conclure que les comportements observés chez les tortues caouannes élevées en captivité sont représentatifs du comportement des caouannes juvéniles sauvages.

Cette campagne de suivi télémétrique a notamment permis de comprendre que la RBK est une région d'importance majeure pour les tortues caouannes juvéniles, qui s'y regroupent et s'y fixent. Les tortues parties du Japon ont rapidement traversé la partie occidentale de l'extension du Kuroshio et sont restées plus longtemps dans la partie orientale du Kuroshio, qui correspond à la RBK. Les tortues relâchées dans le Pacifique Nord se sont également établies de manière prolongée dans l'est de la RBK, ce qui fait de la région une zone où la densité des populations de caouannes juvéniles est relativement élevée et où l'espèce est présente en abondance.

Cette densité relativement forte de tortues caouannes juvéniles tient très probablement à l'abondance et à la concentration des espèces fourrage dont elles se nourrissent. Cette abondance est sans doute attribuable à la productivité primaire élevée et aux caractéristiques physiques dynamiques de la région (tourbillons, méandres), qui favorisent la concentration de la productivité et contribuent ainsi au développement des réseaux alimentaires. À titre d'exemple, certains chercheurs ont mis en évidence le lien entre la forte productivité primaire observée dans les tourbillons cycloniques de l'extension du Kuroshio et la productivité secondaire de la région (Kimura, 2000). De même, les études sur l'alimentation des tortues caouannes montrent que quatre des cinq espèces dont elles se nourrissent le plus souvent sont des espèces neustoniques qui se concentrent généralement dans des zones de forte convergence de surface (Parker *et al.*, 2005). Par ailleurs, la migration saisonnière des tortues vers le nord observée au cours du troisième trimestre de l'année, période pendant laquelle l'extension du Kuroshio est moins riche en chlorophylle de surface, tend à indiquer que les tourbillons et les méandres du Kuroshio ne suffisent pas à créer les réseaux alimentaires nécessaires à la survie des tortues caouannes, qui chassent dans les couches peu profondes, et que l'apport en chlorophylle est tout aussi essentiel à la création de conditions propices au développement des populations d'espèces fourrage que ciblent les tortues caouannes. Au cours du troisième trimestre, les tortues se sont établies dans le FCZT, dont les caractéristiques physiques sont légèrement différentes. Dans le Pacifique Nord central, le FCZT semble se présenter sous la forme d'un front convergent où les eaux denses et froides du nord descendent sous les eaux légères et plus chaudes du sud. Le FCZT constitue un habitat de première importance pour les tortues caouannes (Polovina *et al.*, 2004). Dans la RBEK, la branche nord de l'extension du Kuroshio et le FCTZ semblent se recouper fréquemment pendant le troisième trimestre, phénomène qui pourrait être à l'origine de forçages supplémentaires. Dans la partie du Pacifique Nord central située à l'est de la ligne de changement de date, les tortues suivent généralement le FCZT, quelle que soit la saison, tandis que dans la RBEK, elles s'établissent dans les eaux de l'extension du Kuroshio, au nord du FCZT, pendant les mois d'hiver, ce qui semble indiquer que l'interaction extension du Kuroshio/eaux riches en chlorophylle de surface contribue davantage à la productivité de l'habitat que le FCZT à lui seul.

La RBEK est aussi un habitat important pour nombre d'autres espèces. Ainsi, lorsque les anchois et les sardines pondent le long de la côte Pacifique du Japon, leurs larves sont transportées vers l'est par l'extension du Kuroshio et se fixent dans la zone du massif de Shatsky, qui constitue une importante aire de reproduction, en particulier pendant les périodes où les stocks sont très abondants (Komatsu *et al.*, 2002). L'analyse des déplacements de thons rouges juvéniles équipés de marques enregistrées a montré qu'ils occupent eux aussi la RBEK et qu'à l'instar des tortues caouannes, ils mettent à profit l'extension du Kuroshio et les phénomènes associés pendant l'automne, l'hiver et le printemps avant de faire route vers le nord et le FCZT à l'arrivée de l'été (Inagake *et al.*, 2001). La partie orientale de la RBEK abrite la chaîne des monts sous-marins de l'Empereur, qui constitue depuis toujours une aire d'alimentation d'importance majeure pour les thonidés et d'autres espèces pélagiques, et un site de pêche traditionnel pour les chalutiers ciblant des espèces pélagiques comme la tête casquée pélagique et le béryx (Uchida *et al.*, 1986).

À moyenne échelle, les tortues caouannes utilisent toute une série de phénomènes, comme les tourbillons cycloniques et anticycloniques ou les méandres du Kuroshio. Ainsi, il n'est pas étonnant que les tortues se déplacent en suivant le pourtour des tourbillons cycloniques à cœur froid, puisque des remontées d'eau et des convergences se forment respectivement au centre et à la marge des tourbillons, et que les convergences entraînent une concentration de poissons fourrage. En revanche, le fait que les tortues évoluent parfois à la périphérie des tourbillons anticycloniques à cœur chaud est plus surprenant, dans la mesure où c'est sur le pourtour de ces tourbillons que se forment les remontées d'eau, alors que la convergence se produit en leur centre. Ce comportement pourrait être lié au fait que les proies évoluant sous la surface se concentrent dans les couches peu profondes du bord du tourbillon, où les tortues, qui ne chassent qu'à de faibles profondeurs, peuvent plus facilement les capturer. Ainsi, on a vu que dans les tourbillons cycloniques et les méandres du Kuroshio, les tortues n'hésitent pas à nager à contre-courant, sans doute pour trouver de quoi se nourrir. On peut donc en conclure que les quantités accrues de poissons fourrages que le courant transporte jusqu'aux tortues justifient les efforts supplémentaires qu'elles doivent fournir pour se déplacer à contre-courant.

Les estimations relatives aux déplacements des tortues ont permis d'en savoir plus sur la façon dont leur comportement se modifie dans la RBEK. Une fois dans la RBEK, les tortues relâchées dans le Pacifique Nord central se déplacent vers l'ouest à raison d'environ - 7 cm/seconde, contre environ - 15 cm/seconde pour celles qui restent à l'est de la ligne de changement de date. Selon nous, la diminution de la distance parcourue vers l'ouest tient à la fois à la puissance de l'extension du Kuroshio (qui s'écoule vers l'est) et à

une modification du comportement des tortues, qui cessent de suivre une direction précise vers l'ouest et commencent à effectuer des déplacements circulaires plus aléatoires, en utilisant les phénomènes d'échelle moyenne précédemment décrits pour trouver de quoi se nourrir. Les tortues relâchées au Japon se sont déplacées vers l'est à raison de 10 cm/seconde dans la RBEK et de 8 cm/seconde pour celles qui ont atteint la zone qui s'étend à l'est de la ligne de changement de date. L'écart est faible, dans la mesure où les tortues qui font route vers l'est se déplacent à des vitesses importantes dans l'extension du Kuroshio. On peut donc supposer que les tortues parties du Japon qui ont mis le cap à l'ouest n'ont pas optimisé leurs déplacements vers l'ouest mais ont largement mis à profit les phénomènes d'échelle moyenne, ce qui explique la lenteur relative de leurs déplacements vers l'est. On peut y voir une preuve supplémentaire de l'importance de la RBEK en tant qu'aire d'alimentation des tortues. Les vitesses médianes totales des tortues étaient comprises entre 24 cm et 32 cm/seconde, soit une vitesse comparable à la vitesse totale de déplacement des tortues caouannes du Pacifique Nord central, estimée à 33 cm/seconde (Polovina *et al.*, 2000). Il est intéressant de noter que c'est dans la RBEK que l'on a relevé les vitesses totales de déplacement les plus élevées dans les deux groupes considérés, sans doute du fait de l'interaction positive entre la vitesse de déplacement des tortues et les puissants courants d'échelle moyenne qui traversent la région. Il est difficile de dire si les tortues caouannes juvéniles se contentent de se laisser porter par les courants où si elles sont capables de nager contre les courants qui s'écoulent dans le sens opposé, et les avis divergent en la matière (Bolten, 2003). Nos travaux montrent que, dans certains cas, et notamment lorsqu'elles se déplacent en suivant le pourtour d'un tourbillon anticyclonique ou font route vers l'est dans un des méandres de l'extension du Kuroshio, les tortues suivent effectivement les courants dominants. Cela étant, nous avons également constaté que, dans de nombreux cas, loin de se laisser dériver passivement au gré des courants, elles parviennent à traverser, à contourner et parfois à nager contre le courant dominant.

5. Conclusions

On a longtemps pensé que les régions océaniques du Pacifique Nord central servaient principalement de voies migratoires aux tortues caouannes juvéniles qui cherchent à rejoindre les habitats côtiers de Basse-Californie (Mexique) dans lesquels elles se reproduisent. Nos travaux montrent que la RBEK constitue aussi un habitat d'importance majeure pour les caouannes juvéniles venues des côtes japonaises et des habitats océaniques du Pacifique Nord central et oriental. Par ailleurs, nous apportons la preuve que les caouannes juvéniles ne se contentent pas de traverser les zones pélagiques et qu'elles passent en fait plusieurs années en haute mer, en particulier dans la RBEK. Il se peut même qu'un grand nombre d'entre elles restent en milieu pélagique, et notamment dans la RBEK, jusqu'à ce qu'elles atteignent l'âge adulte, sans jamais aller jusqu'aux côtes du Pacifique Nord oriental. Toutefois, les techniques actuelles de télémétrie satellitaire ne permettent pas de l'affirmer avec certitude, d'autant que la phase juvénile chez les tortues caouannes dure au moins dix ans.

La RBEK est une importante zone de pêche pélagique exploitée par les flottilles de nombreuses nations. Pourtant, les interactions entre les engins de pêche et les tortues caouannes dans la RBEK n'ont guère été étudiées. Compte tenu de la prise de conscience récente de l'importance de la région pour les tortues caouannes, l'étude de ces interactions revêt désormais un caractère prioritaire du point de vue de la préservation de l'espèce. Par ailleurs, les variations interannuelles et décadales de la productivité d'une région aussi dynamique que la RBEK sont probablement considérables et pourraient influencer fortement sur la dynamique des populations de tortues caouannes.

Remerciements

Nous remercions les observateurs du programme d'observation du Service national des pêches maritimes (États-Unis d'Amérique), qui ont posé les émetteurs sur les tortues du Pacifique Nord central, ainsi que Masanori Kurita, Tomomi Saito et les employés de l'aquarium du Port de Nagoya, qui se sont occupés des tortues élevées en captivité et ont participé aux lâchers. George Balazs a assuré la coordination de toutes les opérations de pose des émetteurs et de lâcher des tortues élevées en captivité, avec l'aide de Marc Rice, de la Hawaii Preparatory Academy. Nos discussions avec Don Kobayashi nous ont également été très utiles et nous tenons à le remercier de son concours. Enfin, nous remercions la société Taiyo Ferry Co. d'avoir mis à notre disposition les navires Ishikari et Kitakami qui nous ont permis de relâcher les tortues en toute sécurité au large des côtes du Japon.

Les données MODIS sur la couleur de l'océan et la productivité primaire utilisées aux fins de cette étude ont

été recueillies dans le cadre du projet MODIS, dirigé par le Goddard Space Flight Center. Elles ont été obtenues du Goddard Distributed Active Archive Center (DAAC), qui relève de l'Administration nationale de l'aéronautique et de l'espace (NASA). Nous remercions Lucas Moxey du programme Coastwatch de la NOAA (Pacific Islands Fisheries Science Center - PIFSC), qui nous a aidés à obtenir les données MODIS sur la productivité primaire. Les données altimétriques que nous avons utilisées ont été recueillies dans le cadre du programme Ssalto et obtenues de Collecte Localisation Satellite (CLS), une des filiales du Centre national d'études spatiales (CNES).

Bibliographie

- Balazs, G.H., Miya, R.K., Beavers, S.C., 1996. Procedures to attach a satellite transmitter to the carapace of an adult green turtle, *Chelonia mydas*. In: Keinath, J.A., Barnard, D.E., Musick, J.A., Bell, B.A., et al. (Eds.), Proceedings of the 15th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. US Department Commer., NOAA Tech. Memo. NOAA-TMNMFS-SWFSC-387, pp. 21–26.
- Behrenfeld, M.J., Falkowski, P.G., 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography* 42 (1), 1–20.
- Bolten, A., 2003. Active swimmers-passive drifters: the oceanic juvenile stage of loggerheads in the Atlantic system. In: Bolten, A., Witherington, B.E. (Eds.), *Loggerhead Sea Turtles*. Smithsonian Institution, Washington, DC, pp. 63–78.
- Bowen, B.W., Abreu Grobois, F.A., Balazs, G.H., Kamezaki, N., Limpus, C.J., Ferl, R.J., 1995. Trans-Pacific migration of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92, 3731–3734.
- Inagake, D., Yamada, H., Segawa, K., Okazaki, M., Nitta, A., Itoh, T., 2001. Migration of young bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, Temminck et Schlegel, through archival tagging experiments and its relation with oceanographic conditions in the western North Pacific. *Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries* 38, 37–52.
- Kimura, S., Nakata, H., Okazaki, Y., 2000. Biological production in meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Extension. *ICES Journal of Marine Science* 57, 133–142.
- Komatsu, T., Sugimoto, T., Isida, K., Mishra, P., Miura, T., 2002. Importance of the Shatsky Rise area in the Kuroshio Extension as an offshore nursery ground for Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and sardine (*Sardinops melanostictus*). *Fisheries Oceanography* 11 (6), 354–360.
- Polovina, J.J., Kleiber, P., Kobayashi, D.R., 1999. Application of TOPEX/Poseidon satellite altimetry to simulate transport dynamics of larvae of spiny lobster, *Panulirus marginatus*, in the Northwestern Hawaiian Islands, 1993–1996. *Fishery Bulletin* 97, 132–143.
- Polovina, J.J., Kobayashi, D.R., Ellis, D.M., Seki, M.P., Balazs, G.H., 2000. Turtles on the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts in the central North Pacific, 1997–1998. *Fisheries Oceanography* 9, 71–82.
- Polovina, J.J., Howell, E., Kobayashi, D.R., Seki, M.P., 2001. The Transition Zone Chlorophyll Front, a dynamic global feature defining migration and forage habitat for marine resources. *Progress in Oceanography* 49 (1–4), 469–483.
- Polovina, J.J., Howell, E.A., Parker, D.M., Balazs, G.H., 2003. Dive-depth distribution of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean: might deep longline sets catch fewer turtles? *Fishery Bulletin* 101(1), 189–193.
- Polovina, J.J., Balazs, G.H., Howell, E.A., Parker, D.M., Seki, M.P., Dutton, P.H., 2004. Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography* 13 (1), 36–51.

- Parker, D.M., Cooke, W.J., Balazs, G.H., 2005. Diet of oceanic loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the central North Pacific. *Fishery Bulletin* 103, 142–152.
- Qiu, B., 2001. Kuroshio and Oyashio Currents. In: *Encyclopedia of Ocean Science*. Academic Press, New York, pp. 1413–1425.
- Uchida, R., Hayasi, S., Boehlert, G.W. (Eds.), 1986. Environment and resources of seamounts in the North Pacific. NOAA Technical Report 43, 105pp.
- Yasuda, I., 2003. Hydrographic structure and variability in the Kuroshio–Oyashio transition area. *Journal of Oceanography* 59, 389–402.

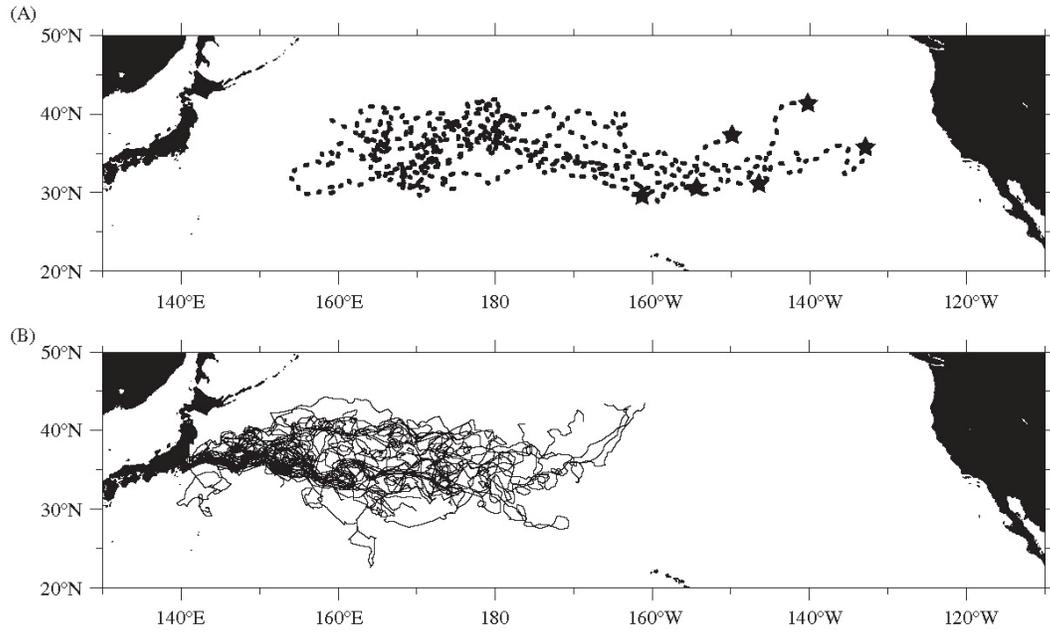


Fig. 1. Track lines of: (A) six juvenile loggerhead turtles caught and released at sea in 2000, 2002, and 2003. Stars indicate release positions. (B) Thirty seven juvenile turtles raised in captivity and released off the Japanese coast. Track lines based on the best available daily Argos reported positions.

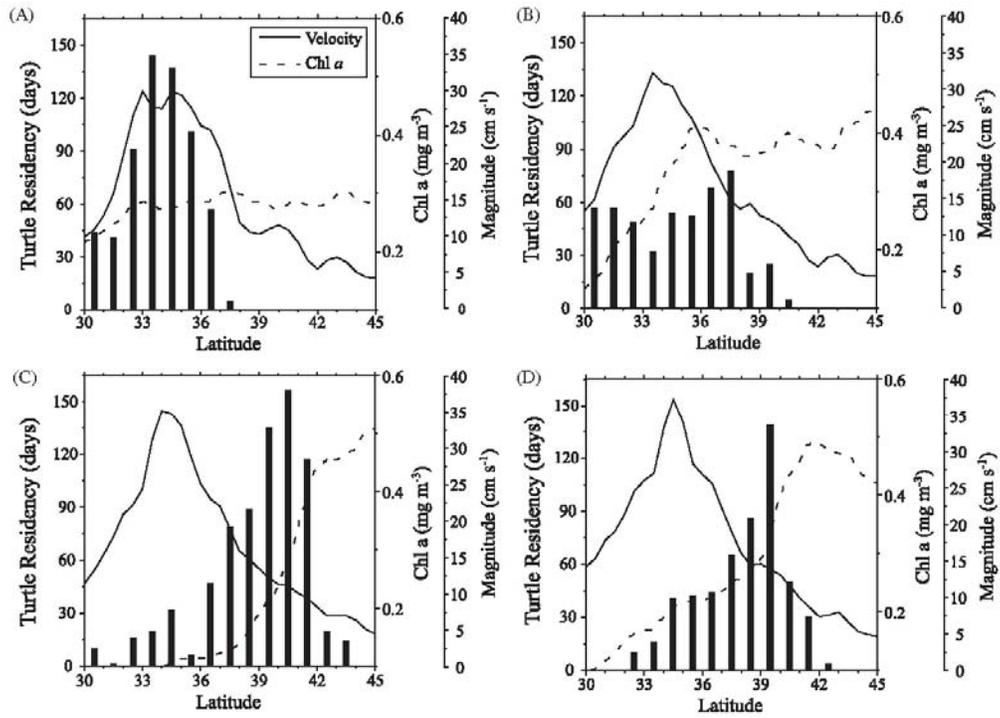


Fig. 5. Turtle residency distributions by latitude for the loggerhead turtles released off the coast of Japan, together with total geostrophic velocity and surface chlorophyll, all averaged from 155 to 180°E longitude over 2003–2004 for (A) January–March; (B) April–June; (C) July–September; and (D) October–December. The black solid lines represent the magnitude of the geostrophic velocity and the dashed lines represent the mean surface chlorophyll-*a* values.

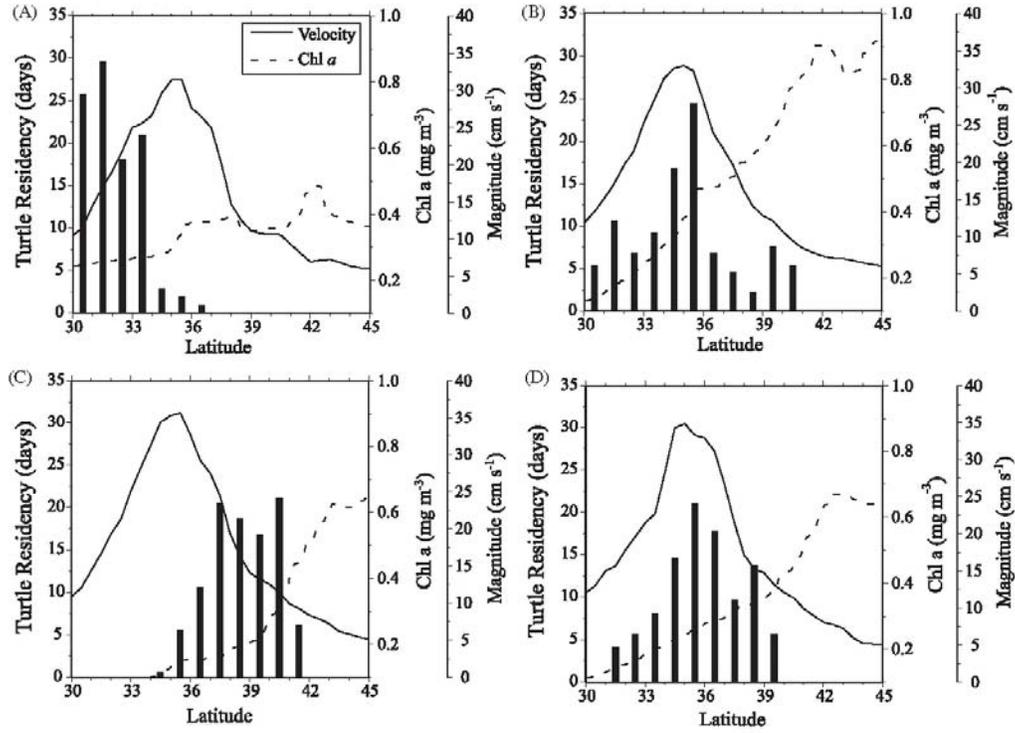


Fig. 6. Turtle residency distribution by latitude of loggerhead turtles released in the central North Pacific, together with total geostrophic velocity and surface chlorophyll, all averaged over 155 to 180°E longitude, 2000–2003, for (A) January–March; (B) April–June; (C) July–September; and (D) October–December. The black solid lines represent the magnitude of the geostrophic velocity and the dashed lines represent the mean chlorophyll-*a* values.

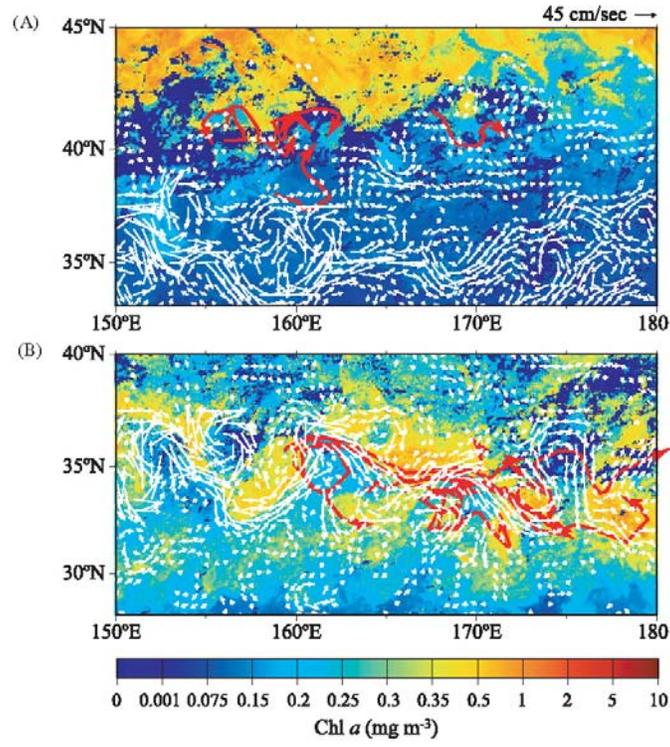


Fig. 7. Geostrophic currents (vectors) and surface chlorophyll with loggerhead track lines from Japan releases for (A) September 16–13, 2003; and (B) March 5–12, 2004.

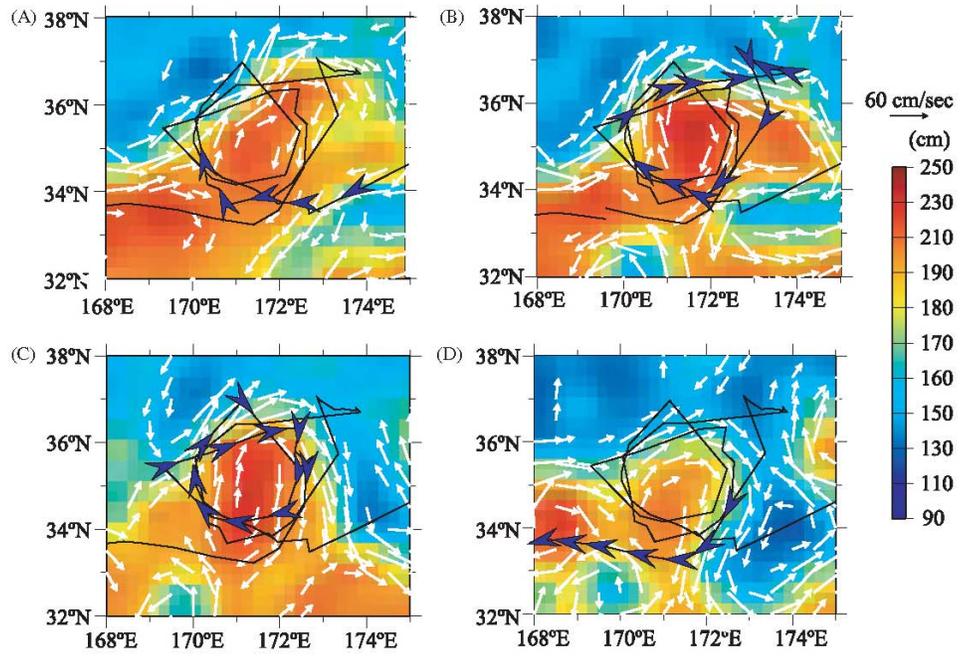


Fig. 8. Geostrophic currents and sea-surface height with loggerhead track from central North Pacific release for (A) October 2003; (B) November 2003; (C) December 2003; and (D) January 2004. The sea surface height data is from the 7-day period closest to the mid-point of each month. The arrows indicate the positions of the turtle in the specific month.

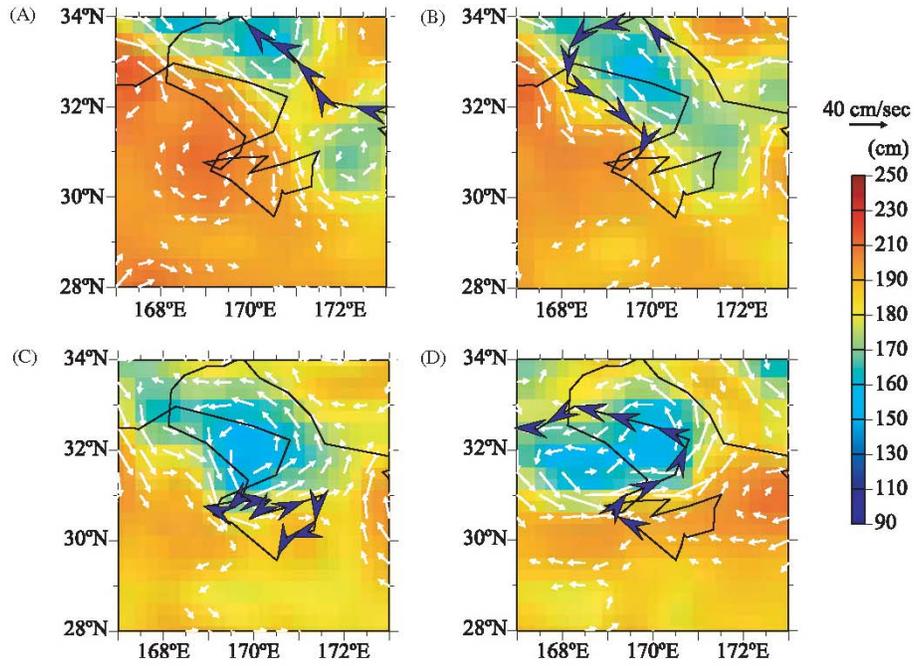


Fig. 9. Geostrophic currents and sea surface height with loggerhead track line from a central North Pacific release for (A) January 2001; (B) February 2001; (C) March 2001; and (D) April 2001. The sea surface height data is from the 7-day period closest to the mid-point of each month. The arrows indicate the direction of movement and range of positions of the turtle in the specific month.

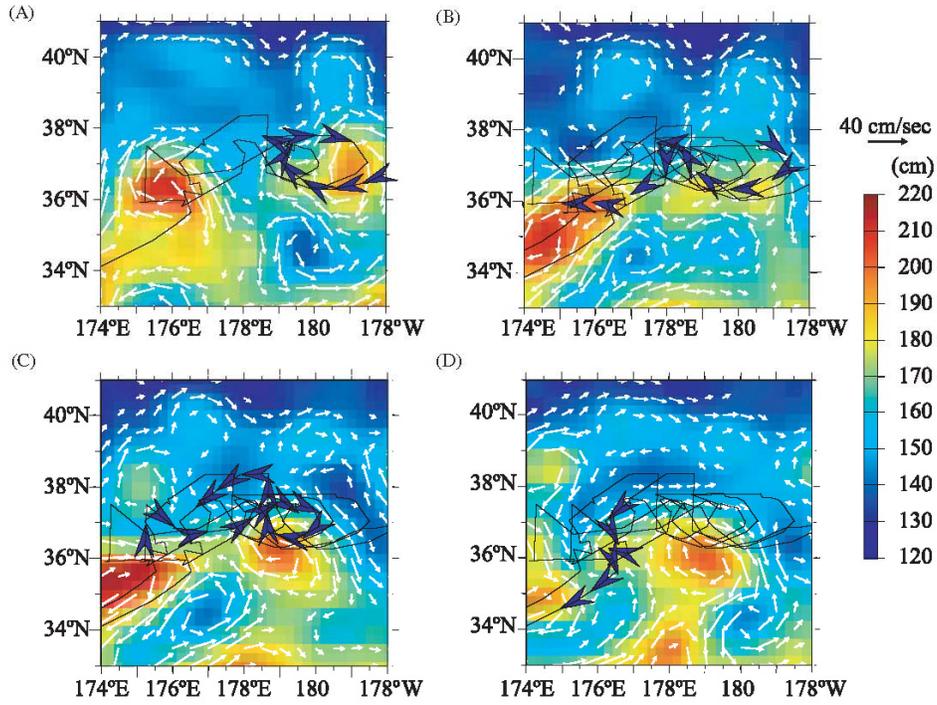


Fig. 10. Geostrophic currents and sea surface height with loggerhead track line from a central North Pacific release for (A) July 2003; (B) August 2003; (C) September 2003; and (D) October 2003. The sea surface height data is from the 7-day period closest to the mid-point of each month. The arrows indicate the direction of movement and range of positions of the turtle in the specific month.